

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

В. В. ДРУЩИЦ
О. П. ОБРУЧЕВА



ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

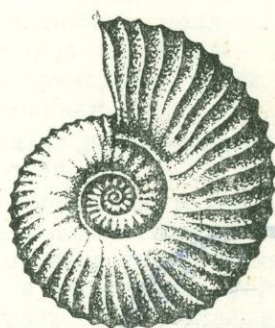
56 (075)

В. В. ДРУЩИЦ
О. П. ОБРУЧЕВА

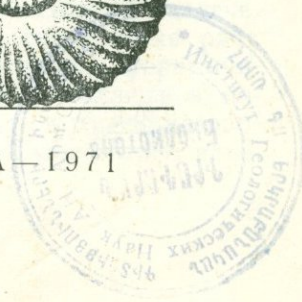
Второе, исправленное и дополненное издание

Допущено Министерством высшего и среднего специального образования СССР в качестве учебника для студентов геологических специальностей университетов

21019
18966



ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА — 1971



УДК 562.566.56:581

2-10-1
174-71

21012

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

В 1962 г. Издательство Московского университета выпустило в свет учебник палеонтологии, рассчитанный на студентов геологических факультетов университетов, горных, геологоразведочных и нефтяных институтов, а также студентов географических факультетов университетов и педагогических институтов, слушающих сокращенный курс палеонтологии обычно без предварительных курсов зоологии и ботаники.

Основное внимание в учебнике обращено на палеозоологию беспозвоночных, составляющую главную часть курса и имеющую важное значение для курса исторической геологии. Менее подробно написано о хордовых и ископаемых растениях.

Учебник состоит из пяти частей.

В первой части (вводной) рассматриваются основные положения и методы палеонтологии, взаимоотношение организмов с окружающей средой и между собой, условия жизни организмов в море и на суше, основы систематики животных и растений и положение палеонтологии среди биологических и геологических наук.

Во второй — четвертой частях (систематических), составляющих основное содержание учебника, дается описание всех известных типов и классов животных и растений. Для наиболее важных в стратиграфическом отношении групп (фораминиферы, трилобиты, моллюски, брахиоподы, голосемянные) даны описания отрядов (порядков — в разделе палеоботаники). При описании отрядов приведены списки характерных родов с указанием времени их существования.

В последней части (заключительной) кратко рассматриваются основные этапы развития органического мира Земли.

За время, прошедшее с момента издания учебника, накопился новый материал, были разработаны некоторые новые методики извлечения органических остатков из пород, пересмотрена систематика ряда таксонов. Внесены изменения и исправления в систематику фораминифер, археоциат, кишечнополостных, червей, головоногих моллюсков, полухордовых, хордовых; введены новый раздел губко- и археоциатоподобных организмов, дано описание типа погонофор. Существенно пере-

работана первая часть «Основные положения и методы палеонтологии» и последняя часть «Основные этапы развития органического мира».

Как и в первом издании, в конце учебника помещены: словарь латинизированных названий таксонов от отряда (порядка) до типа включительно, русский и латинский указатели. Словарь латинизированных названий таксонов проверен и отредактирован Д. В. Обручевым, Л. М. Поповой и Д. С. Соколовым.

Учебник составлен сотрудником кафедры палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета В. В. Друщичем. Третья часть — «Хордовые» — написана совместно с О. П. Обручевой.

Для иллюстрации текста были использованы оригинальные рисунки, а также репродукции из различных работ по палеонтологии.

Авторы приносят глубокую благодарность всем лицам, читавшим рукопись учебника и сделавшим ценные замечания, которые авторы с благодарностью приняли. Большую помощь в подготовке рукописи к печати оказали М. В. Кнорина, В. Г. Шеварихина, Г. Г. Хольная.

Авторы будут признательны за все замечания и пожелания, которые могут быть присланы по адресу: Москва В-234, геологический факультет МГУ, кафедра палеонтологии.

Часть первая

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ
И МЕТОДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

ВВЕДЕНИЕ

Предмет палеонтологии. Палеонтология — наука, изучающая органический мир прошлых геологических эпох и закономерности его исторического развития в тесной связи с изучением истории развития Земли.

Изучение органического мира прошлого основывается на изучении любых сохранившихся остатков древних растений и животных или следов их жизнедеятельности, называемых окаменелостями, или ископаемыми. Поэтому палеонтология может быть определена также как наука об ископаемых.

Слово «палеонтология» в переводе с греческого означает учение о древних организмах (греч. palaios — древний, ontos — существо, logos — учение).

Ископаемые остатки животных и растений сохраняются в осадочных породах в виде скелетов или их частей, раковин, отпечатков тела животных и растений, следов ползания, хождения, сверления, зарывания, обугленных или окаменелых остатков растений и т. д. Часто сохраняются также споры, пыльца, плоды и семена растений. Все эти остатки являются своеобразным архивом прошлой жизни, летописью событий, происходивших на Земле в течение многих миллионов лет.

В настоящее время насчитывается свыше 1 500 000 видов животных и растений, из которых многие представлены огромным числом индивидуумов. Но в ископаемом состоянии сохраняется только весьма незначительная часть от общего количества животных и растений. Лучше сохраняются остатки организмов, обладающих твердым (минеральным) скелетом. Но даже и они исчезают бесследно, если не попадают в условия, благоприятные для их сохранения. Так, например, в недалеком прошлом просторы американских прерий населяли миллионы бизонов, но вряд ли можно сейчас найти сохранившиеся от них кости или зубы: они полностью уничтожены процессами выветривания. Практически бесследно разрушаются тела всех животных, не имевшие скелета. Поэтому в ископаемом состоянии сохраняется незначительная часть организмов (рис. 1).

Палеонтология относится к циклу биологических наук и тесно связана с неонтологией — наукой, изучающей живые организмы, их строение, функции, родственные связи, индивидуальное развитие, взаимоотношения с окружающей средой и между собой. Эти же вопросы ставятся перед палеонтологией при изучении остатков организмов, заключенных в осадочных породах прошлых геологических эпох.

Основная задача палеонтологии состоит в восстановлении всей картины развития вымершего органического мира по любым сохранившимся остаткам организмов. В нее входит восстановление возникновения прогрессивного развития, вымирания разных групп организмов, выяснение путей их расселения по земному шару, изучение их биологии, причин и путей морфогенеза. Чем полнее будет восстановлена история раз-

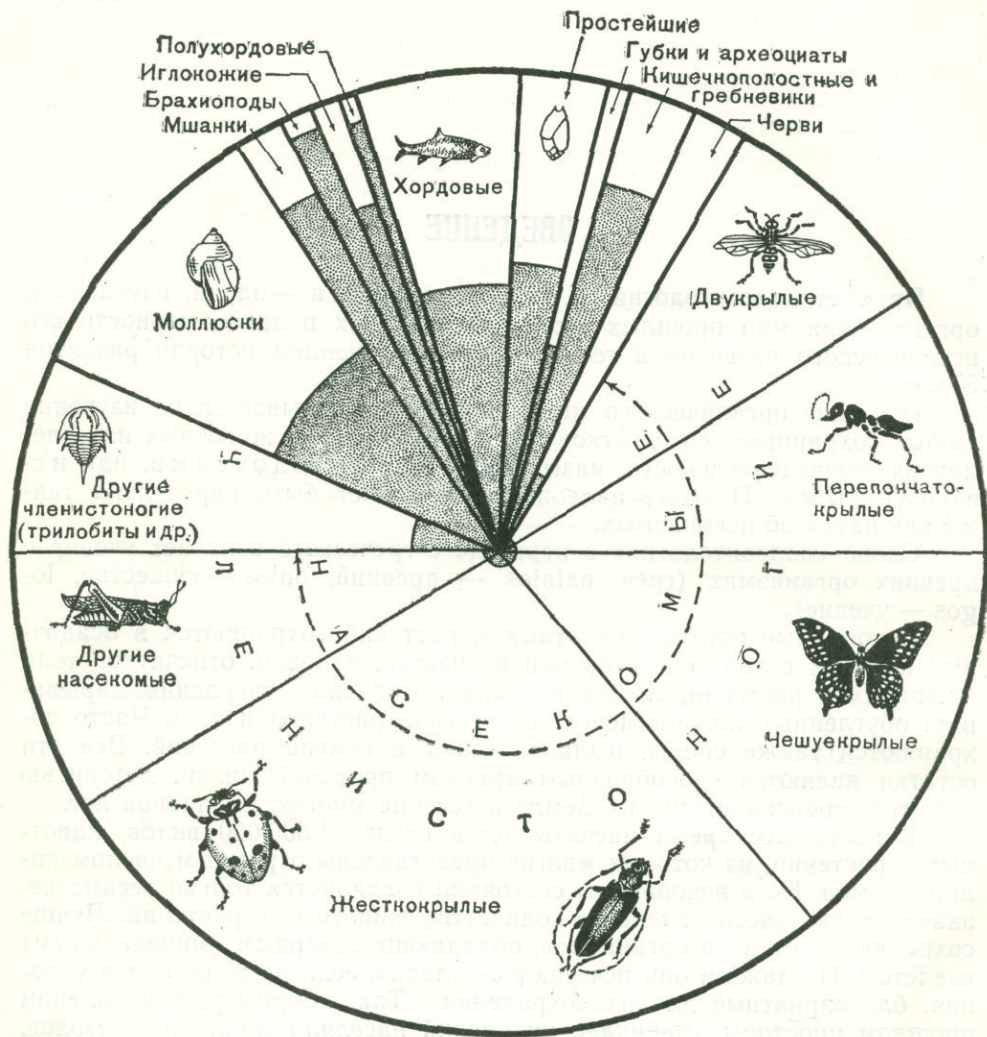


Рис. 1. Относительное количество известных современных и вымерших видов животных. 1° равен 3500 современных и вымерших видов. Площадь сектора, покрытая точками, пропорциональна относительному количеству видов, известных в ископаемом состоянии

вития основных ветвей организмов, тем больше возможностей использования этих данных для геохронологии, а через нее — для биостратиграфии, палеогеографии и других разделов геологии.

Провести границу между палеонтологией и неонтологией бывает трудно в тех случаях, когда объектами изучения являются слабо измененные (субфоссильные) остатки организмов, встреченные в молодых

(антропогеновых) отложениях. Например, трупы мамонтов в вечной мерзлоте Восточной Сибири, трупы носорогов в озокерите изучают главным образом зоологи.

Палеонтология состоит из двух крупных разделов: палеозоологии и палеоботаники.

Палеозоология изучает животный мир геологического прошлого и разделяется на палеозоологию беспозвоночных и палеозоологию позвоночных.

В палеозоологии беспозвоночных обособлен особый раздел — микропалеонтология, изучающая остатки мелких и микроскопических животных и растений, в первую очередь фораминифер, радиолярий и остракод.

Палеоботаника изучает мир растений прошлых геологических эпох. Большое значение для биостратиграфии имеет споровопыльцевой (палинологический) метод, в задачу которого входит изучение спор и пыльцы; палеокарпологический метод — изучение семян и плодов древних растений.

В последнее время в палеонтологии обособились новые разделы, среди которых следует отметить палеоэкологию; тафономию и палеобиогеографию.

Палеоэкология выясняет образ жизни вымерших животных и растений, восстанавливает условия жизни тех или иных форм или целых сообществ геологического прошлого, выясняет приспособительное и функциональное значение особенностей морфологии, изучает развитие экологических отношений между организмами, с одной стороны, и между ними и абиотической средой — с другой (экогенез).

Тафономия изучает закономерности захоронения организмов, после их гибели и условия сохранения их в ископаемом состоянии, выясняет причины неполноты геологической летописи.

Палеобиогеография выясняет закономерности распределения организмов в геологическом прошлом, обосновывает выделение палеозоо- и палеофитогеографических областей, провинций и других подразделений.

Палеонтология тесно связана с циклом геологических наук, и в первую очередь с биостратиграфией, исторической геологией и литологией, поскольку эволюция органического мира, ее темпы, особенности и направление находятся в тесной зависимости от истории развития Земли, изменений климата, тектонических движений, изменений условий существования. На основании крупных этапов развития органического мира выделены этапы развития Земли, построена геохронологическая шкала.

С другой стороны, палеонтология опирается на знание законов общей биологии, необходимых при разработке вопросов строения организмов, функциональной морфологии, онтогенеза, филогенеза и эволюционной филогенетической систематики.

Основным методом познания служат законы материалистической диалектики.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ И МЕЖДУ СОБОЙ

Мир живых существ делится на царство животных и царство растений. В последнее время наблюдается стремление обособить еще царство протистов, объединяющее одноклеточных животных и низшие

растения, противопоставив их многоклеточным животным и высшим растениям.

У животных и растений много общего. Тело каждого организма состоит из одной клетки или множества клеток, объединенных в ткани и органы. В клетке различают оболочку, или плазматическую мембрану, цитоплазму и ядро. В состав цитоплазмы входят вода, органические вещества и минеральные соли. Вода составляет значительную часть цитоплазмы: в ней растворено большинство других веществ и протекают химические реакции, обеспечивающие жизнедеятельность организма. Из органических соединений цитоплазмы важнейшими являются белки, углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты. Основными структурными и функциональными компонентами цитоплазмы служат белки, образующие в ней коллоидную систему, обуславливающую многие ее свойства. Среди минеральных солей присутствуют в малых концентрациях бикарбонаты, фосфаты, сульфаты.

В цитоплазме, изученной в последние годы при помощи электронного микроскопа, различают три типа структур: основу, органоиды и включения. Основу составляет цитоплазматическая сеть, состоящая из сложной системы мембран, тончайших канальцев, заключенных в бесструктурную массу. На мембранах расположены многочисленные гранулы, содержащие рибонуклеиновую кислоту (РНК). На эндоплазматической сети осуществляется синтез белков; она связана с наружной оболочкой ядра и наружной мембраной клетки. Органоиды представляют собой отдельные участки клетки, приспособленные к выполнению различных функций, связанных с обменом веществ и синтезом белка. К органоидам относятся митохондрии, лизосомы, аппарат Гольджи, клеточный центр. Митохондрии преобразуют энергию, получаемую с питательными веществами, в формы, пригодные для процессов синтеза. Лизосомы выполняют пищеварительные функции, аппарат Гольджи способствует накоплению и удалению продуктов жизнедеятельности клетки; клеточный центр играет роль при делении клетки. К включениям относятся запасные вещества: капли жира, белковые гранулы, вакуоли.

Ядро отграничивается от цитоплазмы оболочкой, состоящей из двух мембран, пронизанных порами. Основным структурным элементом ядра является хроматин, расположенный в ядерном соке. Хроматин состоит из белков, химически связанных с дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК), обладающей способностью к самовоспроизведению. Ядро играет важную роль в синтезе белков.

Плазматическая мембрана обеспечивает целостность клетки, отделяя ее от внешней среды; через нее в клетку поступают все питательные вещества и удаляются все отходы или продукты секреции. У растений плазматическая мембрана выделяет плотную клеточную стенку, состоящую из целлюлозы, пронизанную тонкими отверстиями. У животных (за исключением оболочников) плотная оболочка отсутствует.

В цитоплазме постоянно идет обмен веществ. При этом часть поступающих веществ разлагается с освобождением энергии, которая с помощью митохондрий в форме энергии химических связей используется клеткой во всех процессах жизнедеятельности, и прежде всего для синтеза сложных органических соединений цитоплазмы из более простых веществ окружающей среды.

По типу обмена все организмы разделяются на автотрофные и гетеротрофные. Первые синтезируют сложные органические молекулы — белки, углеводы и жиры — из простых неорганических сое-

динений углекислого газа, фосфатов, нитратов, солей аммония. Синтез осуществляется либо за счет солнечного света (растения, пурпурные бактерии), либо за счет химической энергии, получаемой при окислительном процессе (так называемые хемосинтезирующие бактерии). Важную роль в возобновлении минеральных веществ и круговороте основных элементов — углерода, фосфора, серы и т. д. — играют микроорганизмы. Они не только участвуют в круговороте материи, но и сами часто служат пищей для некоторых животных.

Гетеротрофные организмы неспособны синтезировать органические питательные вещества из неорганических; они либо питаются растительной пищей — растительноядные существа, либо живут за счет других существ — плотоядные, или хищные, животные.

Отличия в способах питания обуславливают различное строение тела. Растения ведут неподвижный образ жизни, получая воду и соли из почвы и улавливая солнечную энергию при помощи хлорофилла листьев, выделяя в атмосферу кислород; большинство животных, наоборот, ведет подвижный образ жизни, выделяя в атмосферу при дыхании углекислый газ.

Условия существования на земной поверхности и в водоемах очень разнообразны и определяются факторами как неорганического, так и органического порядка. К неорганическим факторам относятся температура, влажность, соленость бассейна и глубина, давление; к органическим — многочисленные и разносторонние взаимоотношения, в которые вступают организмы между собой. Эти взаимоотношения выражены главным образом пищевыми связями.

Все организмы живут и размножаются в определенных комбинациях внешних условий как физико-химических, так и биологических, к которым они приспособлены. Приспособленность означает нормальную жизнедеятельность того или иного организма в данных условиях существования. Участок суши или водоема, имеющий определенный комплекс этих условий, называется биотопом. Взаимосвязанные комплексы животных и растительных организмов, характерные для определенных местообитаний, образуют сообщества, или биоценозы. В понятие биоценоза, или, как предложено В. Н. Сукачевым биогеоценоза, входят все существующие связи между организмами. Биогеоценозы получают свое название по преобладающему представителю. Например, в биогеоценозе устричника преобладают устрицы, в биогеоценозе водорослей ламинарий преобладает бурая водоросль ламинария, в зарослях которой живут многочисленные растительноядные животные (рыбы, моллюски).

Биогеоценозы могут существовать только при определенном сочетании различных факторов внешней среды, но обычно организмы, входящие в состав биогеоценоза, по-разному реагируют на колебания того или иного фактора — солености, температуры, давления; одни из них могут существовать при широких колебаниях одного из факторов среды, другие, наоборот, не переносят даже незначительных изменений этого фактора. Биогеоценозы имеют обычно прерывистое распространение и распределяются по соответствующим биотопам. Особи одного вида, входящие в состав определенного биогеоценоза, образуют в каждом биотопе более или менее обособленное поселение — популяцию. Соревнование особей и естественный отбор протекают прежде всего внутри популяции. Популяция характеризуется различной плотностью — числом особей на единицу площади, рождаемостью, смертностью, возрастным составом, скоростью расселения, биотическим потенциалом —

способностью к увеличению численности при стабильном возрастном составе и оптимальных условиях окружающей среды.

Знание совокупности особенностей организмов имеет важное значение при выяснении истории бассейнов геологического прошлого, при изучении характера их солености, температурного режима.

В некоторых случаях различные организмы вступают друг с другом в более тесные взаимоотношения (симбиоз, комменсализм, паразитизм).

Симбиоз — длительное сожительство двух организмов, при взаимоотношениях очень тесных и взаимополезных. Симбиоз обеспечивает главным образом лучшее питание. Например, микроскопические водоросли зооксантеллы живут совместно с фораминиферами или кораллами: водоросли поглощают в процессе фотосинтеза углекислый газ, вырабатываемый животными при дыхании, и выделяют кислород; ракоотшельника защищает от врагов своими стрекательными клетками актиния, прикрепленная к раковине, в которой он живет; лишайник представляет собой симбиоз гриба и водоросли. Сожителем могут быть растения с животными, животное с животным, растение с растением.

Комменсализм — взаимоотношения, когда одна сторона служит местом обитания или защитой для другой, не получая ничего взамен. Например, кольчатые черви поселяются на раковинах двустворчатых моллюсков, панцире краба; усоногие раки прикрепляются к телу китов, панцирям раков, раковинам моллюсков.

Паразитизм — взаимоотношения, при которых один организм живет внутри или на поверхности другого организма (хозяина) и питается за счет хозяина. В ископаемом состоянии иногда сохраняются паразиты, жившие в теле хозяина.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ В ОКЕАНАХ И МОРЯХ

Общая поверхность Земли составляет 510 млн. км², из которых 149 млн. км² приходится на поверхность суши и 361 млн. км² — на поверхность Мирового океана. Все живое население земного шара образует биосферу; оно состоит из двух основных жизненных форм: водных организмов, живущих в водной среде (гидросфере), преимущественно в морях, океанах, реках, озерах, и наземных организмов, живущих на суше, преимущественно на ее поверхности. Часть наземных организмов проникает в атмосферу, однако ни один организм не приспособлен к существованию только в воздушной среде.

Водная среда исключительно благоприятна для жизни. Вода имеет высокий показатель теплоемкости и является хорошим растворителем. Она допускает существование во взвешенном состоянии многих организмов и является легко проницаемой средой для активно передвигающихся животных. Солнечный свет, проникающий в толщу воды, обеспечивает существование зеленых растений, главным образом водорослей, преобладающих в море. Для водорослей характерны быстрый рост, получение питательных минеральных веществ непосредственно из окружающей их воды и отсутствие проводящей, опорной и корневой систем. Существование бактерий и растений в водной среде обеспечивает жизнь очень многих животных.

Океан как среда обитания разделяется на две основные части: водную массу, или пелагиаль (pelagos — по-гречески означает открытое море), и дно океана, или бенталь (bathos — по-гречески означает глубокий). Соответственно организмы, населяющие толщу воды, на-

зываются пелагическими, а живущие на дне — бентосными.

К пелагическим животным относятся планктонные и нектонные организмы. К планктонным принадлежат парящие или пассивно переносимые вместе с водой организмы, не имеющие совсем или имеющие очень слабые органы движения, не способные противостоять волнам и течениям. Различают зоопланктон и фитопланктон. К зоопланктону относятся радиолярии, некоторые фораминиферы (глобигерины), крылоногие (класс брюхоногих), ракообразные (веслоногие рачки), яйца и личинки всех прикрепленных животных. К фитопланктону, ограниченному в своем распространении глубиной проникновения света (около 200 м), относятся диатомовые, пиропитовые (перидинии) и золотистые (кокколитофоры) водоросли, обитающие преимущественно на глубине 30—50 м. В большинстве своем планктонные организмы характеризуются малыми размерами, прозрачным телом, обычно радиальной симметрией, большой поверхностью тела по сравнению с его весом, особыми гидростатическими органами, наличием в цитоплазме капелек жира, уменьшающих удельный вес.

В настоящее время термин «планктон» предлагают заменить словом сестон, объединяющим все живое и мертвое, плавающее пассивно в толще воды. За живой фракцией предложено сохранить термин планктон, за мертвой — некропланктон, или триптон. По величине тела среди планктона выделяют несколько категорий, в том числе наннопланктон — от 5 до 50 мк (кокколитофориды, диатомеи, динофлагелляты), микропланктон — от 50 мк до 1 мм (диатомеи, фораминиферы, радиолярии, некоторые рачки). Псевдопланктон образуют организмы, прикрепляющиеся к какому-либо плавающему организму или предмету. К некропланктону относятся скелеты погибших организмов, переносимые морскими течениями (например, пустые раковины аммонитов, наутилоидей, фораминифер и др.). В последние годы установлено, что планктонные организмы встречаются на всех глубинах. В эпипелагической зоне (до 50 м) процветает фитопланктон и очень разнообразен зоопланктон. Ниже, в мезопелагической зоне (50—200 м) встречаются многие животные и хлорофиллоносные растения, которые сохраняют свою жизнеспособность, если с восходящими токами воды возвращаются в верхнюю зону. В инфрапелагической зоне (200—600 м) много разнообразных животных; ниже, в батипелагической зоне (до 2000—2500 м) появляются настоящие глубоководные формы (различные рыбы, медузы). В абиссопелагической зоне (до 6000—6500 м) основу биомассы составляют щетинкочелюстные, мизиды и десятиногие раки. Наконец, в глубоких впадинах с обедненной фауной преобладают ракообразные (бокоплавы, остракоды, веслоногие рачки). Установлено, что многие виды проводят всю свою жизнь в вертикальных миграциях, опускаясь и поднимаясь иногда на значительные интервалы. Предполагается, что причиной миграции являются поиски пищи и свет, которого избегают некоторые виды.

Другую группу пелагических животных образуют активно плавающие организмы, обладающие сильными органами движения, позволяющими противостоять движению волн и течений. Они относятся к нектонным животным (многие современные и древние головоногие, рыбы, водные пресмыкающиеся и млекопитающие). Форма тела у них обтекаемая, двустороннесимметричная; хорошо развиты мускулатура, скелет и органы чувств. Они делятся на фильтраторов и хватальщиков. Фильтраторы (некоторые рыбы, усатые киты) имеют специальный аппарат, с помощью которого они из толщи воды собирают пищу, состоящую главным образом из зоопланктона. Хватальщики,

обычно хорошие пловцы, питаются различными нектонными и планктонными организмами.

Третья, большая масса водных организмов, ведет донное, или бентосное, существование. Донная жизнь более разнообразна, чем пелагическая, и, возможно, что первые в геологической истории организмы развивались на плотном субстрате в море и к пелагическому существованию перешли позднее. Обитающие на дне организмы делятся на несколько биологических групп: свободно передвигающиеся по дну бассейна (различные моллюски, простейшие); свободно лежащие на дне бассейна (многие моллюски); закапывающиеся в грунт временно (иглокожие, крабы, камбалы) или живущие в иле или песке постоянно и способные передвигаться в самом грунте (многие морские ежи, брюхоногие и двустворчатые моллюски); живущие в грунте неподвижно и строящие себе постоянный дом (черви); сверлящие скалы механически, употребляя раковину как напильник, и химически, выделяя кислоту (двустворчатые моллюски — фолადы), и, наконец, прикрепленные формы (сидячие).

Прикрепленные к субстрату животные имеются среди всех типов животного мира. Они произошли от подвижных форм; вся их организация значительно упрощена; они прикрепляются к дну или плавающим предметам и часто образуют колонии, возникающие при неполном делении или почковании. Прикрепление осуществляется либо подвижными стеблями (морские лилии), либо ножкой (брахиоподы), либо прирастанием к субстрату (кораллы, некоторые двустворки, брахиоподы), либо прикреплением посредством биссусных нитей (двустворки), либо образованием корневых выростов (губки, археоциаты, кораллы, мшанки).

Преобладающая масса водных растений, преимущественно водорослей, ведет прикрепленный образ жизни, хотя среди них есть и планктонные формы.

Дно моря или океана может быть разделено на три области: неритовую, батинальную и абиссальную (рис. 2).

Неритовая область — это область подводной окраины материков, или шельфа, представляющая часть суши, покрытую морем. Ширина ее различна и может достигать нескольких сотен километров; на шельфе иногда располагаются огромные эпиконтинентальные бассейны (Баренцево море) со средней глубиной 200—500 м. Эта область разделяется на зону литорали и зону сублиторали. Литораль — узкая полоса вдоль берега, которая обнажается при отливе и покрывается водой во время прилива. Организмы, живущие в литорали, приспосабливаются к амфибиальному существованию. Часть времени они проводят под водой, а другую — в условиях воздушной среды. Жизнь литорали обильна и разнообразна. Скопление органического детрита, поступающего с суши и намываемого морем, обеспечивает обильное развитие водорослей (бурых, зеленых, багряных), которые, в свою очередь, создают благоприятные условия для жизни многих животных: фораминифер, червей, моллюсков, иглокожих, ракообразных. Особенно обильна жизнь в мангровых зарослях — прибрежных заболоченных тропических лесах. Литораль являлась, по-видимому, для многих организмов переходной ступенью от жизни в море к жизни на суше. *Сублитораль* (до 200—500 м) — это та часть морского дна неритовой области, которая постоянно покрыта водой. Сублитораль характеризуется также обилием света (особенно в своих верхних частях), изменчивой температурой, движением воды. В ней распространены бурые, зеленые, багряные водоросли и морская трава — небольшая группа цветковых растений, сре-

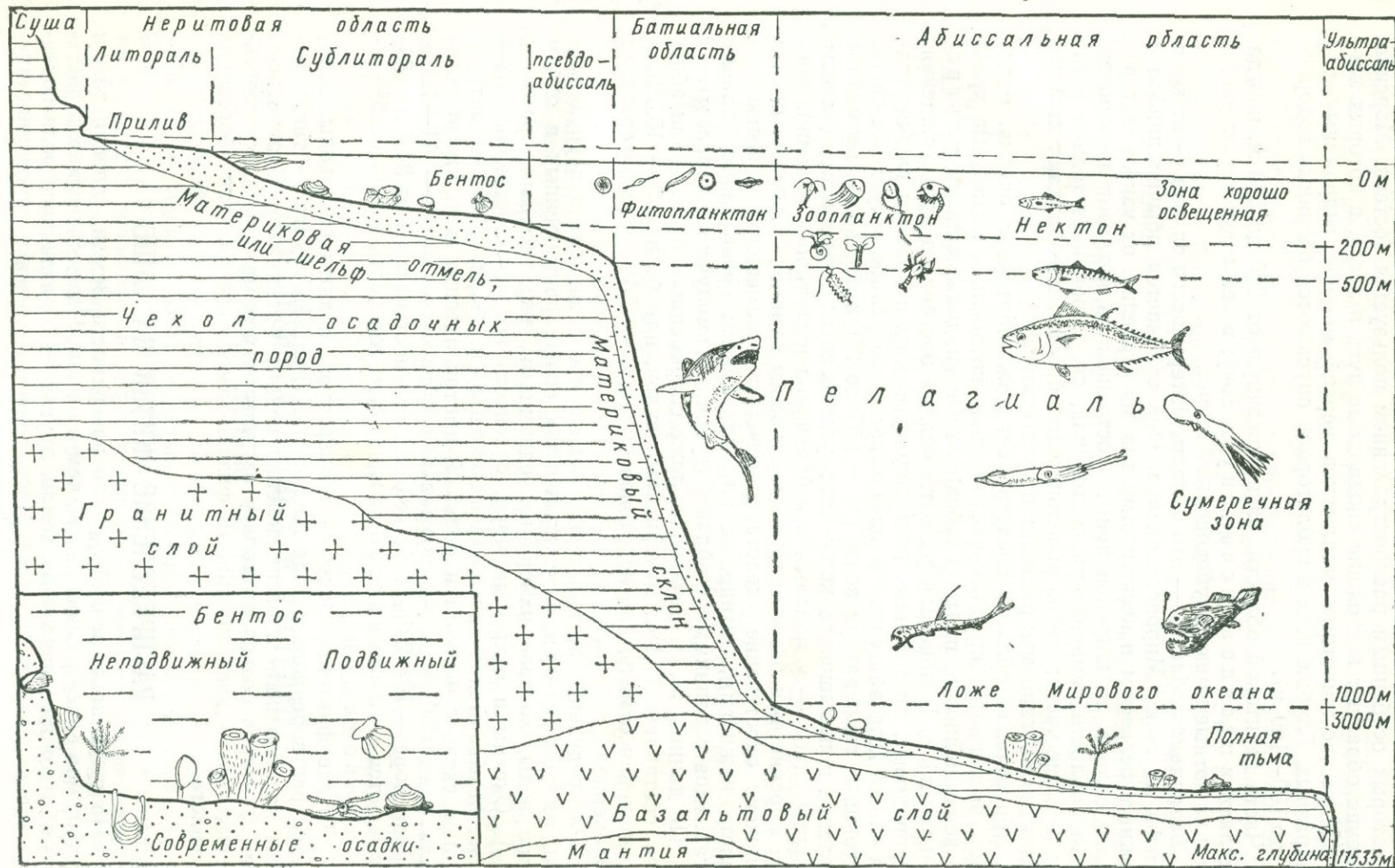


Рис. 2. Схематический профиль морского дна и биомические зоны моря

ди которых особым распространением пользуется zostера. Морские растения образуют настоящие «подводные луга и леса», в которых живет множество животных: моллюсков, червей, мшанок, гидрондных, ракообразных. Глубже всех в сублиторали опускаются багряные водоросли (до 100—120 м).

Часть неритовой области, расположенную от 200 до 500 м, иногда выделяют в псевдоабиссальную зону; в ней отсутствуют растения и животные имеют глубоководный облик.

Батиальная область — это область материкового склона — от края шельфа до ложа Мирового океана. Она отличается обычно наиболее сложным рельефом и несколькими типами строения, от узкого материкового склона до широкой зоны, состоящей из котловин и порогов. В этой области температура постоянная, свет проникает только в самые верхние части; жизнь довольно однообразна; преобладают хищные и илоядные организмы; растения отсутствуют.

Абиссальная область представляет ложе Мирового океана, в котором выделяются крупные океанические котловины, подводные хребты, возвышенности, плато. Глубоководные впадины названы ультраабиссалью. В абиссали развиты осадки биогенного происхождения: птероподовые, диатомовые, радиоляриевые илы и красная глубоководная глина. Для абиссальной зоны характерны полное отсутствие света, постоянная температура воды (от $-1,87$ до 2°) и соленость, громадное давление и повышенное количество углекислоты; известковые скелеты развиты слабо — у моллюсков и брахиопод известковая раковина тонкая, морские ежи без твердого известкового панциря, у костистых рыб понижено окостенение скелета; наблюдается замещение известкового скелета кожистым, хитиновым или кремневым; очень много сидячих организмов с длинными стеблями (губки, восьмилучевые кораллы).

По данным Л. А. Зенкевича, ложе современного океана, или абиссаль, составляет 77,1%, материковый склон, или батиаль, — 15,3%, а материковая отмель, или неритовая область, — 7,6% всей поверхности дна океанов.

Распределение организмов в водной среде зависит в первую очередь от солености, т. е. количества солей, растворенных в одном литре воды, которое измеряется единицами, называемыми промилле ($^{\circ}/_{00}$). Океаны и открытые моря, соленость которых составляют 33—35 $^{\circ}/_{00}$, называются нормальносолеными. Моря, имеющие затрудненную связь с океаном и большой приток пресных вод, имеют соленость воды обычно ниже нормальной (Азовское море — 11—12 $^{\circ}/_{00}$, Черное море — 16—22 $^{\circ}/_{00}$). Бассейны с соленостью воды от 24,5 до 5 $^{\circ}/_{00}$ называются солоноватоводными, а с соленостью меньше 5 $^{\circ}/_{00}$ — пресноводными.

Другие факторы среды — температура, подвижность воды, количество растворенного в воде кислорода, характер грунта — также играют важную роль в распределении водных организмов. Знание всех этих факторов позволяет полнее изучать организмы прошлых геологических эпох и восстанавливать физико-химические условия бассейнов прошлого.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ НА СУШЕ

На суше, занимающей $\frac{1}{3}$ всей поверхности Земли, условия жизни организмов более разнообразны, чем в океане. Часть животных и растений обитает на поверхности земли, другая — в различного рода водоемах (реках, озерах, болотах). Часть животных освоила воздушное про-

странство (птицы, насекомые). Все животные и растения занимают определенные ареалы. Ареалом называется область распространения вида, рода или группы животных и растений. Виды, распространенные повсеместно на большой территории, называются космополитами. Виды, ограниченные в своем распространении небольшой площадью, являются эндемиками. Виды, представляющие остатки некогда широко распространенной группы, называются реликтовыми. По форме ареалы могут быть сплошными или разобщенными.

В распределении фауны и флоры на суше большую роль играют не только физико-географические условия, но и происхождение и историческое развитие организмов, живущих в данной области. Наличие всякого рода географических препятствий (пустыни, горные цепи, широкие реки и озера, водоразделы и перешейки) оказывает большое влияние на развитие фауны и флоры соответствующих областей и часто является границей ареалов.

На распространение высших растений оказывает влияние целый ряд географических факторов: распределение атмосферных осадков по временам года, температура воздуха и почвы, количество света, почва, из которой растения добывают воду и минеральные вещества, идущие на синтез органических соединений.

По распространению главным образом птиц, млекопитающих и высших растений в настоящее время можно выделить несколько зоо- и фитогеографических областей: тундры, зимнезеленые хвойные леса, летнезеленые лиственные леса, степи, пустыни, жестколистные леса, влажные тропические леса и мангры — кустарники и низкорослые деревья, растущие в приокеанской зоне и периодически заливаемые водой, имеющие поэтому высокие опорные и воздушные корни.

С распространением определенных растительных сообществ связаны развитие и распространение соответствующих групп животных и растений, и в первую очередь позвоночных.

Сходство и различие между фауной и флорой этих областей объясняются, с одной стороны, эволюцией органического мира, с другой — геологической историей современных материков.

Фауна и флора — понятия биогеографические. Фауна — это исторически сложившийся комплекс животных, объединенных общностью области распространения, иначе говоря, комплекс животных, характерный для какой-либо страны, биогеографической провинции, отрезка геологического времени. Флора — видовой состав растений, характерный для какой-либо территории или определенного отрезка времени геологического прошлого. Растительность — совокупность растений, состоящая из отдельных жизненных форм, облик которых определяется условиями внешней среды (лесная, степная растительность).

СОХРАНЕНИЕ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ

Как было вначале отмечено, ископаемые остатки растений и животных или следы их жизнедеятельности называются окаменелостями, или ископаемыми. Окаменелости встречаются преимущественно в морских осадочных породах, значительно реже в континентальных и метаморфических породах осадочного происхождения и отсутствуют в изверженных породах. Они распределены в осадочных породах обычно очень неравномерно, образуя местами скопления и отсутствия часто на значительных участках.

Процесс перехода остатков животных и растений в ископаемое состояние и сохранение их в осадочных породах очень сложный и недостаточно исследованный. Изучением закономерностей захоронения организмов и выяснением благоприятных и неблагоприятных причин для их захоронения занимается тафономия. Выделяются три основных этапа образования местонахождений: 1) накопление органических остатков, 2) захоронение, 3) фоссилизация.

1. Накопление органических остатков. Накопление остатков организмов связано с их гибелью. Одни организмы погибают естественной смертью, другие — от различных неблагоприятных причин (резкое понижение температуры, заморозки, заморы, различные заболевания, наводнения, засухи, извержения вулканов). После гибели организма при участии бактерий и кислорода происходит разложение и разрушение его мягких тканей и скелета. Органические остатки рассеиваются, разносятся течениями и волнами, на суше — реками, потоками и накапливаются в определенных местах, образуя иногда значительные скопления. Многие скелеты и остатки прикрепленных организмов сохраняются на месте обитания в прижизненном положении. Таким путем возникают танатоценозы — сообщества смерти, представляющие собой скопления остатков погибших организмов. Остатки наземной фауны и флоры подвергаются энергичному разложению, рассеиванию. Одним из важных условий образования местонахождений является концентрация животных остатков. Она зависит от численности индивидов, плотности населения, массовой гибели на местах обитания или накоплением остатков в определенных местах в результате длительного сноса.

2. Захоронение. При благоприятных условиях танатоценоз покрывается осадком, который ограничивает доступ кислорода и соответственно ограничивает дальнейшее разрушение органических остатков, хотя процессы разрушения продолжают при участии анаэробных бактерий. Захоронение накапливающихся органических остатков связано с процессом осадконакопления. Восстановление любого местонахождения поэтому должно сопровождаться изучением не только органических остатков, но и литологии вмещающих пород.

Разрозненность и редкость органических остатков, продолжительное пребывание их в условиях свободного доступа кислорода, сильное механическое разрушение, отсутствие твердых частей, наличие трупоедов очень часто приводят к полному уничтожению этих остатков. Наоборот, быстрое захоронение и прекращение доступа воздуха, захоронение в асфальте, смоле, в водах, пересыщенных растворами солей, благоприятствуют сохранению их. При захоронении происходит дальнейшее разрушение органических остатков и расчленение скелетов; для их сохранения важное значение имеет скорость осадконакопления, размыва, переотложения и растворения осадков. Важную роль в захоронении играют физико-химические факторы и процессы накопления рыхлых осадков. Возникшие таким образом скопления органических остатков, погребенные в жидком осадке и еще мало измененные (нефоссилизированные), образуют тафоценоз, или сообщество погребения. Тафоценозы при этом становятся членами минеральных ассоциаций осадочных пород литосферы и в качестве таковых подчиняются всем закономерностям процессов, происходящих в литосфере. Тафоценоз в редких случаях соответствует биогеоценозу (например, в случае массовой гибели кораллового биогеоценоза в результате резкого изменения солености воды). Чаще всего в тафоценозе сохраняется небольшая часть представителей биогеоценоза, так как почти полностью уничтожаются личинки, молодь, виды, не имеющие скелета, с хрящевым или непроч-

ным скелетом, при этом местонахождения морских организмов по сравнению с таковыми наземных отличаются большей плотностью и лучшей сохранностью органических остатков.

3. Фоссилизация. Третий этап связан с превращением рыхлых осадков в горные породы (литификация), с одновременным превращением органических остатков в окаменелости (фоссилизация). В процессе фоссилизации (от латинского слова *fossa* — яма, *fossilia* — ископаемое) происходят изменения органических остатков, связанные преимущественно с различными химическими факторами, температурой, давлением. В одних случаях происходит дальнейшее уничтожение органических остатков, растворение минеральных скелетов, уничтожение органических образований (хитина, тектина, спонгина). В других случаях, наоборот, происходят процессы, способствующие сохранению органических остатков. На фоссилизацию оказывают влияние различные факторы, к числу которых относится скорость минерализации органических остатков и осадка, общее состояние остатков к моменту захоронения (свежие невыветрелые скелеты минерализуются лучше выветрелых остатков), степень уплотнения жидких осадков и их литологического и гранулометрического состава, характер цемента осадочной породы и различных вторичных процессов, происходящих в процессе диагенеза.

К числу процессов, способствующих захоронению органических остатков, относятся:

окаменение, при котором происходит заполнение минеральным веществом пор и пустот раковин, костей, растительных тканей;

перекристаллизация, при которой первичное вещество, имевшее некристаллическую структуру (например, кремневый скелет губок, радиолярий), приобретает кристаллическое строение или скелетное вещество приобретает другое строение (арагонит переходит в кальцит);

минерализация, при которой первичное вещество скелета замещается другим минеральным веществом (псевдоморфоза); наиболее распространенными замещающими веществами являются карбонаты кальция и магния, фосфаты, сульфиды (пирит), окислы и гидроокислы (кремнезем в разных модификациях), лимонит.

Комплекс остатков растений и животных, встреченный в ископаемом состоянии, называется *ориктоценозом*. В результате изучения ориктоценоза восстанавливается *палеобиогеоценоз* — часть биогеоценоза, сохранившаяся в ископаемом состоянии. Всякое местонахождение поэтому никогда не отражает полностью действительного состава фауны и флоры в месте своего образования и всякое скопление фоссилизированных остатков, за редким исключением, является неполным.

Для восстановления условий захоронения, таким образом, важное значение имеет изучение осадков, в которых захоронены ископаемые (литологический анализ), изучение характера расположения органических остатков в породе (биостратомический анализ) и выяснение образа жизни и условий существования захороненных организмов (палеоэкологический анализ).

Формы сохранности животных. Из всего вышерассмотренного видно, что полностью организмы в ископаемом состоянии сохраняются лишь в крайне редких случаях. Полностью сохраняются в вечной мерзлоте трупы мамонтов, лошадей, носорогов, в янтаре — членистоногие, в первую очередь насекомые, в асфальте и озокерите — птицы и насекомые.

Чаще всего в ориктоценозах сохраняются минеральные, реже ор-

ганические, скелеты; причем редко сохраняются скелеты целиком, как правило, сохраняются части скелетов — отдельные створки раковин, кости, челюсти или зубы, позвонки (рис. 3).

В породе иногда сохраняются отпечатки скелетов позвоночных, раковин или мягких частей (последние очень редки). Если внутренняя полость скелета или раковины заполняется осадком и затем этот ске-

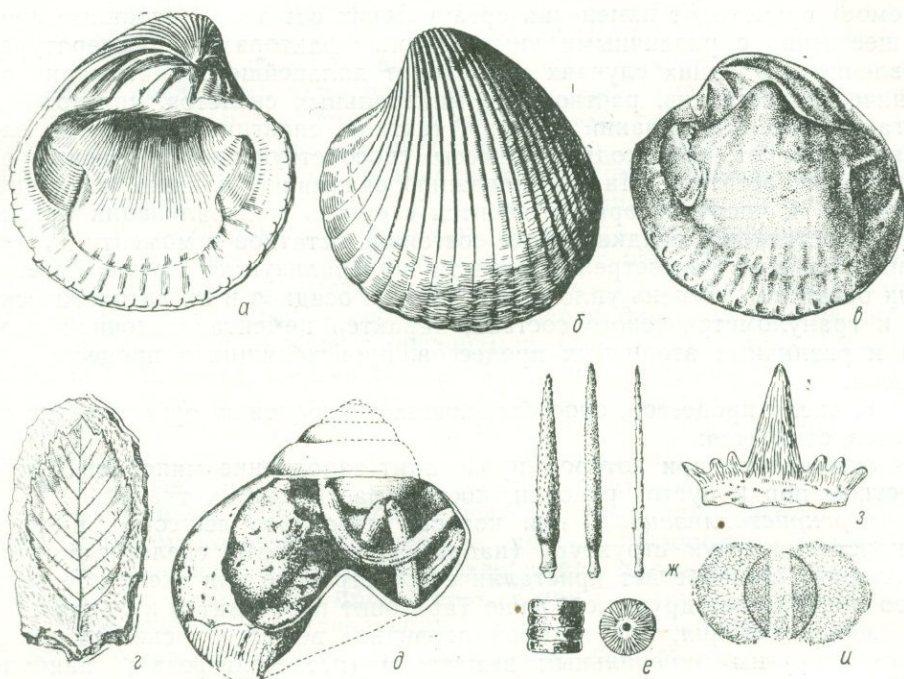


Рис. 3. Формы сохранности: раковина (а, б) и ее внутреннее ядро (в); г — отпечаток листа растения; д — сохранившийся в ископаемом состоянии пищеварительный тракт брюхоногого моллюска (по Р. Кейси); е — и — разрозненные органические остатки: е — членики стебля морских лилий, ж — иглы морских ежей, з — зуб акулы, и — пыльца хвойного

лет разрушается, то возникает внутреннее ядро, которое передает особенность внутреннего строения полости и представляет собой как бы ее внутренний слепок (рис. 3 и 4, А).

Если раковина или скелет разрушается, а оставшаяся полость целиком заполняется минеральным веществом, то возникает внешнее ядро, передающее особенности внешнего строения скелета животного (рис. 4, Б).

Следы жизни выделены в особый отдел палеонтологии — палеоихнологию. К следам жизни, или биоглифам, относятся все проявления жизнедеятельности организмов, в первую очередь следы, оставленные различными организмами на поверхности осадка (экзоглифы) и внутри него (эндоглифы). Среди экзоглифов различают следы питания, следы ползания по осадку, следы хождения. Описаны следы, оставленные при хождении амфибиями, рептилиями, птицами и млекопитающими. К эндоглифам относятся различной формы и размеров ходы и норы, вырытые некоторыми беспозвоночными в рыхлом осадке, сделанные механическим или химическим способом в плотном скалистом грунте (двустворки-камнеточцы) или ходы, высверлен-

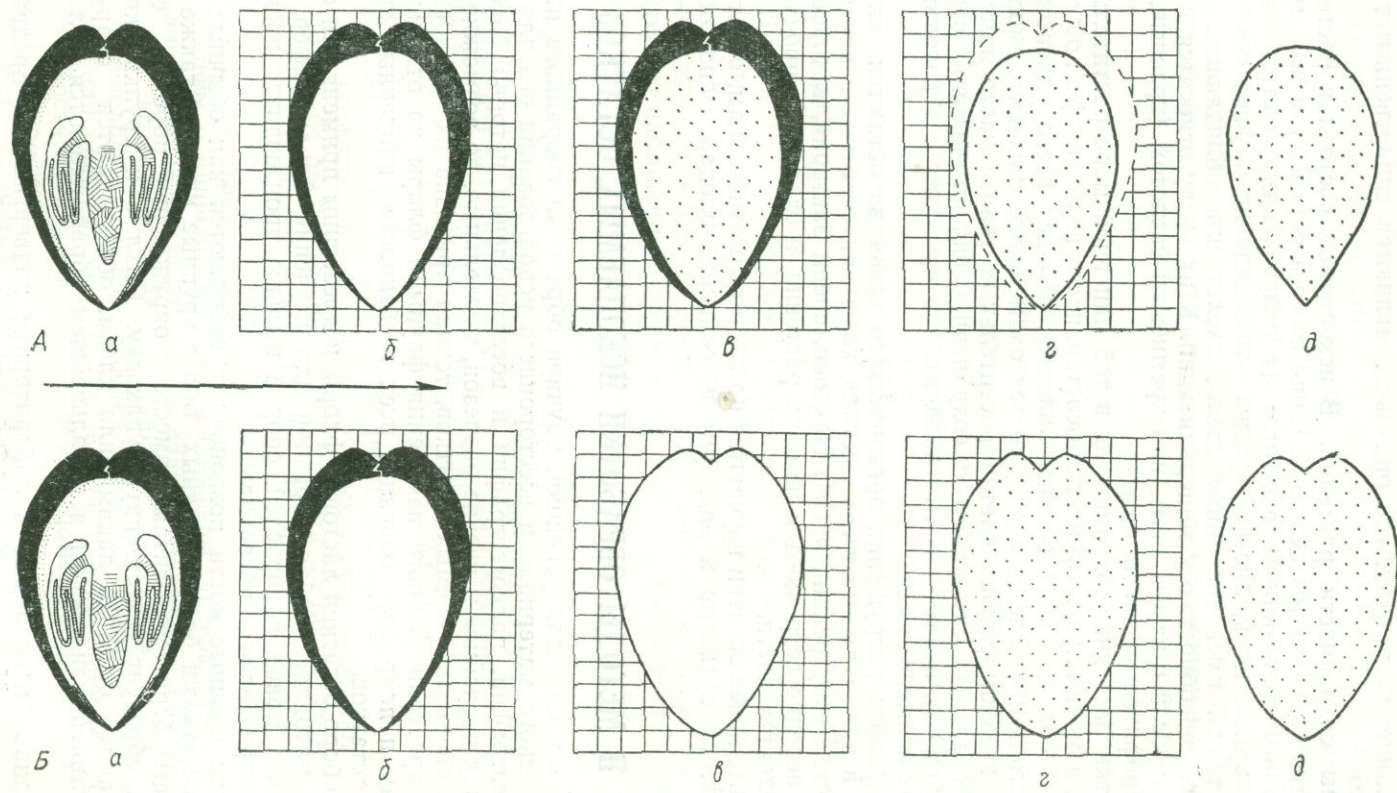


Рис. 4. Схема образования ядер: А — внутреннего; а — раковина двустворчатого моллюска; б — г — стадии разрушения мягких тканей и раковины; д — внутреннее ядро; Б — внешнего; а — г — те же стадии, что и в случае А; д — внешнее ядро

ные губками, червями или хищными гастроподами в раковинах моллюсков. К следам жизнедеятельности относятся также копролиты (ископаемый помет) животных. Биоглифы встречаются в большом количестве в флишевых толщах, где они часто являются единственными ископаемыми.

Формы сохранности растений. В ископаемом состоянии растения очень редко сохраняются целиком. Чаще всего в обугленном или минерализованном состоянии встречаются их разрозненные части: части стволов, корней, кора, листья, органы плодоношения. Лучше сохраняются растения, имеющие минеральный скелет или обладающие еще при жизни способностью к минерализации. К их числу относятся некоторые водоросли с известковым или кремневым скелетом (красные, зеленые, пиррофитовые, диатомовые).

Остатки растений, сохранившие в той или иной мере растительное вещество, изменив лишь химический состав, носят название *фитолем* (листья, споры, пыльца, семена, плоды). Чаще всего древесина, листья, семена или плоды подвергаются окаменению или псевдоморфозам. При псевдоморфозах клетки растительных тканей часто замещаются минеральным веществом с сохранением первоначальной структуры (например, псилофиты Шотландии), что приводит к образованию настоящих окаменелостей.

При полном разрушении органического вещества остаются следы растений в виде отпечатков листьев, коры или слепков внутренних полостей (внутренних ядер). Наконец, среди бактерий, водорослей и грибов нередко встречаются не сами растения, а следы или продукты их жизнедеятельности.

Растительные остатки изучаются по листовым отпечаткам, остаткам древесины, по кутикуле и эпидермису, семенам, плодам, спорам и пыльце.

СБОР И МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ

Предпосылкой для успешной научной обработки собранного палеонтологического материала и всестороннего использования его для целей стратиграфии, палеогеографии и восстановления истории бассейна является послынное изучение разрезов, тщательные, по возможности, массовые сборы ископаемых остатков, точная привязка их к разрезам, изучение пространственного изменения фауны и флоры по отдельным горизонтам и подробное описание всех особенностей найденных органических остатков.

При сборе остатков листовой флоры и древесины применяется специальная методика. Отбор образцов для изучения фораминифер, ostracod, диатомовых водорослей, спор и пыльцы производится послынно, через определенные интервалы.

Мелкие прочные кости позвоночных собираются как обычные образцы с остатками беспозвоночных. Более крупные кости, а также целые скелеты берут монолитами, вместе с окружающей породой, если она сама образует естественную упаковку. Рыхлые и хрупкие кости пропитываются особыми лаками или клеем, обмазываются снаружи гипсом, глиной или воском и в дальнейшем обрабатываются в лаборатории.

Собранные ископаемые в лабораториях подвергаются предварительной технической обработке. Вначале они освобождаются от окружающей их породы различными методами препаровки.

Механическая препаровка. От глины и песка ископаемые очища-

ются водой, лишние куски плотных пород (мергелей, известняков, плотных песчаников и алевролитов) удаляются отпиливанием или откалыванием. Очистка производится при помощи зубил, долот, игл и других инструментов. Образец при препаровке кладется на мешок с песком («подушку»). Случайно отбитые от скелета кусочки подклеиваются клеем БФ-2 или клеем, специально приготовленным для этих целей.

За последние годы при механической препаровке все шире применяются механические молотки разных конструкций и размеров с зубилами от крупных до миниатюрных (с тонкую швейную иглу).

В некоторых случаях препаровка осуществляется струей газа (например, углекислого), который под давлением направляет на породу тонкий порошок корунда и освобождает палеонтологический объект от очень твердых пород. При препаровке все шире находит применение ультразвук, позволяющий не только удалять «пустую» породу, но и резать ее.

Химическая препаровка в лабораторной практике имеет большое значение. Для освобождения из породы скелетов различных организмов применяют щелочи и кислоты. Например, для освобождения органических скелетов граптолитов из кремнистых пород с успехом применяется плавиковая кислота. При освобождении раковин брахиопод и других беспозвоночных, а также позвоночных применяются кислоты, при этом, во избежание порчи скелета, обнаженная часть раковины или кость периодически замачивается в воде, просушивается и пропитывается раствором лака, пластмассы, не поддающихся действию кислоты.

Иногда для освобождения раковин от породы образец подвергают многократному нагреванию над газовой горелкой с последующим охлаждением в воде. Порода разрыхляется и отделяется от раковины. Того же результата можно достичь при замораживании образца, предварительно насыщенного водой в вакуумной установке. Оба эти приема находят ограниченное применение.

Отпечатки листьев, имеющие тонкие углистые пленки, предварительно мацерируются (обрабатываются смесью Шульце, состоящей из смеси бертолетовой соли с концентрированной азотной кислотой) для разрушения и растворения углистого вещества. Просветленная пленка переносится в разбавленный аммиак, затем промывается водой и алкоголем и заключается в канадский бальзам или другую подходящую среду. Обработка пленок кутикулы позволяет выяснить форму клеток, строение устьиц.

Рентгенокопия и применение рентгеновских снимков палеонтологических объектов, в том числе крупных плит, позволяют устанавливать взаимное расположение частей скелета до препаровки, указывают направление препаровки и позволяют обнаружить часто скрытые в породе органические остатки со всеми их деталями строения (например, морские лилии, офиуры, аммониты и др.)

Шлифы и пришлифовки. Фораминиферы, археоциаты, гидронидные, коралловые полипы, мшанки, раковины моллюсков, брахиопод, древесины изучаются в шлифах или пришлифовках. Для изучения возрастных изменений и деталей строения готовятся серии последовательных шлифов или пришлифовок. Большие успехи в изучении микроструктур скелета достигнуты в последнее время с помощью электронного сканирующего микроскопа.

Методы обработки остатков микроскопических организмов. Для извлечения остатков микроскопических организмов (фораминифер, радиолярий, остракод, диатомовых водорослей, спор и пыльцы) требуются

в каждом случае свои особые методы. Для изучения фораминифер и остракод породу предварительно дробят, размельчают, а затем размачивают. После многократной промывки в осадке остаются скелеты микроскопических организмов, которые после высушивания осадка отбираются под бинокуляром в особые камеры (камеры Франке).

Извлечение панцирей диатомовых водорослей достигается отмучиванием или применением тяжелых жидкостей (жидкости Туле — раствор иодистого калия и иодистой ртути с удельным весом 2,48—2,59) с последующим центрифугированием и приготовлением препаратов.

Споры и пыльца тоже хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, они известны из всех отложений геологического прошлого: континентальных, лагунных и морских. Вследствие своих малых размеров и относительной легкости пыльца и споры легко переносятся на большие расстояния и нередко встречаются в большом количестве. Анализ состава пыльцы и спор очень помогает восстанавливать историю развития наземной растительности. Этот анализ не лишен некоторых недостатков, таких, как трудность точного определения (до вида), полное разрушение спор и пыльцы растений некоторых видов, недостаточная разработка его основных приемов и теоретических основ. Но спорово-пыльцевой анализ очень полезен и широко используется при изучении пород из кернов буровых скважин, исследовании угольных пластов, сопоставлении морских и континентальных отложений при разработке детальной стратиграфии четвертичных отложений. Споры и пыльца чаще всего встречаются в глинах, углистых и битуминозных сланцах, алевролитах и мергелях. Для извлечения спор и пыльцы образцы пород предварительно размельчаются, размачиваются в чистой воде или с добавлением кислоты или щелочей; затем с помощью тяжелых жидкостей органические остатки отделяются от неорганических. Из выделенных таким образом спор и пыльцы изготавливают препараты, временные или постоянные. В последнем случае они помещаются в глицерин-желатин или специальные смолы.

Определение ископаемых. Обработанные и подготовленные к изучению окаменелости приобретают только тогда свое значение, когда они будут определены, т. е. когда будет установлено их положение в системе животного или растительного мира, их видовые и родовые названия, геологический возраст.

Для определения используется разнообразная литература (атласы, монографии, справочники), а также сравнение с коллекционным материалом. К числу главных пособий, к которым следует обращаться при первом знакомстве с группой, следует отнести справочники: «Основы палеонтологии» в 15 томах, изданные в СССР с 1958 по 1964 г.; A. H. Müller. *Lehrbuch der Paläozoologie*. Bd. I—III, 1963—1968; *Traité de Paléontologie* (Publié sous la direction de J. Piveteau), I—VII, 1952—1957; *Treatise on Invertebrate Paleontology*. (Directed and edited by R. C. Moor). Parts A—X, 1953—1970.

КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

Наука о классификации организмов носит название систематики, или таксономии (от греческих слов *taxis* — порядок, расположение, *nomos* — закон). Основателем научной систематики был шведский ученый Карл Линней (1707—1778). Он впервые систематизировал весь ботанический и зоологический материал, распределил его по таксономическим единицам, которые он предложил в виде подчиненных друг другу таксонов — царство, класс, отряд, род, вид, и ввел так назы-

ваемую бинаминальную (бинарную) номенклатуру, согласно которой каждый вид получает двойное название: родовое и видовое. Например, *Homo sapiens* L., *Canis familiaris* C a r l o, *Pinus silvestris* L. Первое слово — название рода, которое является основным: второе — название вида является, как правило, определяющим, подчеркивающим какие-либо особенности организма. В данном случае: *Homo* — человек, *sapiens* — мудрый; *Canis* — собака, *familiaris* — домашняя; *Pinus* — сосна, *silvestris* — обыкновенная (буквально — лесная). За видовым названием всегда следует фамилия автора (или авторов), впервые установившего и описавшего данный вид (L. — принятое сокращение фамилии К. Линнея). Все эти три названия пишутся на латинском языке. По закону приоритета действительным названием вида признается только первое название, опубликованное с соблюдением определенных правил, после выхода в свет 10-го издания книги К. Линнея «Система природы» (1758). Названия видов, опубликованные до 1758 г., закону приоритета не подчиняются. Все другие названия вида, предложенные для тех же форм позднее, считаются синонимами. Если одно и то же название дано представителям разных групп, то одно из них, предложенное позднее, считается гомонимом и является недействительным.

Система Линнея была искусственной, так как он исходил из представлений о постоянстве числа видов в природе и их неизменяемости. Но предложенные Линнеем таксономические единицы оказались жизненными и до сих пор являются основой систематики; позднее к его таксонам были добавлены тип, семейство.

В настоящее время принимается следующее соподчинение таксономических категорий:

Царство

Тип

Класс

Отряд (в ботанике Порядок)

Семейство

Род

Вид

Низшей таксономической единицей является вид. Вид состоит из популяций, особи которой фактически или потенциально скрещиваются между собой и находятся в репродуктивной изоляции по отношению к особям другого вида. Вид обладает общим генофондом и представляет собой экологическое единство, хотя и состоящее из отдельных особей, но взаимодействующее с другими видами, обитающими в этой среде как единое целое. Если вид состоит из двух или более подвидов, то его называют политипическим. В таком случае название подвида состоит из трех слов. Например, если вид *Barremites difficilis* состоит из двух подвидов, то подвид, к которому относится типовой экземпляр, несет то же название, что и вид, и именуется «номинальным» подвидом — *Barremites difficilis difficilis*; второй подвид отличается от первого по третьему слову — *Barremites difficilis subdifficilis*. Если вид не разделяется на подвиды, то его называют монотипическим. Виды объединяются в род, роды — в семейство, семейства — в отряд, отряды — в класс, классы — в тип. В некоторых случаях пользуются дополнительными единицами, такими, как надотряд и подотряд, надсемейство и подсемейство и т. д. Все таксоны, за исключением классов и типов, имеют так называемый «тип» — своеобразный справочный эталон, определяющий приложение научного названия к таксону. Типом вида служит наиболее характерный экземпляр — голо-

тип, типом рода — типовой вид, семейства — номинальный род, на котором основано название семейства.

Главная задача систематики состоит в построении системы органического мира на основании выяснения действительных родственных взаимоотношений между различными таксонами во времени и пространстве. Систематика изучает элементы многообразия органического мира, их взаимоотношение и соподчинение.

По принципу построения все системы разделяются на искусственные и филогенетические. Первые основываются на отдельных условно взятых отчетливых признаках и используются для наиболее удобного определения и классификации (например, членики стеблей морских лилий) или применяются к частям скелета, которые еще недостаточно изучены или находятся в ископаемом состоянии отдельно от остальных частей тела. К таковым относятся конодонты, аптихи, ринхолиты. Все таксономические категории в искусственных системах условны.

Филогенетическая систематика опирается на учение Дарвина, основывается на сумме признаков и стремится к установлению действительных родственных отношений по происхождению. Важнейшим принципом этой систематики является представление, что любая таксономическая категория есть конкретный этап или совокупность связанных между собой конкретных этапов филогенеза. Филогения — история групп организмов с установлением их родственных связей; филогенетические отношения — это отношения представителей данной группы между собой в родословном дереве. Поэтому вид, род, семейство и другие категории — это группы различного филогенетического объема, но связанные единством происхождения, своим эволюционным путем.

Слово «эволюция» (evolutio — развитие) в настоящее время принимается как синоним выражения «историческое развитие»; при этом слово «эволюция» можно применять, когда говорят о развитии какого-либо вида или рода (эволюция рода лошади), или целой группы организмов (эволюция класса рыб, класса млекопитающих), или всего органического мира (эволюция растений и животных).

В настоящей книге принята следующая система животных и растений:

Царство животных

Одноклеточные

✓ Тип Простейшие (Protozoa)

Низшие многоклеточные (Parazoa)

✓ Тип Губки (Spongia)

✓ Тип Археоциаты (Archaeocyathi)

Губко- и археоциатоподобные организмы

Высшие многоклеточные (Eumetazoa)

Двухслойные, или лучистые (Radiata)

✓ Тип Кишечнополостные (Coelenterata)

Тип Гребневика (Stenophora)

Трехслойные, или двустороннесимметричные (Bilateralia)

а) Первичноротые (Protostomia)

Тип Низшие черви (Scolecida)

✓ Тип Кольчатые черви (Annelida)

Тип Первичнотрахеи (Protracheata)

✓ Тип Членистоногие (Arthropoda)

✓ Тип Моллюски (Mollusca)

✓ Тип Мшанки (Bryozoa)

- ✓ Тип Брахиоподы (Brachiopoda)
- 5) Вторичноротые (Deuterostomia)
 - ✓ Тип Иглокожие (Echinodermata)
 - Тип Погонофоры (Pogonophora)
 - ✓ Тип Полухордовые (Hemichordata)
 - ✓ Тип Хордовые (Chordata)

Царство растений

Низшие растения (Thallophyta)

Бактерии, грибы, водоросли.

Высшие растения (Cormophyta)

Тип Псилофитовидные (Psilopsida)

Тип Моховидные (Bryopsida)

Тип Плауновидные (Lycopside)

Тип Членистостебельные (Sphenopsida)

Тип Папоротниковидные (Pteropsida)

Класс Бессеменные (Aspermae)

Класс Голосеменные (Gymnospermae)

Класс Покрытосеменные (Angiospermae)

ЗНАЧЕНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИИ ДЛЯ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Основные этапы развития палеонтологии. Окаменелости, встречаемые в земных слоях, издавна привлекали внимание исследователей, но лишь немногие (Леонардо да Винчи, 1452—1529, наш великий соотечественник М. В. Ломоносов и некоторые другие) правильно считали эти окаменелости остатками некогда живших организмов. Продолжительное время существовало мнение, что окаменелости представляют собой проявление особой «пластической» силы, «игру природы» или, наконец, остатки растений и животных, погибших во время «всемирного потоп». На основании изучения находок семян и плодов даже устанавливалось время года, когда произошел «потоп».

Первые палеонтологические сборы в России начались после указа Петра I (1718), изданного в связи с основанием Кунсткамеры, из которой развились все естественноисторические музеи Академии наук. Среди представителей передовой науки прошлого одно из первых мест принадлежит М. В. Ломоносову (1711—1765), который заслуженно считается основоположником естественнонаучного материализма в России. М. В. Ломоносов отвергал представления о «всемирном потопе» и объяснял происхождение осадочных горных пород образованием их в морских бассейнах. Ископаемые моллюски («черепокожие»), встречаемые в этих слоях, обязаны своим происхождением морям, существовавшим здесь в прошедшие геологические эпохи. Ломоносов представлял себе смену различных периодов жизни на Земле как последовательное чередование наступания и отступления морей, объясняя эти явления в первую очередь медленными вековыми колебаниями суши. Ломоносов правильно объяснил происхождение янтаря из ископаемой смолы деревьев, образно описав, как попали и захоронились в этой смоле разнообразные «червяки и другие гадины».

В течение XVII и особенно XVIII в. шло накопление фактического материала по всем разделам естествознания. Ш. Бонне (1720—1793), Ж. Бюффон (1707—1788), П. Паллас (1741—1811) выска-

зывали отдельные мысли о развитии организмов, которые из-за отсутствия достаточного числа фактов не связывались в единую теорию эволюции. Господствовало мнение о постоянстве и неизменяемости видов, усиленно поддерживаемое духовенством.



Рис. 5. Михаил Васильевич Ломоносов (1711—1765)

К началу XIX в. возникли реальные предпосылки для создания палеонтологии как науки. У ее истоков стояли Уильям Смит, Жан Батист Ламарк, Жорж Кювье и Адольф Броньяр.

Уильям Смит (1769—1839) английский инженер и топограф, занимаясь геологическими и топографическими исследованиями, пришел к мысли о возможности использовать органические остатки, встреченные в разных слоях, для их определения. Смит установил, что слои, одновременные по возрасту, развитые в разных районах Англии, заключают сходные органические остатки, а разновременные — отличаются составом заключенных в них ископаемых. Смит составил для Англии первый стратиграфический разрез, в котором выделил 23 слоя. Каждый слой имел свое собственное название, связанное либо с местом распространения (например, «Фуллерова земля») или какими-то внешними

особенностями («Лесной мрамор», «Коралловые слои»). Смит наносил на топографическую карту выходы на дневную поверхность каждого слоя (или нескольких объединенных вместе) и для наглядности раскрашивал их разными цветами. Так родилась первая геологическая карта

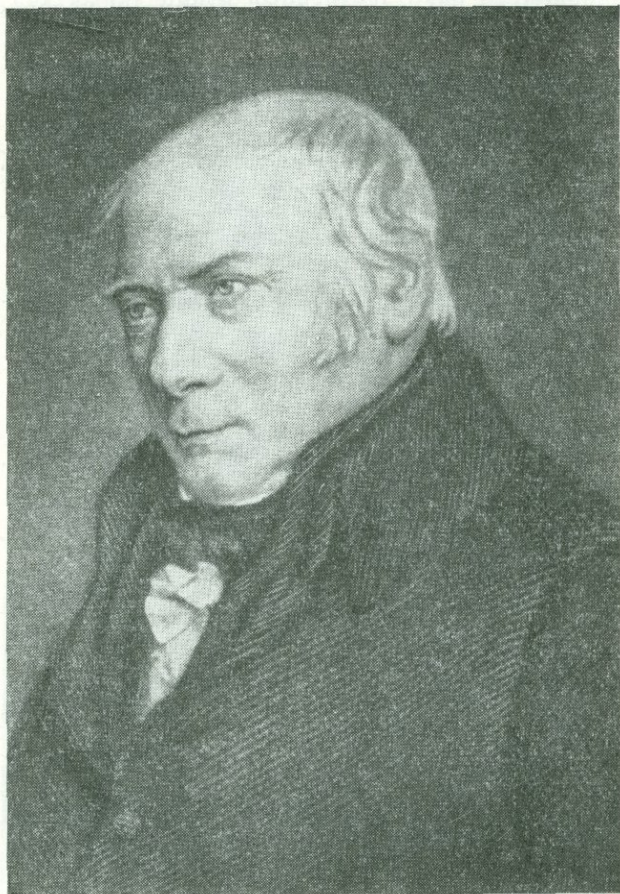


Рис. 6. Уильям Смит (1769—1839)

Англии, изданная в 1815 г. Идея составления геологической карты с использованием органических остатков для выделения отдельных слоев оказалась очень плодотворной. Бакленд, первый профессор геологии оксфордского университета, предложил в 1818 г. классификацию стратиграфических подразделений в виде иерархической лестницы, подобно систематике, рекомендованной Линнеем для органического мира. Бакленд выделил следующие категории: класс, порядок, формация, слой. Палеонтологический метод Смита и принцип классификации Бакленда натолкнули геологов на мысль о выделении (1818—1841) формаций (мел, юра и т. д.) и классов (палеозой, мезозой), которые в дальнейшем легли в основу существующей сейчас геохронологической шкалы.

Жан Батист Ламарк (1744—1829), современник Смита, французский натуралист, зоолог и ботаник, впервые разработал последовательное, хотя и не лишенное недостатков учение о развитии органического

мира из простейших форм жизни. Развитие шло путем естественной «градации» от более простых форм, не имеющих нервов и пищеварительной системы к все более сложным, обладающим сложной нервной и кровеносной системами, при этом движущей силой развития являлось «стремление природы к прогрессу», установленное творцом. Правильная градация, по Ламарку, нарушалась внешними условиями, которые

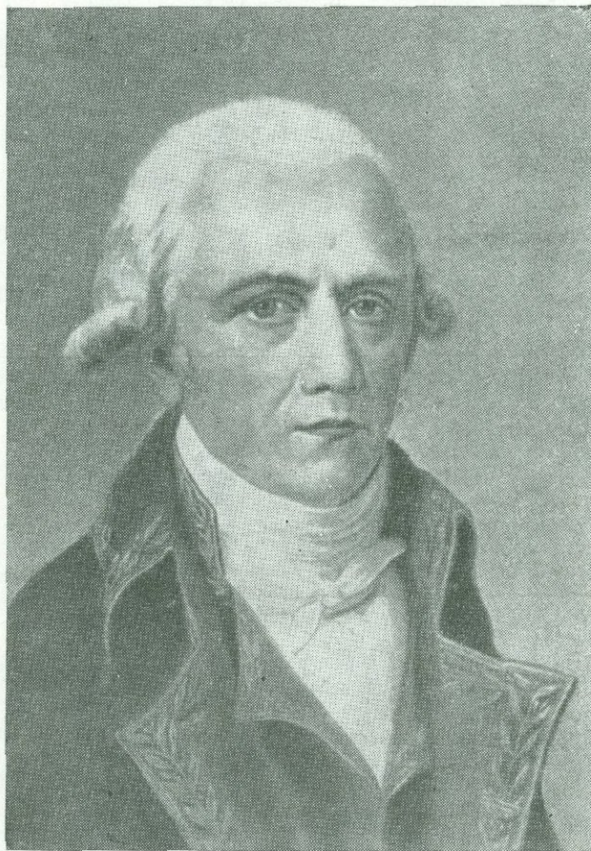


Рис. 7. Жан Батист Ламарк (1744—1829)

воздействовали либо прямо (растения и низшие животные), либо косвенно, через нервную систему (высшие организмы). Изменчивость, по Ламарку, связана с развитием и деятельностью органов. Употребление какого-либо органа развивает его, увеличивает и придает ему силу, наоборот, неупотребление приводит к ослаблению и редукции. Изменение внешних условий вызывает изменение потребностей, а это влечет за собой изменение органов; все, что было приобретено или изменилось в течение индивидуальной жизни, сохраняется благодаря наследственности и передается потомству. Так Ламарк создал теорию наследования приобретенных признаков и изменчивости, соответствующей потребностям внешней среды. Но Ламарк не смог выяснить, каким образом изменчивость становится достоянием последующих поколений.

Ламарк явился основателем зоологии и палеонтологии беспозвоночных (он предложил термины «беспозвоночные» и «биология»). Ге-

ниальная эволюционная идея Ламарка, на полстолетия опередившая его время, не нашла отклика у современников, потому что противоречила господствующей точке зрения о постоянстве видов и не признавала реальности вида.

Жорж Кювье (1769—1832), ровесник Смита и современник Ламарка, известен как выдающийся выразитель идеи неизменяемости органи-



Рис. 8. Жорж Кювье (1769—1832)

ческого мира и одновременно как противник Ламарка и Сент-Илера. Свою теорию постоянства и неизменяемости видов Кювье основывал на двух принципах: принципе корреляции и принципе условий существования, при которых неизменность вида входила в организованность и упорядоченность природы. В соответствии с первым принципом, всякое организованное существо образует единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели. В соответствии со вторым принципом различные части тела животного соединены друг с другом таким образом, чтобы животное могло существовать в его взаимоотношениях с окружающими существами. Оба теоретических обобщения были телеологичны, но послужили основой для создания теории планов строения, по которым все животные по строению нервной си-

стемы были разделены на 4 типа: позвоночных, моллюсков, членистых и лучистых. Принципы корреляции и условия существования были установлены Кювье при сравнительно-анатомическом исследовании нервной системы, кровообращения, дыхания и органов воспроизведения у различных классов моллюсков — брюхоногих, головоногих и безголовых (так называл Кювье двустворчатых), червей

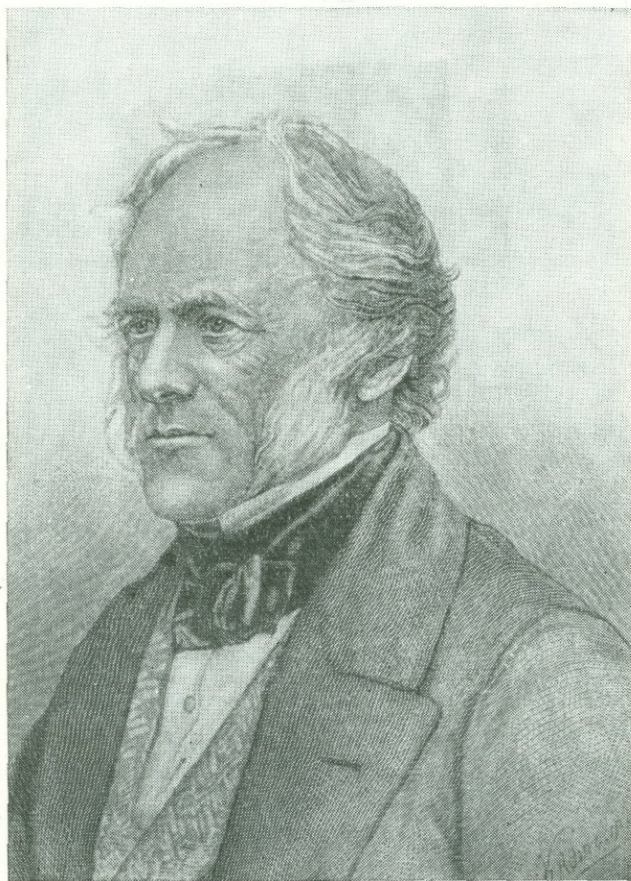


Рис. 9. Чарлз Ляйель (1797—1875)

и насекомых. Этими работами Кювье заложил основы сравнительной анатомии.

Изучая остатки вымерших животных, он установил, что существовала смена органических форм во времени, что при переходе от древних геологических отложений к более поздним возрастает сходство вымерших животных с современными. Исчезновение в земных слоях одних форм и появление новых связано с периодическими катастрофами.

Заслуги Кювье, несмотря на допущенные им теоретические ошибки (защита идеи постоянства видов, разработка теории катастроф), безусловно, огромны; его исследования по палеонтологии, сравнительной анатомии создали предпосылки для появления и развития дарвинизма.

Не меньшую роль для развития палеонтологии сыграли работы

английского ученого **Чарлза Ляйеля (1797—1875)**. В своем капитальном труде «Основы геологии» Ляйель, на основании большого фактического материала показал, что преобразование Земли в геологическом прошлом происходило не путем катастроф или внезапных революций, а под постепенным воздействием разнообразных процессов как внешних (экзогенных), так и внутренних (эндогенных). В соответствии с длительными изменениями окружающей неорганической среды медленно и постепенно изменялись растительный и животный мир. Ляйель предлагал тщательно изучать процессы, идущие в настоящее время на Земле. Эта простая мысль получила название принципа, или теории, актуализма.

Теория актуализма — «настоящее есть ключ к познанию прошлого», — предложенная Ляйелем, была основана на трех предпосылках: а) силы, преобразующие земной шар, единообразны, б) эти силы действуют непрерывно и без катастроф, в) малозаметные изменения суммируются и приводят к крупным изменениям. Теория Ляйеля дала толчок дальнейшему развитию эволюционной теории, хотя он сам вначале был противником изменчивости видов.

Нельзя не отметить также **Сент-Илера (1772—1844)**, современника и противника Кювье, сторонника изменчивости видов. Сент-Илер, разрабатывая идею единства плана строения животных, имеющих естественное происхождение, сформулировал ряд теоретических обобщений, в том числе принцип гомологии, принцип соотношения органов. Органы, выполняющие различные функции, часто имеют сходное строение и происхождение (гомологичные органы). Этот принцип гомологии позволил установить общие принципы морфологии. Развитие организмов по Сент-Илеру происходит при изменяющемся воздействии внешней среды на организм и при возникновении внезапных отклонений в зародышевом развитии. В нашумевшем научном споре с Кювье о планах строения, в котором столкнулись две противоположные точки зрения: идеалистическая и материалистическая, — Сент-Илер временно потерпел поражение.

Позднее **Карл Рулье (1814—1858)**, профессор Московского университета, читавший первый самостоятельный курс палеонтологии, решительно опровергал идею постоянства видов и высоко оценивал идеи трансформизма, развиваемые Ламарком и Сент-Илером. Но за свои передовые идеи Рулье подвергался преследованиям и вынужден был оставить университет.

Несмотря на ожесточенную борьбу мнений, в первой половине XIX в. были созданы все предпосылки для разработки эволюционной теории Дарвина. К этому времени были накоплены данные о наследственности и изменчивости, о эмбриональном развитии организмов (исследования Бэра), о клеточном строении (Шлейден и Шванн), о искусственном отборе, применяемом при селекции животных.

Палеонтология и дарвинизм. Выдающимся событием в развитии естественных наук явился знаменитый труд Дарвина «Происхождение видов» (1859).

Чарлз Дарвин (1809—1882) поставил биологию на научную основу, установив изменчивость видов и преемственность между ними и объяснив пути эволюции органического мира. Дарвин подошел к решению проблемы многообразия видов и проблеме целесообразности строения и функции организмов с материалистических позиций. Опираясь на многовековой опыт человека по выведению культурных растений и домашних животных, на достижения различных отраслей современных ему биологических и геологических наук: систематики, морфологии, эмбрио-

логии, биогеографии, палеонтологии, стратиграфии и исторической геологии, — Дарвин показал, что современный органический мир со всем своим многообразием и удивительной приспособленностью форм является итогом сложной эволюции, которая длилась многие и многие миллионы лет. Движущей силой процесса исторического развития органического мира являются законы изменчивости, наследственности и естественного отбора. Борьба за существование и

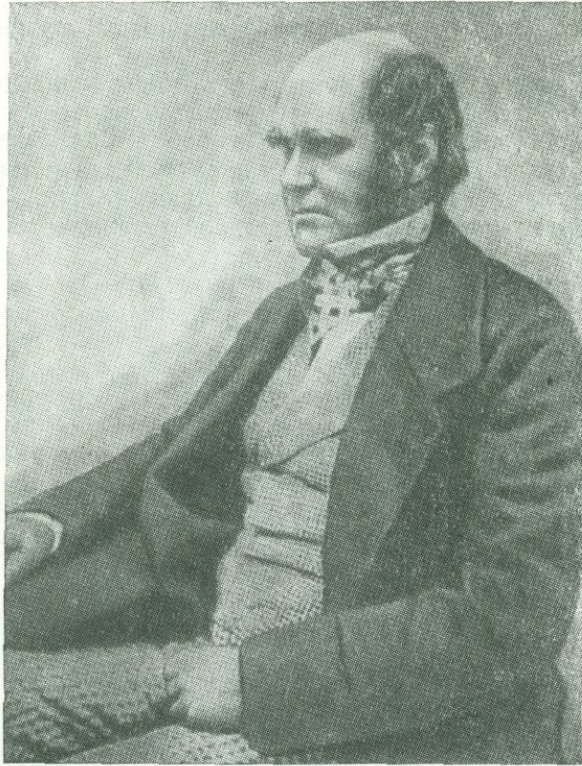


Рис. 10. Чарлз Дарвин (1809—1882) в год опубликования книги «Происхождение видов» (1859)

естественный отбор, представляющий не что иное, как избирательное переживание наиболее приспособленных и преимущественное размножение особей с полезными отклонениями, создают ту приспособленность животных и растений к условиям существования, которую мы наблюдаем в природе.

Естественный отбор ведет к расхождению признаков отдельных особей — дивергенции, к возникновению новых видов и приспособлению к новым условиям существования. По Дарвину, эволюционный процесс носит в основном дивергентный и приспособительный характер.

Всю историю растительного и животного мира Дарвин представил в виде двух стволов общего дерева. «Зеленые ветви с распускающимися почками представляют живущие виды, а ветви предшествующих годов соответствуют длинному ряду вымерших видов... С начала жизни этого дерева много сучьев и ветвей засохло и обвалилось; эти упавшие ветви различной величины представляют собой целые отряды,

семейства и роды, не имеющие живых представителей и известные нам только по ископаемым остаткам» (Ч. Дарвин. Происхождение видов. М., Сельхозгиз, 1952).

Историческое развитие не всегда идет только дивергентно. Естественный отбор приводит в некоторых случаях к сходству признаков,

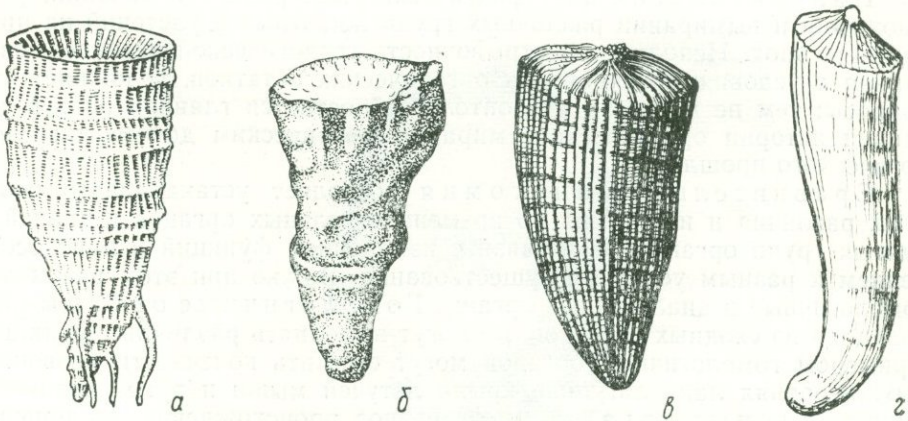


Рис. 11. Конвергентное сходство у прикрепленных животных: а — четырехлучевой коралл *Omphyma*; б — брахиопода *Richthofenia*; в — двустворчатый моллюск из отряда рудистов; г — усоногий рак *Pyrgoma*

или конвергенции. В результате этого организмы, относящиеся к разным систематическим группам, внешне приобретают сходные признаки. Например: рыба — ихтиозавр (водное пресмыкающееся) — дельфин (водное млекопитающее); туррилла (брюхоногий моллюск) — турриллитес (аммонит); четырехлучевой коралл — рихтгофения (брахиопода) — рудист (двустворчатый моллюск) — усоногий рак (рис. 11, 12).

Теория Дарвина получила широкое распространение и явилась поворотным пунктом в развитии всех естественных наук. Она заставила по-новому подойти к определению относительного возраста слоев. В свете новых воззрений любой комплекс ископаемых должен был рассматриваться как определенный этап развития органического мира, которому нужно найти место в филогенетическом древе животного или растительного мира; стало ясно, что следует изучать время и место появления соответствующих организмов, пути их расселения, ареалы их распространения, время и место вымирания.

Дарвин установил принцип необратимости эволюционного процесса, по которому организм не может вернуться к предшествующему своему состоянию, даже если он попадает в условия, совершенно идентичные условиям существования своих пред-

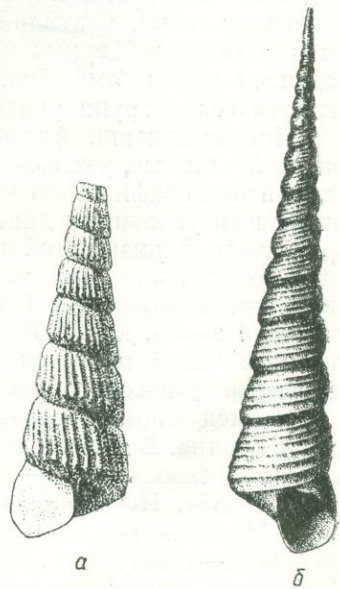


Рис. 12. Конвергентное сходство у ползающих моллюсков: а — аммонит *Turrilites*; б — брюхоногий моллюск *Turritella*

ков. Этот закон имеет особо важное значение для различного рода биостратиграфических исследований.

Филогения разрабатывается тремя методами (метод тройного параллелизма Геккеля): палеонтологическим, сравнительно-анатомическим и эмбриологическим.

Палеонтология дает фактический материал о появлении, размножении и вымирании различных групп животных и растений на протяжении эпох. Неполнота и отрывочность геологической летописи, связанная с условиями сохранения органических остатков, усложняет эти вопросы; тем не менее за палеонтологией остается главная роль в создании истории органического мира по фактическим документам геологического прошлого.

Сравнительная анатомия позволяет устанавливать сходство, различия и изменения во времени отдельных органов и тканей у разных групп организмов в связи с изменением функций и приспособлением к разным условиям существования. Важно при этом различать гомологичные и аналогичные органы. Гомологичные органы развиваются из сходных зачатков, но могут выполнять различные функции. Примером гомологичных органов могут служить конечности позвоночных: передняя лапа лягушки, крыло летучей мыши и рука человека. Аналогичные органы имеют разное происхождение, но приспособлены для выполнения одной и той же функции. Например, жабры рыб, легкие других позвоночных; крылья насекомых и крылья птиц.

Эмбриология помогает установить систематическое положение той или иной группы организмов, выяснить ее происхождение и родственные связи. Например, у зародышей наземных животных (млекопитающих, птиц, рептилий) на очень ранней стадии развития появляются зачатки жаберных щелей, соответствующие зачаткам жабр у зародышей рыб и амфибий. Сходство зародышей животных разных систематических групп указывает на общность их происхождения.

При выяснении филогенеза нельзя забывать также и биогеографические данные, указывающие на то, что фауны и флоры в любой зооили фитогеографической провинции связаны не только с физико-географическими условиями данных областей, но и с историческим развитием органической жизни этой области.

Этот параллелизм между данными палеонтологии, сравнительной анатомии и онтогении Геккель сформулировал как основной биогенетический закон, который гласит, что онтогенез (индивидуальное развитие организма) является очень кратким и быстрым повторением филогенеза (исторического развития данного вида).

Последующие исследователи углубляли и совершенствовали теорию Дарвина. Видными эволюционистами-палеонтологами после Дарвина были Геккель (1834—1919), Долло (1857—1931), В. О. Ковалевский (1842—1883), Неймайр (1845—1890), А. П. Карпинский (1847—1936), С. Н. Никитин (1850—1909), А. П. Павлов (1854—1929), Н. И. Андрусов (1861—1924), К. А. Тимирязев (1843—1920), А. А. Борисяк (1872—1944), А. Н. Северцов (1866—1936) и многие другие.

В. О. Ковалевский явился одним из основателей эволюционной палеонтологии. Его работы наглядно показали возможность освещения вымерших групп по разрозненным палеонтологическим материалам, важность изучения ископаемого скелета в связи с образом жизни животного и важность морфо-функционального анализа изучаемого скелета. Сравнительное изучение близких форм вело к установлению направления их эволюции и выяснению их филогенетических отношений.

Важным достижением В. О. Ковалевского было установление прин-

ципа адаптивной радиации (термин, предложенный позднее американским палеонтологом Осборном), уже намеченного Дарвиным, который подчеркивал широкую приспособительную дивергенцию в различных и разнообразных направлениях: представители господствующей группы широко распространяются и приспосабливаются к самым раз-

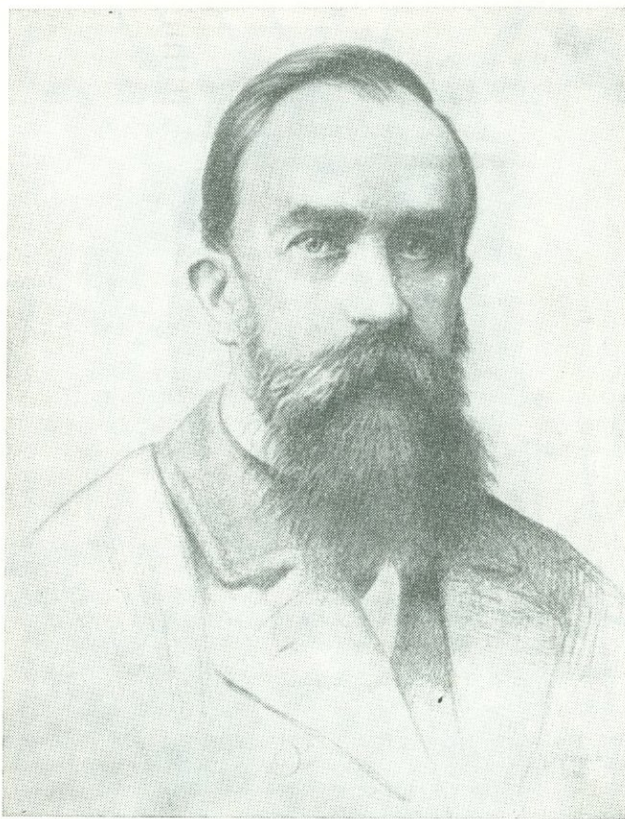


Рис. 13. Владимир Онуфриевич Ковалевский
(1842—1883)

нообразным условиям обитания. Например, млекопитающие в поисках пищи и защиты от врагов приспособляются к разным условиям существования, занимая различные экологические ниши; при этом происходят большие изменения в строении тела, в первую очередь в строении зубной системы и конечностей. Животные приспособляются к плаванию, зарыванию, бегу, лазанию по деревьям, летанию (рис. 15), и соответственно у них изменяются строение конечностей, зубная система, органы пищеварения.

Положение животного или растения в сообществе характеризуется экологической нишей, которая определяется образом жизни организма, его взаимоотношением с другими организмами и неживой природой.

В общем, в течение последних ста лет был собран обширный фактический материал и установлены законы исторического развития, которые могут быть сведены к следующим основным положениям.

I. Эволюционные изменения являются приспособлениями к изме-

няющимся условиям среды и возникают и развиваются в итоге естественного отбора. Одни приспособления могут иметь более общее значение и обуславливать высокую пластичность организации животного и растения, позволяющую ему обитать в разнообразных условиях среды; они открывают путь к дальнейшим эволюционным преобразовани-



Рис. 14. Алексей Алексеевич Борисяк (1872—1944)

ям. Другие приспособления имеют более частное, узкое значение и делают организм привязанным к строго определенным условиям среды. Они часто носят характер узкой специализации и тем самым ограничивают возможность дальнейшей прогрессивной эволюции. Так, например, у прикрепленных организмов и паразитов нередко редуцируются органы движения, зрения, кишечника и т. д.

2. Эволюция в целом, вероятно, монофилетична, т. е. развитие происходило от одного общего корня при все возрастающем расхождении (дивергенции) эволюционирующих ветвей.

3. Отдельные части и органы животного коррелятивно взаимосвязаны и представляют собой единый организм (закон корреляции Кювье).

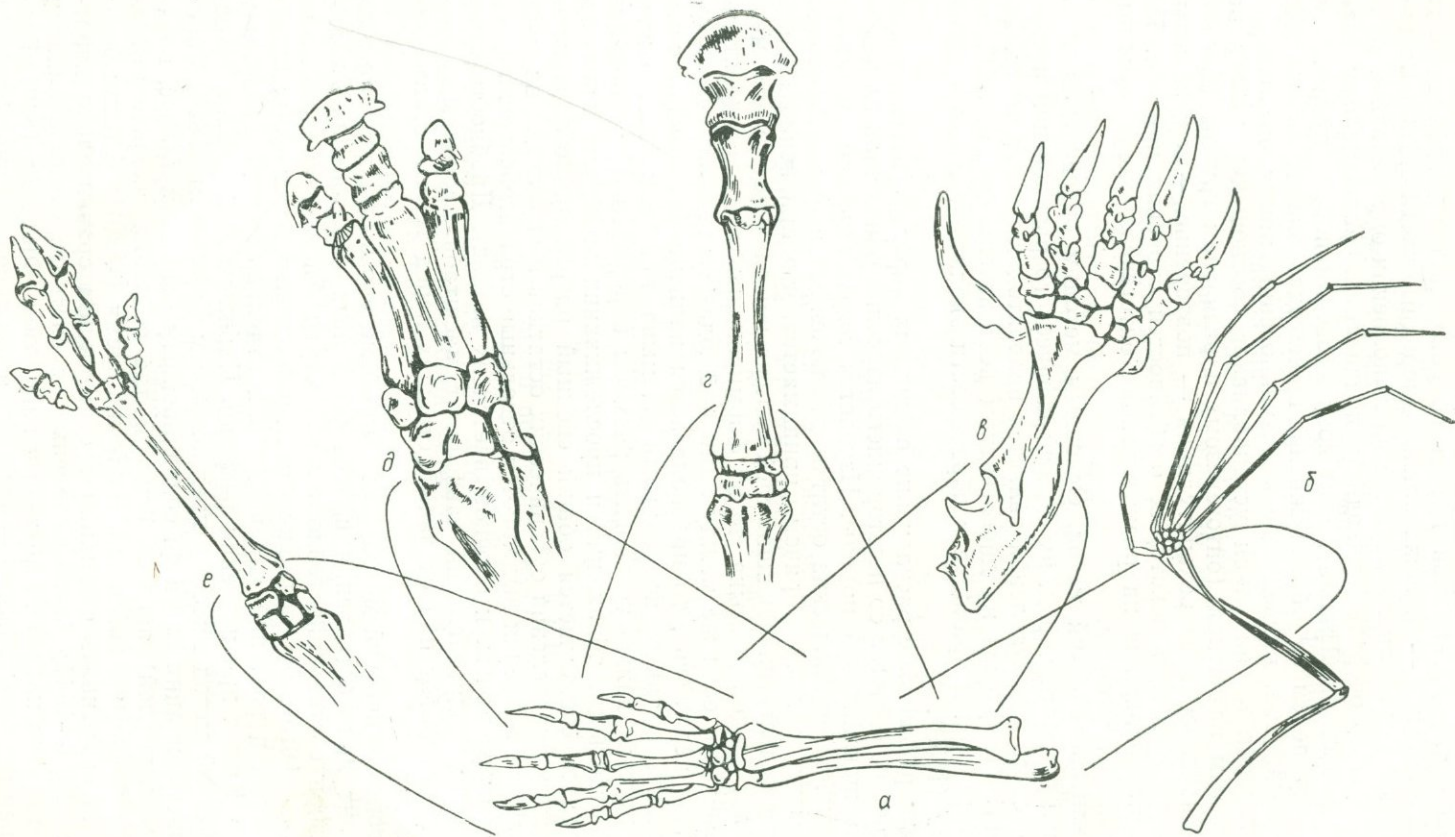


Рис. 15. Пример адаптивной радиации. Изменение конечностей у млекопитающих. Конечности: *а* — щетинистого ежа; *б* — летучей мыши; *в* — крота; *г* — лошади; *д* — носорога; *е* — оленя

4. Эволюция организмов в целом, как и вообще всякое развитие, — процесс необратимый (принцип Дарвина).

5. Эволюция организмов всегда сопровождается дифференциацией частей и органов — первоначально однородные части организма дифференцируются и специализируются на выполнении определенной функции, что, в свою очередь, приводит к подчинению частей целому (происходит процесс интеграции). При возникновении новой группы, чему способствует перемена образа жизни, происходят значительные перестройки организма, приводящие к возникновению новых органов.

6. Биогенетический закон устанавливает соотношение между индивидуальным развитием (онтогенезом) и развитием группы (филогенезом). Значение имеет рекапитуляция — повторение — в ходе индивидуального развития некоторых особенностей строения предков. Изменения, происходящие на разных этапах онтогенеза, могут изменить направление филогенеза.

• **Палеонтологический метод.** Основным методом определения относительного возраста пород, их стратиграфического расчленения и стратиграфического сопоставления является палеонтологический метод. Его применение базируется на дивергентном поступательном развитии органического мира и принципе необратимости эволюции, установленных Дарвиным (1859).

Стратиграфическое расчленение осадочных пород, развитых в данном районе, начинается со всестороннего изучения обнажений или скважин, вскрывающих эти породы. Изучается литологический состав отдельных слоев, органические остатки, заключенные в них, взаимоотношения между слоями, причем принимается, что при ненарушенном залегании каждый вышележащий слой моложе нижележащего; если между ними нет следов размыва, то их формирование шло последовательно без перерыва; если же между ними наблюдается стратиграфическое или угловое несогласие, то предполагается наличие перерыва в осадконакоплении, а также возможность размыва нижележащих слоев. В таких случаях важно установить размеры перерывов. На основании изучения отдельных обнажений и прослеживания по простиранию отдельных слоев составляется общий сводный разрез данного региона. На основании определения органических остатков и выяснения их стратиграфического значения выделяются отдельные стратиграфические единицы, или стратона, и обосновывается их возраст. Дробность стратиграфических подразделений зависит от масштаба проводимых геологосъемочных работ или от задач, стоящих перед тематическими исследованиями.

Палеонтологический метод, как было отмечено выше, впервые применил Смит при составлении шкалы осадочных образований Англии (1799) и при составлении геологической карты Англии, Уэллса и юга Шотландии (1815). Эту возможность использования ископаемых остатков животных и растений для выделения отдельных слоев применили Броньяр и Кювье при изучении разрезов Парижского бассейна. Палеонтологический метод вместе с предложенным Баклендом (1818) принципом классификации слоев по соподчиненным единицам (класс, порядок, формация, слой) явились основой для создания геохронологической и стратиграфической шкал. В это же время (1820) в Англии было предложено объединять формации в системы. За сравнительно короткий срок (1818—1841) были выделены все системы, существующие в настоящее время: палеозой, мезозой и кайнозой (Филлипс, 1840). Возникла новая отрасль геологии — стратиграфия, перед которой были поставлены две взаимно связанные задачи: 1) стратиграфическое расчле-

нение разреза, 2) стратиграфическая корреляция удаленных друг от друга разрезов. В соответствии с господствующим в первой половине XIX в. мнением о постоянстве и неизменяемости видов, предполагалось, что в конце каждого периода фауна и флора уничтожались катастрофами и в начале каждого последующего создавались заново. Подобная смена состава происходила одновременно на всем земном шаре.

Известный французский палеонтолог д'Орбиньи (1802—1857) в 1842 г. предложил разделять системы на ярусы — стратиграфические подразделения, объединяющие группы слоев, часто разного литологического состава, но заключающие характерную для каждого яруса фауну. Каждый ярус д'Орбиньи называл по местонахождению типичного разреза: например, оксфордский ярус юрской системы — Оксфорд, Англия; барремский ярус меловой системы — Баррем, Франция.

Несколько позднее, в 1856—1858 гг., Оппель (1831—1865) предложил ярусы разделить на более дробные стратоны — зоны, отмечая, что каждая зона содержит характерные виды, отличные от видов, встречаемых в выше- и нижележащих слоях. Оппель дал первое зональное деление юрских отложений Западной Европы и предложил каждую зону называть по характерному виду, или «виду-индексу».

Палеонтологический метод казался простым и практически удобным, так как расчленение и увязка разрезов производилась на сравнительно небольшой территории Западной Европы. Для всех геологов первой половины XIX в. ископаемые организмы были только свидетелями определенных слоев и еще не стали звеньями непрерывной цепи жизни, которыми их сделала эволюционная теория Дарвина. Благодаря усилиям Дарвина палеонтология превратилась в эволюционную науку; любые ископаемые остатки стали памятниками длительной истории жизни на земле. Однако Дарвин отметил, что геологическая летопись несовершенна и отличается неполнотой; значительная часть этих памятников истории жизни на земле была разрушена и исчезла бесследно. Тем не менее имеющиеся палеонтологические документы представляют большую ценность для расчленения и корреляции разрезов. Фауна и флора из отложений любой системы по уровню высоты организации всегда будет промежуточной между фаунами и флорами предшествующего и последующего периодов. Особое внимание Дарвин обратил на кажущееся внезапным появление в кембрии разнообразных представителей животного мира, объясняя отсутствие таковых в более древних отложениях докембрия метаморфизмом докембрийских пород, предполагаемым их нахождением под толщей воды в океанах. Не менее важной проблемой была проблема геологической синхронности отложений, развитых на удаленных территориях, относимых по палеонтологическим остаткам к одним и тем же стратиграфическим подразделениям.

К концу XIX в. был накоплен большой фактический материал по стратиграфии, и на первой сессии Международного геологического конгресса, состоявшейся в Париже в 1878 г., была создана комиссия по подготовке унификации стратиграфической терминологии, а на второй сессии в Болонье (1884 г.) были утверждены следующие геохронологические и стратиграфические единицы:

Геохронологические единицы

Эра
Период
Эпоха
Век

Хрол

Стратиграфические единицы

Группа
Система
Отдел, или серия
Ярус

зона

На VIII сессии геологического конгресса, состоявшейся в Париже в 1900 г., была отвергнута группа как высшая стратиграфическая единица и взамен не было принято соответствующего названия. Но, в свою очередь, в качестве стратиграфической единицы пятого порядка была добавлена зона без геохронологического эквивалента. Сейчас для зоны используется несколько терминов: время, фаза или момент. В последнее время вместо группы находят применение термин эратема.

• Стратиграфические и геохронологические подразделения взаимно связаны; стратиграфические подразделения отвечают отложениям, а соответствующие им геохронологические подразделения являются временными этапами развития Земли и ее органического мира.

В последнее время в связи с накоплением нового фактического материала вновь повысился интерес к вопросам стратиграфической классификации и номенклатуры. Американские стратиграфы предложили выделять три основные категории стратиграфических подразделений: хроностратиграфические, литостратиграфические и биостратиграфические. К хроностратиграфическим отложениям относятся породы, образовавшиеся в течение определенного отрезка времени. Их границы должны представлять изохронные (одновозрастные) поверхности, не зависящие от литологического состава отложений и определяемые их палеонтологической характеристикой. Литостратиграфические единицы представляют собой комплексы отложений, выделенные по литологическим признакам и по закономерностям их накопления. В странах, говорящих на английском языке, приняты: группа, формация, член (member) и слой. Они рассматриваются в качестве региональных единиц и выделяются как определенные комплексы осадочных, магматических и метаморфических пород, ясно отграниченные от смежных комплексов, литологически легко опознаваемые в поле, имеющие достаточно широкое площадное распространение. В нашей стране в качестве вспомогательных единиц приняты: серия, свита, пачка.

• К биостратиграфическим единицам относятся единицы, выделяемые на основе палеонтологической характеристики. К ним относится в настоящее время только зона, но фактически должны быть отнесены все остальные стратиграфические единицы: группа (или эратема), система, отдел, или серия, ярус, подъярус, зона.

В настоящее время выделены пять групп (или эр): архейская, протерозойская, палеозойская, мезозойская и кайнозойская (рис. 16). Две первые объединяются в криптозой, или этап скрытой жизни; органические остатки в них крайне редки и часто проблематичны. Последующие три группы: палеозойская, мезозойская и кайнозойская — объединяются в фанерозой, или этап явной жизни (Чэдвик, 1930). К ним приурочены многочисленные органические остатки. В настоящее время предлагается палеозойскую группу разделить на две самостоятельные: собственно палеозойскую и метазойскую (Друщиц, Шиманский, 1962). Следует отметить, что архейская и протерозойская группы по продолжительности времени значительно превышают все группы фанерозоя, вместе взятые. Продолжительность только одного верхнего протерозоя, или рифея, составляет около 1 млрд. лет, что почти вдвое больше всего фанерозоя (см. рис. 16). Группы выделяются на основании изменений крупных таксонов, главным образом отрядов, подклассов и даже классов (см. пятую часть учебника). Системы выделяются на основании изменений в составе менее крупных таксонов (надсемейств и отрядов).

Для разделения системы на более дробные биостратиграфические

единицы (отделы, ярусы) используются различные группы животного и растительного мира. Причем для каждой системы должны быть использованы наиболее быстро эволюционирующие группы. Так, для расчленения кембрийской системы используются трилобиты, для ордовика и силура — граптолиты, для мезозоя — аммониты. На основании развития этих групп животных выделяются также наиболее дробные

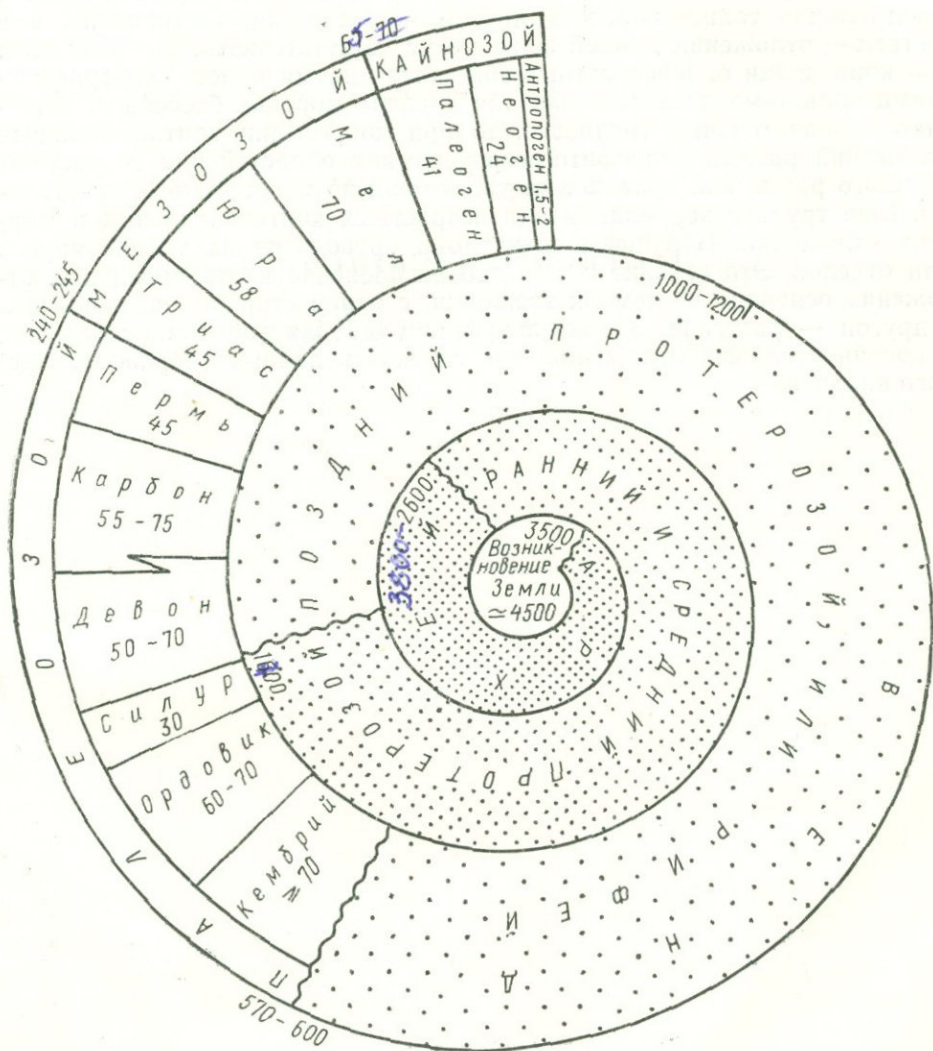


Рис. 16. Геохронологическая шкала
(Продолжительность эр и периодов в миллионах лет по Г. Д. Афанасьеву и др., 1964). Оригинал

биостратиграфические единицы — зоны. Объем и границы зоны устанавливаются по распространению одного или нескольких характерных видов, определяющих название зоны. Например, зона *Stenopyge bisulcata* (трилобит) верхнего кембрия; зона *Monograptus spinigerus* (граптолит) верхнего силура; зона *Hysterocheras orbigny* (аммонит) нижнего

мела. Виды, характеризующие данную зону, обычно имеют определенный ареал распространения и бывают приурочены к одной палеобиогеографической области, реже распространены в двух или трех областях. Каждой зоне соответствует отрезок геологического времени (фаза, момент, время), в течение которого в разных местах земного шара: в морях, озерах, реках, на континентах — шло либо накопление осадков, либо, наоборот, их разрушение и снос (в первую очередь на суше). Поэтому в одном месте земного шара зоне будет соответствовать значительная толща пород, в другом — маломощный горизонт, а в третьем — отложения данной зоны могут отсутствовать. Поэтому если при корреляции одновозрастных зон между двумя палеозоогеографическими областями, выделенными для древних морских бассейнов, встречаются значительные трудности, то при корреляции континентальных отложений разных палеофитогеографических областей они возрастают во много раз и, как правило, на уровне зон не могут быть осуществлены. Еще труднее корреляция одновозрастных континентальных и морских отложений. В лучшем случае она проводится на уровне ярусов или отделов. Это связано с тем, что расчленение континентальных отложений основано на темпах эволюции, с одной стороны, позвоночных, с другой — растений. Значительную помощь для корреляции морских и континентальных отложений могут оказать данные спорово-пыльцевого анализа.

Часть вторая

ПАЛЕОЗООЛОГИЯ I.
БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

ТИП ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

К типу простейших относятся мельчайшие животные, тело которых состоит из одной клетки, приспособленной к самостоятельной жизни. Клетка простейших в физиологическом отношении является самостоятельным организмом, которому присущи все жизненные функции: обмен веществ, раздражимость, способность размножаться, способность приспосабливаться к условиям среды. Клетка состоит из протоплазмы и одного или нескольких ядер. От узкоспециализированных клеток многоклеточных животных она отличается сложным строением, сложным развитием, различными способами размножения, чередованием полового и бесполого поколений. Отдельные участки клетки простейшего приспособлены, подобно органам многоклеточных, к выполнению различных функций, связанных с обменом веществ, движением, размножением. В отличие от органов многоклеточных эти участки получили название оргanelл, или органоидов. Существуют оргanelлы движения, пищеварения, выделения и т. д.

Часть простейших имеет «голую» протоплазму неопределенных изменчивых очертаний; у большинства протоплазма окружена тонкой эластичной оболочкой, состоящей из органического вещества и придающей телу определенную, более или менее постоянную форму. Значительная группа простейших имеет минеральный скелет разнообразной формы, состава и строения, способный сохраняться в ископаемом состоянии.

Простейшие очень широко распространены в природе: они обитают в морях и океанах, в солоноватых и пресных озерах, в реках, болотах, лужах, во влажной почве, в подземных водах. Среди современных простейших 60% обитают в морях, 18% — в пресных водах, 22% ведут паразитический образ жизни.

Одни простейшие питаются готовыми органическими веществами — гетеротрофные организмы, другие — автотрофные — способны к питанию за счет переработки неорганических соединений.

Среди простейших имеются группы, совмещающие в себе особенности растительных и животных организмов, что указывает на единство происхождения растительного и животного мира.

Размер простейших в среднем 0,1—1 мм; «гигантские» формы достигают 80—100 мм, диаметр наиболее мелких 1—3 мк.

На основании строения органелл движения простейших делят на несколько классов, из которых будут рассмотрены два: саркодовые и ресничные.

КЛАСС САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

Этот класс объединяет большое число разнообразных по форме и строению простейших. У одних протоплазматическое тело голое, другие снабжены наружным или внутренним скелетом (рис. 17). Саркодовые живут в морях и пресных водах. Большинство ведет бентосный — ползающий или прикрепленный — образ жизни, часть — планктонный и очень небольшая группа приспособилась к паразитическому существованию. Саркодовые ползают при помощи особых выростов протоплазмы — псевдоподий, или ложноножек, которые служат для захвата пищи, газообмена и выбрасывания непереваренных остатков. Саркодовые питаются бактериями, водорослями, личинками, рачками и другими микроскопическими организмами.

В составе класса выделено 4 подкласса: корненожки, фораминиферы, радиолярии и солнечники; из них фораминиферы и радиолярии имеют важное значение для стратиграфии.

ПОДКЛАСС КОРНЕНОЖКИ (RHIZOPODA) ✓

В состав подкласса входят голые амёбы, не имеющие постоянной формы тела и твердого скелета, и раковинные амёбы, у которых тело заключено в однокамерную раковину; ее стенка построена из органического вещества — тектина, представляющего комбинацию протеинов и углеводов; часто раковина укреплена различными инородными телами — песчинками, скелетами диатомей (рис. 17, а, б). Такая ра-

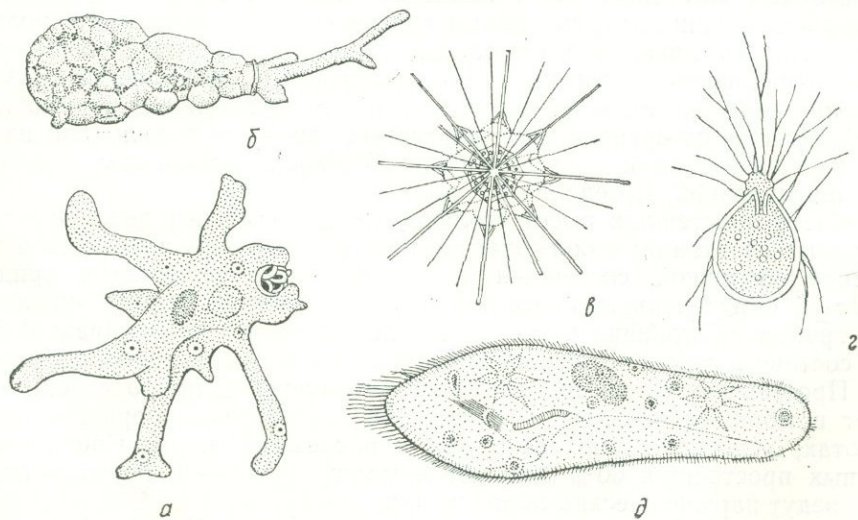


Рис. 17. Схема строения некоторых простейших: а—г—класс Sarcodina: а—*Amoeba* (подкласс Rhizopoda), б—*Difflugia* (подкласс Rhizopoda), в—*Acantharia* (подкласс Radiolaria), г—*Allogromia* (подкласс Foraminifera); д—*Paramecium*, класс Ciliophora

ковина называется песчаной, или агглютинированной. У корненожек псевдоподии в виде лопастей или нитей. В ископаемом состоянии известны только раковинные амёбы (палеоген — ныне).

ПОДКЛАСС ФОРАМИНИФЕРЫ (FORAMINIFERA) ✓

К подклассу фораминифер относится большая группа саркодовых, насчитывающая до 20 000 современных и ископаемых видов. Протоплазма фораминифер заключена в раковину и сообщается с внешней средой через особое отверстие в раковине — устье, либо через устье и каналы, пронизывающие стенку раковины. Псевдоподии тонкие, нитевидные, часто образуют своеобразную ловчую сеть, состоящую из разветвленных нитей, отдельных или соединенных между собой перемычками (рис. 18). Протоплазма, заключенная в раковину, получила название эндоплазмы, расположенная вне ее — эктоплазма.

Фораминиферы питаются микроскопическими организмами и детритом. Раковина может быть органической, агглютированной и известковой. Органическая раковина состоит из тектина. Агглютированная раковина строится из зернышек кварца, блесков слюды, спикул губок, которые цементируются тектиновой основой. Известковые раковины, построенные из кальцита, очень разнообразны; стенка может состоять из мелких известковых гранул, погруженных в известковый цемент, может быть однослойной, двухслойной или многослойной; сплошной или пронизанной порами.

Форма раковин также чрезвычайно разнообразна (рис. 19). Раковина называется однокамерной, если полость раковины не разделена на камеры. Она может иметь форму шара, колбы или трубки, открытой с обоих концов. Раковина, у которой начальная камера отделяется от всей остальной части, называется двухкамерной. Остальная часть (вторая камера) может быть прямой, разветвленной или завитой в плоскую спираль.

Раковина называется многокамерной, если ее внутренняя полость разделена перегородками на отдельные камеры. Многокамерные раковины достигают наибольшего разнообразия внешней формы. Различают несколько типов строения: однорядный — каме-

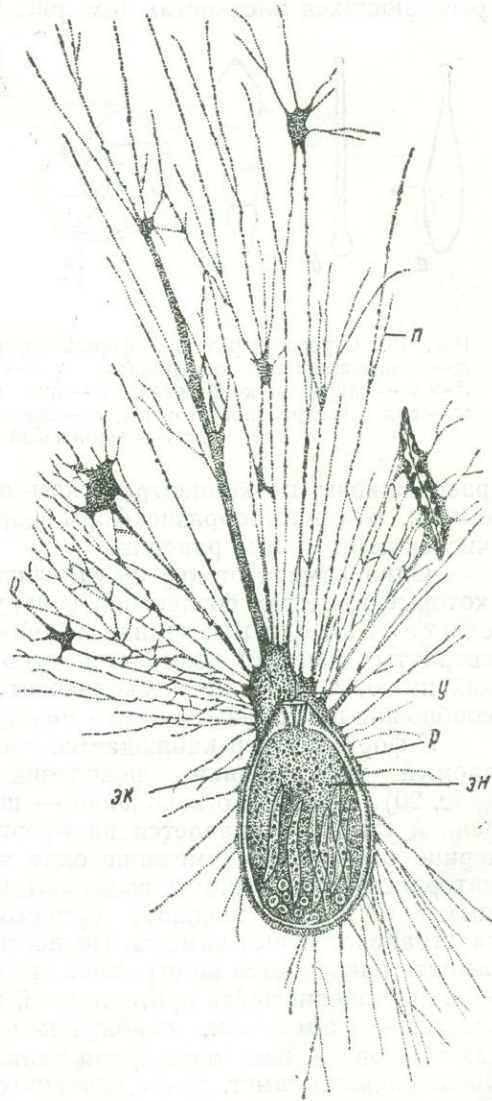


Рис. 18. Отряд Allogromiida. Схема строения раковины *Allogromia ovoidea* Rhumb. (совр.): п — псевдоподии, р — раковина, у — устье, эк — эктоплазма, эн — эндоплазма

ры располагаются прямолинейно в один ряд одна над другой; спирально-плоскостной — камеры располагаются по спирали в одной плоскости; спирально-конический — камеры располагаются по конической (улитковидной) спирали; спирально-винтовой — камеры располагаются по спирали, но высота конуса значительно превосходит диаметр основания; милиолиновый — камеры образуют спирально свернутый клубок, располагаясь в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях (см. рис. 26, 27); циклический — камеры

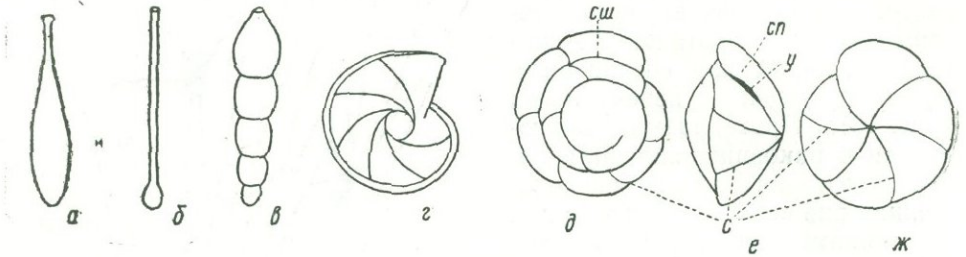


Рис. 19. Строение раковин фораминифер: а — однокамерная; б — двукамерная; в — многокамерная однорядная; г — многокамерная спирально-плоскостная; д — ж — спирально-коническая: д — вид с дорсальной стороны, е — вид сбоку, ж — вид с вентральной стороны; с — септальные швы, сп — септальная поверхность, сш — спиральный шов, у — устье

расположены по концентрическим окружностям обычно в одной плоскости. Все многообразие форм фораминифер не исчерпывается перечисленными типами раковин.

Одна камера от другой отделяется перегородками, или септами, которые в местах сочленения с наружной стенкой раковины образуют септальные швы. Линия соприкосновения оборотов у спирально-свернутых раковин называется спиральным швом. В перегородках имеются одно или несколько отверстий (форамен), служащих для сообщения протоплазмы камер между собой.

У фораминифер наблюдается сложный жизненный цикл, сопровождаемый чередованием поколений: бесполого и полового (рис. 20). У полового поколения — шизонта, протоплазма на определенной стадии распадается на сферические комочки — крошечные дочерние «эмбрионы», имеющие одно ядро, которые вскоре покидают материнскую раковину и выделяют начальную камеру. Молодой организм — гамонт начинает самостоятельное существование, растет, надстраивает новые камеры. По достижении взрослого состояния ядро гамонта распадается на огромное число мелких ядер. Каждое ядро окружается разделившейся протоплазмой и дает начало подвижным половым клеткам — гаметам, снабженным двумя жгутиками. Гаметы покидают раковину, некоторое время плавают и затем соединяются попарно. После слияния гамет, принадлежащих разным индивидуумам, образуется зигота, которая дает начало новому организму — шизонту. У шизонта образуется начальная камера, как правило, маленьких размеров, за которой следуют остальные камеры, если раковина многокамерная. Молодая особь растет, развивается. На определенной стадии развития происходит редуционное деление, в результате которого ядро становится гаплоидным, с одинарным набором хромосом. При достижении взрослого состояния протоплазма распадается на дочерние «эмбрионы» и цикл развития повторяется. Обычно у шизонта раковина крупнее раковины гамонта, причем начальная камера значительно

меньше. Раковину с маленькой начальной камерой называют микро-сферической, с большой — мегасферической. Чередование поколений у фораминифер иногда достигает большой сложности; наблюдается не одно, а два и даже три мегасферических поколения.

Фораминиферы систематизируются на основании строения стенки и микроструктуры раковины; последние обусловлены природой протоплазмы, выделяющей скелет. В составе подкласса фораминифер выделяют 13 отрядов, из которых будут рассмотрены: аллогромииды, астро-

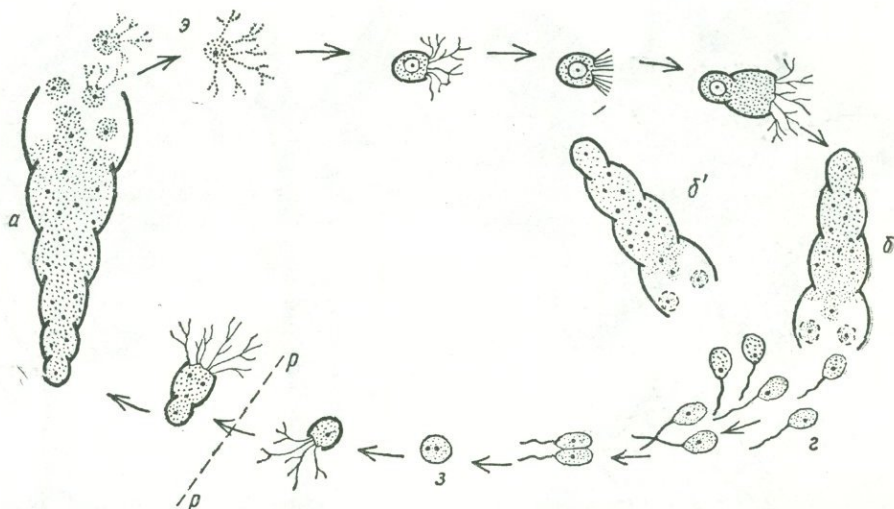


Рис. 20. Схема чередования поколений у фораминифер: *a* — микросферическая форма (шизонт В) с дочерними «эмбрионами», *б*, *б'* — мегасферические формы (гамонт А); *г* — гамета с гаплоидным (n) набором хромосом, *з* — зигота с диплоидным ($2n$) набором хромосом, *pp* — редукционное деление, *э* — дочерние «эмбрионы»

ризиды, аммодисциды, текстуляриды, эндотириды, фузулиниды, миллиолиды, нодозарииды, роталииды и нуммултиды.

Отряд аллогромииды (Allogromiida). Стенка мембранная или тектиновая, иногда с небольшим количеством агглютинированных частиц. Раковина шаровидная, трубчатая, неправильно свернутая, иногда камеры соединяются столонами; свободная или прикрепленная. Гаметы амебоидные или с двумя жгутиками. Кембрий — ныне. Около 50 родов (см. рис. 18). Характерные роды: *Lagynis* (соврем.), *Chitinodendron* (кембрий — силур), *Allogromia* (соврем.).

Отряд астроризиды (Astrorhizida). Раковина свободная или прикрепленная, однокамерная или двухкамерная, шаровидная, эллипсоидная или трубчатая, прямая или разветвленная, иногда с обособленной вздутой центральной частью; перегородки отсутствуют; стенка агглютинированная. Устье простое или отсутствует, тогда его заменяют отверстия между агглютинированными частицами. Включает до 75 родов (рис. 21). Кембрий — ныне. Характерные роды: *Bathysiphon* (кембрий — ныне), *Astrorhiza* (ордовик — ныне), *Rhabdammina* (ордовик — ныне), *Saccamina* (силур — ныне), *Hyperammina* (ордовик — ныне), *Dendrophrya* (плейстоцен — ныне).

Отряд аммодисциды (Ammodiscida). Раковина двухкамерная, состоит из начальной шаровидной камеры и второй трубчатой, клубкообразной, неправильно завитой или свернутой в плоскую спираль; на поздней стадии иногда однорядная. У некоторых форм раковина много-

камерная. Стенка однослойная, реже сложная, дифференцированная на два слоя, агглютинированная, с секреторно-известковым цементом. Устье простое, реже сложное, ситовидное. Включает до 55 родов (рис. 22). Силур — ныне. Характерные роды: *Glomospira* (силур — ныне), *Ammodiscus* (силур — ныне), *Reophax* (карбон — ныне), *Haplophragmoides* (карбон — ныне), *Lituola* (триас — ныне).

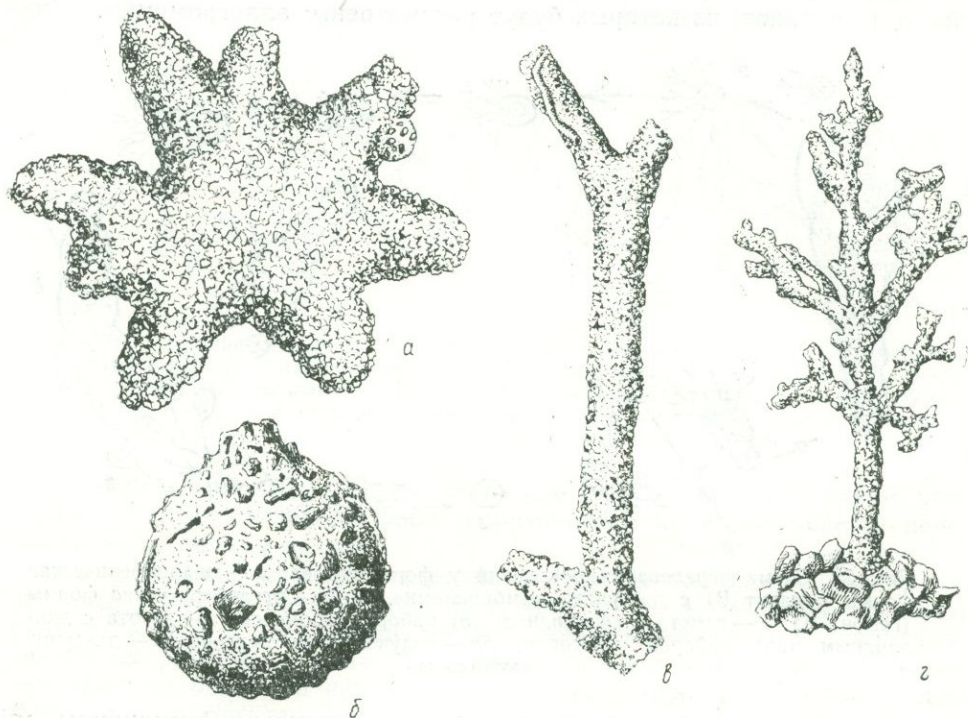


Рис. 21. Отряд Astrorhizida: а — *Astrorhiza* (ордовик — ныне); б — *Saccamina* (силур — ныне); в — *Rhabdammina* (ордовик — ныне); г — *Dendrophrya* (плейстоцен — ныне)

Отряд текстулярииды (Textulariida). Раковина многокамерная, обычно двухрядная, на ранней стадии иногда спирально-плоскостная и на поздней — однорядная. Стенка агглютинированная, с большим количеством известкового цемента, часто биморфная или триморфная. Устье простое или сложное, состоящее из нескольких отверстий. Включает до 20 родов (рис. 23). Девон (?), карбон — ныне. Характерные роды: *Palaeotextularia* (поздний девон (?)) — пермь), *Textularia* (карбон — ныне), *Bigennerina* (юра — ныне).

Отряд эндотириды (Endothyrida). У ранних форм стенка из известковых гранул, погруженных в известковый цемент, у более поздних — двухслойная — внутренний слой фиброзный, наружный — кальцитовый, состоящий из микрогранул. Раковина многокамерная от однорядной с шаровидными или трубчатыми камерами до двухрядной, трохоидной или плектогирной. В последнем случае на ранних оборотах ось наививания каждого последующего оборота отклоняется на некоторый угол от положения оси предыдущего. Ордовик — триас. Около 100 родов (рис. 24). Характерные роды: *Parathurammina* (девон — ранний

карбон), *Saccamtiopsis* (ордовик — карбон), *Nodosinella* (поздний девон — пермь), *Endothyra* (карбон — пермь), *Bradyina* (карбон).

✓ **Отряд фузулиниды (Fusulinida).** Стенка известковая, пористая, от однослойной до многослойной. Раковина многокамерная от диско-видной до шаровидной и веретеновидной. Перегородки многочисленные прямые и нередко в нижней части складчатые. Они несут одно или несколько устьевых отверстий или мелкие септальные поры. Устье ограничено с двух сторон спиральными валиками — хоматами, образующи-

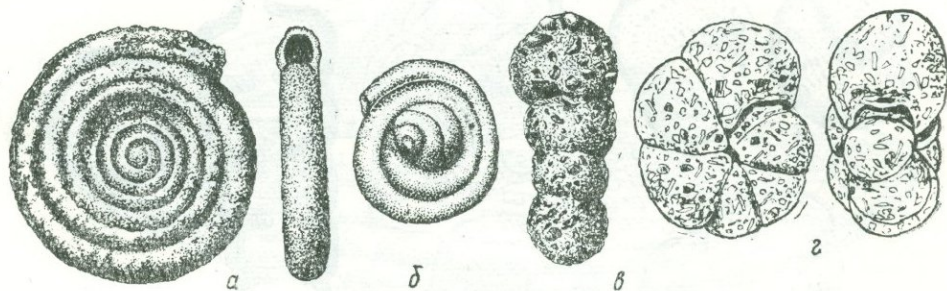


Рис. 22. Отряд Ammodiscida: а — *Ammodiscus* (силур — ныне); б — *Glomospira* (силур — ныне); в — *Reorhax* (карбон — ныне); г — *Harlophragmoides* (карбон — ныне)

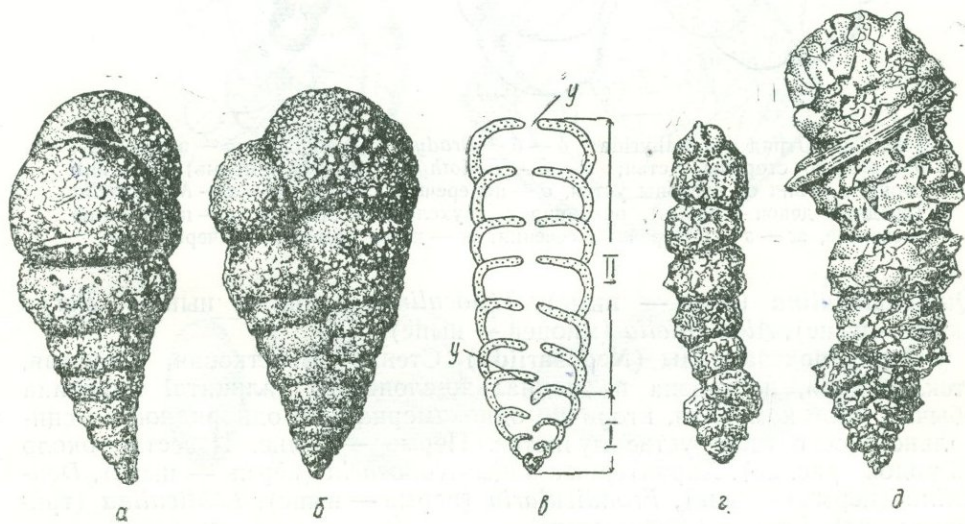


Рис. 23. Отряд Textulariida: а — б — *Textularia* (карбон — ныне); в — д — *Bigenerina* (юра — ныне); в — продольный разрез; стадии роста: I — первая, II — вторая, у — устье; г — мегасферическая особь; д — микросферическая особь

ми спиральный канал — туннель. Внутри раковины имеются дополнительные скелетные образования. Развитие шло от диско-видных форм к сферическим и веретеновидным, с увеличением размеров, усложнением стенки, септы приобретали волнистость в основании. Отряд был широко распространен в карбоне и перми. Свыше 90 родов (рис. 25). Характерные роды: *Stafella* (поздний карбон — пермь), *Fusulina* (поздний карбон — пермь), *Schwagerina* (пермь).

Отряд милиолиды (Miliolida). Раковина многокамерная, фарфоровидная, обычно с подстилающим псевдохитиновым слоем, непористая,

состоит из длинных камер, занимающих около половины оборота спирали и расположенных в одной или нескольких плоскостях под определенным углом друг к другу (72, 120, 144, 180°). Устье простое или ситовидное. Карбон — ныне. Известно 145 родов (рис. 26, 27). Характерные роды: *Cyclogyra* (карбон — ныне), *Nubecularia* (юра — ныне), *Spiroloculina* (поздний мел — ныне), *Ophthalmidium* (юра — ныне),

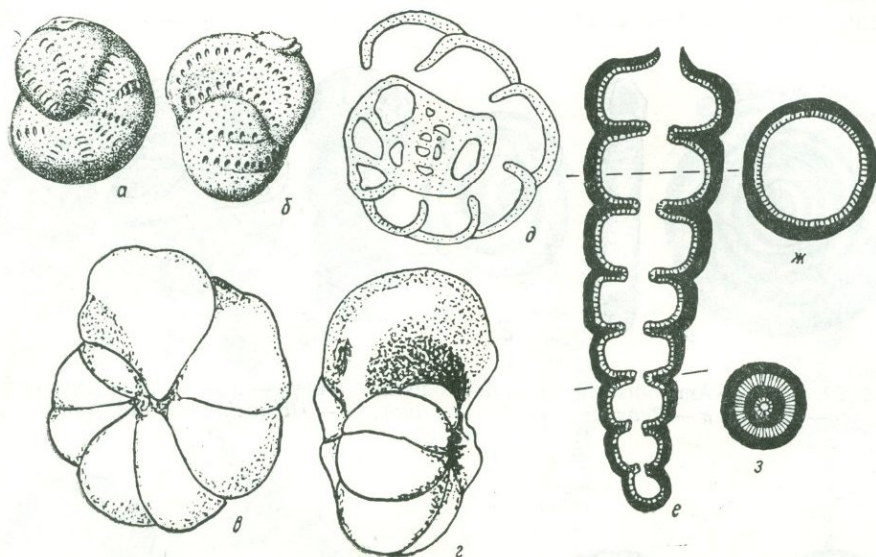


Рис. 24. Отряд Endothyrida: а—б—*Bradyina* (карбон): а—вид сбоку, б—вид со стороны устья; в—д—*Endothyra* (карбон—пермь): в—вид сбоку, д—вид со стороны устья, д—поперечное сечение; е—з—*Nodosinella* (поздний девон—пермь), раковина с двухслойной стенкой: е—продольное сечение, ж—з—поперечные сечения: ж—через камеру, з—через септу

Quinqueloculina (юра — ныне), *Triloculina* (юра — ныне), *Pyrgo* (юра — ныне), *Alveolinella* (миоцен — ныне).

✓ **Отряд нодозарииды (Nodosariida).** Стенка известковая, пористая, стекловидная, построена из радиально-слоистого кальцита. Раковина обычно многокамерная, вторично однокамерная, от однорядной до спирально-плоскостной; устье лучистое. Пермь — ныне. Известно около 90 родов (рис. 28). Характерные роды: *Nodosaria* (пермь — ныне), *Dentalina* (пермь — ныне), *Fronicularia* (пермь — ныне), *Lenticulina* (триас — ныне), *Lagena* (юра — ныне).

✓ **Отряд роталииды (Rotaliida).** Стенка известковая тонкопористая, радиально-лучистая, иногда многослойная; раковина обычно спирально-коническая с многочисленными камерами; у пелагических форм камеры шаровидные (*Globigerina*), иногда последняя камера охватывает все предыдущие (*Orbulina*). У некоторых имеется система каналов, спиральных и внутрисептальных. Первые представители появляются в триасе и широкого распространения достигают в мелу и палеогене. Около 350 родов (рис. 29). Характерные роды: *Discorbis* (эоцен — ныне), *Asterigerina* (мел — ныне), *Rotalia* (поздний мел — ныне), *Calcarina* (мел — ныне), *Elphidium* (эоцен — ныне), *Heterohelix* (мел), *Globotruncana* (мел), *Hantkenina* (эоцен), *Globigerina* (палеоген — ныне), *Orbulina* (неоген — ныне), *Amphistegina* (мел — ныне), *Nonion* (палеоген — ныне).

Отряд нуммулитиды (Nummulitida). Объединяет несколько групп относительно крупных фораминифер с радиально-пластинчатой известковой двухслойной стенкой, с двойными септами: нуммулитиды, орбитоиды, дискоциклины, лепидоциклины.

Нуммулитиды (по Б. Т. Голеву). Раковины крупные (до 10 см), спирально-плоскостные, от чечевицеобразных до дисковидных; первые

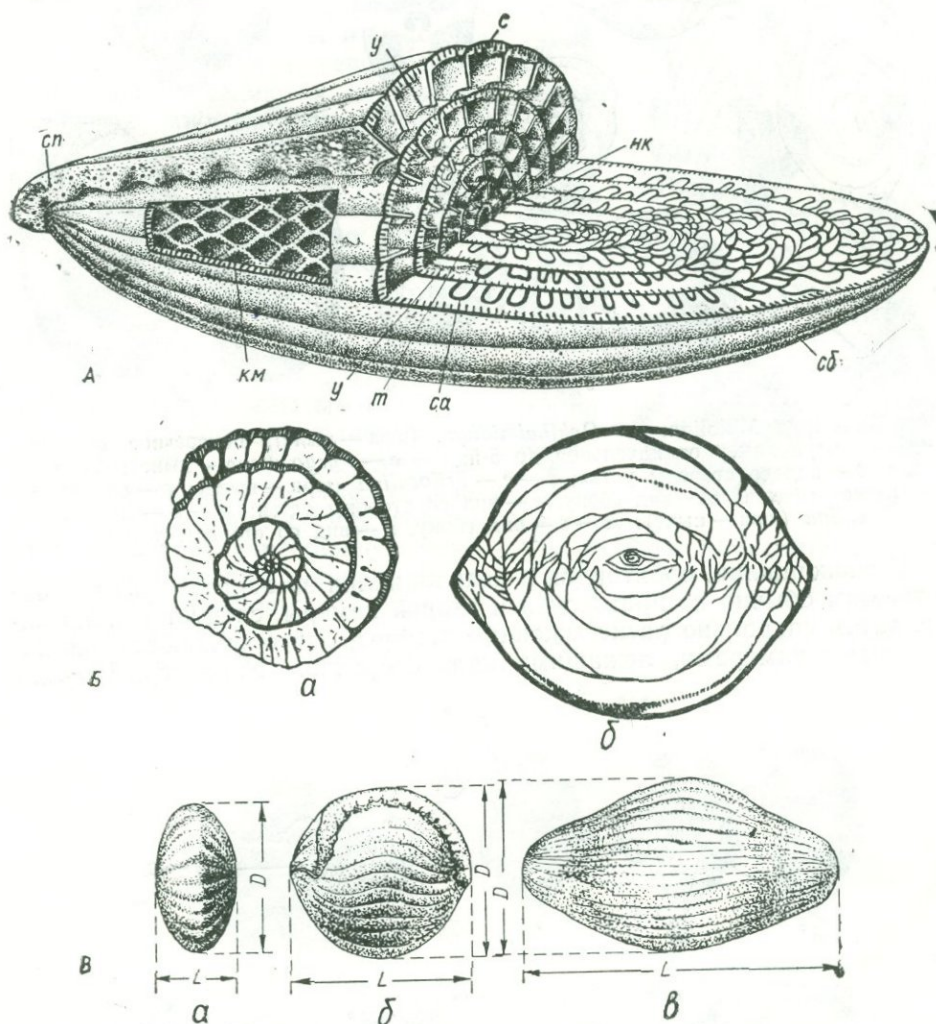


Рис. 25. Отряд Fusulinida: А — схема строения раковины: км — камерки, нк — начальная камера, с — септы, са — септальные арки, сб — септальные борозды, сп — септальные поры, т — туннель, у — устье; Б — Schwagerina (пермь): а — поперечный, б — продольный разрезы; В — форма раковин: а — дисковидная (Staffella); б — шаровидная (Schwagerina); в — веретеновидная (Fusulinella); D — диаметр, L — длина раковины вдоль оси

два оборота инволютные, часто асимметричные; последующие полуинволютные или инволютные; септы соединяются со стенкой оборота, пронизывая ее и образуя на внешней поверхности сплошную либо прерывистую линию, состоящую из отдельных гранул (септальная линия). Гранулы — окончания выступов септ или отдельных каналов, служащих проводящими путями для протоплазмы, выделяющей известковый ске-

лет. Эти каналы соединяются с единым спиральным каналом, проходящим вдоль наружного края (спирального валика) и у центра раковины, где образуется центральный столбик. Оболочки вокруг каналов образуют столбики, выполняющие функции укрепления скелета.

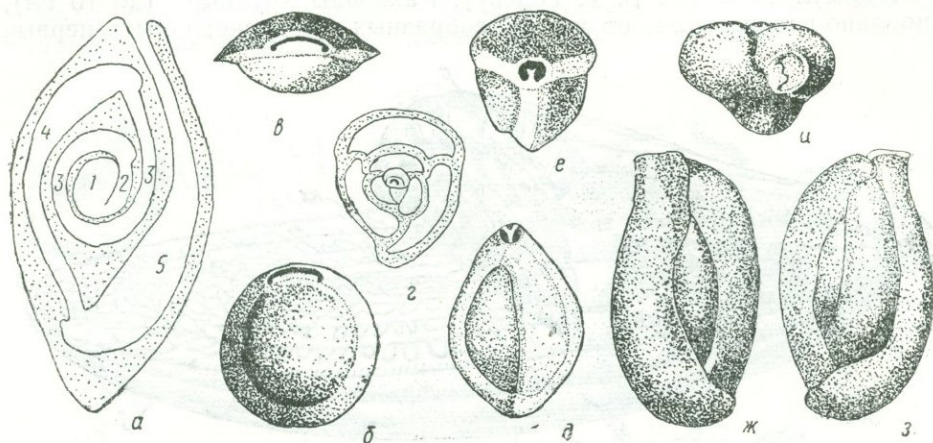


Рис. 26. Отряд Miliolida: а — *Ophthalmidium* (юра — ныне), поперечное сечение; 1—5 — номера камер от начальной до 5-й; б — в — *Pyrgo* (юра — ныне): б — вид сбоку, в — вид со стороны устья; г — е — *Triloculina* (юра — ныне): г — срединное поперечное сечение, д — вид сбоку, е — вид со стороны устья; ж — и — *Quinqueloculina* (юра — ныне): ж — з — вид сбоку, и — вид со стороны устья

У дискоциклин, орбитоидов и лепидоциклин за начальным отделом, состоящим обычно из протоконха и второй камеры, следует кольцо камер, затем спирально расположенные камеры; они окружаются экваториальными камерами, лежащими кольцеобразно. Характерные роды

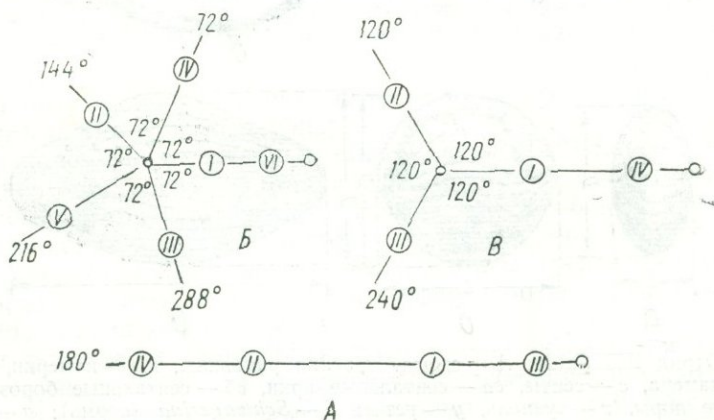


Рис. 27. Отряд Miliolida. Схема расположения камер: А — *Spiruloculina*; Б — *Quinqueloculina*; В — *Triloculina*; римские цифры — номера последовательных камер

(рис. 30, 31): *Nummulites* (палеоген), *Assilina* (палеоцен — эоцен), *Operculina* (палеоцен — ныне), *Orbitoides* (поздний мел), *Discocyclus* (палеоцен — эоцен), *Lepidocyclina* (палеоцен — эоцен).

Геологическая история. Фораминиферы известны начиная с кембрия (рис. 32). Их первые представители относятся к аллогромидам с

тектиновой раковиной и астроризидам с агглютинированной однокамерной раковиной. В ордовике появляются первые эндотириды, обладающие раковиной, состоящей из мелких известковых гранул, погруженных в известковый цемент. В силуре среди астроризид и эндотирид возникают двухкамерные однорядные и спирально свернутые или клубкообразные формы и однорядные многокамерные. В девоне среди эндотирид появляются спирально свернутые многокамерные формы. В карбоне наблюдается широкое распространение многих групп фораминифер: возникают многокамерные, имеющие двурядную раковину — тестулярииды, и трохондную — атаксофрагмииды; от эндотирид возникают фузулиниды, достигающие расцвета в конце карбона и перми. От аммодисцид, по-видимому, возникают первые милиолиды с известковой фарфоровидной стенкой. В перми, возможно от аллогромид, появляются первые нодозарииды, обладающие известковой пористой стенкой, получившие в мезозое широкое распространение. В середине триаса возникает большой ствол фораминифер — роталииды, обладающие перфорированной из-

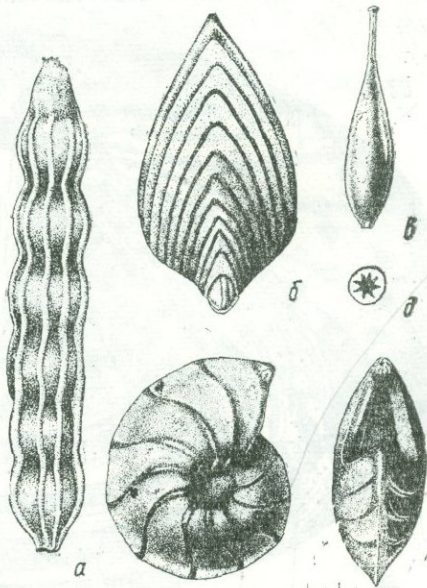


Рис. 28. Отряд Nodosariida: а — *Nodosaria* (пермь — ныне); б — *Frondicularia* (пермь — ныне); в — *Lagena* (юра — ныне); г — *Lenticulina* (триас — ныне), д — лучистое устье

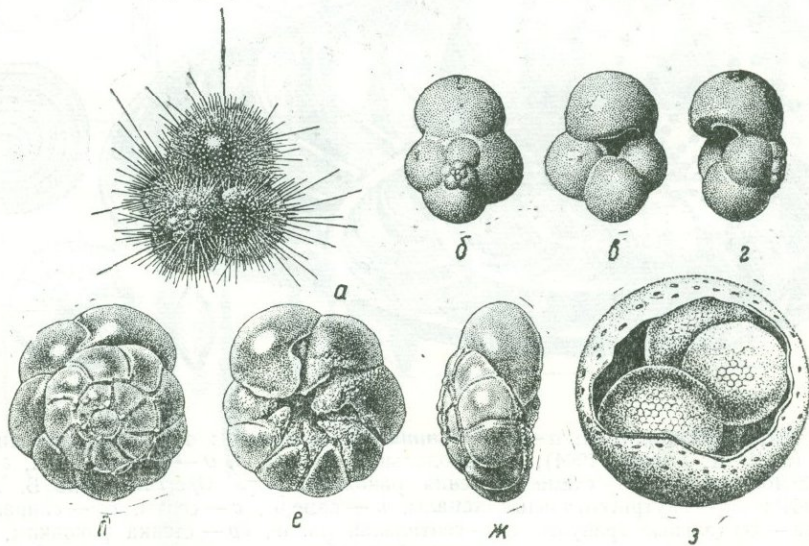


Рис. 29. Отряд Rotaliida: а — г — *Globigerina* (палеоген — ныне): а — современная, б — г — из палеогена: б — вид с дорсальной стороны, в — вид с вентральной стороны, г — вид сбоку; д — ж — *Rotalia* (поздний мел — ныне): д — вид с дорсальной стороны, е — вид с вентральной стороны, ж — вид сбоку; з — *Orbulina* (неоген — ныне), наружный шар разрушен

вестковой раковины, снабженной у прогрессивных форм сложной системой каналов. Роталииды становятся господствующей группой в мелу и кайнозое; их планктонные представители (глобигерины) принимают участие в накоплении известковых илов. В начале палеогена от рота-

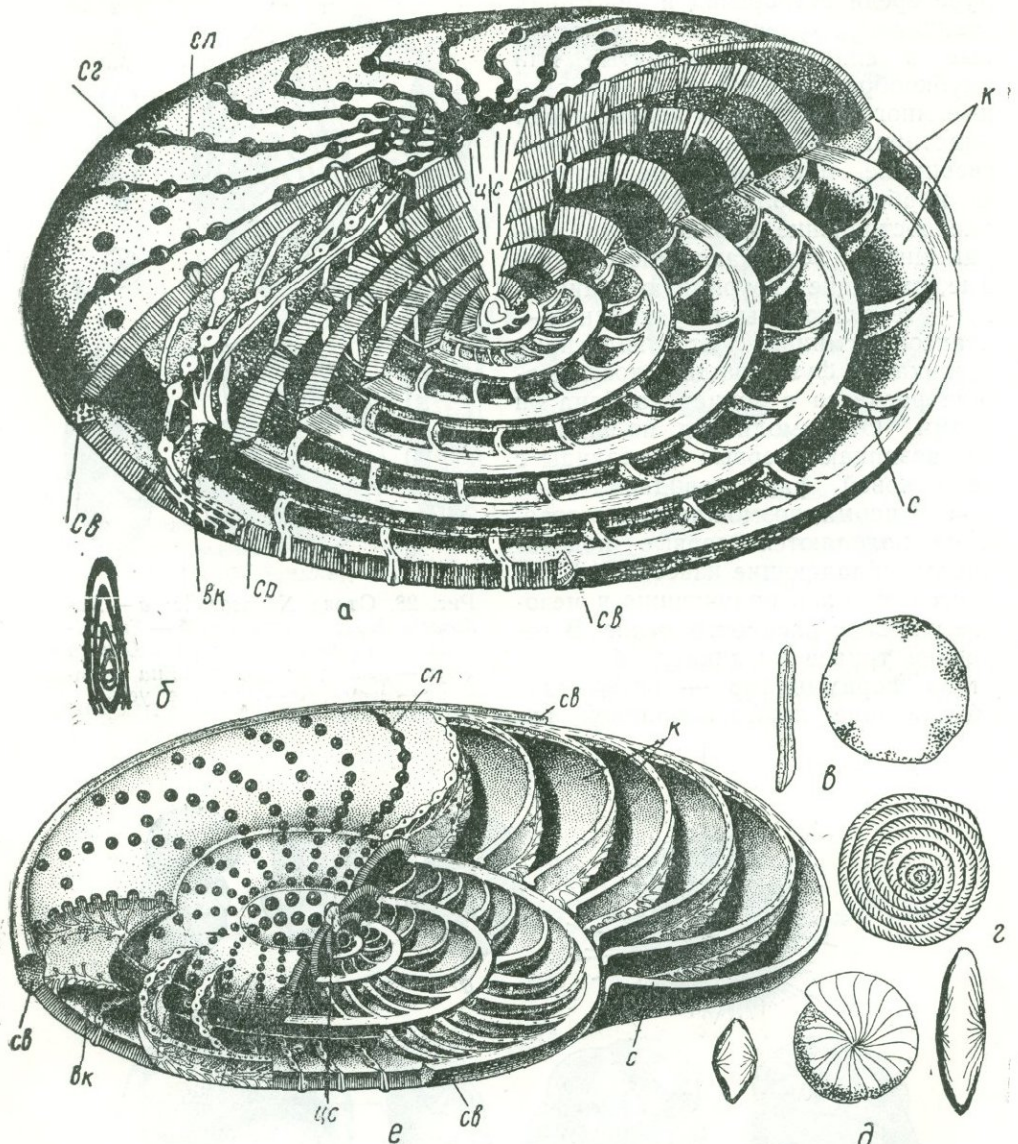


Рис. 30. Отряд Nummulitida: а — д — *Nummulites* (палеоген): а — схема строения раковины (по Б. Т. Голеву, 1964); б — продольное сечение, в, д — внешний вид, г — экваториальное сечение; е — схема строения раковины рода *Operculina* (по Б. Т. Голеву, 1964); вк — внутрисептальные каналы, к — камеры, с — септы, св — спиральный валик, сг — септальные гранулы, сл — септальная линия, ср — стенка раковины, цс — центральный столбик

лиид ответвляются нуммулитиды, живущие в теплых морях. Раковины нуммулитов принимают участие в образовании различных нуммулит-содержащих пород (глин, мергелей, известняков). В неогене широкое распространение получают милиолиды.

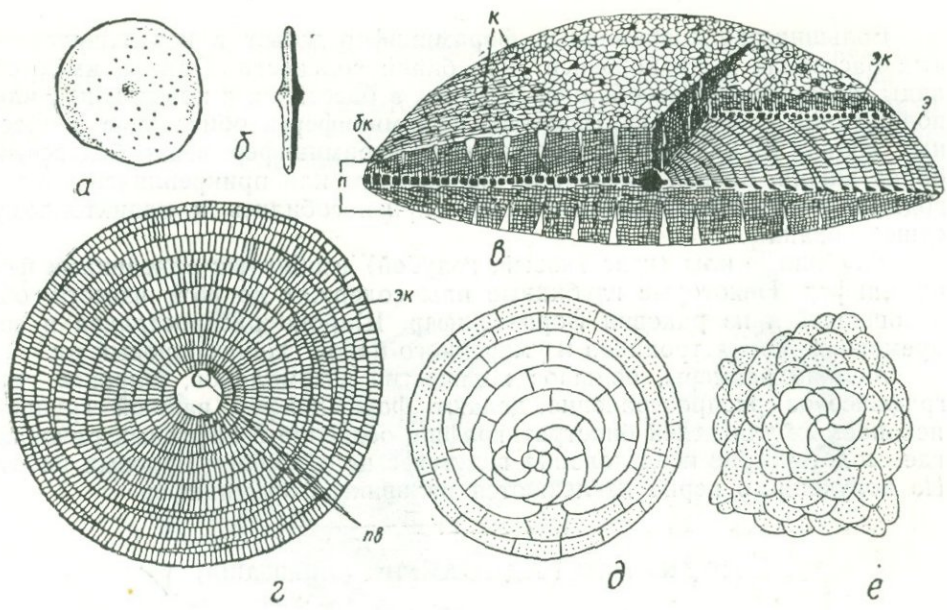


Рис. 31. Отряд Nummulitida: а—д—*Discocyclina*: а—б—внешний вид, в—г—схема строения раковины, в—г—экваториальное (э) и продольное (п) сечения, г—экваториальное сечение; д—схема строения экваториального сечения микросферической особи; стадии спирального навивания (камеры не заштрихованы), стадии циклического навивания (камеры с точками); е—*Asterocyclina*—начальные стадии развития (обозначения те же, что для д); бк—мелкие боковые камеры, к—каналы, пв—первая и вторая камеры, эК—крупные экваториальные камеры

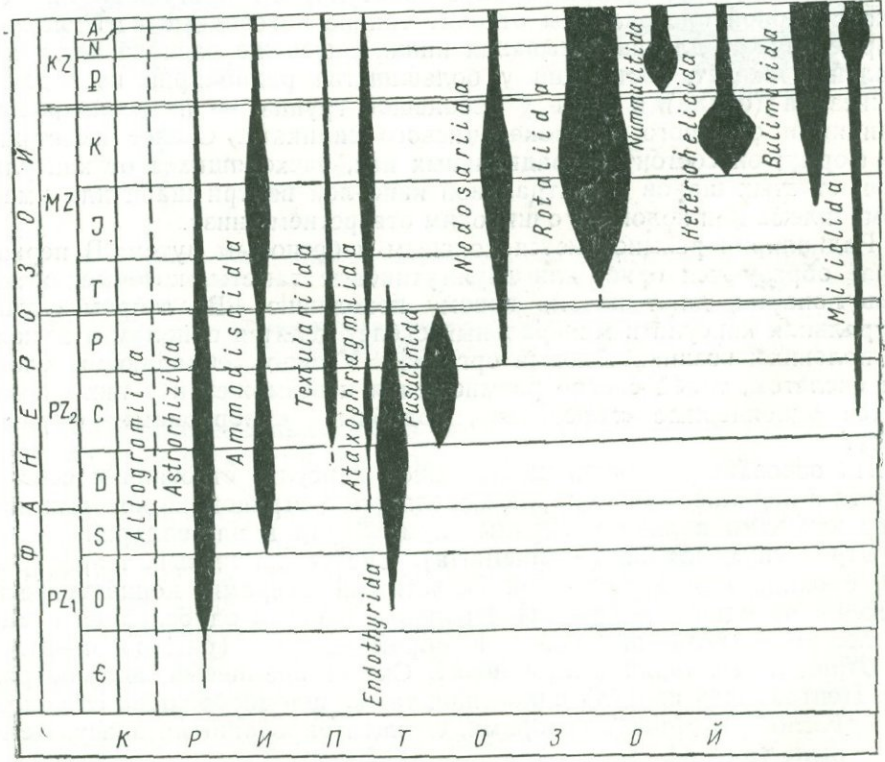


Рис. 32. Схема геохронологического распространения фораминифер

Большинство современных фораминифер живет в нормальносолевых бассейнах и не переносит колебаний солености. Однако имеются виды, которые приспособились к жизни в бассейнах с повышенной или пониженной соленостью. Известны фораминиферы, обитающие в пресных водах. Большинство современных фораминифер ведет бентосный образ жизни, ползая по дну, по водорослям или прикрепляясь к подводным предметам. Лишь немногие приспособились к планктонному существованию.

Глубинные илы (известковый, голубой) изобилуют раковинами фораминифер. Некоторые глубинные илы содержат до 85% извести, образовавшейся из раковин фораминифер. Широко распространен в современных морях тропиков и умеренного пояса глобигериновый ил.

Мелкие размеры, большое количество экземпляров, широкое географическое распространение делают фораминифер важной группой ископаемых для целей биостратиграфии, особенно в нефтяных районах, где геологические исследования ведутся с применением буровых работ. Из полученного керна извлекаются раковины фораминифер.

ПОДКЛАСС РАДИОЛЯРИИ (RADIOLARIA) ✓

К подклассу радиолярий относятся морские саркодовые, ведущие планктонный образ жизни. В отличие от фораминифер у радиолярий имеются центральная капсула и, как правило, кремневый скелет (рис. 33, а, б). Центральная капсула разделяет протоплазму на две части: внутрикапсулярную, содержащую ядерный аппарат и запасы питательных веществ, и внекапсулярную, окружающую центральную капсулу и сообщающуюся через поры с внутрикапсулярной протоплазмой. От внекапсулярной протоплазмы отходят тонкие нитевидные псевдоподии, которые служат для захватывания пищи. Здесь же располагается минеральный скелет, состоящий у большинства радиолярий из водного кремнезема (опала) и лишь у небольшой группы — из сернокислого стронция и сложного алюмокальциевого силиката. Скелет имеет разную форму; он состоит из радиальных игл, расходящихся от капсулы, из решетчатых шаров с центральной капсулой внутри шара или имеет форму шлема или колокола с широким отверстием внизу.

Радиолярии размножаются половым и бесполом путем. В первом случае образуются одно- или двужгутиковые гаметы, которые, соединяясь попарно, дают начало новому поколению. Во втором случае центральная капсула и минеральный скелет делятся пополам и из каждой половины возникает новый организм. У видов, обладающих сложным скелетом, такой способ размножения невозможен и у них формируются одноядерные «зародыши», подобные «эмбрионам» фораминифер.

На основании строения центральной капсулы, строения и состава скелета в подклассе радиолярий выделяется 5 отрядов, из которых наиболее важными являются отряды спумеллярий и населлярий.

Отряд спумеллярии (Spumellaria). Скелет кремневый, шарообразный, с одной или несколькими скелетными сферами, концентрически вложенными одна в другую. Центральная капсула однослойная с многочисленными мелкими порами. Кембрий — ныне (рис. 33, а—в).

Отряд населлярии (Nassellaria). Скелет кремневый, шлемообразный. Центральная капсула одноосная, также шлемообразная, со сплошной однослойной стенкой и порами, сконцентрированными внизу. Кембрий — ныне (рис. 33, г).

Геологическая история. Радиоларии известны начиная с кембрия. Остатки радиоларий описаны также из докембрийских отложений, но последнее время высказываются сомнения в достоверности этих находок. В палеозое были распространены радиоларии, имевшие сферический скелет, и населлярии с башенковидным скелетом. В мезозое оба

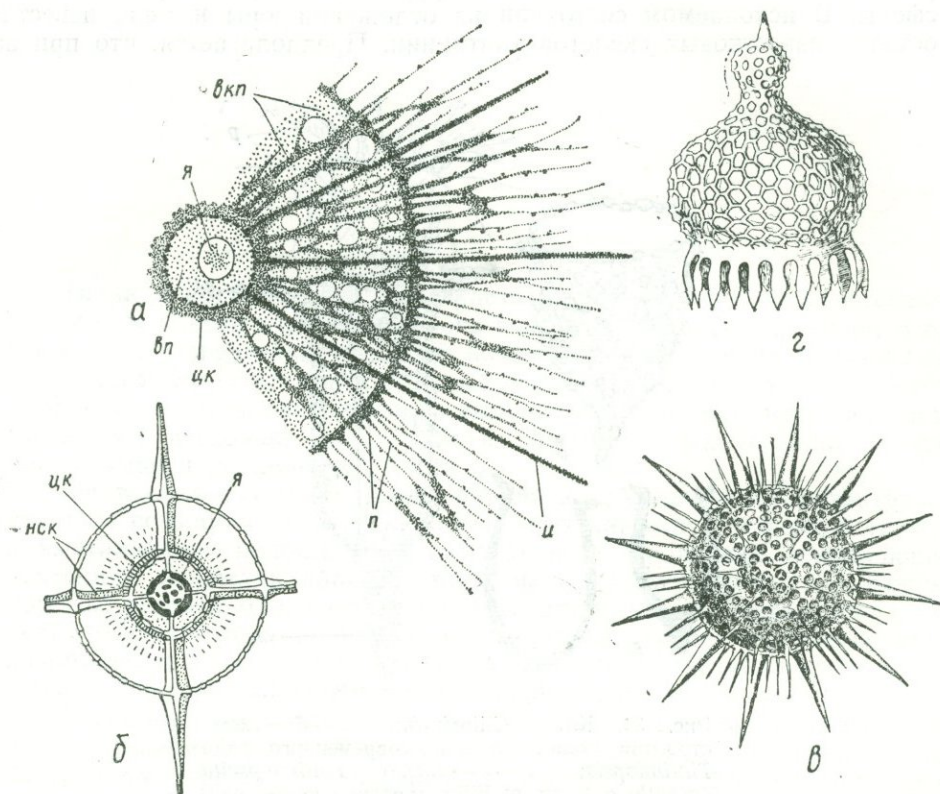


Рис. 33. Подкласс Radiolaria: а — схема строения радиоларий; б — схема строения внутреннего скелета; в — отряд *Sputellaria*, *Heliodiscus* (ордовик — ныне); г — отряд *Nassellaria*, *Anthocyrtium* (палеоген — ныне); *вкп* — внекапсулярная протоплазма, *вп* — внутрикапсулярная протоплазма, *и* — игла, *нск* — наружный скелет, *п* — псевдоподии, *цк* — центральная капсула, *я* — ядро

отряда представлены примерно в равных количествах. В кайнозое, наиболее богатом остатками радиоларий, их родовой состав близок к современному.

Радиоларии исключительно морские животные, не переносящие колебаний солености и обитающие на разных глубинах. Основная масса радиоларий связана с теплыми водами и ведет планктонный образ жизни. Форма тела приспособлена к парению в воде. Количество радиоларий резко сокращается в умеренных и холодных водах. В осадках на небольших глубинах скелеты радиоларий смешиваются с раковинами фораминифер. На глубинах свыше 400 м идет накопление радиолариевого ила, сменяющего глобигериновый. В прежние геологические эпохи радиоларии принимали участие в образовании таких пород, как яшмы, опоки, радиолариты, трепела.

КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ (CILIOPHORA)

Ресничные наиболее сложно устроенные простейшие. Они передвигаются при помощи ресничек. Ядерный аппарат состоит из двух ядер: большого и маленького. Некоторые пелагические планктонные ресничные имеют тектиновый скелет, укрепленный агглютинированными минеральными частицами. Скелет имеет форму цилиндра, конуса или полушеры. В ископаемом состоянии из отложений юры и мела известны остатки известковых скелетов тинтиннин. Предполагается, что при за-

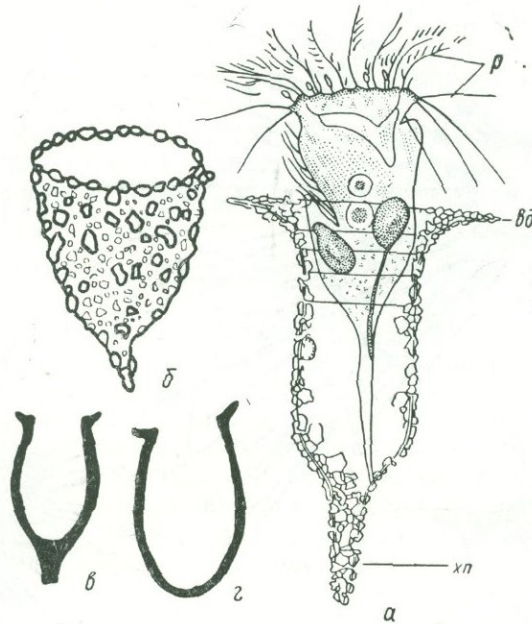


Рис. 34. Класс Ciliophora: *а* — *б* — схема строения скелета и тела современного рода *Tintinnopsis*; *в* — *г* — скелет *Tintinnopsella carpathica* Murg. et Filip. (поздняя юра — ранний мел); *вд* — воротничок домика, *р* — реснички, *хп* — хвостовой придаток

хоронении происходило обызвествление органического скелета. Характерные роды (рис. 34): *Tintinnopsella* (поздняя юра — ранний мел), *Calpionella* (поздняя юра — ранний мел).

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Ткани и органы. Тело многоклеточных, в отличие от простейших, состоит из клеток и межклеточного вещества, образующих ткани и органы. Ткани представляют собой комплексы клеток и их производных (межклеточное вещество, кутикулы) определенной структуры и общего эмбрионального происхождения, выполняющие те или иные функции. Различают несколько типов тканей: эпителиальную, соединительную, кровь, мышечную, нервную.

Эпителиальная ткань, самая ранняя в эмбриональном развитии, состоит из сомкнутых клеток, покрывающих наружную поверхность тела и выстилающих полости многих органов (в кишечнике всасывающий эпителий). Эпителий образует покровы и их производные — кожные железы, роговые образования (волосы, ногти, копыта, перья птиц). Нередко эпителий выделяет твердый наружный скелет: хитиновый, иногда обызвествленный у членистоногих, известковый у моллюсков и брахиопод. Эпителий образует также пищеварительные и другие железы.

Соединительная ткань имеет очень разнообразное строение и выполняет опорную и трофическую функции, образуя прослойки между внутренними органами и внутренний скелет у некоторых многоклеточных (иглокожие, хордовые). Сюда относятся связки, хрящ, кость. В соединительной ткани преобладает межклеточное вещество.

Кровь представляет собой как бы разжиженную соединительную ткань и выполняет функцию газообмена и переноса питательных веществ. У беспозвоночных кровь обычно бесцветна, у позвоночных окрашена в красный цвет гемоглобином.

Мышечная ткань состоит из длинных мышечных клеток, иногда многоядерных (волокон), в протоплазме которых имеются сложно устроенные сократительные нити.

Нервная ткань состоит в основном из нервных клеток, снабженных отростками, и выполняет функцию проведения импульсов. Нервные клетки, объединяясь, образуют нервные центры (узлы), а их отростки и одевающие их оболочки — нервные стволы.

Органы тела многоклеточного животного состоят обычно из комплекса тканей. Все органы связаны друг с другом в своей деятельности и подчинены организму в целом. Различают органы движения, пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения, размножения. Нервная и кровеносная системы играют в организме объединяющую роль, связывая все органы друг с другом, регулируя их деятельность.

Органы движения. Движение может осуществляться мерцатель-

ными клетками, снабженными различными ресничками (главным образом у личинок), путем простого изгибания тела (у червей) или конечностями самого различного строения. У кольчатых червей это нерасчлененные придатки, у членистоногих и позвоночных — рычаговые конечности с внутренними хрящевым или костным скелетом у позвоночных и наружным у членистоногих, со сложной мускулатурой у тех и других.

Органы дыхания. У низших многоклеточных (губки, кишечнополостные) газообмен осуществляется всей поверхностью и клетками тела. У более высокоорганизованных развиваются либо выросты поверхности тела, приспособленные для дыхания — жабры (главным образом у водных организмов), либо легкие и трахеи. Специальные органы дыхания в эволюции многоклеточных появляются сравнительно поздно (начиная с кольчатых червей).

Органы пищеварения. В простейшем случае у многоклеточных (губки) нет обособленной пищеварительной полости. У кишечнополостных и червей появляется общая пищеварительная полость, выстланная клетками энтодермы, выделяющими пищеварительные соки и всасывающими переваренную пищу. У некоторых примитивных беспозвоночных ротовое отверстие выполняет также функцию анального. При усложнении пищеварительной системы (у червей) возникает сквозной трубчатый кишечник, состоящий из трех отделов: переднего и заднего эктодермального и среднего энтодермального. Затем передний отдел дифференцируется: обособляются ротовая полость с челюстным аппаратом, глотка и пищевод (слюнные железы). В среднем отделе развиваются печень и печеночно-поджелудочные железы.

Органы выделения служат для выведения из тела продуктов обмена (главным образом распада азотистых соединений) и избытка воды. Они имеют вид более или менее простых разветвленных трубочек (нефридии) или сложно устроенных, собранных в компактные образования (почки).

Кровеносная система распределяет по телу питательные вещества, усвоенные кишечником, кислород, полученный при дыхании, и отдает в органы выделения продукты обмена, в том числе в жабры или легкие продукты газообмена. Кровь совершает путь по телу либо по особым полостям, расположенным между органами, либо по специальным замкнутым сосудам. Движение крови осуществляется сокращением стенок сосудов и пульсирующим органом — сердцем. Сердце состоит из предсердия (одного или более), принимающего кровь из сосудов, желудочка (желудочков) — толстостенного мускулистого отдела, толкающего кровь своим сокращением в артерии и далее, в капилляры. Кровеносная система появляется впервые у червей.

Нервная система. У низших кишечнополостных нервная система состоит из разбросанных по телу клеток, контактирующих своими отростками (диффузная нервная система). У подвижных медуз нервные клетки собираются в нервный тяж, у более высокоорганизованных многоклеточных нервные клетки образуют нервные узлы (нервные центры), от которых отходят нервные стволы. У некоторых наиболее высоко организованных беспозвоночных (брюхоногие, головоногие, членистоногие) и у позвоночных нервные узлы концентрируются и образуют головной мозг в переднем отделе тела, брюшной (нервная цепочка кольчатых червей и членистоногих) или его аналог — спинной (хордовые).

Различно устроенные концевые аппараты нервной системы образуют органы чувств. Они воспринимают, перерабатывают и передают хи-

мические, звуковые, световые и другие раздражения, идущие из внешней среды.

Органы размножения. Размножение происходит бесполом путем (делением и почкованием) и половым. При делении тело распадается на две части или на несколько приблизительно одинаковых (кишечнополостные). При почковании отделяется небольшая часть животного — почка — в виде выроста по бокам материнского организма или на конце тела по его оси. После отделения от материнского организма почка вырастает в самостоятельный организм. У многих водных прикрепленных организмов, реже у свободно плавающих, новые особи, возникшие путем деления или почкования, не отделяются от материнского организма, в результате чего возникают колонии. Колония может состоять либо из особей, одинаковых в физиологическом и морфологическом отношении (мономорфные колонии), либо из физиологически и структурно различных (полиморфные колонии), выполняющих разные, вполне определенные функции (губки, кишечнополостные, мшанки, некоторые черви).

Половое размножение связано с развитием мужских и женских половых цветков. У некоторых беспозвоночных мужская и женская половые системы могут присутствовать в одном организме одновременно (гермафродитизм). Раздельнополость часто влечет за собой половой диморфизм, который выражается в существенных отличиях самцов и самок.

У некоторых многоклеточных (кишечнополостные), подобно одноклеточным (фораминиферам), наблюдается чередование поколений; размножение половым путем чередуется с бесполом размножением.

Индивидуальное развитие. После оплодотворения яйцеклетки наступает процесс дробления яйца, в результате которого яйцеклетка распадается на ряд клеток, получивших название бластомер, размеры которых уменьшаются с каждым новым дроблением. В результате последовательного дробления возникает зародыш нередко однослойный — бластула, состоящая из группы клеток с первичной полостью внутри или без полости; в последнем случае она носит название морулы (рис. 35, А). В наиболее простом случае в дальнейшем развитии образуется двухслойный зародыш, или гастрюла. Образование гастрюлы может происходить тремя путями (рис. 35, Б). В первом случае (некоторые кишечнополостные) часть клеток бластулы, размножаясь, погружается в первичную полость сплошным зачатком (иммиграция). Наружные клетки гастрюлы образуют наружный зародышевый листок, или эктодерму, внутренние, выстилающие первичную пищеварительную полость, образуют внутренний зародышевый листок, или энтодерму. В других случаях стенки бластулы на одном полюсе выпячиваются внутрь и образуют первичную пищеварительную полость, открывающуюся наружу одним отверстием, первичным ртом, или бластопором. Такой способ образования гастрюлы получил название инвагинации. В третьем случае (наблюдается у моллюсков) более мелкие клетки (микромеры) обрастают вокруг более крупной клетки — макромеры. Этот процесс носит название эпиболлии.

У высших многоклеточных развивается еще третий зародышевый листок — мезодерма. Мезодерма образуется двумя способами (рис. 35, В).

В первом случае в области бластопора обособляются две крупные клетки. Они размножаются и образуют симметрично расположенные клеточные полоски, которые в дальнейшем заполняют всю первичную полость зародыша — телобластический способ образования ме-

зодермы. Бластопор превращается в ротовое отверстие взрослого животного (первичноротые животные).

Во втором случае первичный кишечник образует симметрично расположенные мешковидные впячивания, которые отшнуровываются от

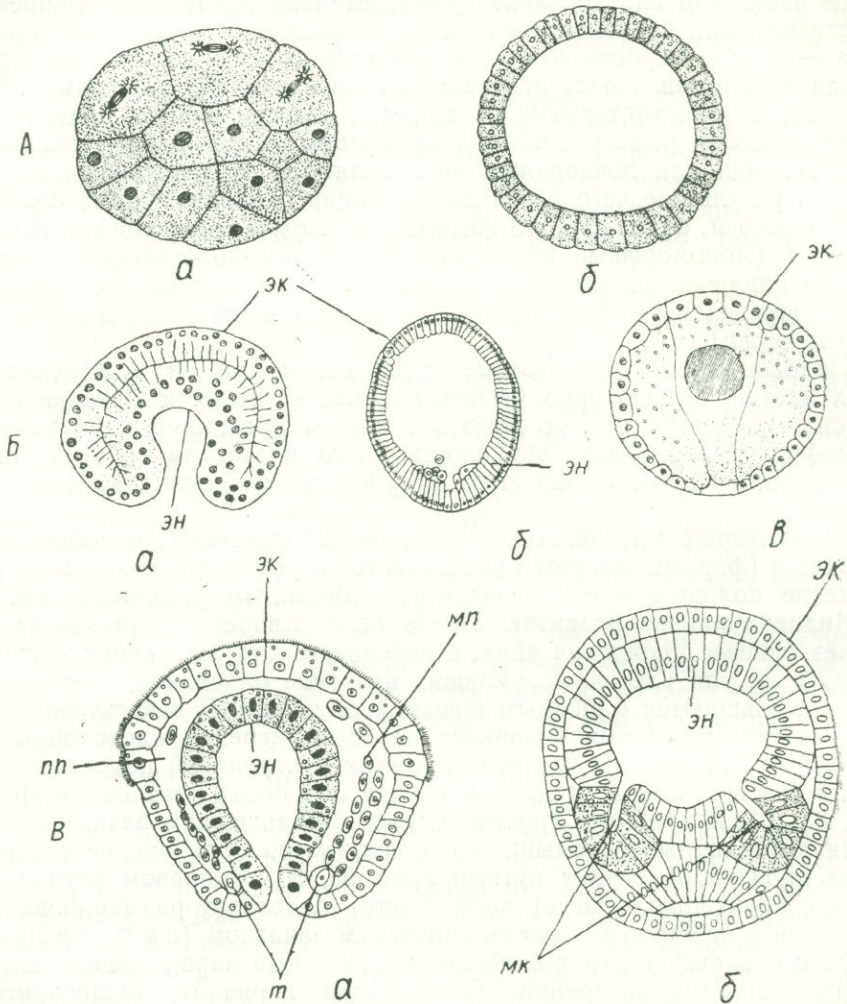


Рис. 35. Эмбриональное развитие многоклеточных. А — стадии развития яйца: а — морула полипа, б — бластула ланцетника; Б — различные способы образования гастрюлы: а — впячивание (инвагинация) с образованием первичной полости; б — заполнение первичной полости сплошным зачатком (иммиграция, у кишечнополостных); в — обрастание крупных клеток более мелкими (эпиболия, у моллюсков); В — различные типы развития мезодермы: а — у первичноротых (пресноводная улитка); б — у вторичноротых (ланцетник); мк — мезодермальные карманы, мп — мезодермальные полоски, ип — первичная полость, т — телобласт, эк — эктодерма, эн — энтодерма

кишечника, разрастаются и также заполняют первичную полость — энтероцельный способ образования мезодермы. Бластопор замыкается, рот возникает в другой части зародыша и на месте бластопора вторично появляется анальное отверстие (вторичноротые животные). В дальнейшем внутри мезодермы образуется вторичная полость

тела, или целом, выстланная одним слоем эпителиеподобных клеток (вторичнополостные животные).

В процессе дальнейшего эмбрионального развития в зародыше образуются различные ткани и органы.

Из эктодермы развиваются покровы животного с различными кожными образованиями, наружный скелет, центральная и периферическая нервная система, в том числе органы чувств.

Из энтодермы развивается эпителий, выстилающий среднюю часть кишечного тракта, печень и ее железы, в том числе пищеварительные железы. Из мезодермы помимо тканей, выстилающих полости тела, образуется большая часть внутренних органов: поперечно-полосатая мускулатура и зародышевая соединительная ткань — мезенхима (заполняющая промежутки между экто-, энто- и мезодермой), дающая начало всей группе опорно-трофических тканей от крови и лимфы до хряща и кости включительно, выделительные органы, половые клетки.

Происхождение и развитие. Считается общепринятым, что многоклеточные произошли от колониальных простейших (класс жгутиконосцев). Существует много гипотез происхождения многоклеточных, недавно подробно и критически рассмотренных А. В. Ивановым (1968, «Происхождение многоклеточных животных»). Из двух господствующих теорий: теории «гастреи» Геккеля и теории «фагоцителлы» И. И. Мечникова — А. В. Иванов отдает предпочтение последней.

По Геккелю, из бластулы путем инвагинации возник двухслойный организм, у которого клетки эктодермы, снабженные ресничками, выполняли двигательную функцию, а энтодерма выстлала первичную пищеварительную полость. Такой двухслойный организм, получивший название гастреи, рассматривался Геккелем в качестве исходного предка для многоклеточных. Геккель считал, что гастрала у различных классов, от губок до позвоночных, имела одну и ту же характерную форму. От гастреи все многоклеточные унаследовали первичный кишечник и два первичных зародышевых листка (экто- и энтодерму). Эта теория сыграла положительную роль в развитии представлений о филогении многоклеточных.

По И. И. Мечникову, первичный метазоон (многоклеточный организм) возник не путем инвагинации, а путем иммиграции клеток внутрь бластулы. Эти клетки, иммигрировавшие внутрь, образовали внутреннюю клеточную массу — фагоцитобласт, клетки которого обладали способностью переваривать пищу. Наружный слой клеток превратился в кинобласт, выполняющий функцию движения. Эта дифференциация клеток закрепилась в эволюции, и возник общий предок многоклеточных животных — паренхимелла, или, как позднее ее переименовал И. И. Мечников, фагоцителла. Она произошла от колониальных протомонадид (жгутиконосцев). В настоящее время, по А. В. Иванову, в развитии многоклеточных можно выделить следующие стадии: 1) свободноплавающая шаровидная колония с периферическим расположением жгутиконосцев (тип *Sphaerocysta*); 2) колония с клетками, дифференцированными на соматические и половые, с выделением передне-задней оси тела и появлением радиальной симметрии; появление полового процесса (тип *Proterospongia*); 3) возникновение свободноплавающего организма типа фагоцителлы при разделении клеток на наружный кинобласт и внутренний фагоцитобласт. Разделение всего онтогенеза на эмбриональный период, когда развивалась бластулообразная личинка и постэмбриональный, в течение которого осуществлялся рост, сопровождаемый делением клеток. Дальнейшее развитие представляется следующим (рис. 36). Некоторые потомки фагоцителлы перешли

4/10
 4/10/1940
 1940

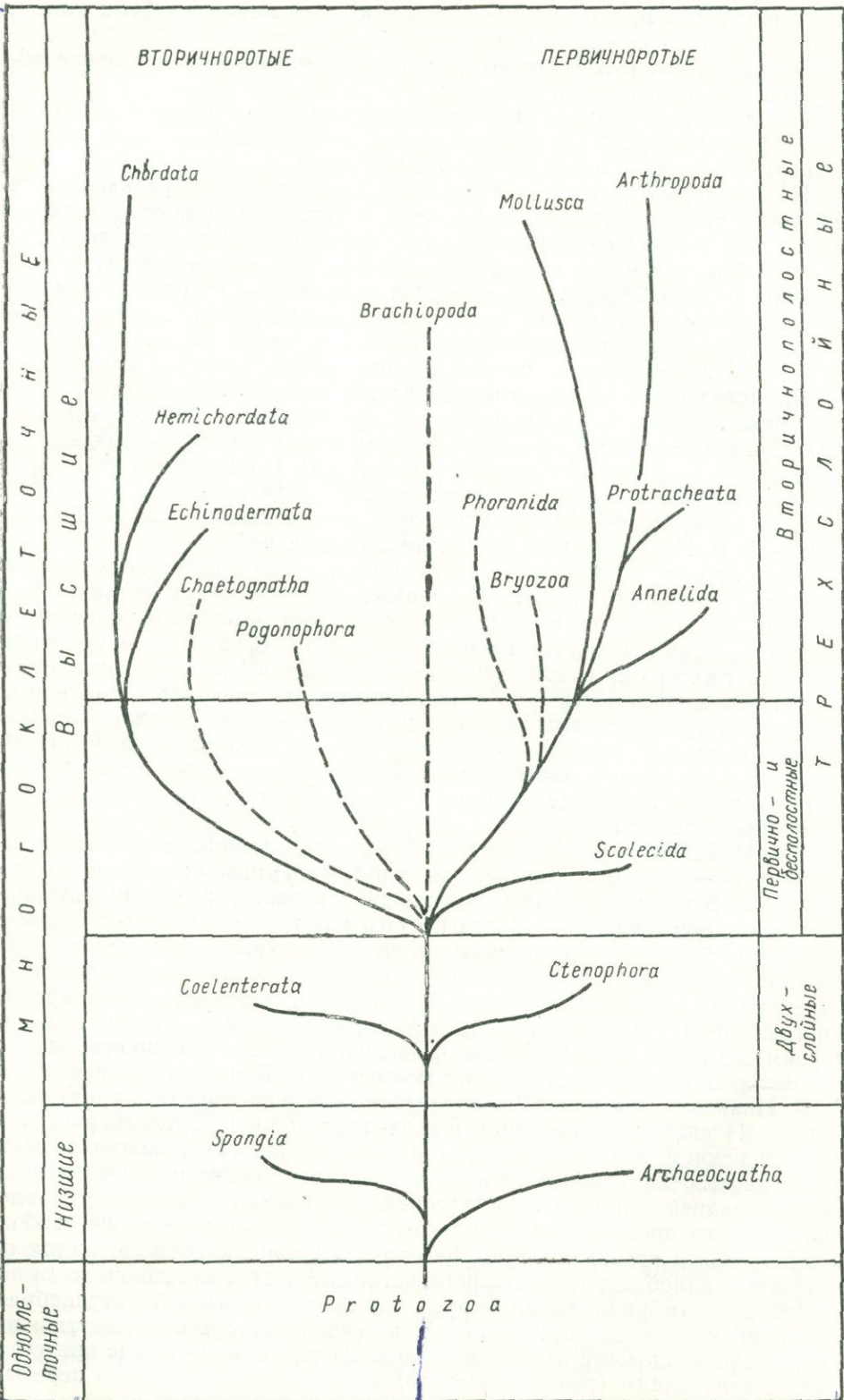


Рис. 36. Схема эволюционного развития животного мира

к сидячему образу жизни и дали начало губкам. Они отделились от основного ствола, когда у фагоцителлы не было еще ни рта, ни кишечника. Кинобласт у губок сменил локомоторную функцию на гидрокинетическую, погрузившись внутрь фагоцитобласта. В то же время от основного ствола, по-видимому, отделились археоциаты. Несколько позднее, когда у фагоцителлы возникло ротовое отверстие, от основного ствола ответвились две новые группы многоклеточных. Одна из них дала начало гастрееобразным первичным кишечнополостным; вторая — бескишечным сколецидам, у которых еще не было кишечника и пищеварение происходило в блуждающих клетках — фагоцитах или в полостях паренхимы.

От первично кишечнополостных, с одной стороны, возникли настоящие кишечнополостные, ведущие сидячий образ жизни (гидроиды, кораллы) и, с другой — гребневники, плавающие мерцанием общего жгутикового покрова. Они обладали ротовым отверстием и перешли к питанию крупной добычей. Их фагоцитобласт превратился в первичный пищеварительный орган — энтодерму, имеющую сложное строение. Кишечнополостные и гребневники, достигшие в своем развитии только стадии гастрюлы, объединяются в группу двухслойных многоклеточных животных. Все остальные многоклеточные, кроме эктодермы и энтодермы, имеют еще третий зародышевый листок, или мезодерму, и выделяются в группу трехслойных многоклеточных. Все трехслойные многоклеточные могут быть разделены на первичнополостных и целомических. К первым относятся низшие черви, или сколециды, ко вторым — все остальные трехслойные многоклеточные, которые в свою очередь делятся на первичноротых и вторичноротых. К первичноротым относятся кольчатые черви, первичнотрахейные, членистоногие, моллюски, форониды и мшанки.

Наиболее прогрессивная ветвь первичноротых — ветвь, давшая кольчатых червей. У последних тело разделено на сегменты, по бокам которых появляются боковые выросты, или параподии, представляющие собой примитивные органы движения. Считается, что от кольчатых червей произошли членистоногие, у которых вместо параподий развились членистые конечности, кроме того, обособились головной мозг и органы чувств, развился хитиновый наружный скелет. Отдельную ветвь первичноротых образуют моллюски; по ряду признаков они связываются с кольчатыми червями (характер полости тела, строение органов выделения, наличие и характер кровеносной системы), но отличаются от них отсутствием парных придатков-конечностей и отсутствием (за исключением наиболее примитивных) сегментации тела. У большинства моллюсков в связи с малоподвижным образом жизни развилось прочное наружное защитное образование — раковина.

Особые ветви первичноротых представляют мшанки и форониды, ответвившиеся от общего ствола, вероятно, очень рано. В связи с прикрепленным образом жизни мшанки приобрели некоторые сходные черты с кишечнополостными (наружный скелет, щупальца).

У вторичноротых blastopore замыкается и рот возникает вторично в другой части зародыша; к ним относятся иглокожие, полухордовые погонофоры, хетогнаты и хордовые. Все они имеют вторичную полость тела (целом) и сквозной пищеварительный канал. Основное направление эволюции вторичноротых шло от полухордовых к хордовым. Иглокожие в своем развитии уклонились от основного ствола вторичноротых и в связи с прикрепленным или малоподвижным образом жизни вторично приобрели радиальную симметрию. До сих пор остается неясным систематическое положение погонофор и хетогнат.

Промежуточное положение между первичноротыми и вторичноротыми занимают брахиоподы. У них мезодерма закладывается энтероцельным путем, а рот развивается как у первичноротых, на месте бластопора. У брахиопод в связи с прикрепленным образом жизни развились особый фильтрационный аппарат и наружный скелет — раковина, конвергентно сходная с раковиной двустворчатых моллюсков. Они, по-видимому, очень рано ответвились от общего эволюционного ствола и представляют собой, подобно мшанкам, слепую ветвь в эволюции животного мира.

НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (PARAZOA)

Тело низших многоклеточных состоит из клеток, не дифференцированных на ткани и органы; у них отсутствуют обособленные первичные зародышевые листки — эктодерма и энтодерма. Разного типа клетки способны превращаться друг в друга, отдельные особи в колониях не обособлены. Настоящая нервная система отсутствует. Эмбриогенез отличается от эмбриогенеза всех остальных многоклеточных.

К низшим многоклеточным относятся губки, условно археоциаты и, по-видимому, большая группа губко- и археоциатоподобных организмов, известных по скелетным остаткам только в ископаемом состоянии.

ТИП ГУБКИ (SPONGIA)

К типу губок относятся наиболее низко организованные многоклеточные животные, ведущие прикрепленный образ жизни. Для них характерно:

- наличие системы каналов и полостей, образующих своеобразный ирригационный аппарат, в полостях которого расположены своеобразные воротничково-жгутиковые клетки — хоаноциты;

- большая самостоятельность клеточных элементов, не создающих обособленных тканей и органов;

- особенности эмбрионального развития. Личинка двухслойная; наружный слой жгутиковых клеток при метаморфозе личинки попадает внутрь (извращается) и дает начало хоаноцитам.

Губки — водные, преимущественно морские, реже пресноводные животные, колониальные и одиночные, размером от нескольких миллиметров до 2 и более метров.

Внешняя форма губок очень разнообразна, изменчива и часто неопределенна. Одиночные губки имеют вид цилиндра, кубка, бокала, шара, гриба или корзинки, сидящей на длинном стержне. Колониальные губки принимают вид ленточек, ковриг, натеков, наростов, корок или многоветвистых колоний. Губки прикрепляются неподвижно к грунту, подводным предметам или к скелетам других животных — моллюсков, брахиопод, ракообразных.

В теле различают три основные группы клеток: хоаноциты, дермациты и амебоциты. Хоаноциты выстилают центральную полость или сконцентрированы в специальных жгутиковых камерах. Они образуют единственную морфологически обособленную ткань — жгутиковый эпителий, основная функция которого состоит в создании тока воды, с которым в тело губки поступает пища. Жгутиковому эпителию может быть противопоставлена паренхима, состоящая из дермацитов, амебоцитов и мезоглен. Дермациты, или покровные клетки, покрывают тело

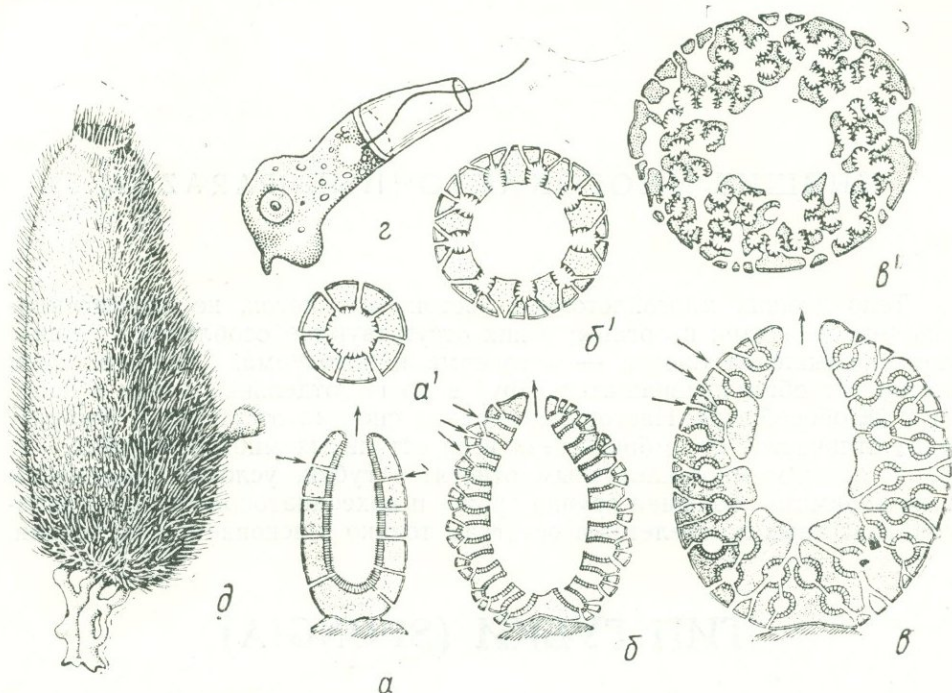


Рис. 37. Строение современных губок: *a—в* — типы ирригационных систем; *a, a'* — асконоидный, *б, б'* — сиконоидный, *в, в'* — лейконоидный; *а, б, в* — продольные, *а', б', в'* — поперечные сечения; *г* — воротничково-жгутиковая клетка — хоаноцит; *д* — современная губка *Leuconia*

губки снаружи: некоторые дермациты несут вводной канал, который открывается наружу вводной порой (отсюда второе название типа — пориферы — несущие поры); по каналу вода и пища поступает внутрь тела. Основу паренхимы составляет мезоглея — бесструктурное студенистое вещество. В мезоглее расположены: звездчатые клетки — соединительнотканьные опорные элементы, клетки скелетообразовательницы, амебоциты и архециты — недифференцированные клетки, выполняющие разные функции. Амебоциты осуществляют функции внутриклеточного пищеварения, переноса пищевых частиц, выделения; архециты могут превращаться в любые клетки: половые, склеробласты и др. Газообмен осуществляется током воды. Губки относятся к группе биофильтраторов; они питаются взвешенным в воде органическим детритом и одноклеточными организмами. Характерной особенностью всех губок является система каналов и камер, образующих так называемый ирригационный, или мерцательно-вододвижущий аппарат, выполняющий функции своеобразного пищеблока, газообмена и выделения.

У губок различают три основных типа строения ирригационного аппарата: асконоидный, сиконоидный и лейконоидный (рис. 37). У ас-

коноидного типа (аскон) — наиболее примитивного, свойственного первым стадиям развития губки и некоторым взрослым известковым губкам, хоаноциты выстилают всю центральную полость (рис. 38). В следующей по сложности стадии — сиконоидной (сикон) жгутиковый эпителий втягивается внутрь паренхимы и образует особые камеры или трубчатые полости, выстланные хоаноцитами. В лейконоидном типе (лейкон) — наиболее сложном и характерном, за небольшим исключением для всех взрослых стадий губок — жгутиковые камеры расположены в толще тела и снабжены одним отводным и сложной системой вводных каналов. У колониальных форм ирригационный аппарат достигает наибольшей сложности.

Как правило, стенки тела губок поддерживаются внутренним скелетом, расположенным в мезоглее. По составу скелет может быть органическим или минеральным. Органический, или роговой, скелет состоит из спонгиновых волокон, у которых различают сердцевину, окруженную концентрическими слоями. Спонгин представляет собой органическое вещество близкое по составу к белку шелка.

Минеральный скелет состоит из спикул (рис. 39). Спикулы могут быть кремневыми и известковыми. Кремневые спикулы состоят из водного кремнезема и закладываются внутри склеробласта. Вначале образуется осевая нить из органического вещества, которая затем окружается кремнеземом.

Среди кремневых спикул различают крупные спикулы — макросклеры и мелкие спикулы — микросклеры. Макросклеры образуют основу скелета и бывают: одноосными, трехосными, четырехосными и многоосными. У многих губок лучи трехосных спикул могут соединяться вместе, образуя диктиональный скелет — своеобразную пространственную решетку с кубическими петлями. Четырехосные спикулы состоят из четырех лучей, расходящихся под разными углами. Спикулы, покрытые вторичными отложениями кремнезема, образующего неровности и бугры, называют десмами. Десмы имеют разнообразную форму и соединяются друг с другом, создавая прочный «литистидный» скелет, свойственный каменистым губкам. Многолучевые спикулы имеют вид звездчатых тел.

Микросклеры рассеяны в мезоглее. Каждая микросклера создается внутри одной клетки. Обычно они очень разнообразны и могут быть построены по трехосному типу, иметь вид многолучевых звездообраз-

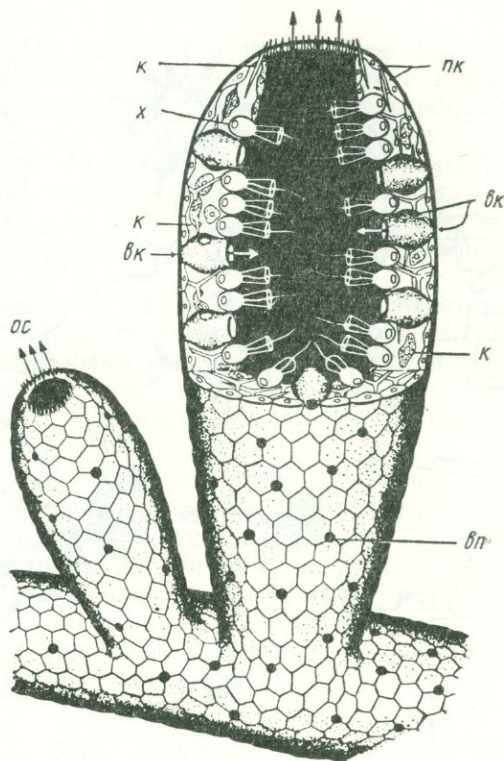


Рис. 38. Схема колонии асконоидного типа: *вл* — вводная пора, *вк* — вводной канал, *к* — разного типа клетки и спикулы в мезоглее, *ос* — оскулом, *пк* — покрывные клетки, *х* — хоаноцит

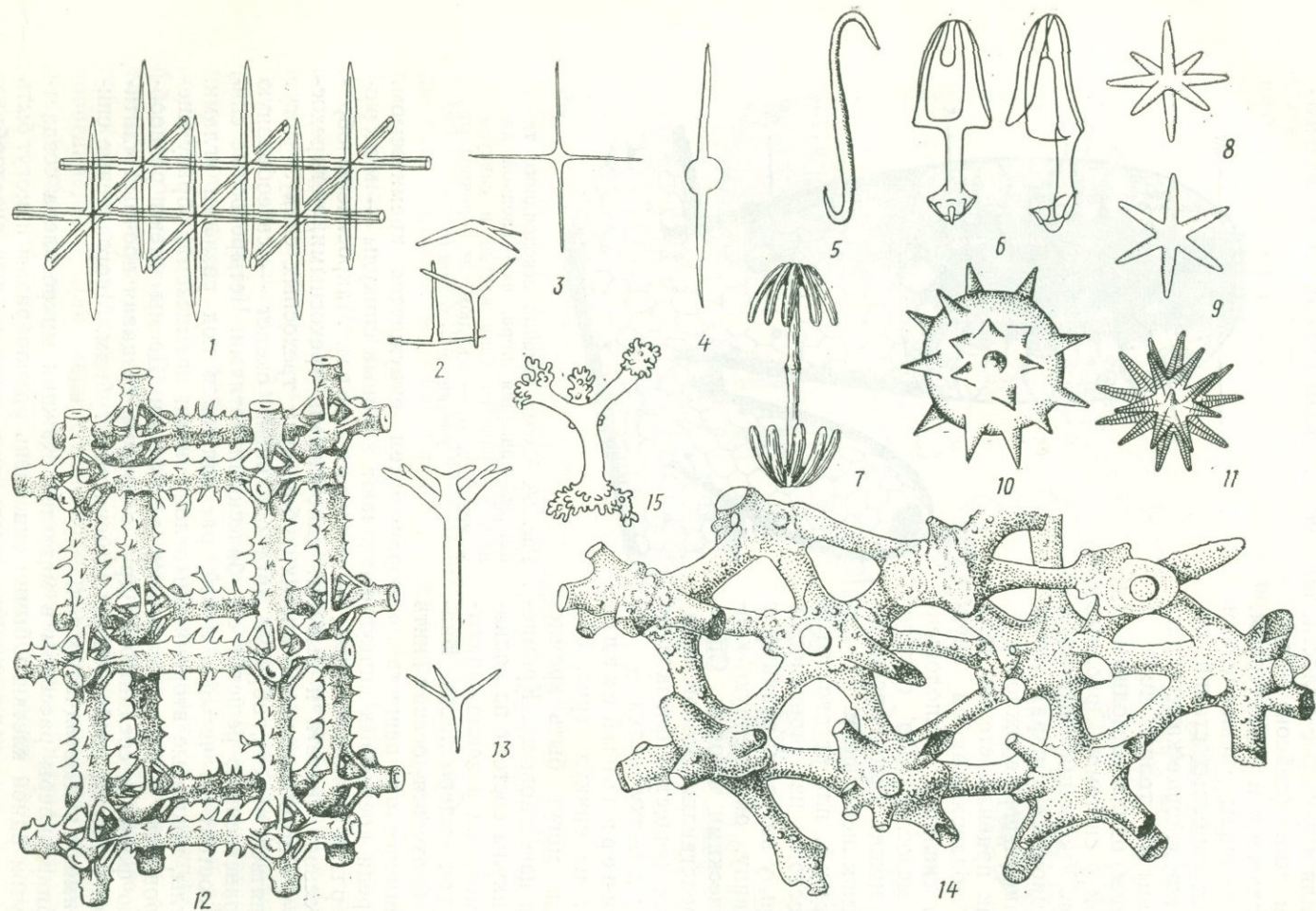


Рис. 39. Спикулы губок. Известковые спикулы (1—2): 1 — фаретронный скелет; 2 — известковые трехосные спикулы. Кремневые спикулы (3—15): 3—4 — спикулы кембрийской кремневой губки; 5—11 — спикулы трехосных кремневых губок — микросклеры; 12—13 — спикулы трехосных кремневых губок — макросклеры: 12 — диктиональный скелет, 13 — различные виды трехосных спикул; 14—15 — спикулы четырехосных кремневых губок — десмы: 14 — литистидный скелет; 15 — четырехлучевые десмы

ных тел, изогнутого стерженька, снабженного на концах крыловидными придатками (хелы) или С-образно изогнутых спикул.

Скелет известковых губок слагается из известковых спикул: одноосных, трехлучевых, состоящих из трех лучей, лежащих в разных плоскостях, и четырехлучевых, у которых четвертый луч отличается по форме и размерам. Каждый луч этих спикул строится парой клеток. Обычно спикулы располагаются в мезоглее несвязно; реже они образуют связный, или фаретронный, скелет.

Губки размножаются бесполом и половым путем. При бесполом размножении различают наружное почкование и образование геммул. При наружном почковании на материнском организме из амебоцитов возникает небольшой бугорок-почка, у которой позднее появляются поры и возникает устье. Если вновь образовавшиеся почки не отделяются от материнского организма, то возникают колонии. Губки легко регенерируют, т. е. восстанавливают свое тело из отдельных клеток, причем процесс восстановления часто завершается бесполом размножением.

Образование геммул наблюдается у пресноводных и некоторых морских губок. Геммулы имеют шаровидную форму и состоят из скопления амебоцитов, богатых питательными веществами, окруженных хитиноидной оболочкой. Геммулы служат для размножения, расселения и для перенесения неблагоприятных условий. При благоприятных условиях из геммулы образуется новая губка.

Специальный половой аппарат у губок отсутствует, но среди них есть раздельнополые и гермафродитные формы. Половые клетки — гаметы, возникают из амебоцитов в любой части тела. После оплодотворения образуется личинка — паренхимула. Личинка, поплавав некоторое время, опускается на дно, прикрепляется к субстрату и превращается в молодую губку, при этом первично наружные клетки уходят внутрь, образуя там жгутиковый эпителий. Губки как бы выворачиваются наизнанку, таким образом создается мерцательно-вододвижущий аппарат.

В зависимости от строения и химического состава скелета, формы спикул и особенностей эмбрионального развития в типе губок выделяются три класса: обыкновенные, шестилучевые и известковые губки.

✓ **Класс обыкновенные губки (*Demospongia*).** Морские, реже пресноводные формы. Скелет спонгиновый или кремневый, у ряда форм состоит из сети спонгиновых волокон и кремневых спикул. Ирригационная система у взрослых форм лейкоидного типа. К этому классу относятся роговые, каменистые губки и так называемые сверлящие губки, живущие на известковых породах, раковинах моллюсков, скелетах кораллов.

У каменистых губок скелет состоит из четырехосных десм, образующих связный литистидный скелет. Среди десм расположены микросклеры двух видов: С-образные и звездчатые. В ископаемом состоянии известны начиная с кембрия (рис. 40, д—э). Характерные роды: *Astylospongia* (ордовик — силур), *Ierea* (мел), *Siphonia* (мел — палеоген).

✓ **Класс шестилучевые, или стеклянные, губки (*Hexactinellida*).** Скелет состоит из трехосных кремневых спикул, имеющих три взаимно перпендикулярные оси. Макросклеры, достигающие нескольких десятков сантиметров, свободные или спаянные. В последнем случае они образуют диктиональный скелет. Микросклеры размером от 10 до 100 мк бывают двух типов: построенные по трехосному типу или имеющие вид палочки, к которой прикреплены звездочки. Кембрий — ныне (рис. 40,

б—г). Характерные роды: *Ventriculites* (мел), *Coeloptychium* (мел), *Craticularia* (юра — неоген).

✓ Класс известковые губки (*Calcispongia*). Скелет состоит из микроскопических малых (0,1—0,3 мм, редко до 3 см) известковых спикул, не спаянных между собой или образующих фаретронный скелет. Иррига-

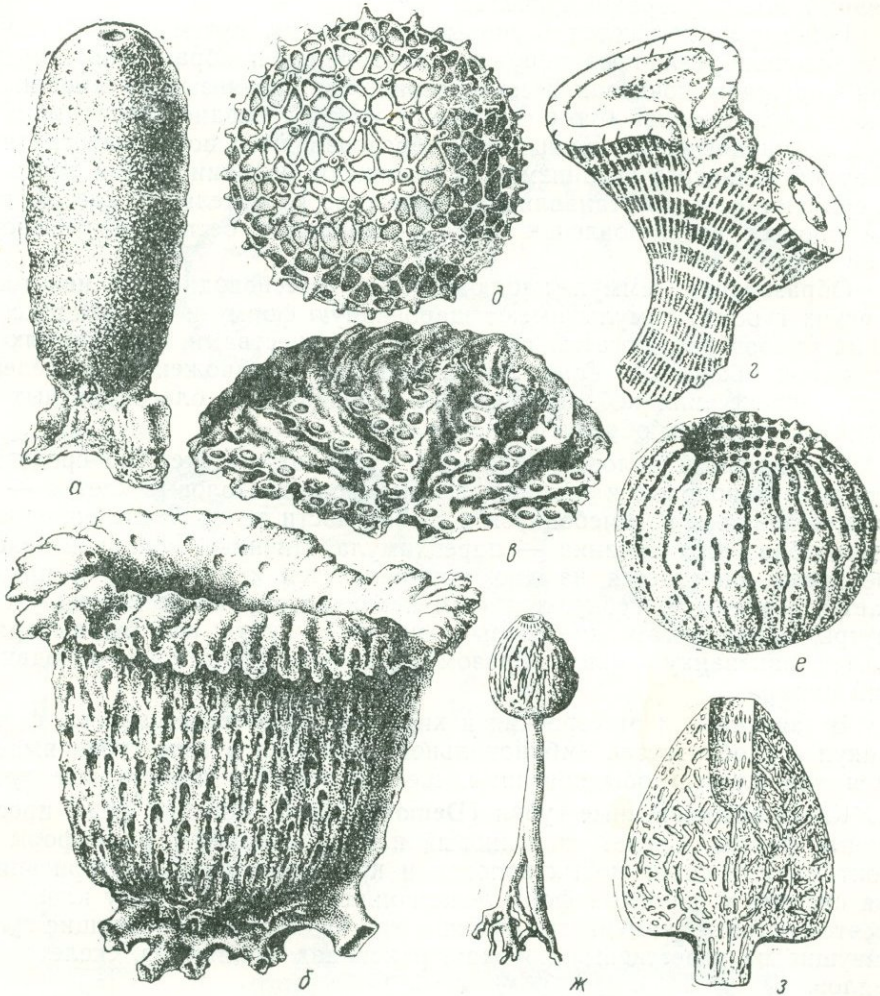


Рис. 40. Тип Spongia: а — класс *Calcispongia*, *Peroniella* (девон — мел); б — г — класс *Hexactinellida*: б — *Ventriculites* (мел), в — *Coeloptychium* (мел), г — *Craticularia* (юра — неоген); д — з — класс *Demospongia*: д — *Pemmatites* (карбон — пермь); е — з — каменные губки: е — *Astylospongia* (ордовик — силур), ж — з — *Siphonia* (мел — палеоген); ж — общий вид, з — продольный разрез

ционная система устроена различно — от простого до наиболее сложного типа. Первые достоверные находки описаны из девонских отложений. Особенно широко они были распространены в юрском и меловом периодах (рис. 40, а). Характерные роды: *Peronidella* (девон — мел), *Porosphaera* (мел).

Геологическая история. Губки представляют боковую ветвь среди многоклеточных животных. Они возникли, по-видимому, от фагоцителлы, приспособившись к неподвижному прикрепленному образу жизни. Первые губки имели, по-видимому, только органический скелет, состоящий из древовидно-разветвленных спонгиновых ветвей; позднее возник сетчатый скелет. В дальнейшем вокруг спонгиновых волокон начал отлагаться кремнезем, что придавало скелету большую прочность. Возникли первые кремневые губки с одноосными спикулами. От них развились губки с трехосными и четырехосными спикулами. В девоне, по-видимому, от демоспонгий произошли первые известковые губки. В мезозое значительное распространение получают каменистые, шестилучевые и известковые губки. Современные губки обитают в морских бассейнах на разных глубинах, в холодных и теплых морях. Около 20 видов губок живет в пресных водах.

ТИП АРХЕОЦИАТЫ (ARCHAEOCYATHI)

К типу археоциат относятся вымершие морские одиночные или колониальные беспозвоночные, жившие в раннем кембрии. Они вели прикрепленный образ жизни и обладали известковым кубковидным пористым скелетом (рис. 41). В отличие от губок скелет археоциат моно-

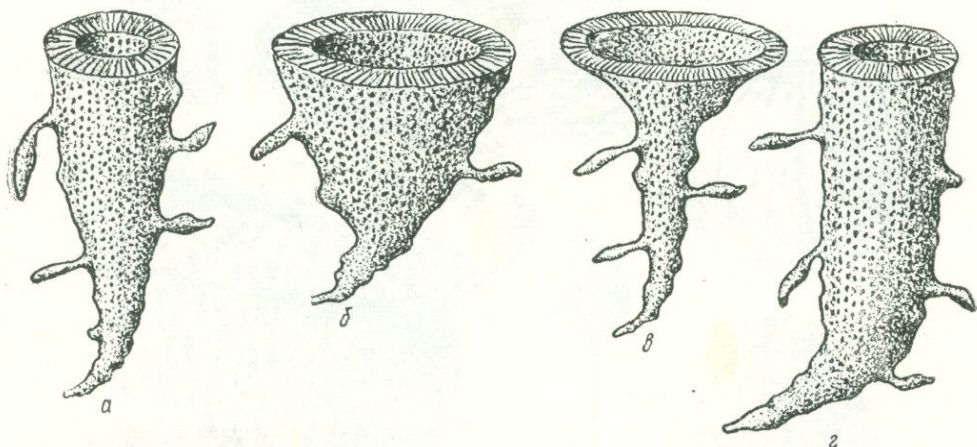


Рис. 41. Формы кубка археоциат: *а* — узкоконическая, *б* — ширококоническая, *в* — грибовидная, *г* — цилиндрическая

литный, отдельные спикулы отсутствуют. О строении мягкого тела археоциат почти ничего не известно. Скелет большинства одиночных археоциат имеет форму конического или цилиндрического бокала или кубка и обычно состоит из двух стенок: наружной и внутренней. Прimitивные, так называемые одностенные археоциаты, имели одну наружную стенку; внутренняя стенка либо отсутствовала, либо при жизни не обызвествлялась (рис. 42). Обе стенки пронизаны каналами, которые открываются наружу и внутрь порами различного строения, расположения и формы; особенно сложно построены каналы внутренней стенки. Пространство между двумя стенками названо интерваллюм. У археоциат, выделяемых в класс правильных (Regulares), в интерваллюме развиты радиальные стерженьки или вертикальные перегородки, днища или перегородки и днища. У неправильных археоциат (класс Irregulares) в интерваллюме могут присутствовать различно ориентированные стерженьки, прерывистые

или сплошные пористые тении — в различной степени искривленные пластины, выполняющие функцию перегородок, выпуклые пористые днища, пузырчатая ткань; стерженьки и пузырчатая ткань могут запол-

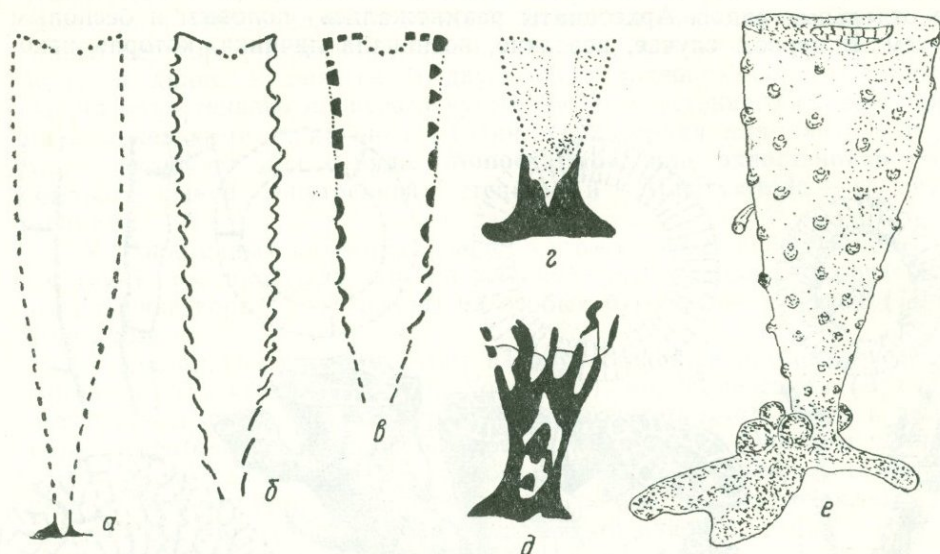


Рис. 42. Схемы строения одноственных архециат (а—д) и реконструкция (е): а, з — *Archaeolynthus*; б, е — *Tumuliolynthus*; в — *Rhabdocyathella*; д — *Rhizacyathus*

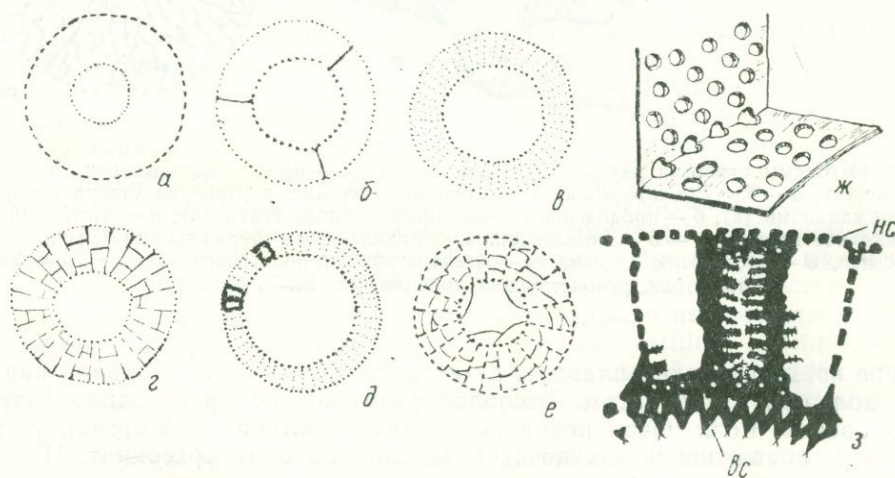


Рис. 43. Строение интерваллюма: а — без скелетных элементов, б — со стерженьками, ориентированными радиально, в — с перегородками, г — с перегородками и синаптикулами, д — с перегородками и гребенчатыми днищами, е — с перегородками и пузырчатой тканью, ж — перегородка и днище, з — гребенчатое днище: вс — внутренняя стенка, нс — наружная стенка

нять иногда всю внутреннюю полость; у одной группы неправильных архециат интерваллюм заполнен пористыми радиальными трубками (рис. 43).

Прикрепление архециат к субстрату осуществлялось при помощи особого каблучка прирастания.

Кубки археоциат имеют различные размеры: от нескольких миллиметров до 40 см в высоту и 25 см в диаметре.

Размножение и развитие археоциат известны недостаточно, однако за последние годы накопился довольно большой материал об онтогенезе отдельных видов. Археоциаты размножались половым и бесполом путем. В первом случае, вероятно, возникала личинка, которая неко-

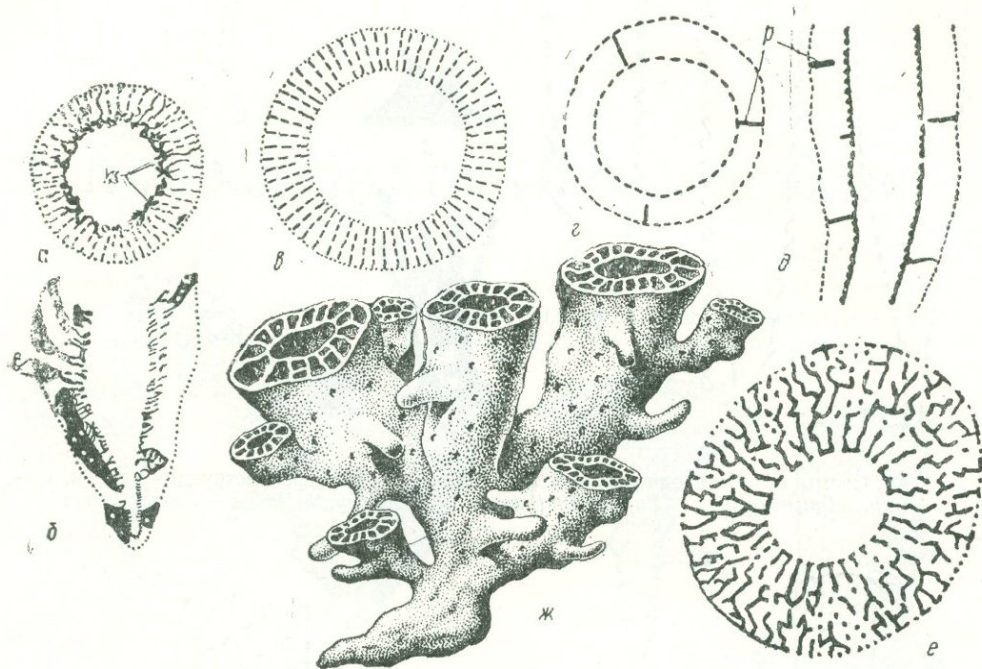


Рис. 44. Схемы строения двустенных правильных (а—д) и неправильных (е—ж) археоциат; а—б — *Ethmophyllum*: а — поперечное сечение, внутренняя стенка с поровыми каналами (к), б — продольное сечение прошло вдоль септы (с); в — *Ajacicyathus*, поперечное сечение; з—д — *Dokidocyathus*, с радиальными стерженьками (р): з — поперечное, д — продольное сечения; е — *Archaeocyathus*, поперечное сечение, ж — *Verithocyathus*, реконструкция колонии (по В. Д. Фоницу)

торое время свободно плавала, а затем оседала на дно и давала начало молодым археоциатам. Бесполое размножение происходило путем почкования. Если новая почка не покидала материнский организм, то по мере появления новых почек возникала колония археоциат. Изучение развития молодых археоциат показало, что вначале появляется наружная непористая стенка с маленьким каблучком прирастания; позднее она становится пористой; при диаметре кубка в 0,14—0,17 мм появляется внутренняя стенка; при диаметре 0,3—0,4 мм возникают перегородки.

Систематика археоциат еще недостаточно разработана. Одними исследователями тип археоциат разделен на несколько классов, другие в пределах типа различают только один класс, который делится на два класса правильных и неправильных археоциат (рис. 43, 44). Важное значение для систематики археоциат имеет строение интерваллюма и каналов наружной и внутренней стенок.

КЛАСС ПРАВИЛЬНЫЕ АРХЕОЦИАТЫ (REGULARES)

Одиночные, реже колониальные археоциаты, с различной формой кубков, от цилиндрической до блюдцеобразной. Кубки одностенные и двустенные. Интерваллюм заполнен радиальными стерженьками, или только перегородками, или только днищами, или комбинацией перегородок и днищ. В онтогенезе двустенных археоциат прослеживается стадия одностенного пористого кубка, затем двустенного с радиальными стерженьками и, наконец, стадия, характерная для данного рода. Класс включает два отряда: *Monocyathida*, или **одностенники** — без обызвествленной внутренней стенки, и *Ajaciccyathida* — с двумя стенками.

У одностенных археоциат скелет состоит из одной наружной стенки, гладкой с простыми порами (*Archaeolynthus*) или бугорчатой; в этом случае поры расположены на особых бугорках — тумулах (*Tumuliolynthus*).

У аяцициатид скелет состоит из двух стенок; в интерваллюме могут быть одни стерженьки (*Dokidocyathus*), пористые септы (*Ajaciccyathus*), септы, стерженьки и перемычки (*Archaeofungia*), септы и днища (*Coscinocyathus*), септы и особые гребенчатые днища (*Nochoroicyathus*).

В процессе онтогенеза у видов рода *Coscinicyathus* установлены стадии: одностенного кубка, двустенного кубка со стерженьками в интерваллюме, двустенного кубка с септами и, наконец, кубка с септами и днищами. Ранний кембрий.

Характерные роды перечислены выше (рис. 42, а, б, г, е; 44, а—д).

КЛАСС НЕПРАВИЛЬНЫЕ АРХЕОЦИАТЫ (IRREGULARES)

Одиночные или колониальные археоциаты, с кубками цилиндрической, конической, дисковидной или неправильной формы. Кубки одностенные и двустенные. Наружная стенка с простыми порами. Внутренняя полость у одностенных неправильных археоциат заполнена пузырчатой тканью, различно ориентированными стерженьками. У двустенных неправильных археоциат в интерваллюме могут присутствовать сплошные или прерывистые пористые тени, выпуклые пористые днища, пузырчатая ткань и стерженьки. В онтогенезе установлены стадии: одностенного кубка с внутренней полостью, заполненной пузырчатой тканью и стерженьками, стадия кубка с центральной полостью и стерженьками в интерваллюме и стадия с тениями в интерваллюме. Класс включает три отряда: *Rhizacyathida*, *Archaeocyathida*, *Syringocnematida*. У отряда ризациатид кубок состоит из одной пористой стенки; внутренняя полость заполнена пузырчатой тканью (*Batchatocyathus*) или пузырчатой тканью и стерженьками (*Rhizacythus*).

У отряда археоциатид кубок двустенный; широкий интерваллюм заполнен системой горизонтальных, вертикальных и радиальных стерженьков, срастающихся между собой (*Dictyocyathus*), или искривленных пористых тений (*Archaeocyathus*). Иногда центральная полость может быть заполнена пористыми призматическими образованиями (*Prismocyathus*).

В онтогенезе видов рода *Prismocyathus* установлены стадии: одностенного кубка с пузырчатой тканью во внутренней полости, одностенного кубка с пузырчатой тканью и стерженьками, двустенного кубка с различно ориентированными стерженьками в интерваллюме и, наконец, стадия, характеризующая данный род, — в центральной полости образуются трубчатые образования — т у б у л ы.

У отряда сирингокнемид интерваллюм заполнен радиальными пористыми трубками (*Syringonema*). Ранний кембрий.

Характерные роды перечислены выше (рис. 42, д; 44, е—ж).

Геологическая история. Археоциаты появились, по-видимому, еще в докембрийское время. Однако достоверные находки известны с нача-

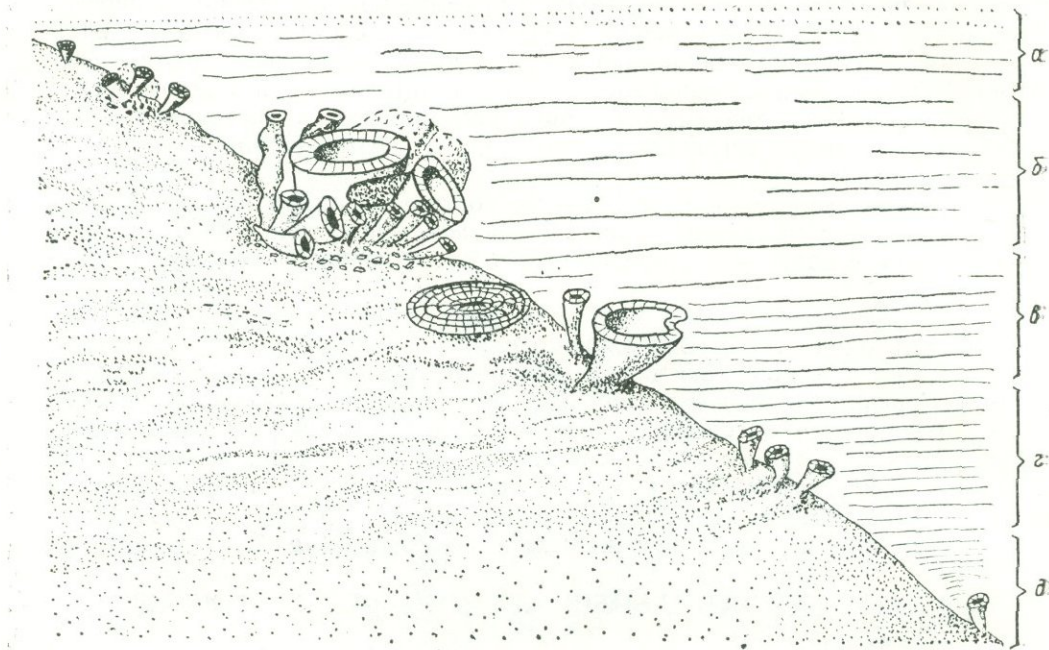


Рис. 45. Распределение археоциат в зависимости от глубины бассейна: а — редкие, до глубины 10—12 м; б — биогермы на глубине 20—30 м; в — редкие дисковидные и конические на глубинах от 30 до 50 м; г — редкие, на глубине 50—60 м; д — единичные, на глубине около 100 м (по И. Т. Журавлевой, 1960)

ла раннего кембрия. Вначале появляются одностенные формы, несколько позднее развиваются двустенные; среди двустенных развитие идет разными путями: у правильных появляются вертикальные перегородки, затем днища, либо только перегородки, либо только днища; у неправильных — тени с днищами, либо без днищ. Широкое географическое распространение и быстрая эволюция археоциат в течение раннего кембрия позволяет широко использовать их для расчленения и корреляции нижнекембрийских отложений. К концу раннего кембрия большинство археоциат вымирает; отдельные их представители, по-видимому, доживают до начала среднего кембрия.

Археоциаты обитали преимущественно в мелководной зоне теплых морей (рис. 45). Они жили обычно крупными поселениями, нередко приобретающими характер рифов.

ГУБКО- И АРХЕОЦИАТОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

В разные отрезки времени в палеозое были распространены отдельные группы многоклеточных, систематическое положение и таксономический ранг которых до сих пор оставался неясным. От этих групп в ископаемом состоянии сохранились известковые скелеты. Эти скелетные остатки принадлежали каким-то губко- или археоциатоподобным организмам и относились, по-видимому, к низшим многоклеточным. Они

представляли собой, вероятно, слепые, часто очень короткие ветви в эволюции многоклеточных. К ним относятся: класс (?) Сквамифериды, класс (?) Сфинктозои, класс (?) Афросальпингиды.

КЛАСС СКВАМИФЕРИДЫ (SQUAMIFERIDA)

К классу сквамиферид относится один отряд **рецептакулит**, от которого сохранился известковый скелет (рис. 46). Скелет размером от нескольких миллиметров до 20 см имеет грушевидную, чашеподобную или кубкообразную форму и состоит из наружной и внутренней стенок. Снаружи он покрыт ромбическими или шестиугольными табличками, под которыми расположены радиальные цилиндрические столбики. Каждый столбик на внешнем конце несет четыре тангенциальных луча, которые, соединяясь, образуют решетчатую наружную стенку; на внутреннем конце столбик расширяется, создавая широкое основание; при

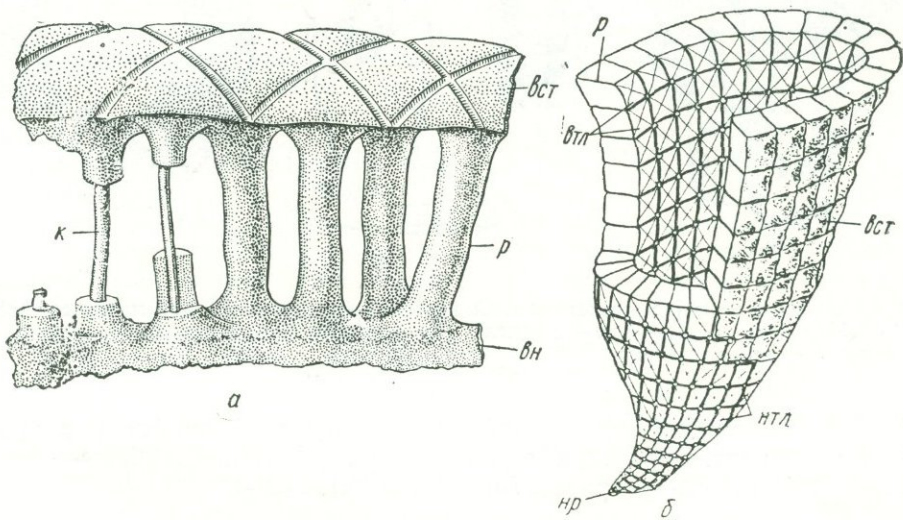


Рис. 46. Класс (?) Squamiferida: а — разрез стенки; б — схема строения скелета; вн — внутренняя стенка, вст — внешняя стенка, втл — внутренние тангенциальные лучи, к — канал внутри радиали, нр — начало роста, нтл — наружные тангенциальные лучи, р — радиали

соединении оснований соседних столбиков образуется внутренняя стенка, которая окружает центральную полость. Рецептакулиты, возможно, имели ирригационную систему асконоидного типа. Они были обитателями мелководных зон моря от позднего кембрия до начала карбона, среди них были одиночные и колониальные формы. Характерный род: *Receptaculites* (ордовик — девон).

КЛАСС (?) СФИНКТЗОИ (SPHINCTOZOA)

Вымершие одиночные или колониальные многоклеточные организмы (рис. 47, а—в), существовавшие на протяжении карбона—мела. Их известковый скелет имеет форму кубка цилиндрической, конической или неправильной формы, разделенного на отдельные камеры горизонтальными перегородками или днищами. Через камеры у некоторых сфинктозой проходит пористая трубка, обособляющая центральную по-

лость. В интерваллюме и в центральной полости может быть развита пузырчатая ткань. Сообщение между камерами осуществляется через систему каналов в днищах. Пространство между камерами может быть заполнено разветвленными стержневидными скелетными элементами или пузырчатой тканью. Наружная стенка у некоторых форм имеет крупные отверстия, расположенные на бугорках. Наружная и внутренняя стенки и днища пронизаны порами. Достоверно сфинктозои известны начиная с карбона; их расцвет относится к перми и триасу; в юре и мелу их очень мало, а из палеогена они пока не известны. Система-

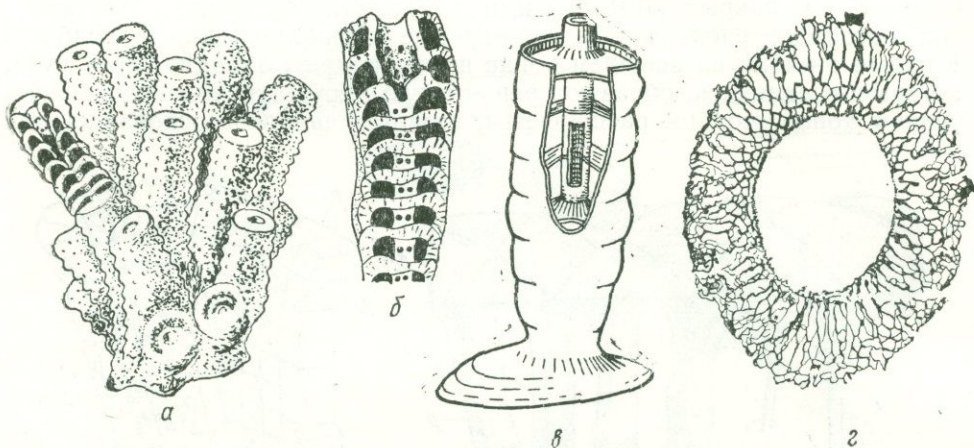


Рис. 47. Схема строения представителей класса Sphinctozoa (a—b) и класса Aphrosalpingidea (z): a—b—*Barrosia* (мел): a—внешний вид колонии, б—продольное сечение; в—схема строения скелета *Amblysiphonella* (карбон); z—поперечное сечение *Aphrosalpinx* (силур)

тическое положение сфинктозой неясно, они напоминают как губок, так и археоциат. Характерные роды: *Amblysiphonella* (карбон — триас), *Waagenella* (пермь — триас), *Barrosia* (мел).

КЛАСС (?) АФРОСАЛЬПИНГИДЫ (APHROSALPINGIDEA)

Небольшая группа морских организмов, скелетные остатки которых были обнаружены в позднесилурийских отложениях Урала и выделены Е. И. Мягковой (1955) в новый класс, который первоначально был отнесен к археоциатам (рис. 47, z). По внешнему виду афросальпингиды напоминают, с одной стороны, археоциат, с другой — четырехлучевые кораллы. Скелет известковый, имеет коническую, цилиндрическую или неправильную форму и состоит из двух стенок, из которых наружная не является самостоятельной. Межстенное пространство (интерваллюм) заполнено вертикальными пористыми трубками диаметром 0,35—0,8 мм, округлого сечения. Иногда в интерваллюме имеется пузырчатая ткань. Центральная полость занимает около $\frac{1}{3}$ диаметра кубка; она выполнена губчатой скелетной тканью или занята целиком вертикальными трубчатыми каналами. Характерные роды: *Aphrosalpinx* (силур), *Nematosalpinx* (силур).

ВЫСШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (EUMETAZOA)

Высшие многоклеточные характеризуются наличием тканей и органов, которые развиваются из двух или трех зародышевых листков. На этом основании они разделяются на две группы: двухслойных, или лучистых, и трехслойных, или двустороннесимметричных.

ДВУХСЛОЙНЫЕ, или ЛУЧИСТЫЕ (Radiata)

Лучистые характеризуются радиально-осевой симметрией, наличием главной оси симметрии, через которую можно провести несколько плоскостей симметрии. Тело имеет форму двухслойного мешка, открытого на оральном конце, на котором расположен рот. Противоположный, или аборальный (анимальный), конец тела замкнут. Развитие тканей происходит за счет двух зародышевых листков: внешнего, или кишечной области (эктодермы), и внутреннего, или фагоцитобласта (энтодермы); между ними расположена мезоглея — неклеточный слой, развивающийся за счет клеток эктодермы. Среди двухслойных выделяются два типа: кишечнополостные и гребневники.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (COELENTERATA)

К типу кишечнополостных относятся самые низкоорганизованные многоклеточные животные, обитающие преимущественно в морских и реже в пресноводных бассейнах. Одни из них ведут прикрепленный образ жизни и носят название полипов, другие свободно плавают и называются медузами. Полипы чаще всего образуют колонии. К этому типу относится около 10 000 видов современных (гидры, медузы, коралловые полипы, актинии) и свыше 10 000 вымерших видов.

Тело полипа имеет цилиндрическую форму, на оральном полюсе расположен рот, ведущий в кишечную, или гастральную, полость (целентерон), выстланную клетками энтодермы (фагоцитобласта). Вокруг рта расположены щупальца, собранные в один или несколько венчиков. Медузы имеют форму зонтика, щупальца расположены по краям, рот в центре. В качестве органов нападения и защиты служат особые стрекательные клетки, сосредоточенные

преимущественно в эктодерме щупалец. Добыча, захваченная щупальцами, поступает в рот, затем заглатывается в целентерон и переваривается особыми пищеварительными клетками. Пищеварение происходит в две фазы, вначале в полости, а затем внутри клеток. Кишечнополостные обладают наиболее примитивным пищеварительным аппаратом. У низших целентерат полость простая, мешковидная, у высших — разделена на камеры радиальными перегородками, или мезентериями, представляющими складки энтодермы. Непереваренная пища и различные шлаки выводятся через ротовое отверстие.

Дыхание и выделение осуществляются всей поверхностью тела. Кровеносная система отсутствует. Нервная система диффузного типа состоит из отдельных нервных клеток, образующих неправильную сеть и связывающих чувствительные клетки, расположенные в стенке тела с мышечными и железистыми клетками; нервных узлов еще нет. Появление нервной системы и развитие мускулатуры связано с переходом целентерат к хищничеству, к питанию крупной добычей. У медуз развиты особые органы равновесия. Половой аппарат отсутствует. Половые клетки возникают за счет эктодермы (гидроидные) или энтодермы (медузы и коралловые полипы). Размножение происходит половым и бесполом путем. Многим свойственно чередование поколений: полового и бесполого, представленных медузами и полипами. При половом размножении из оплодотворенной яйцеклетки развивается личинка — планула, которая после непродолжительного плавания оседает на дно, прикрепляется и превращается в полипа. Полипы почкованием или делением образуют колонии; м о н о м о р ф н ы е, состоящие из однородных индивидов, или п о л и м о р ф н ы е, в состав которых входят специализированные особи, отличающиеся морфологически и функционально.

Многие кишечнополостные имеют скелет, внутренний или наружный, органический или минеральный — известковый. Наружный скелет образуется за счет эпителия эктодермы, внутренний возникает из отдельных спикул или роговых пластинок в мезоглее.

Кишечнополостные появились, по-видимому, в протерозое; первые достоверные находки относятся к концу протерозоя — к венду, или эдиакарию. Они возникли от свободноплавающих организмов типа фагоцителлы Мечникова; у двухслойной фагоцителлы клетки были разделены на наружный кинобласт и внутренний фагоцитобласт; имелся рот. При переходе ее потомков к прикрепленному образу жизни возникли первые кишечнополостные гидроидные полипы, от которых позднее произошли свободноплавающие медузы и коралловые полипы.

В настоящее время все кишечнополостные по особенностям внутреннего строения разделяются на три класса: гидроидные, сцифоидные и коралловые полипы.

КЛАСС ГИДРОИДНЫЕ (HYDROZOA)

К этому классу относятся наиболее низкоорганизованные одиночные или колониальные кишечнополостные, тело которых представляет простой двухслойный мешок, прикрепленный одним концом к субстрату (рис. 48, в). На противоположном конце находится ротовое отверстие без эктодермической глотки, т. е. энтодерма непосредственно подходит к ротовому отверстию. Пищеварительная полость не разделена мезентерияльными перегородками на камеры. Половые продукты образуются в эктодерме.

Гидроидные размножаются половым и бесполом путем; для многих морских форм характерно чередование поколений.

Почти все гидроидные обитают в море и лишь очень немногие живут в пресных водах (гидра, пресноводные медузы).

Класс разделяется на три подкласса: гидрообразные, сифонофоры и строматопоры.

ПОДКЛАСС ГИДРООБРАЗНЫЕ (HYDROIDEA)

К этому подклассу относятся гидроидные, обитающие как в морях, так и в пресных водах. Для морских гидрообразных характерно чередование поколений (рис. 48, б). У маленькой гидроидной медузы (размером 2—3 мм) яйцеклетка оплодотворяется в воде. Из нее развивается двухслойная личинка — планула, которая после непродолжительного плавания опускается на дно и превращается в одиночного полипа. Полип растет, размножается почкованием и образует колонии, состоящие из огромного числа полипов, размеры которых не превышают 2—3 мм. Обычно колония состоит из полиморфных особей, выполняющих различные функции: питания, защиты и места развития гидромедуз. Гидромедузы, возникшие в колонии путем почкования, отрываются от колонии и ведут свободный образ жизни. У гидромедуз отсутствуют скелетные элементы, развит толстый слой мезоглеи, имеются двойное нервное кольцо и органы равновесия — статоцисты. У них развиваются половые продукты; из оплодотворенной яйцеклетки возникает личинка и цикл развития повторяется. Иногда гидромедузы остаются в колонии, видоизменяются и превращаются в особей, вырабатывающих половые продукты. Основной формой существования гидроидных являются полипы.

У многих морских гидрообразных полипов имеется скелет — тонкая хитиновая оболочка (гидротека), выделяемая клетками эктодермы вокруг полипа и ветвей колонии. Хитиновый скелет часто пропитывается углекислыми солями кальция. В некоторых колониях отдельные полипы соединены между собой мягкой внеклеточной тканью, представляющей собой как бы общее основание колонии. Эта ткань выделяет известковый скелет, состоящий из петлеобразно спутанных известковых волокон, между которыми расположены известковые трубки с сидящими в них полипами. Полипы постоянно надстраивают свой скелет, занимая только верхнюю часть колонии. Известковые трубки разделены горизонтальными днищами, образование которых связано с периодическим ростом полипов. В ископаемом состоянии гидрообразные встречаются редко, за исключением гидрокораллов, к которым относятся колонии гидрообразных, внешне напоминающие колонии настоящих кораллов (рис. 49). Среди них различают миллепорины (мел — ныне), стилиастерины (мел — ныне) и гидрактинии (триас? — ныне). Недостоверные остатки гидроидных известны начиная с кембрия.

ПОДКЛАСС СИФОНОФОРЫ (SIPHONOPHORA)

К этому подклассу относятся высоко специализированные свободно плавающие морские гидроидные, образующие сложные колонии с полиморфными особями. В каждой колонии имеется плавательный пузырь — пневматофор, заполненный газом, от которого отходит ствол, имеющий внутреннюю полость. От ствола образуются все особи. Под пневматофором расположены плавательные колокола, напоминающие медуз, благодаря сокращению которых колония плавает. Под ними помещаются разнообразие полипы, связанные с внутренней полостью ствола; они группируются в кормидии, состоящие из медузоидных

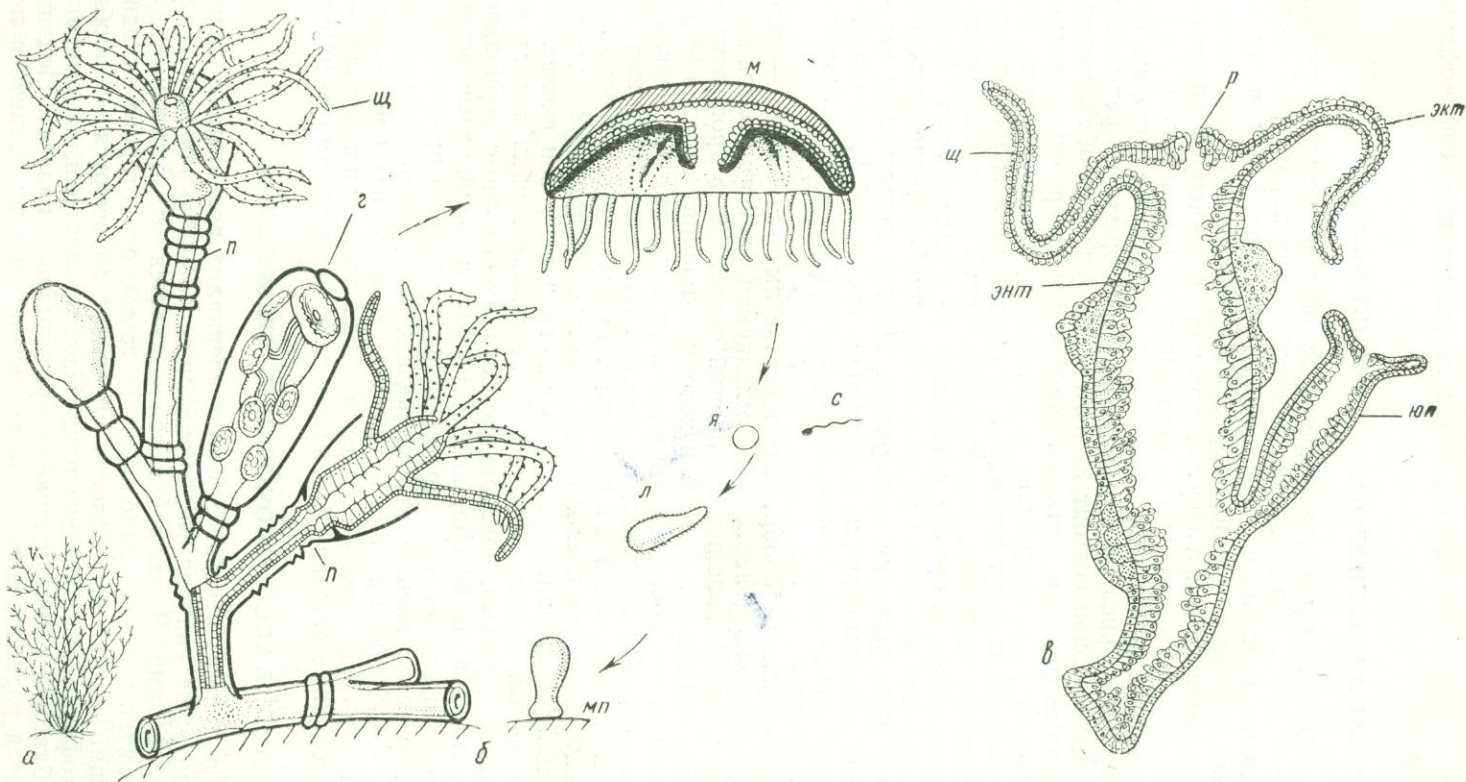


Рис. 48. Подкласс Hydrozoidea: а — общий вид колонии *Obelia*; б — схема чередования поколений гидромедуз (м) и полипов (п); в — гидра, продольный разрез; г — гонангий — ячейки, в которых созревают молодые гидромедузы, л — личинка, мп — молодой полип, р — ротовое отверстие, с — мужская гамета, щ — щупальце, экт — эктодерма, энт — энтодерма, юп — юная личинка, я — яйцеклетка

и полипоидных особей. Одни особи выполняют функцию питания (гастрозоиды), другие образуют своеобразные арканчики, выполняющие защитную функцию (дактилозоиды), третьи — гонозоиды несут гонофоры, продуцирующие половые клетки (рис. 50).

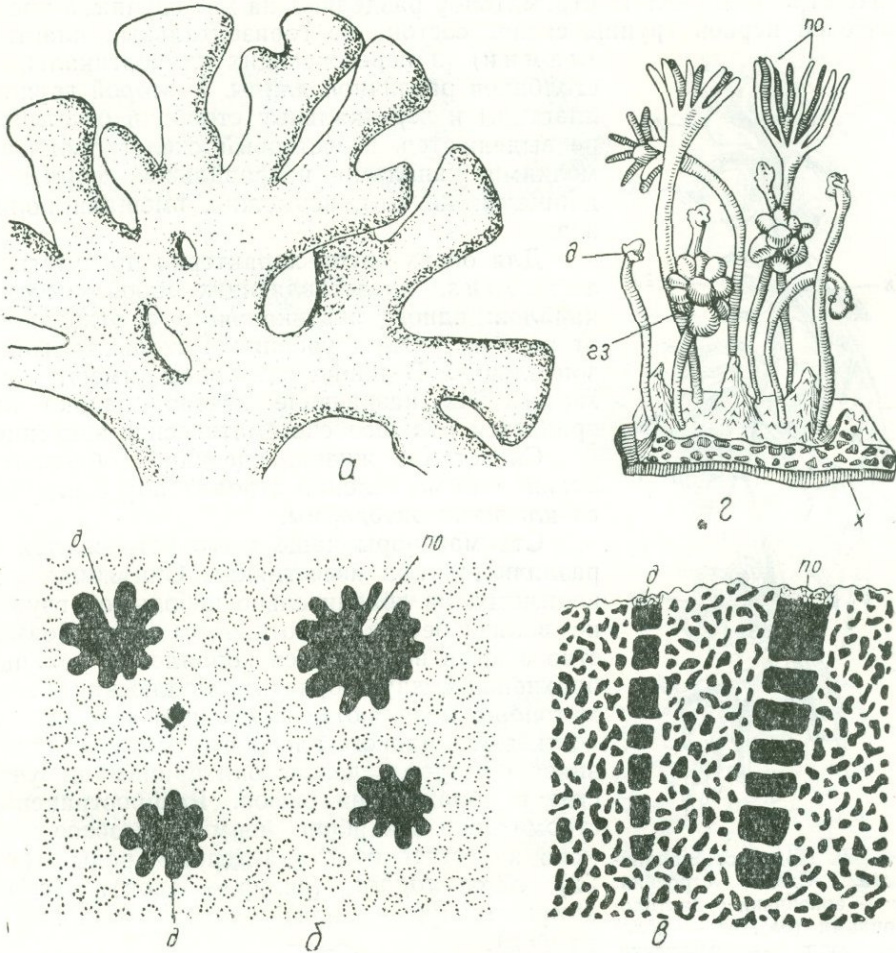


Рис. 49. Подкласс Hydrozoidea: а — в — *Millepora* (совр.): а — общий вид скелета колонии, б — в — сечения: б — тангенциальное, в — продольное; г — *Hydractinia*, часть современной колонии при большом увеличении; зз — зооиды, служащие для размножения, д — зооиды, несущие стрекательные клетки или их ячейки; но — питающие особи или их ячейки, х — базальная хитиновая пластинка

Сифонофоры размножаются половым и бесполом путем. Из личинки выпочковываются отдельные особи, которые и создают сложную колонию. Стадия полипа отсутствует. В ископаемом состоянии крайне редки. Известны отпечатки из ордовика, силура и девона.

ПОДКЛАСС СТРОМАТОПОРЫ (STROMATOROIDEA)

Строматопоры — колониальные морские кишечнополостные, распространенные преимущественно в палеозое. О строении мягкого тела полипов ничего не известно. В ископаемом состоянии встречаются известковые скелеты строматопор, отличающиеся большим разнообра-

зием. Они могут быть ветвистые, шаровидные, цилиндрические, пластинчатые с ровной и бугристой поверхностью. Их колонии часто поселились на раковинах брахиопод и скелетах коралловых полипов (рис. 51).

По строению скелета строматопор разделяют на две группы. У представителей первой группы скелет состоит из горизонтальных пластин (ламин) и пересекающих их вертикальных столбиков различной длины. У второй группы пластины и вертикальные столбики отчетливо не выделяются, известковый скелет пронизан мелкими каналами неправильной формы с днамицами; каналы, возможно, вмещали полипов.

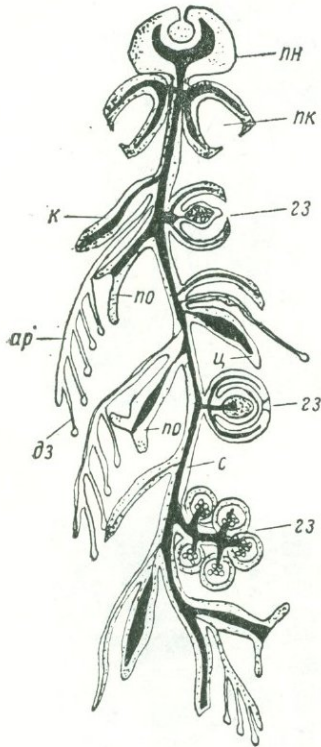


Рис. 50. Подкласс Siphonophora. Схема строения: ар — арканчики с дактилозооидами (дз), гз — половые особи, к — крышечки, пак — плавательные колокола, пн — пневматофор, по — питающие особи, с — ствол колонии, ц — цистозои

Для обеих групп характерно присутствие астрориз, представляющих собой систему каналов: одного вертикального и отходящих от него на разных уровнях нескольких горизонтальных. В плане астроризы имеют вид звезды. Их назначение неясно, однако им придается большое систематическое значение.

Скелет при жизни, очевидно, облекался живой тканью колонии строматопор и строился клетками эктодермы.

Строматопоры чаще всего встречаются в различного типа известняках. Они жили, по видимому, на сравнительно небольшой глубине, вблизи берега и в открытом море. Совместно с ними встречаются коралловые полипы, брахиоподы, двустворчатые моллюски. Строматопоры появляются в среднем кембрии и достигают широкого распространения в ордовике; в силуре и девоне они принимали участие в образовании рифов. Распространение строматопор в карбоне, перми и мезозое изучено недостаточно. Характерные роды (рис. 52): *Stromatopora* (силур — девон), *Actinostroma* (силур — девон), *Labechia* (ордовик — карбон).

КЛАСС СЦИФОИДНЫЕ (SCYPHOZOA)

К сцифоидным относятся исключительно морские кишечнополостные, ведущие преимущественно свободноплавающий, реже прикрепленный, образ жизни. Тело лишено скелетных элементов или покрыто тонкой хитиново-фосфатной оболочкой — перидермой. Гастральная полость разделена четырьмя неполными эндодермическими перегородками на четыре камеры. Класс сцифоидных разделяется на два подкласса: сцифомедузы и конуляты.

ПОДКЛАСС СЦИФОМЕДУЗЫ (SCYPHOMEDUSAE)

К этому подклассу относятся морские, свободноплавающие или прикрепленные относительно крупные кишечнополостные, обладающие хорошо разветвленной системой каналов, развитыми органами чувств и кратковременной стадией полипа. Сцифомедузы имеют зонтикообраз-

ную, колоколообразную или округло-кубическую форму и хорошо развитую мезоглею, выполняющую функцию скелета. По краю колокола развиты многочисленные щупальца. В центре нижней поверхности расположен четырехугольный рот, который ведет в пищеварительную по-

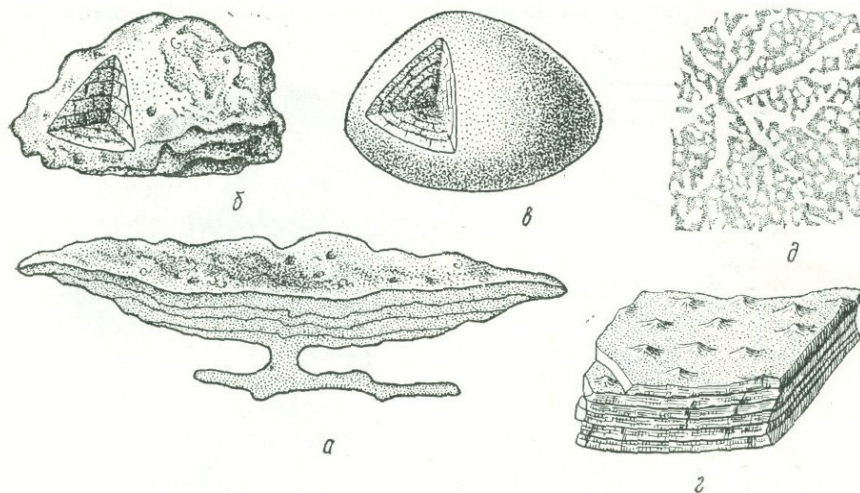


Рис. 51. Подкласс Stromatoporoidea: а — в — внешний вид колонии; г — д — *Stromatopora* (силур — девон): г — часть колонии, д — поперечное сечение (видны астроризы)

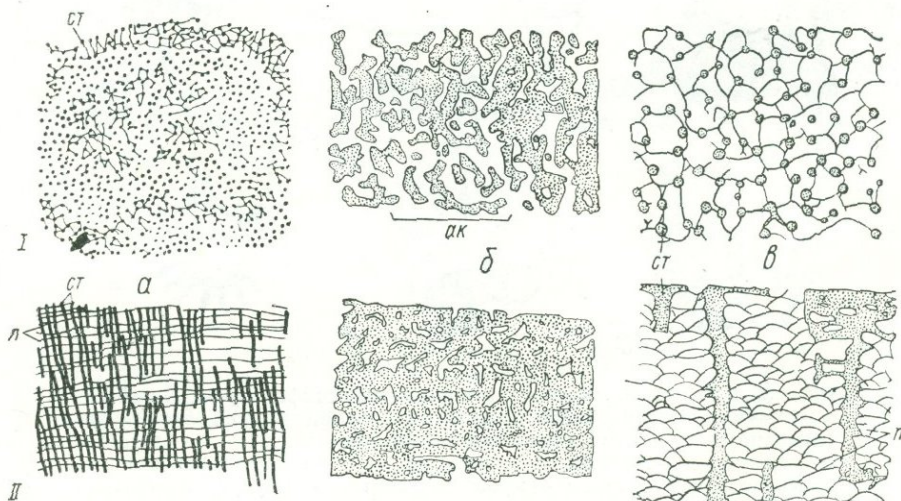


Рис. 52. Подкласс Stromatoporoidea. Схема строения скелета. I—II — сечения: I — поперечное, II — продольное; а — *Actinostroma* (силур — девон); б — *Stromatopora* (силур — девон), в — *Labechia* (ордовик — карбон); ак — астроризальный канал, л — ламины, п — пузыри, ст — столбики

лость, разделенную четырьмя перегородками на карманообразные камеры. В камерах происходит переваривание пищи и развиваются половые продукты.

От пищеварительной полости отходят 4—16 радиальных каналов, впадающих в кольцевой канал, расположенный у края зонтика медузы.

По этим каналам, выстланным многочисленными мерцательными клетками, пища разносится по всему телу.

Нервная система имеет вид кольца, расположенного по краю зонтика. Имеются органы равновесия и светочувствительные глазки. Половые клетки развиваются из энтодермы. Сцифомедузы размножаются половым путем (рис. 53). Личинка, покрытая ресничками, после непро-

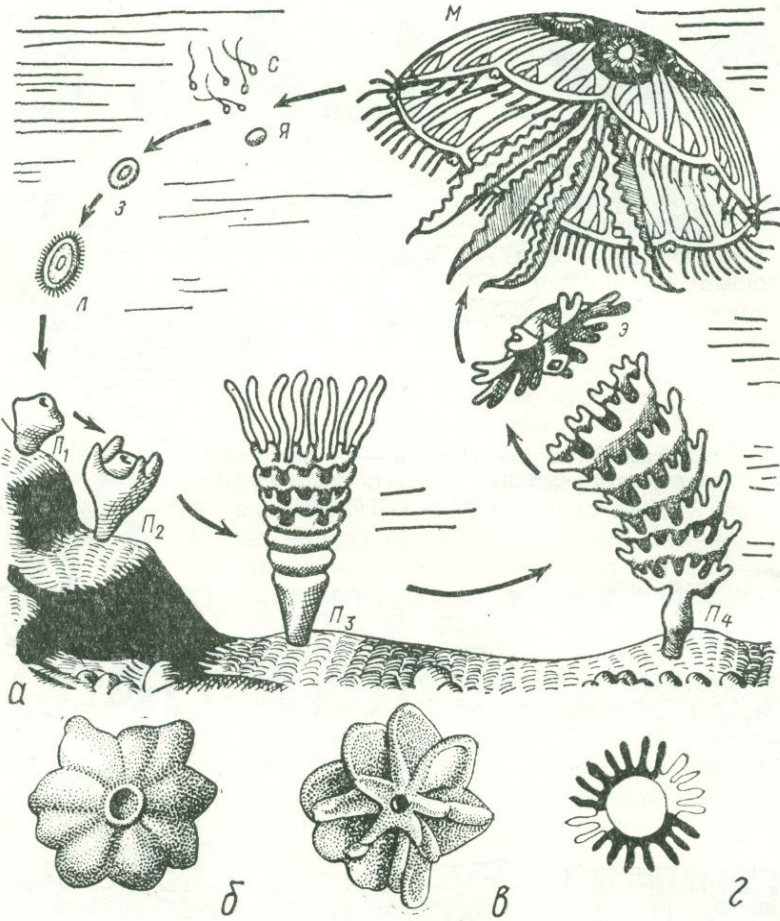


Рис. 53. Класс Scyphozoa: а — развитие сцифомедузы *Aurellia*; б — в — слепок внутренней полости ископаемой медузы *Brooksella* (кембрий); г — схема отпечатка *Lorenzina* (эоцен); з — зигота, м — медуза, л — личинка, п — полип (п₁ — п₄ — полипидная стадия с образованием эфир), с — мужская гамета, э — эфира, я — яйцеклетка

должительного плавания, оседает на дно и, прикрепляясь к нему, превращается в полипа, у которого образуются вокруг рта щупальца (последовательно 4, 8, 16) и 4 перегородки в пищеварительной полости. Далее у полипа происходит своеобразное поперечное почкование, в результате которого он оказывается состоящим из нескольких дисков и напоминает стопку тарелок. Эти диски (эфиры) один за другим отделяются от полипа, переворачиваются, переходят к свободному плаванию и превращаются в сцифомедуз. Таким образом, у сцифоидных су-

ществует чередование поколений; полип при этом является только кратковременной промежуточной формой.

Кроме плавающих сцифомедуз известны своеобразные сидячие сцифомедузы, ведущие прикрепленный образ жизни.

Хотя тело сцифомедуз почти на 97% состоит из воды и шансы на сохранение их в ископаемом состоянии крайне малы, тем не менее отпечатки и слепки внутренней полости сцифомедуз известны из отложений эдиакария, или венда.

ПОДКЛАСС КОНУЛЯТЫ (CONULATA)

К конулятам относится один **отряд конулярий**. Конулярии — вымершие морские кишечнополостные пирамидальной или сигаровидной формы, обычно высотой до 10, реже до 30—40 см (рис. 54). Тонкостен-

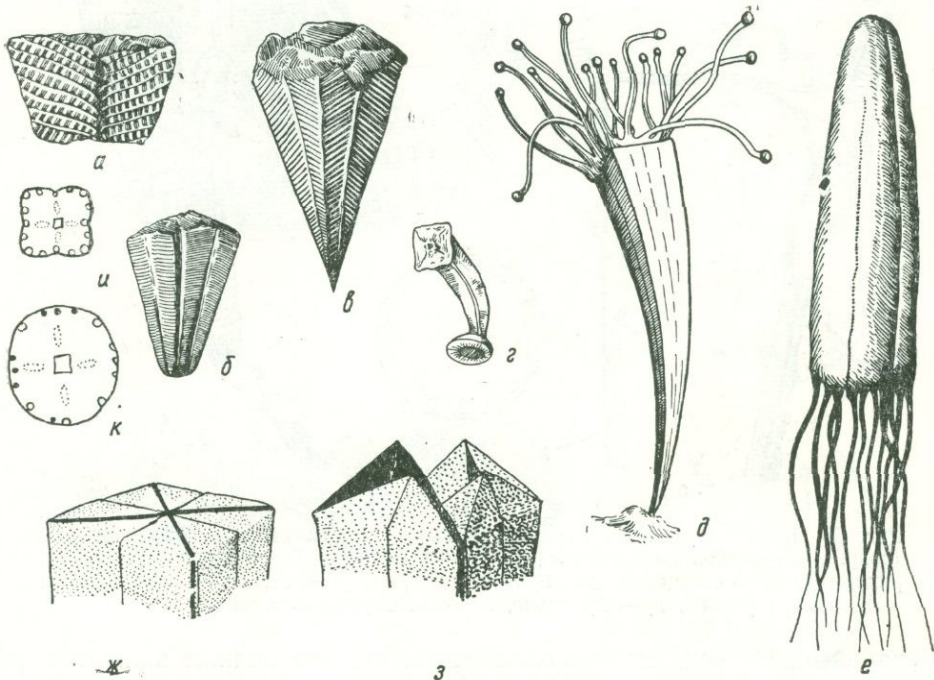


Рис. 54. Подкласс Conulata: а — скульптура наружной поверхности; б — в — форма скелетов конулярий; г — юная особь прикрепленной конулярии *Sphenothallus* (ордовик); д — е — реконструкция конулярий: д — *Archaeoconularia* (ордовик — силур), прикрепленная форма, е — *Exoconularia* (ордовик — силур), свободноплавающая форма; ж — з — устье, закрытое 4 лопастями; и — к — поперечные сечения скелета

ный скелет — перидерма (толщина стенки 0,5—1 мм) состоит из тончайших слоев хитинового вещества и фосфорнокислой извести. Поперечное сечение бывает квадратным, ромбическим, овальным. Посредине каждой стороны и по углам проходят борозды, которым на внутренней стороне соответствуют ребра или перегородки. Устьевая часть прикрыта четырьмя языковидными лопастями — крышечками. Наружная поверхность перидермы покрыта тонкими поперечными ребрышками или продольной струйчатостью.

Одни конулярии вели прикрепленный образ жизни, другие, по-видимому, плавали.

Четырехлучевая симметрия, разделение внутренней полости четырь-

мя перегородками, позволяют относить конулярий к классу сцифоидных. В Индийском океане известны полипы, имеющие, в отличие от остальных полипов, вокруг рта кольцевой канал, от которого отходят четыре радиальных. Подобный тип строения наблюдается у сцифомедуз. Наличие хитиновофосфатной перидермы очень сближает их с ко-

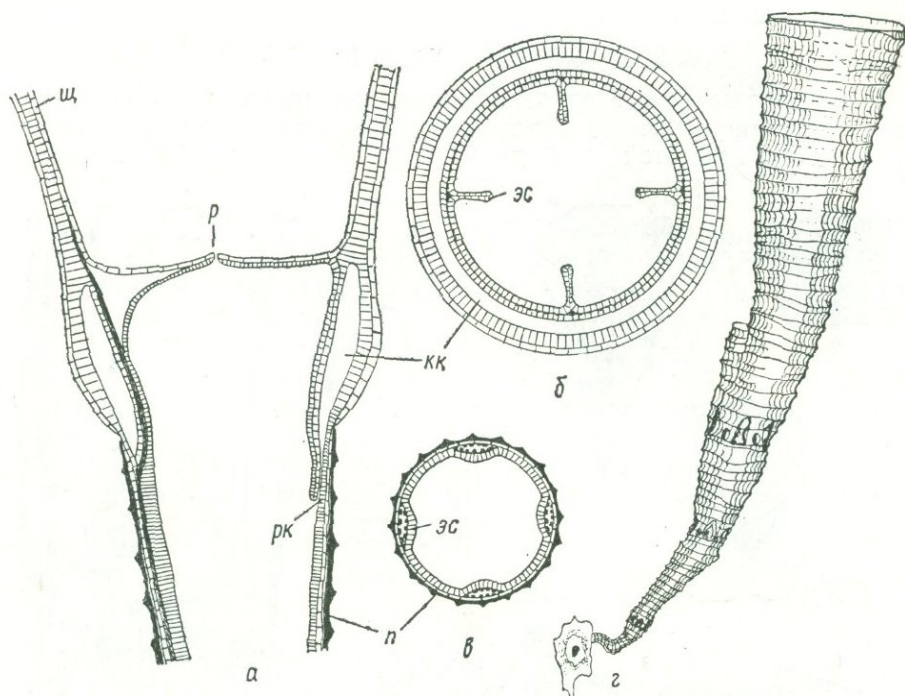


Рис. 55. Класс Scyphozoa. Строение мягкого тела и скелета *Stephanoscyphus* (совр.): а — продольное сечение, б — в — поперечные сечения, г — скелет (перидерма); кк — кольцевой канал, п — перидерма, р — рот, рк — радиальный канал, щ — щупальце, эс — энтодермальная септа

нуляриями. Не исключена возможность, что эти полипы являются прямыми потомками конулярий (рис. 55).

Конулярии известны преимущественно из палеозоя, отдельные находки указываются из нижнего триаса.

КЛАСС КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (АНТНОЗОА)

Коралловые полипы образуют самую большую и наиболее высокоорганизованную группу кишечнополостных. Это исключительно морские одиночные или колониальные организмы, ведущие прикрепленный образ жизни (рис. 56). В отличие от гидроидных, у них имеется эктодермическая глотка овальной или щелевидной формы. Внутренняя полость разделяется мягкими перегородками, или мезентериями, на отдельные камеры; половые продукты энтодермического происхождения. Кроме мягких перегородок у многих коралловых полипов имеются известковые перегородки, или склеросепты, чаще их называют просто септами. Коралловые полипы, как правило, значительно крупнее гидроидных. В отличие от сцифоидных, у коралловых полипов отсутствуют смена поколений и медузная стадия.

Мешковидное тело полипов состоит из эктодермы, снабженной мускульными волокнами и нервными клетками, энтодермы, имеющей мерцательные реснички, и хорошо развитой мезоглеи.

Вокруг щелевидного рта расположено либо 8 перистых, либо множество гладких щупалец. Рот ведет в глотку, выстланную эктодермой,

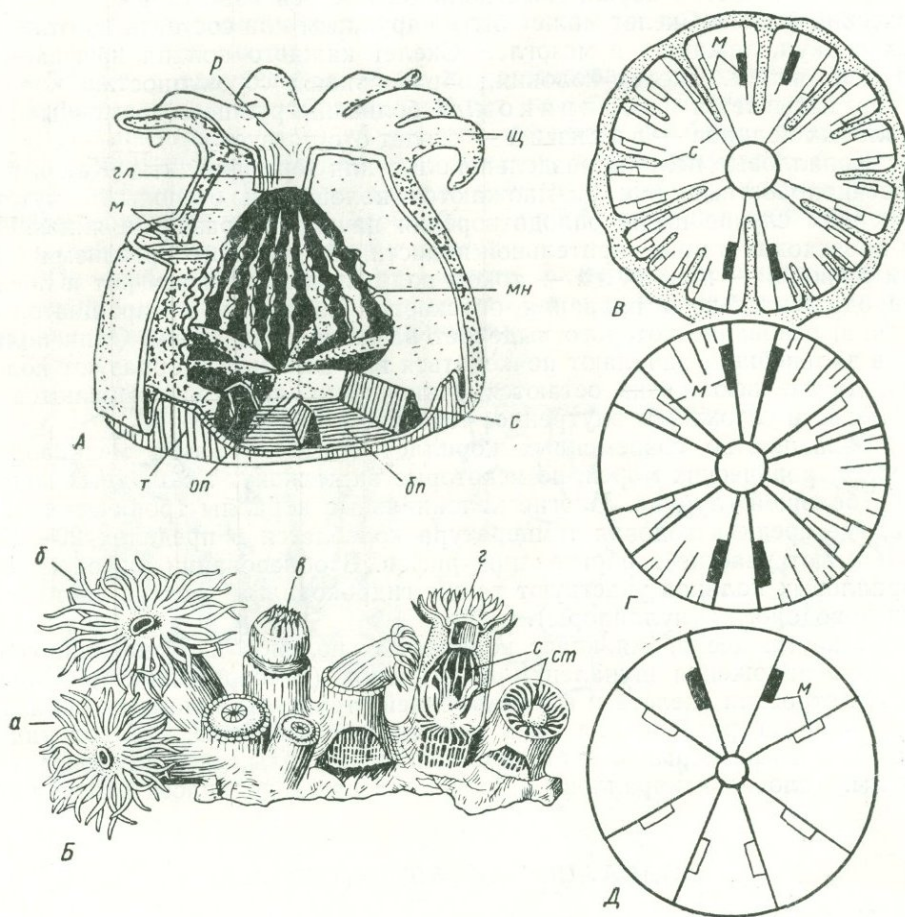


Рис. 56. Класс Anthozoa. Схема строения коралловых полипов; А — взаимоотношение тела полипа со скелетом у склерактиний; Б — общая схема строения колонии склерактиний: а — б — полипы с расправленными щупальцами, в — полип с втянутыми щупальцами, г — продольный разрез через тело полипа; В — Д — схема расположения мезентерий и септ у четырехлучевых (В), шестилучевых (Г), восьмилучевых (Д) кораллов; бп — базальная пластинка, гл — глотка, м — мезентерии (зачерненные — направляющие мезентерии), мн — мезентериальные нити, оп — основание полипа, р — рот, с — септа, ст — столбик, т — тека, щ — щупальце

по узкой части которой проходят один или два желобка — сифоноглифы, несущие реснички. Глотка ведет в пищеварительную внутреннюю полость, разделенную мезентериями, состоящими из двух листков энтодермы и заключенной между ними мезоглеи. Вверху эти перегородки срастаются с глоточной трубкой, внизу они свисают свободно; в энтодерме перегородок расположены продольные мускулы. Энтодерма края перегородок образует утолщения, называемые мезентериальными

нитями; они содержат стрекательные и железистые клетки и имеют существенное значение для переваривания пищи. Большинство кораллов питается животной пищей. Овальная форма рта и глотки, расположение мускулистых утолщений на перегородках нарушают радиальную симметрию и создают двустороннюю.

У большинства коралловых полипов имеется известковый эктодермический скелет. Скелет может быть наружным или состоять из отдельных спикул, лежащих в мезоглее. Скелет каждого полипа называется кораллитом. Скелет колонии, образованный совокупностью кораллитов, называется полипняком. У большой группы современных коралловых полипов — актиний — скелет отсутствует.

Коралловые полипы раздельнополые или гермафродиты. Как и все кишечнополостные, они размножаются половым и бесполом путем. В первом случае после оплодотворения начальное развитие яйцеклетки происходит в пищеварительной полости материнского организма. Затем личинка — планула — током воды выносятся через рот и после непродолжительного плавания опускается на дно и превращается в полипа, основание которого выделяет базальную пластину. Одни полипы в дальнейшем начинают почковаться или делиться и образуют колонии, другие всю жизнь остаются одиночными, лишь увеличиваются в размерах и усложняют внутреннее строение.

Большинство современных кораллов обитает в зоне мелководья теплых тропических морей, но некоторые виды живут в холодных водах и на большой глубине. Многие колониальные кораллы тропических морей, где средняя годовая температура колеблется в пределах 20—22°, принимают участие в образовании рифов. В образовании рифов кроме коралловых полипов участвуют также гидрокораллы и очень часто багряные водоросли (нуллипоры).

В настоящее время класс коралловых полипов на основании числа и расположения щупалец и перегородок (у современных), особенностей строения скелета и его внутренней структуры (главным образом у вымерших) разделен на пять подклассов: табуляты, гелиолитиды, восьмилучевые кораллы, четырехлучевые кораллы, шестилучевые кораллы. Условно к коралловым полипам в ранге подкласса относят хетид.

ПОДКЛАСС ТАБУЛЯТЫ (TABULATA)

Табуляты — вымершие колониальные кораллы; полипняк состоит из трубчатых кораллитов небольших размеров и разнообразной формы. Кораллиты ограничены стенкой — текой, снаружи одетой тонким покровом — эпитекой. В верхней части кораллита имеется углубление — чашечка, в которой помещалось тело полипа; поэтому форма чашечки отражает строение нижней части тела полипа.

В результате почкования, главным образом межстенного, или промежуточного, возникали колонии, имевшие различную форму и размеры: массивную, кустистую, стелющуюся, пучковидную. Отдельные кораллиты колонии соединялись друг с другом посредством различных соединительных образований, среди которых различают: соединительные поры — отверстия в стенке и эпитеке, соединительные трубки — радиальные выросты стенок и соединительные выросты в виде пластин. У многих табулят кораллиты не имели подобных образований.

Кораллиты характеризуются простым строением внутренних элементов скелета, образующих так называемый септальный аппарат. Он состоит из септальных шипиков или несплошных септальных

перегородок, число которых может быть довольно разнообразным; очень редко у табулят развиты сплошные септы. Важным признаком для всех табулят являются днища, или табулы, — горизонтальные или наклонные скелетные элементы, пересекающие внутреннюю полость кораллита (отсюда название подкласса — табуляты). Днища могут быть горизонтальными, пузырчатыми, воронкообразными, неполными или полными; иногда они сопровождаются кольцом периферической пузырчатой ткани.

Скелет у табулят наружный и формировался эктодермой полипа, который выделял желеобразный секрет, насыщенный карбонатом кальция. Элементарной частицей скелета являются фибры, толщиной не более 2 мк. Фибры всегда располагаются перпендикулярно к поверхности эктодермы. В вертикальных элементах скелета (септы, шипы) фибры образуют сложные агрегаты — трабекулы; в днищах фибры расположены параллельно друг другу.

По особенностям строения скелета, развитию соединительных образований и септального аппарата табуляты разделяются на два надотряда: инкоммуникаты и коммуникаты.

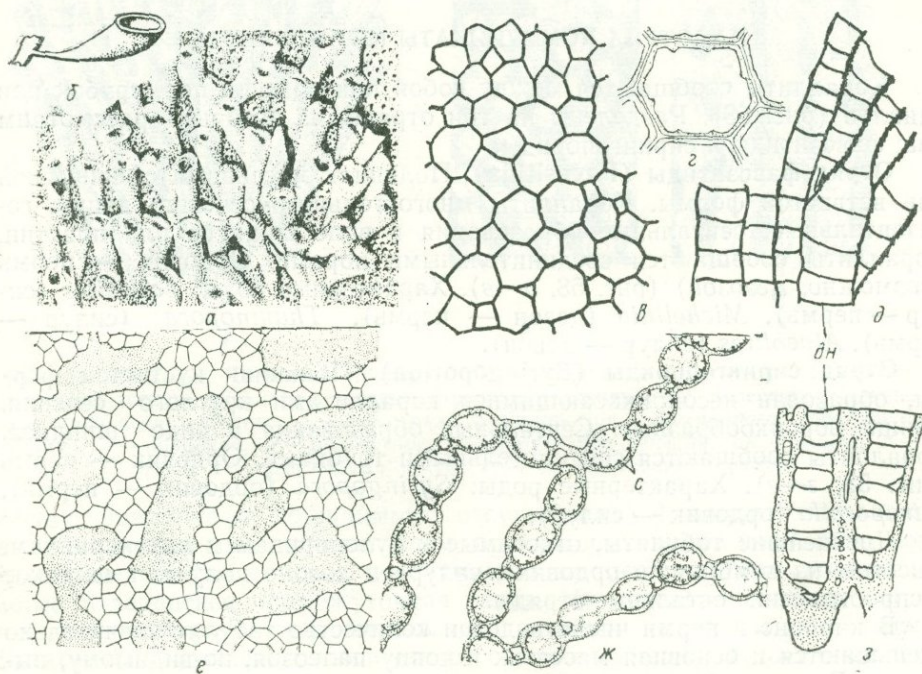


Рис. 57. Подкласс Tabulata. Надотряд Incommunicata; а — б — отряд Auloporida: а — общий вид колонии *Aulopora* (ордовик — пермь), б — кораллит; в — д — отряд Lichenariida, *Lichenaria* (ранний — средний ордовик): в — г — поперечные сечения, д — продольное сечение; е — з — отряд Halysitida: е — *Tollina* (ордовик), поперечное сечение, ж — з — *Halysites* (силур): ж — поперечное сечение, з — продольное сечение; дн — днища, с — шиповидные септы

НАДОТРЯД ИНКОММУНИКАТЫ (INCOMMUNICATA)

У инкоммуникат внутренние полости кораллитов между собой не сообщаются. Колонии сетчатые, стелющиеся, кустистые или массивные (рис. 57). Среди инкоммуникат выделяется несколько отрядов, из которых рассмотрим аулопорид, лихенариид и хализитид.

Отряд аулопориды (Auloporida). Полипняк небольших размеров стелющийся, сетчатый, пучковидный. Кораллиты разнообразной формы. Чашечки округлые, стенки толстые, днища вогнутые или горизонтальные. Септальные образования в виде шпиков и бугорков или отсутствуют. Кембрий — пермь (рис. 57, а, б). Характерные роды: *Aulopora* (ордовик — пермь), *Cladochonus* (девон — карбон), *Aulocystis* (девон).

Отряд лихенарииды (Lichenariida). Полипняк массивный, полусферический, кораллиты полигонального сечения, призматические; стенка построена из трабекул, расположенных вертикально или горизонтально; септальные образования развиты слабо или отсутствуют; днища обычно горизонтальные. Средний кембрий?, ордовик — ранний силур (рис. 57, в—д). Характерные роды: *Lichenaria* (ранний-средний ордовик), *Nyctopora* (средний ордовик).

Отряд хализитиды (Halysitida). Полипняк кустистый, кораллиты имеют вид длинных цилиндрических трубок эллиптического сечения, соединенных в цепочки. Днища горизонтальные. Септы в виде шпиков или пластин. Ордовик — силур (рис. 57, е—з). Характерные роды: *Tollina* (ордовик), *Halysites* (силур), *Hexismia* (силур).

НАДОТРИА КОММУНИКАТЫ (COMMUNICATA)

Кораллиты сообщаются между собой при помощи пор, трубок или каналов (рис. 58). Разделены на три отряда, из которых рассмотрим два: фавозитиды и сирингопориды.

Отряд фавозитиды (Favositida). Полипняк массивный сферической или ветвистой формы. Кораллиты многоугольного сечения; днища горизонтальные; септальные образования в виде шпиков или пластин. Кораллиты сообщаются соединительными порами. Ордовик — пермь (возможно, мезозой) (рис. 58, а—в). Характерные роды: *Favosites* (силур — пермь), *Michelinia* (девон — пермь), *Thamnopora* (силур — пермь), *Alveolites* (силур — девон).

Отряд сирингопориды (Syringoporida). Полипняк кустистой формы, образован несоприкасающимися кораллитами круглого сечения. Днища воронкообразные. Септальные образования в виде шпиков. Кораллиты сообщаются соединительными трубками. Ордовик — пермь (рис. 58, г—е). Характерные роды: *Syringopora* (ордовик — пермь), *Tetraporella* (ордовик — силур).

Древнейшие табуляты, относимые к аулопоридам и лихенаридам, известны из кембрия; в ордовике, силуре и девоне получают широкое распространение остальные отряды.

В карбоне и перми число видов и количество табулят значительно уменьшаются и основная масса их к концу палеозоя, по-видимому, вымирает. В мезозое достоверных находок табулят нет.

ПОДКЛАСС ГЕЛИОЛИТИДЫ (HELIOLITOIDEA)

Гелиолитиды — вымершие палеозойские колониальные кораллы, обладающие массивным эктодермальным скелетом. Скелет формировался полипами и промежуточной тканью — цененхимой — и состоит поэтому из отдельных кораллитов и промежуточного скелета. Кораллиты круглого сечения с хорошо развитыми днищами и постоянным числом (12) септальных пластинок, шпиков или шиповатых септ, выходящих за пределы кораллитов. Микроструктура скелетных элементов трабекулярная, но обычно более сложная, чем у табулят. Связь

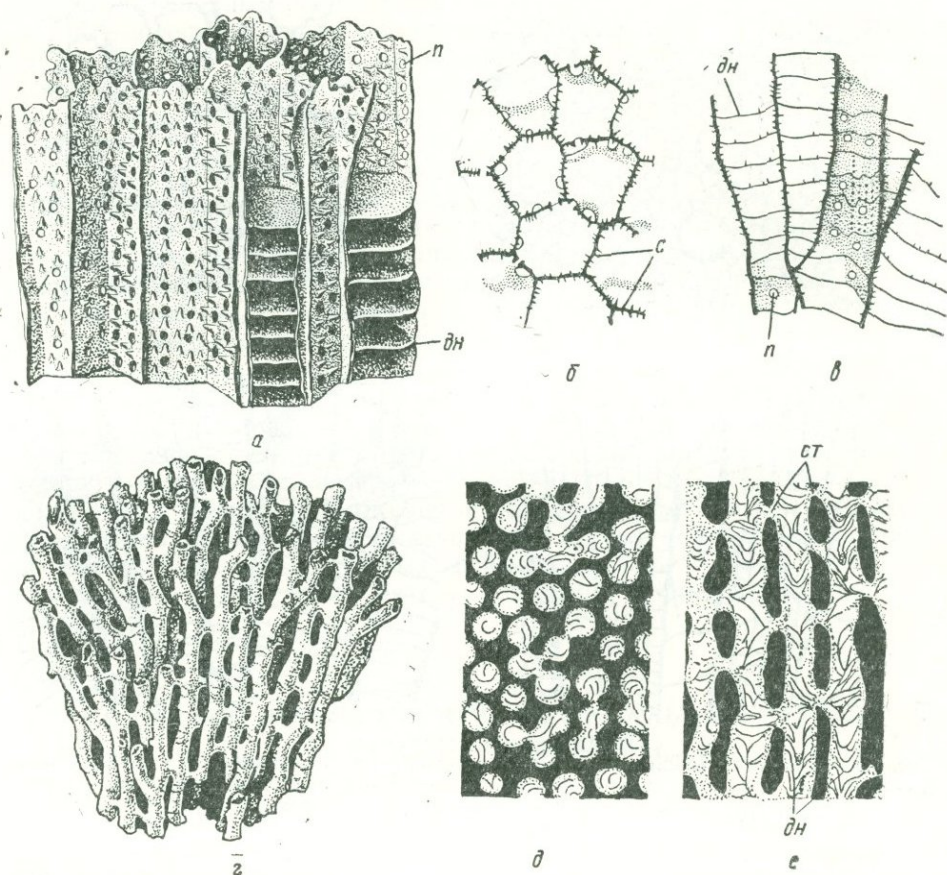


Рис. 58. Подкласс Tabulata. Надотряд Communicata: *a—в*—отряд Favositida, *Favosites* (силур—пермь): *a*—схема строения полипняка, *б*—поперечное сечение, *в*—продольное сечение; *г—е*—отряд Syringoporida, *Syringopora* (ордовик—пермь): *г*—полипняк, *д*—поперечное, *е*—продольное сечения; *дн*—днища, *п*—поры, *с*—шиповидные септы, *ст*—соединительные трубки

между кораллитами, по-видимому, отсутствовала. Гелиолитиды размножались своеобразным почкованием, при котором новые кораллиты возникали непосредственно из ценохимы, а на месте прежних полипов, могла развиваться промежуточная ткань. На основании строения промежуточного скелета гелиолитиды разделяются на три отряда: **отряд Protaraeida** — промежуточный скелет состоит из тесно сближенных вертикальных трабекул (бакулярный); **отряд Heliolitida** — промежуточный скелет представлен призматическими трубками, пересеченными диафрагмами; **отряд Proporida** — промежуточный скелет построен из пузырчатой ткани. Ордовик — девон. Характерные роды (рис. 59): *Heliolites* (поздний ордовик — девон), *Esthonia* (ордовик), *Protaraea* (ордовик — ранний силур), *Propora* (поздний ордовик — поздний силур).

ПОДКЛАСС ВОСЬМИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (OSTOCORALLA)

К этому подклассу относятся только колониальные коралловые полипы, у которых на ротовом диске расположено 8 полых перистых щупалец и в пищеварительной полости имеется 8 мезентериев (см. рис.

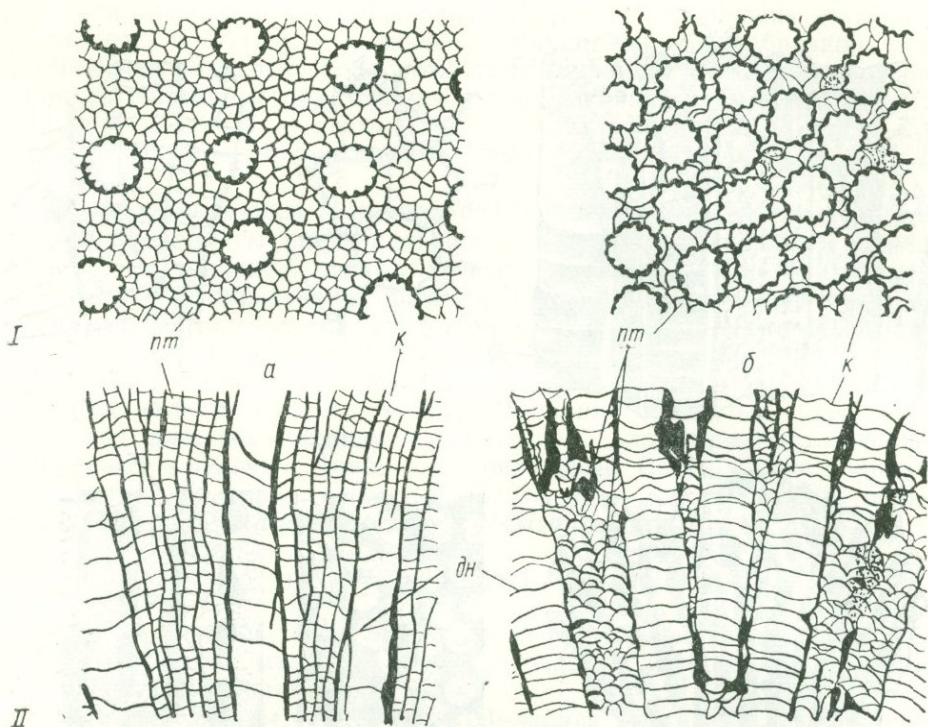


Рис. 59. Подкласс Heliolitoidea. I—II — сечения: I — поперечное, II — продольное; а — *Heliolites* (поздний ордовик — девон); б — *Propora* (поздний ордовик — поздний силур); дн — днища, к — кораллиты, пт — промежуточная ткань

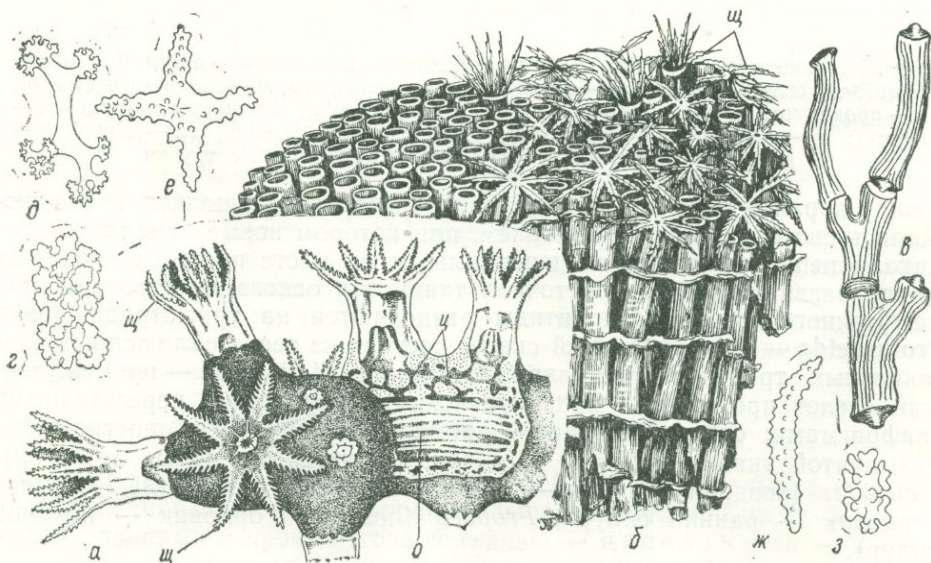


Рис. 60. Подкласс Octocoralla. Схема строения: а — *Corallium rubrum* (совр.), красный коралл, мягкое тело частично срезано; б — *Tubipora* (совр.), общий вид колонии; в — часть осевого скелета *Isis* (поздний мел); г — з — спикулы некоторых современных восьмилучевых кораллов; о — ось скелета, ц — цененхима, или внеячеистый скелет, щ — щупальца

56, Д). Щелевидный рот с одним сифонотрофом, покрытым ресничками, вызывающими ток воды внутрь тела. Полипы соединены друг с другом тонкими трубками, представляющими цилиндрические выросты стенки полипов. Сеть, образованная переплетением подобных трубок, создает ценохиру. Новые полипы могут возникать непосредственно из ценохимы.

Колонии восьмилучевых кораллов имеют очень разнообразный внешний вид и, как правило, поддерживаются хитиновым или известковым скелетом. Скелет состоит из отдельных спикул, выделяемых в мезоглее особыми клетками (склеробластами) эктодермического происхождения. Спикулы или рассеяны в мезоглее, или сливаются вместе, образуя сплошной скелет различной формы: у одних трубчатый скелет вокруг отдельных полипов, у других твердый осевой скелет (рис. 60).

Современные восьмилучевые кораллы обитают преимущественно в тропических морях на разных глубинах. Они разделяются на несколько отрядов, которые здесь не рассматриваются. Наиболее широко распространены в современных морях: *Corallium rubrum* (красный коралл), *Tubipora* (коралл-органчик), «морские перья». В ископаемом состоянии сохраняются чаще всего отдельные спикулы, реже известковые осевые образования (*Isis*) или отпечатки тела. Имеются указания на находки отпечатков восьмилучевых кораллов из отложений эдиакария (Австралия). Достоверные находки известны начиная с триаса.

ПОДКЛАСС ЧЕТЫРЕХЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ, или РУГОЗЫ (TETROCORALLA, или RUGOSA)

К подклассу четырехлучевых кораллов относятся палеозойские колониальные и одиночные коралловые полипы. Строение мягкого тела их неизвестно; его можно воссоздать, изучая скелет, принимая во внимание, что взаимоотношения между мягким телом и скелетом у четырехлучевых кораллов были те же, что и у современных склерактиний. Одиночные четырехлучевые кораллы имеют роговидную изогнутую, коническую, цилиндрическую или призматическую форму, иногда напоминают носок тупельки (рис. 61). Колониальные кораллы имеют две основные формы: кустистую или массивную. Массивные колонии имеют общую стенку, охватывающую все кораллиты. Снаружи скелет покрыт морщинистой оболочкой — эпитекой. По наличию этих морщин четырехлучевые кораллы часто называются ругозы.

Форма чашечки ругоз отличается большим разнообразием. Важнейшей частью скелета являются септы — вертикальные перегородки, построенные из трабекул и разделяющие полость кораллита на вертикальные камеры. Септы бывают шиповидные, пластинчатые и клиновидные, длинные и короткие. Образование септ происходит следующим путем: вначале полость кораллита делится одной осевой септой пополам (рис. 62). Затем по бокам от нее закладываются две пары боковых септ; после этого главная септа распадается на две: главную и противоположную. Таким образом первично возникает 6 септ первого порядка. Дальнейшее заложение септ, в отличие от шестилучевых кораллов, происходит только в четырех секторах: в двух, прилегающих к главной септе, и в двух, заключенных между боковыми. Между противоположной и боковыми септами новые септы не возникают (отсюда название: четырехлучевые). Как правило, различают септы двух поряд-

ков, отличающиеся размерами и толщиной. Септы располагаются радиально или перисто (двустороннесимметрично).

Днища у четырехлучевых кораллов очень разнообразны.

У многих кораллов на периферии развивается так называемая пузырьчатая ткань, состоящая из известковых выпуклых пластинок,

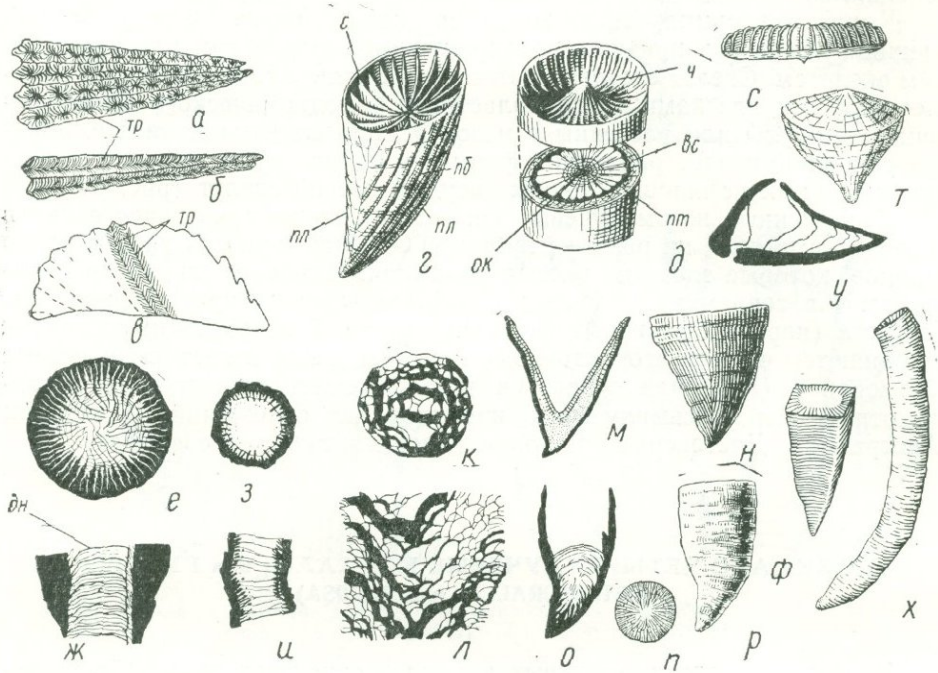


Рис. 61. Подкласс Tetracoralla (Rugosa). Внешняя форма и внутреннее строение: а—в—микроструктура септ в поперечном (а, б) и продольном (в) сечениях; г—д—схема строения скелета; е—р—поперечные и продольные сечения скелетов некоторых ругоз: е—ж—*Kodonophyllum* (ордовик—силур), з—и—*Triplasma* (ордовик—девон), к—л—*Nardophyllum* (девон), м—н—*Lambeophyllum* (ордовик), о—р—*Streptelasma* (ордовик—девон); с—х—внешняя форма некоторых одиночных кораллитов: с—дискоидальная, т—у—кальцеолоидная с крышечкой, ф—пирамидальная, х—червеобразно изогнутая; вс—внутренняя стенка, дн—днища, ок—осевая колонна, пб—продольные борозды, пл—поперечные линии нарастания, пт—пузырчатая ткань, с—септы, тр—трабекулы, ч—чашечка

или листочков, опирающихся друг на друга. Они располагаются между септами или по их периферии, отделяя наружную стенку от септ, или целиком заполняют всю внутреннюю полость кораллита (рис. 61).

У ряда каменноугольных и пермских ругоз в центре кораллита образовались осевые структуры, представленные простым или сложным столбиком. Столбик обычно возникал за счет осевого окончания септ, одной или нескольких. Сложный столбик, иногда называемый осевой колонной, состоит из переплетения осевых днищ радиальных пластинок и срединной осевой пластинки.

У некоторых форм, так называемых крышечных кораллов, имеется крышечка, которая закрывает чашечку кораллита (рис. 61, т—у).

Ругозы размножались бесполом и половым путем. В первом случае размножение осуществлялось образованием почек в осевой или периферической части полипа; очень редко ругозы размножались деле-

нием. Во втором случае, по-видимому из оплодотворенной яйцеклетки, развивалась личинка.

Геологическая история. Ругозы в середине ордовика отделились, вероятно, от инкоммуникатных табулят (аулопорид или лихенариид). Первые ругозы имели только днища и септы; они получили название

однозонных кораллов. В начале силура скелет ругоз усложняется, у кораллита кроме днищ и септ образуется пузырчатая ткань; такие кораллы были названы двухзонными. У одной группы силурийских и девонских кораллов (цистифиллид) вся полость была заполнена пузырчатой тканью (пузырчатые кораллы), которая создавала структуры, выполнявшие функции днищ («септальные конусы»). В начале карбона скелет кораллов еще более усложняется — появляется осевая структура — столбик. Такие кораллы, имевшие кроме днищ, септ и пузырчатой ткани еще осевые структуры, получили название трехзонных. В конце палеозоя все четырехлучевые кораллы вымирают. В составе подкласса выделяются несколько отрядов, включающие до 300—330 родов (рис. 63).

Характерные роды: *Columnaria* (девон), *Lonsdaleia* (карбон — пермь), *Triplasma* (ордовик — девон), *Cystiphyllum* (силур), *Streptelasma* (ордовик — девон), *Kodonophyllum* (ордовик — силур), *Philipsastraea* (девон), *Lithostrotion* (карбон — пермь), *Bothrophyllum* (карбон), *Zaphrentis* (девон), *Caninia* (карбон — пермь), *Amplexus* (девон — карбон), *Caiceola* (девон), *Goniophyllum* (силур).

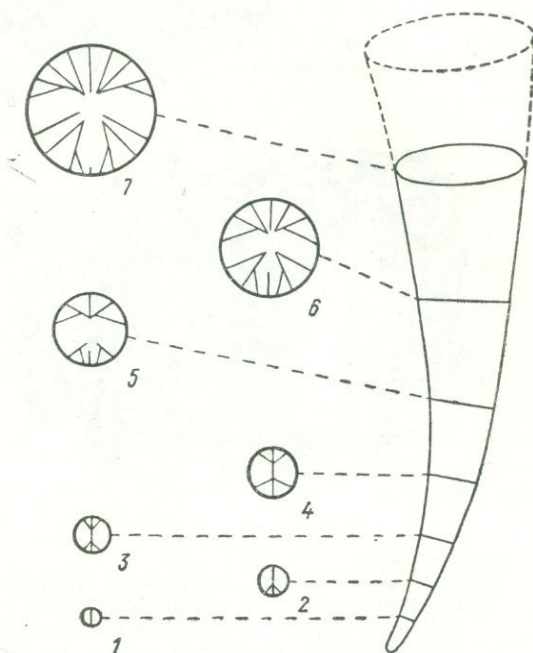


Рис. 62. Подкласс Tetracoralla (Rugosa). Схема, показывающая порядок заложения септ у палеозойского тетракоралла *Zaphrentis*: 1 — 7 — поперечные сечения

ПОДКЛАСС ШЕСТИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (HEXACORALLA)

К подклассу шестилучевых кораллов относят одиночные или колониальные коралловые полипы, у которых вокруг рта расположено большое число трубчатых полых щупалец, обычно кратное шести. Полипы имеют цилиндрическую форму, щелевидный рот и пищеварительную полость, разделенную на камеры шестью или двенадцатью мезентериальными перегородками. Нижние концы этих мягких перегородок свисают, не доходя до основания полипа (см. рис. 56, Г).

К подклассу шестилучевых кораллов относится несколько отрядов, среди которых можно выделить отряд актиний и отряд склерактиний;

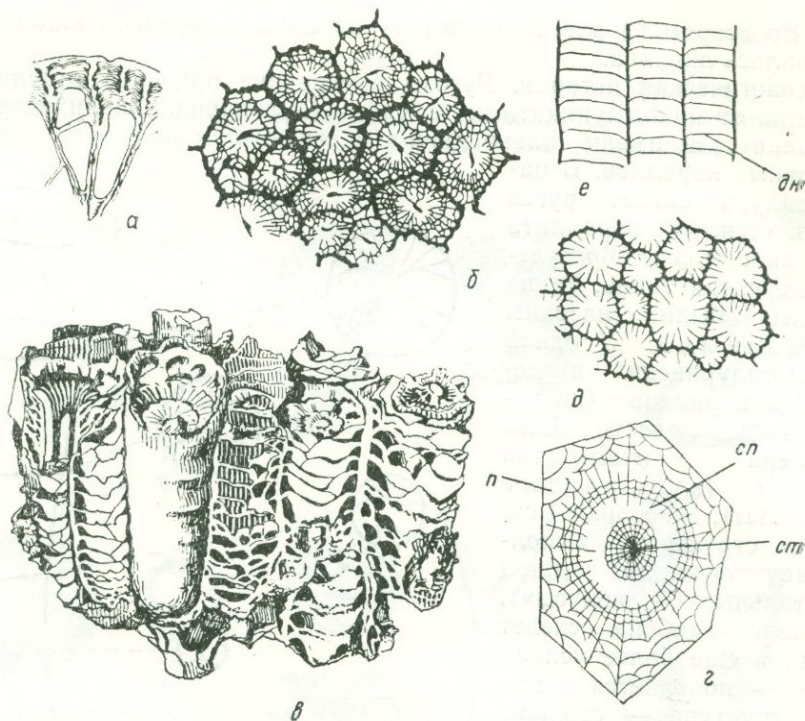


Рис. 63. Подкласс Tetracoralla (Rugosa): а — пластинчатая микро- структура септ; б — *Lithostrotionella* (карбон); в — г — *Lonsdaleia* (карбон — пермь); е — общий вид колонии, з — поперечный разрез че- рез кораллит; д — е — *Favistella* (ордовик); п — пузырчатая ткань, сп — септы, ст — столбик, дн — днища

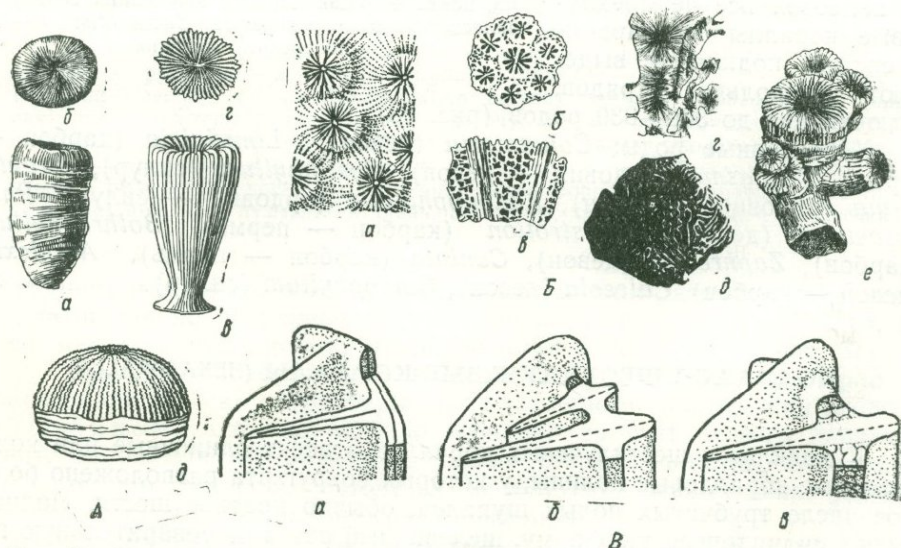


Рис. 64. Подкласс Hexacoralla. Отряд Scleractinia. А — одиночные кораллы: а — б — *Montlivaultia* (триас — мел), а — общий вид, б — чашечка; в — г — *Pa- rasasmilia* (мел), в — общий вид, г — чашечка; д — *Cycloites* (мел); Б — колони- альные кораллы: а — *Styliina* (юра — мел); б — в — *Madrepora* (палеоген — ны- не); з — фибридная микроструктура септ; д — *Eugyga* (юра — мел); е — *The- cosmilia* (триас — мел); В — схема строения стенки: а — эпитекальной, б — сеп- тотекальной, в — паратекальной

актинии, широко распространенные в настоящее время, не имеют известкового скелета и в ископаемом состоянии не встречаются. Склерактинии, или мадрепорарии, обладают известковым скелетом и встречаются в морских отложениях начиная с триаса (рис. 64).

Отряд склерактинии (Scleractinia). К склерактиниям относятся как одиночные, так и колониальные формы. Скелет образуется клетками эктодермы и является поэтому наружным. Построение скелета начинается с выделения основного диска прикрепившейся личинкой и построения стенки, или теки. Затем в основании тела полипа возникают радиальные складки (см. рис. 56, А, Б), под которыми закладываются радиальные известковые перегородки — склеросепты или чаще называемые просто септы и сопровождающие их структуры. Первоначально закладывается 6 или 12 перегородок I цикла. Между ними в дальнейшем образуются менее длинные и менее крупные 6 или 12 перегородок II цикла и т. д. Септы располагаются радиально между мезентериальными мягкими перегородками и служат для их поддержки. Септы построены из трабекул, элементарными частицами которых являются склеродермиты, построенные из тончайших фибр арагонита (диаметром около 2 мк). Если трабекулы прилегают тесно одна к другой, то образуются пластинчатые септы; если между трабекулами остаются промежутки, то возникают пористые септы. Верхние края септ отражают их особенности трабекулярного строения. Между септами иногда развиваются особые межсептальные балочки (синаптикулы).

Днища и пузырьчатая ткань, широко развитые у ругоз, обычно характерны лишь для некоторых родов. Стенка кораллитов образуется разными путями: за счет утолщения периферического края септ (септотека), за счет развития на периферии пузырьчатой ткани (паратекта) или межсептальных балочек (синаптикулотека), или за счет расширения края септ и эпитеки, окружающей кораллит (рис. 64, В).

Наружный край полипа часто свешивается из теки и снаружи отлагается морщинистый известковый покров, называемый эпитекой.

К осевым структурам относится столбик, занимающий срединное положение в кораллите.

Верхняя часть кораллита, в которой помещается тело полипа, называется чашечкой. Форма чашечки отражает форму основания полипа. Колонии склерактиний имеют разнообразную форму и размеры; различают массивные, пластинчатые, ветвистые и меандрические колонии. Одиночные кораллы имеют коническую, дисковидную, роговидную формы.

Бесполое размножение осуществляется делением и почкованием; почки могут возникать внутри кольца щупалец или вне его. В зависимости от способа размножения образуются различной формы полипьяки.

Многие склерактинии принимали участие в образовании рифов в геологическом прошлом и являются главнейшими рифообразователями в настоящее время. В ископаемом состоянии склерактинии известны с триаса. Вопрос о происхождении склерактиний окончательно не решен; высказываются два предположения: либо склерактинии произошли от ругоз, либо от каких-то бесскелетных коралловых полипов. Характерные роды (рис. 64, А, Б): *Stylina* (юра — мел), *Montlivaultia* (триас — мел), *Favia* (неоген — ныне), *Stylocaenia* (палеоген — неоген), *Thamnasteria* (юра — мел), *Fungia* (неоген — ныне), *Madrepora* (палеоген — ныне), *Cyclolites* (мел — палеоген).

ПОДКЛАСС ХЕТЕТИДЫ (CHAETETIDA)

К хететидам относятся вымершие морские колониальные кишечнополостные, систематическое положение которых недостаточно ясно и о строении мягкого тела которых ничего не известно. Они имели наружный известковый скелет (полипняк) эктодермического происхождения (рис. 65). Скелет состоит из большого числа плотно прилегающих друг к другу ячеек многоугольного или округленного сечения, диаметром 0,15—1,2 мм; иногда ячейки имеют неправильную меандрическую форму. Стенки ячеек сплошные, непористые, толщиной 0,15—0,35 мм. Внут-

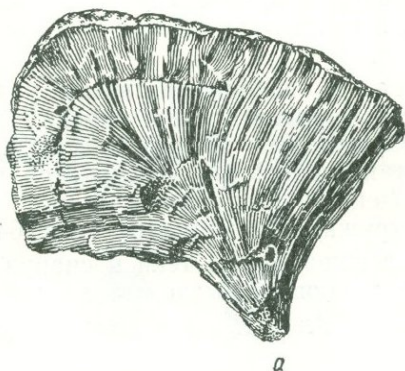
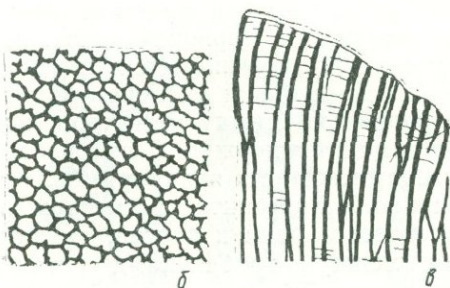


Рис. 65. Подкласс Chaetetida: а — общий вид колонии; б — в — *Chaetetes* (карбон): б — поперечное и в — продольное сечения

ренние полости ячеек разделены многочисленными днищами. Перегородки и столбик отсутствуют. Наблюдаемые иногда внутри ячеек неполные перегородки свидетельствуют о незавершенном делении ячеек и не являются настоящими перегородками, свойственными коралловым полипам.

Хететиды размножались делением, при котором каждая ячейка делилась пополам.

Систематическое положение хететид неясно: одни исследователи относят их к табулятам, другие — к гидроидным. С гидроидными их сближает наличие меандрических ячеек, сходство микроструктурных элементов скелета и отсутствие соединительных пор. По этим признакам, а также по способу размножения и отсутствию септальных образований они отличаются от табулят. По видимому, они занимают промежуточное положение между гидроидными и коралловыми полипами, но ближе стоят к последним.

Хететиды появляются в ордовике, испытывают расцвет в кар-

боне. Отдельные представители хететид известны из мезозоя и кайнозоя (миоцена). Известно 13 родов. Характерные роды: *Chaetetes* (преимущественно карбон), *Chaetetipora* (карбон).

Геологическая история кишечнополостных (рис. 66). Первые находки кишечнополостных (медуз и восьмилучевых кораллов) известны из позднего протерозоя — эдиакария Австралии. В кембрии известны сцифомедузы, конулярии. В середине этого периода появляются строматопоры и табуляты. В ордовике появляются гелиолитиды, хететиды и ругозы. В конце перми — начале триаса вымирают конулярии, табуляты, ругозы, резко сокращается количество строматопор. В начале мезозоя появляются склерактинии, становятся известными октокораллы; эти две группы коралловых полипов продолжают свое существование доныне. Начиная с конца мела появляются гидроидные с известковым скелетом (миллепорины, стилиастерины). Очень редко в отложениях фанерозоя встречаются отпечатки медуз и сифонофор.

ТИП ГРЕБНЕВИКИ (СТЕНОРНОРА)

К типу гребневиков относятся морские одиночные свободноплавающие или ползающие организмы, близкие по своему строению к кишечнополостным, но отличающиеся развитием зачатка третьего зародышевого листка — мезодермы — и возникновением двусторонней симметрии. Стрекательные клетки у гребневиков отсутствуют.

Тело округлой или мешковидной, или уплощенной лепешковидной формы с хорошо развитой мезоглеей. На поверхности тела проходят 8 рядов гребных пластинок (отсюда название типа). По бокам

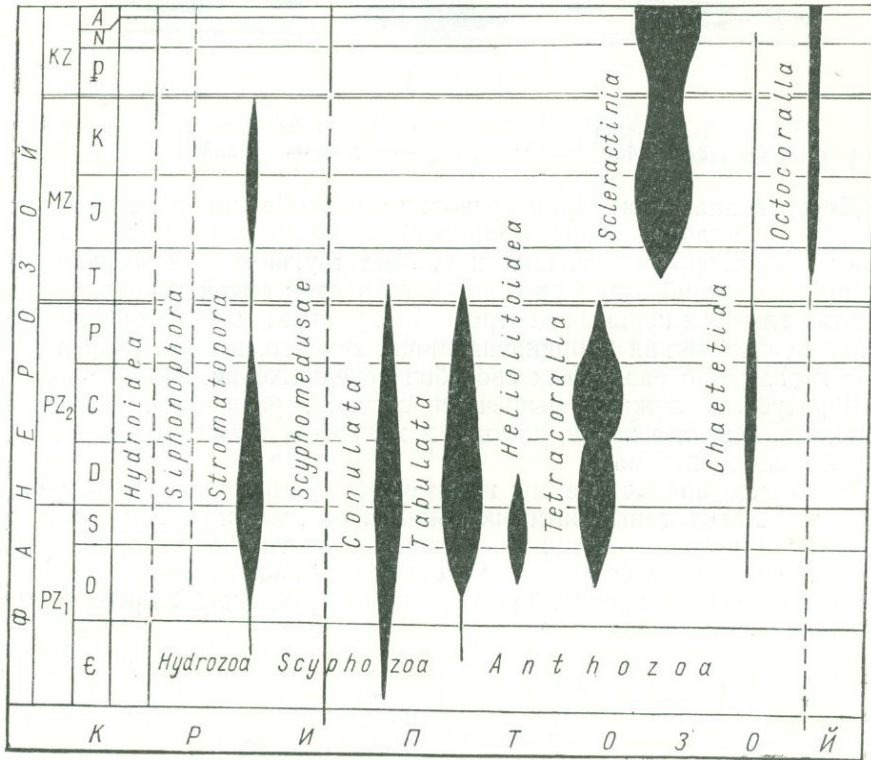


Рис. 66. Схема геохронологического распространения кишечнополостных

расположена пара длинных щупалец, несущих клейкие клетки; они служат для ловли добычи. На одном конце тела помещается рот, ведущий в глотку и желудок; от последнего отходят каналы гастроваскулярной системы. Один канал отходит в сторону, противоположную рту, и здесь разветвляется на четыре канальца. В сторону от желудка отходят два канала, которые дважды разветвляются, таким образом к краю тела подходят восемь канальцев; от них вдоль тела, под рядами гребных пластинок проходят восемь меридиональных каналов. На противоположном от рта конце тела расположен аборальный орган — орган равновесия, регулирующий работу гребных пластинок.

Гребневики размножаются половым путем; они имеют восемь мужских и женских половых желез.

Важное значение для понимания путей развития животного мира имеют ползающие гребневики (рис. 67). У них тело двусторонне-

симметричное; из особых клеток, зачатков третьего зародышевого листка — мезодермы формируется мускулатура. В ископаемом состоянии гребневники неизвестны.

Почти все более высокоорганизованные типы животных, которые будут рассматриваться ниже, обладают двустороннесимметричным телом и органами мезодермического происхождения.

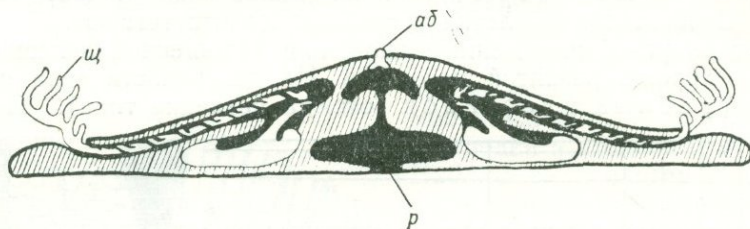


Рис. 67. Тип *Stenophora*. Схема строения ползающего гребневника: аб — аборальный орган, р — рот, щ — щупальца

Двусторонняя симметрия приводит к обособлению переднего и заднего отделов тела, брюшной и спинной сторон, правого и левого боков; с этим обособлением связана и соответствующая дифференцировка функций. Передний отдел становится носителем органов чувств, местом развития главных нервных центров. На брюшной стороне обособляются органы передвижения и принятия пищи. Все это, в свою очередь, приводит к развитию различных способов передвижения. За счет мезодермы образуется сложная мышечная система, разные опорные ткани, мезенхима, а из нее кровь, костная и хрящевая ткани, половые клетки, выделительная система.

Возникновение мезодермы и развитие двусторонней симметрии открыли широкие возможности эволюции в разных направлениях и привели к многостороннему приспособлению животных к различным условиям существования, особенно в условиях наземной среды.

Высказывается предположение, что от гребневников произошли все типы трехслойных животных.

ТРЕХСЛОЙНЫЕ (Triplastica), или ДВУСТОРОННЕСИММЕТРИЧНЫЕ (Bilateralia)

Как было отмечено, все многоклеточные животные, стоящие выше кишечнополостных и гребневиков, объединяются в раздел двустороннесимметричных животных (Bilateralia). Двусторонняя симметрия тела возникла в связи с приспособлением к активному передвижению. Все ткани и органы тела развиваются из трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы, и поэтому их называют трехслойными.

В процессе эволюции трехслойных выработались две основных ветви — первичноротые и вторичноротые.

ПЕРВИЧНОРОТЫЕ (PROTOSTOMIA)

Первичноротые характеризуются следующими чертами: на месте личиночного рта, или бластопора, развивается рот взрослого животного, анальное отверстие, если оно имеется, возникает на противоположном полюсе зародыша. Мезодерма закладывается телобластическим путем, т. е. в области бластопора между эктодермой и энтодермой обособляются клетки (телобласты), которые после размножения заполняют всю первичную полость зародыша. Скелет наружный, эктодермический. Нервная система состоит из ганглиев, соединенных нервными стволами. К первичноротым относятся низшие и высшие черви, членистоногие, моллюски, мшанки и некоторые другие группы.

Среди них различают: бесполостных (отсутствует полость тела), первичнополостных (развита первичная полость тела — низшие черви) и вторичнополостных (развита вторичная полость тела — высшие черви, членистоногие, моллюски, мшанки).

ТИП НИЗШИЕ ЧЕРВИ (SCOLECIDA)

К низшим червям относится большая группа червей, объединяющая в настоящее время около 13 классов наиболее низко организованных трехслойных многоклеточных животных. Они характеризуются двусторонним строением тела, развитием кожно-мускульного мешка, облегающего тело и состоящего из однослойного эпителия, отсутствием настоящей метамерии тела, малыми размерами. Низшие

черви неспособны к быстрому движению, у них отсутствуют плотные покровы, защищающие тело. Впервые у них, как у стоящих на более высокой, чем кишечнорастворимые, ступени эволюции, появляются сплошной пищеварительный тракт (круглые черви, немуртины), кровеносная система (немуртины), примитивные органы выделения. Низшие черви, по-видимому, возникли от каких-то общих с ктенофорами предков. В процессе развития у них выработалась двусторонняя симметрия тела, обособился передний отдел, ротовое отверстие постепенно перемещалось вдоль брюшной стороны вперед.

Низшие черви населяют моря, пресные воды, почву. Многие из них — паразиты животных, растений, человека. В ископаемом состоянии известны с карбона как паразиты насекомых.

ТИП ВЫСШЕЕ, или КОЛЬЧАТЫЕ, ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Высшие, или кольчатые, черви — наиболее высоко организованная группа среди всех червей (рис. 68). Тело аннелид удлиненное и разделено на голову, туловище, состоящее из сегментов, или метамер, и анальную лопасть. Голова снабжена органами чувств, глазами, щупальцами. Каждый сегмент несет боковые придатки, или параподии, снабженные щетинками; параподии служат органами движения.

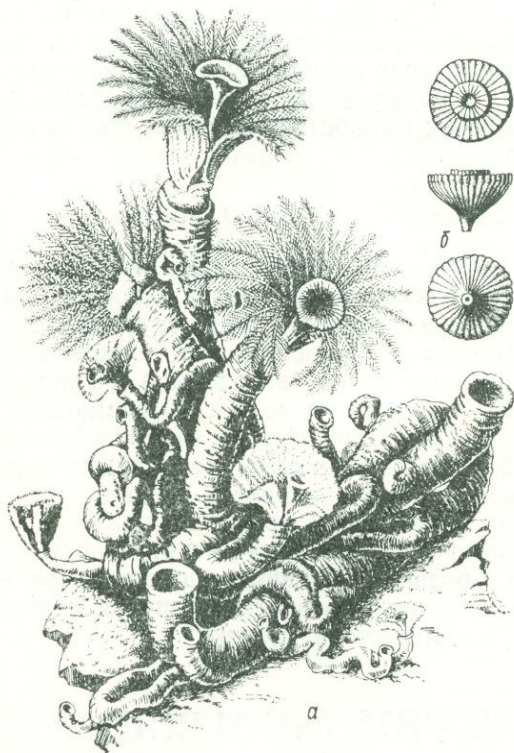


Рис. 68. Тип Annelida: а — общий вид колонии современного многощетинкового червя *Serpula vermicularis* L.; б — крышечка зооценовых серпулид (×12)

Кольчатые черви имеют сквозной кишечник, замкнутую кровеносную, сложную выделительную, хорошо развитую нервную систему, вторичную полость тела, или целом; она заполнена полостной жидкостью и выполняет опорную функцию. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела или специальными выростами тела — жабрами.

Возникновение метамерности и уплотненных покровов тела имело большое филогенетическое значение. Все внутренние органы расположены по сегментам. При половом развитии возникает личинка (трохофора), которая после непродолжительного плавания опускается на дно и претерпевает сложные изменения: одни органы атрофируются, другие — возникают заново.

В ископаемом состоянии встречаются представители класса полихет

(рис. 69). Они обитают в морских, реже пресноводных бассейнах — одни ползают, другие ведут активно роющий образ жизни, третьи прикрепляются неподвижно к грунту, четвертые плавают в толще воды. Некоторые прикрепленные полихеты выделяют вокруг себя известковую трубку, состоящую из concentрических слоев углекислой извести. Трубка может быть цилиндрической, конусовидной, прямой, изогнутой или свернутой в спираль. Наружное отверстие трубки может закрываться крышечкой (*Serpula*, *Spirorbis*).

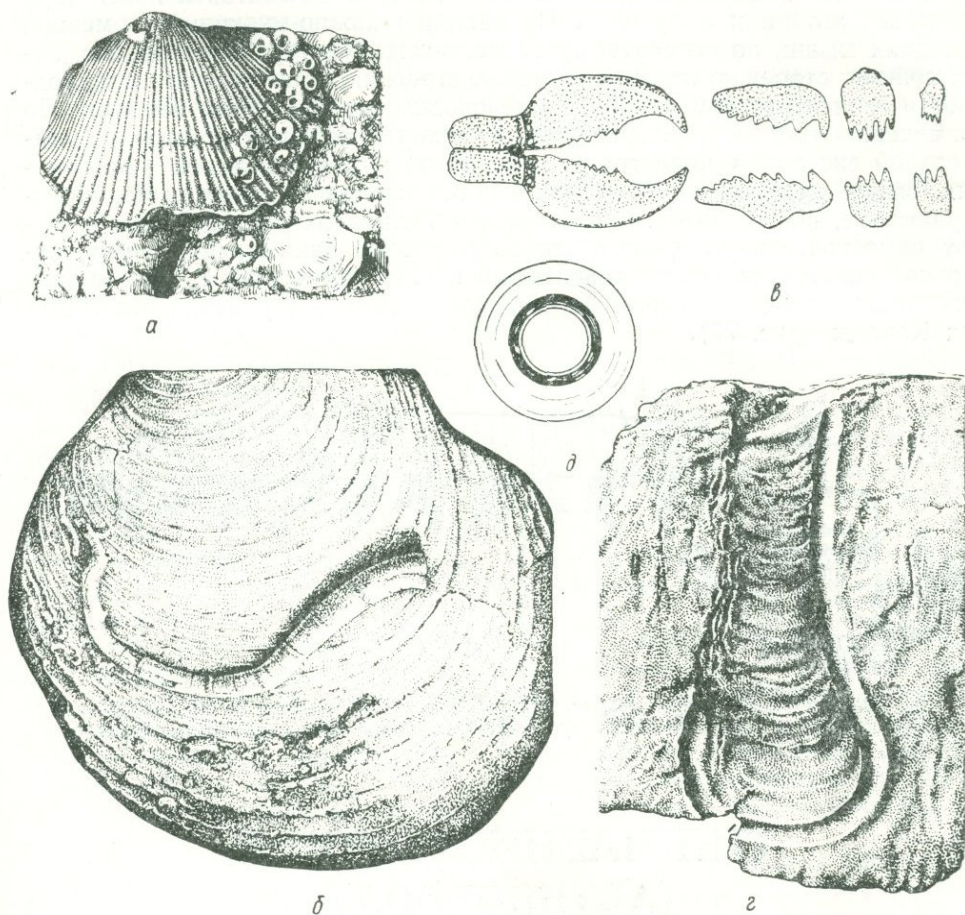


Рис. 69. Тип Annelida: а — *Spirorbis* (ордовик — ныне) на раковине девонской брахиоподы; б — *Serpula* (пермь — ныне) на раковине двустворки; в — реконструкция челюстного аппарата *Arabellites* (девон), состоящего из отдельных сколекодонтов; г — U-образный ход (*Corophioides*) роющих червей (образец из кембрия Эстонии); д — схема строения трубки серпулид, видны внутренний и наружный concentрические слои

Некоторые кольчатые черви — хищники — имеют хитиновые зазубренные челюсти, которые в ископаемом состоянии известны под названием сколекодонтов.

Кроме челюстей и скелетных образований в ископаемом состоянии встречаются отпечатки тела червей, следы ползания, ходы (рис. 69, г). Следы их жизни могут указывать нижнюю и верхнюю поверхности слоев, первичное состояние осадка, быстроту его затвердевания, уплотнение и т. д. Остатки кольчатых червей известны из отложений эдиакария (венда).

ТИП ПЕРВИЧНОТРАХЕЙНЫЕ (PROTRACHEATA)

В тропических областях, во влажных затененных местах живут первичнотрахейные, внешне очень похожие на кольчатых червей. Они имеют длинное (до 15 см) тело, состоящее из однородных сегментов. Голова слабо обособлена, состоит из трех сегментов и несет пару длинных антенн и пару глаз. По наличию кожно-мускульного мешка, гладких мышц, по сегментному расположению внутренних органов, лестничному строению нервной системы, строению конечностей и однородности сегментов первичнотрахейные сходны с кольчатыми червями. По изменению головных конечностей в челюсти, наличию сердца и дыхательной системы в виде трахей, хитиновой кутикулы, лапок с коготками, способности линять они сближаются с членистоногими. Первичнотрахейные, по-видимому, произошли от кольчатых червей; они образуют самостоятельную филогенетическую ветвь, занимающую промежуточное положение между аннелидами и членистоногими. В ископаемом состоянии найден только один представитель в кембрийских отложениях Канады (рис. 70).

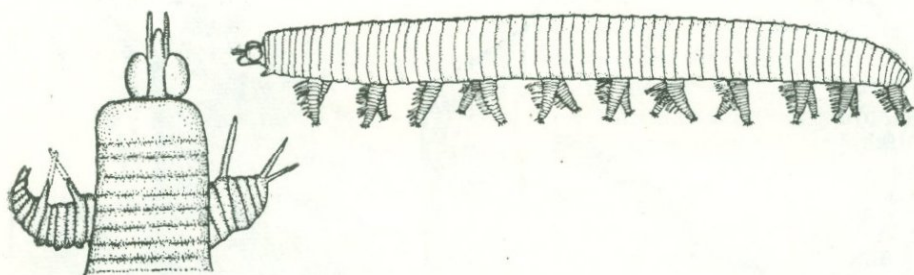


Рис. 70. Тип Protracheata. Реконструкция *Aysheaia pendunculata* Walcott (кембрий); голова и передняя часть туловища увеличены (по А. Г. Шарову, 1966)

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

Это наиболее многочисленный тип животного царства, насчитывающий свыше 2 млн. видов. Для сравнения укажем, что тип моллюсков насчитывает около 100 000 современных видов, а число видов только одного отряда жуков составляет около 200 000, что почти в три раза превышает количество всех позвоночных, вместе взятых.

К типу членистоногих относятся: пауки и клещи, трилобиты и мечехвосты, многочисленные ракообразные (раки и крабы, щитни и дафнии, остракоды и усоногие раки), огромное количество различных насекомых: стрекозы и поденки, жуки и бабочки, кузнечики и мухи и т. д.

Членистоногие приспособились к обитанию в самых разнообразных условиях. Они известны в морях и пресных водах, на поверхности суши, в почве, в воздухе. Их можно встретить в любой части Земли от тропиков до северных широт. Многие из них — паразиты.

Палеонтологические находки не дают отчетливых данных о происхождении членистоногих, но изучение эмбрионального развития различных артропод и сравнительно-анатомические исследования позволяют предполагать, что членистоногие произошли от кольчатых червей, с которыми их сближают следующие черты: тело сегментировано и покрыто кутикулой, система внутренних органов расположена по одному плану.

Для всех членистоногих характерно двустороннесимметричное членистое тело. Число сегментов различно и колеблется в пределах от 8 до 180. Сегменты неоднородны: некоторые сегменты, сливаясь, образуют различные отделы тела; обычно различают голову, грудь и брюшко; иногда голова срастается с грудью, образуя головогрудь; у некоторых членистоногих (многоножек) обособляется только голова и туловище. Головной отдел в типичном случае состоит из акрона, который соответствует протостомииу аннелид, преантеннального сегмента, антеннального, несущего первую пару усиков, и четырех сегментов (I—IV), несущих конечности. Рот расположен между акроном и преантеннальным сегментом. Головной мозг состоит из трех ганглиев: протоцеребрум содержит оптический центр и иннервирует преантеннальный сегмент, дейтероцеребрум иннервирует первую пару антенн (усиков), трицеребрум — вторую пару антенн, расположенную на первом сегменте (I). Усики развиты не у всех групп членистоногих. Второй сегмент (II) несет мандибулы, третий и четвертый (III, IV) — первые и вторые максиллы.

В типичном случае каждый сегмент несет конечности, которые подвижно сочленяются с сегментом тела и состоят из отдельных члеников. Первично конечности служили органами передвижения — ползания, бегания и плавания. С дифференциацией тела одни передние конечности становятся носителями органов чувств, другие — органами, хватающими и перерабатывающими пищу (челюстями — мандибулы и максиллы). При срастании головы и груди передние ножки груди превращаются в ногочелюсти.

Тело членистоногих покрыто прочной кутикулой, нередко образующей твердый панцирь. Кутикула состоит из хитина — сложного полисахарида, содержащего азот и различные белковые вещества, она часто пропитывается углекислым кальцием. Членистоногие растут периодически, только в момент линьки, т. е. в период сбрасывания старого панциря. После того как у них образовался новый панцирь, рост прекращается, пока не наступит момент новой линьки (речной рак в первый год своей жизни линяет 6—10 раз).

У всех членистоногих мускулатура поперечнополосатая, способная быстро сокращаться. Центральная нервная система расположена на брюшной стороне и проходит под пищеварительным каналом в виде ряда нервных узлов, связанных между собой парными нервными стволами (брюшная цепочка лестничного типа). Передний отдел центральной нервной системы обособлен в головной мозг, в котором различают три отдела. Хорошо развиты органы чувств; имеются простые и сложные глаза, и те и другие эктодермического происхождения.

Кровеносная система незамкнута; кровь движется по системе трубок или по лакунам — особым полостям тела, сообщающимся друг с другом. Сердце расположено на спинной стороне над кишечником. Вторичная полость тела сливается с первичной, образуя смешанную полость тела.

Органы дыхания разнообразны; их строение зависит от условий обитания: крупные водные членистоногие дышат жабрами — листовидными выростами конечностей, мелкие — всей поверхностью тела; на-

земные представители — легкими или трахеями; легкие представляют складчатые участки наружного покрова, впяченного внутрь тела; трахеи — тонкие ветвящиеся трубочки, которые открываются наружу одним небольшим отверстием.

Все членистоногие размножаются половым путем; большинство из них раздельнополюе. Развитие происходит со сложным превращением У одних представителей из яйцевых оболочек выходят молодые членистоногие, похожие на взрослых (прямое развитие), у других — особи, вышедшие из яйца, резко отличаются от взрослых (развитие с метаморфозом); эти молодые особи называются личинками (у насекомых — нимфами). Эмбриональное развитие указывает на происхождение артропод от аннелид.

Тип членистоногих разделен на 4 подтипа: трилобитообразные, хелицеровые, жабродышащие, трахейные.

ПОДТИП ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ (TRILOBITOMORPHA)

К трилобитообразным относятся морские палеозойские членистоногие с трехраздельным спинным хитиновым панцирем. Голова несет одну пару усиков и 4 пары двуветвистых конечностей, из которых одна ветвь снабжена жаберными листочками, другая представлена неветвистой членистой ножкой. В состав подтипа входит несколько классов, из которых наиболее изученным является класс трилобитов.

КЛАСС ТРИЛОБИТЫ (TRILOBITA)

Трилобиты — вымершие морские членистоногие, распространенные в палеозое.

Тело трилобита защищено со спинной стороны тонким (до 1 мм) хитиновым панцирем, обычно пропитанным углекислым и фосфорнокислым кальцием. По краям панцирь загибается на нижнюю сторону, образуя вдоль края широкую кайму, так называемый заворот, или дублюру. К завороту прикрепляется тонкий хитиновый покров нижней брюшной части — мембрана; она обычно не сохраняется в ископаемом состоянии (рис. 71).

Двумя продольными бороздами панцирь делится на три части: срединную — рахис — и две боковые — плевры. Двумя поперечными бороздами панцирь также разделен на три части: головной щит (цефалон), туловищный отдел (торакс) и хвостовой щит (пигидий). Длина тела трилобитов колеблется от нескольких миллиметров до 70 см; преобладают трилобиты длиной 3—10 см. Известно около 1300 родов.

На нижней стороне головного щита находится рот; он ведет в короткий пищевод, переходящий в широкий желудок, расположенный под осевой частью головного щита. По обе стороны желудка лежат печеночные отростки. От желудка вдоль всего тела тянется прямой тонкий кишечник, который заканчивается анальным отверстием в конце хвостового отдела. Над кишечником лежит длинный многокамерный сосуд, принимаемый за сердце.

Головной щит (рис. 72) образован слиянием акрона, преантеннального, антеннального и четырех послеротовых сегментов и имеет различные очертания: полукруглое, трехугольное и др. Прямым задним краем он причленяется к туловищному отделу. Осевая, наиболее вы-

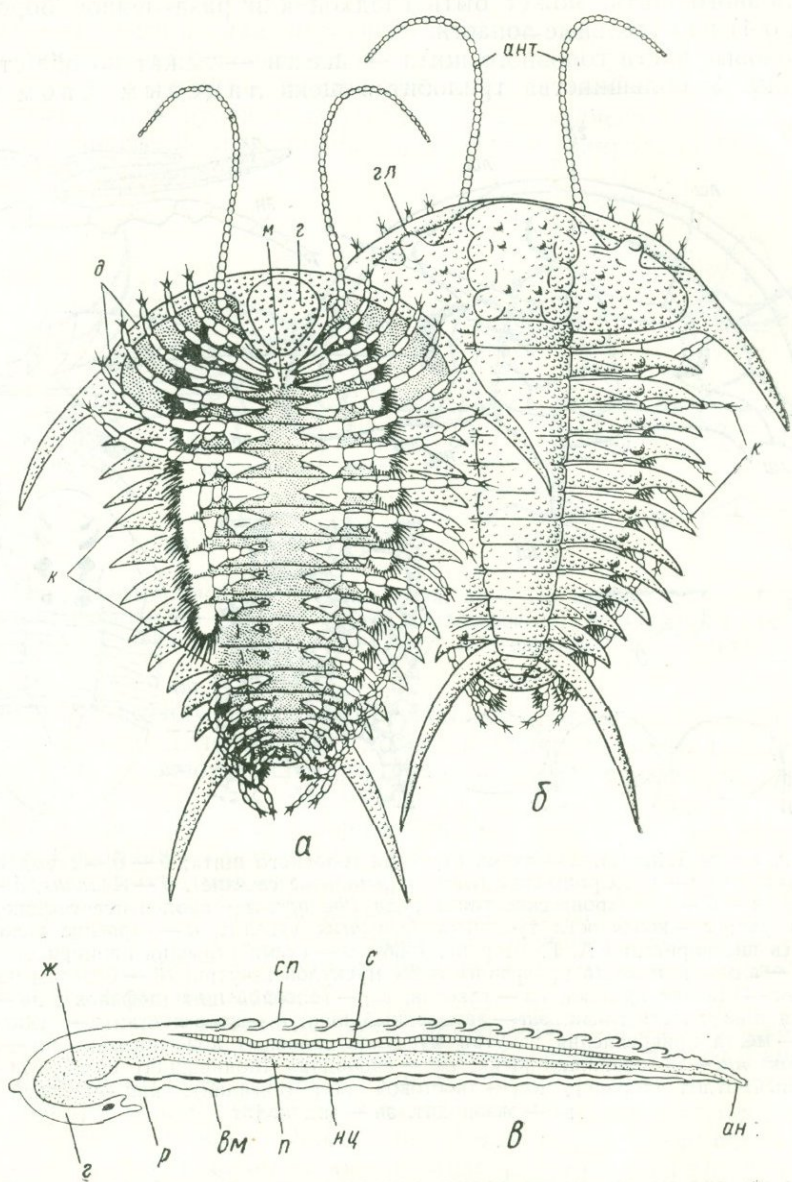


Рис. 71. Класс Trilobita. Реконструкция трилобита (*Ceraurus*) из среднего ордовика: а — вид с брюшной стороны; б — вид со спинной стороны; в — продольный разрез через тело трилобита; ан — анальное отверстие, ант — антенны, в.м — вентральная мембрана, г — гипостома, г.л — глаза, д — doublura, ж — желудок, к — конечности, м — метастома, н.ц — нервная цепочка, п — пищеварительный тракт, р — ротовое отверстие, с — сердце, с.п — спинной панцирь

пуклая часть головного щита — глабелла — имеет различные размеры и форму. Она может целиком составлять головной щит или быть очень узкой, может доходить до переднего края или только до половины головного щита, может быть гладкой или разделенной бороздами (от 1 до 4) на отдельные лопасти.

Боковые части головного щита — щеки — лежат по обе стороны глабеллы. У большинства трилобитов щеки лицевым швом разде-

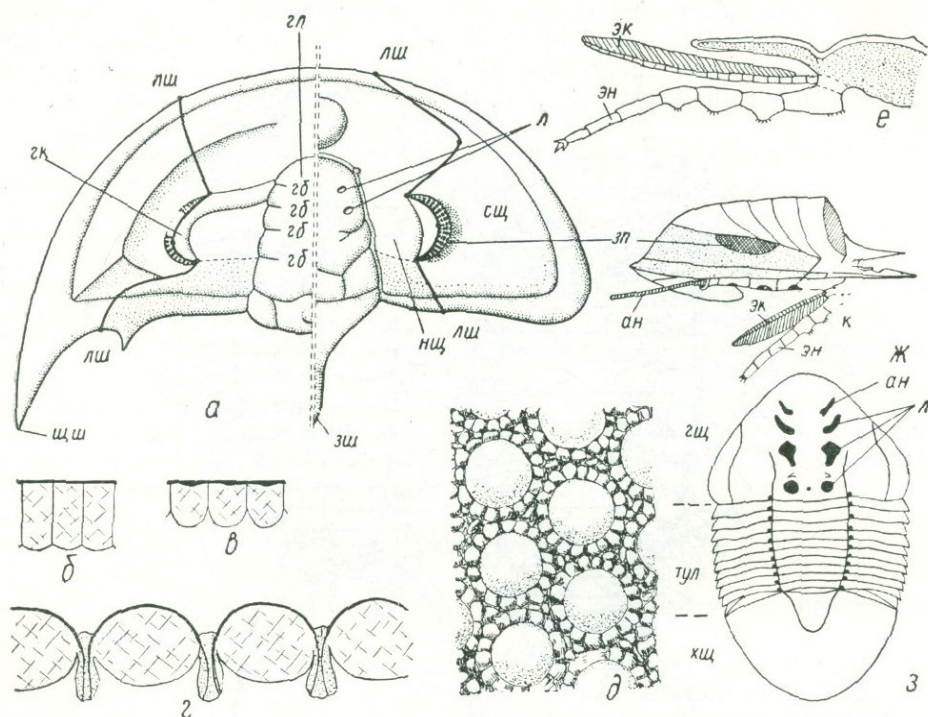


Рис. 72. Класс Trilobita: а — схема строения головного щита; б — д — схема строения глаз: б — в — голохронические глаза (продольное сечение), б — *Asaphus*, в — *Dysplanus*; г — д — шизохронические глаза рода *Phacops*: г — продольное сечение, д — вид сверху; е — конечности туловища *Triarthrus* (увел.); ж — строение головного щита (в интерпретации А. Г. Шарова, 1966); з — схема строения панциря трилобита; ан — антенны и места прикрепления их мускулов изнутри; гб — борозды на глабелле; гк — глазная крышка; гл — глабелла; гш — головной щит (цефалон); зп — зрительная поверхность глаза; зш — затылочный шип; к — конечность; л — лунки, или ямки, — места прикрепления изнутри мускулов головных конечностей; лш — лицевой шов; нш — неподвижная щека; сш — свободная (подвижная) щека; тул — туловищный отдел (тораке); хш — хвостовой щит (пигидий); щш — щечный шип; эк — экзоподит, эн — эндоподит

ляются на две части: часть щеки, прилегающая к глабелле, называется неподвижной; часть щеки, лежащая кнаружи от лицевого шва, называется свободной. Последняя соединяется с головным щитом менее прочно, чем неподвижная щека, и после гибели животного легко отделяется от головного щита и часто не сохраняется в ископаемом состоянии. Глабелла вместе с неподвижными щеками образует крайний.

Различают несколько типов лицевых швов (рис. 73):

опистопариевый, или заднешечный, — задние ветви лицевых швов начинаются от заднего края головного щита;

гонатопариевый — задние ветви лицевых швов начинаются в заднем углу головного щита;

пропариевый, или переднешечный, — задние ветви лицевых швов начинаются от боковых краев головного щита;

метапариевый — задние ветви, как у опистопариевых, а передние изгибаются назад и подходят к углу заднего края головного щита. Эти лицевые швы, по-видимому, не функционировали. Они характерны для оленеллид.

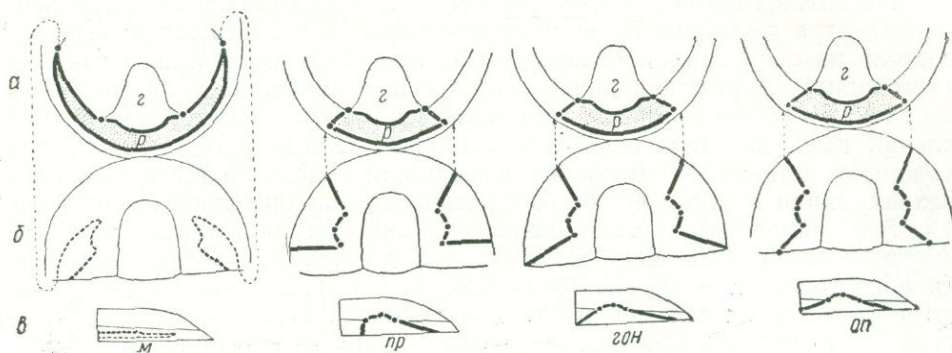


Рис. 73. Типы лицевых швов: *м* — метапариевый; *пр* — пропариевый (переднешечный); *гон* — гонатопариевый; *оп* — опистопариевый (заднешечный); *а* — вид головного щита снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку; *г* — гипостома, *р* — роstrum

Лицевые швы идут к глазам, расположенным на внутреннем краю свободных щек, и далее вперед, достигая края головного щита, либо переходя вниз на заворот панциря; чаще обе ветви соединяются впереди глабеллы.

Глаза у трилобитов очень разнообразны по форме, размерам и строению. Различают глаза голохроические, или фасеточные, состоящие из плотно прижатых многоугольных линз, покрытых общей оболочкой; число линз может достигать 15 000; глаза шизохроические, или агрегатные, состоящие из крупных двояковыпуклых линз, отделенных друг от друга особым покрывным слоем; число линз не превышает нескольких сотен.

Лицевые швы, проходящие через глаза, облегчали линьку и способствовали в первую очередь быстрому освобождению глаз от панциря. Рот на нижней стороне головного щита ограничен спереди гипостомой — непарной пластинкой — и сзади — небольшой выпуклой пластинкой — метастомой. Перед гипостомой и дублюрой расположена еще одна пластинка, носящая название роstrальной. К антеннальному сегменту присоединяется одна пара одноветвистых усиков, прикрепленных перед ртом, за которым следуют 4 пары послеротовых двуветвистых конечностей, еще не видоизмененных в мандибулы и максиллы, которые мускулами прикреплялись к валикам на внутренней стороне глабеллы. Этим валикам соответствуют ямки на ее внешней стороне (рис. 72).

Туловище, или торакс, трилобитов состоит из коротких, подвижно сочлененных однородных сегментов; в каждом сегменте выделяются средняя часть, или осевое кольцо (рахис), и две боковые части, или плевры. Соседние сегменты либо просто перекрывают друг друга, либо сочленяются особым замком. На завороте каждого сегмента иногда расположены разной формы валики и бугорки — «панде-

ровы органы», назначение которых неясно. В состав туловища входят от 2 (*Agnostida*) до 44 (*Olenellida*) сегментов.

Хвостовой щит, или пигидий, за исключением оленнелид, имеющих один хвостовой сегмент, состоит из нескольких сегментов, число которых может достигать 30 (тринуклеины). Иногда хвостовые сегменты сливаются, образуя сплошной щит, по размерам неотличимый от головного. Осевая часть пигидия может доходить до заднего края или может быть неясно выражена.

На нижней стороне к каждому сегменту всех отделов тела прикреплялась пара двуветвистых конечностей (рис. 72, с). Каждая конечность состоит из основания и отходящих от него двух ветвей: наружной (экзоподит) сегментированной оси, несущей жаберные листочки, и внутренней (эндоподит), состоящей из восьми члеников. Последний членик имел вид крючкообразного шипика. Конечности служили для хождения, плавания и дыхания. Конечности головного щита помогали захвату пищи и измельчению ее с помощью дополнительных отростков.

Все трилобиты раздельнополые; они размножались половым путем. В ископаемом состоянии изредка встречаются очень маленькие скелеты трилобитов (размером от 0,25 до 1 мм), которые рассматривают в качестве их личинок. Первая личиночная стадия — протаспис — охватывает отрезок времени от выхода из яйца до обособления цефалона и пигидия (рис. 74). В головном отделе видны пять сегментов, на

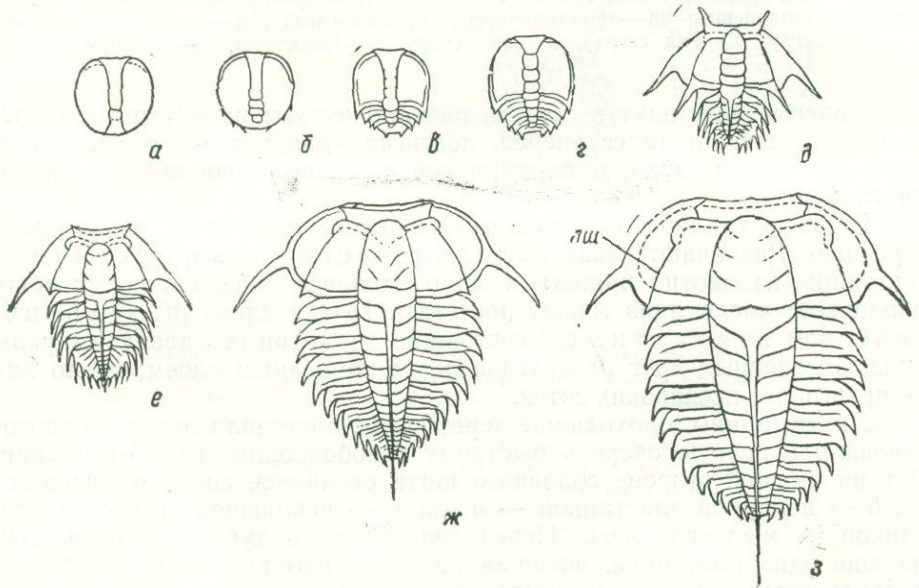


Рис. 74. Стадии индивидуального развития трилобитов от личинки (а) до стадии взрослого организма (з): а — с — ранние стадии *Soahirsuta*; д — более поздние стадии *Leptoplastus salteri*; лш — лицевой шов

переднем крае начинают обособляться глаза, появляются лицевые швы; на пигидии обособляются четыре сегмента. В течение следующей стадии — мераспис — между головным и хвостовым отделами после каждой линьки возникал новый туловищный сегмент и тело увеличивалось в размерах. Стадия голаспис, или взрослого состояния, началась после формирования всех туловищных сегментов, после чего рост и линька, по-видимому, замедлялись, но не прекращались. Сходст-

во личинки трилобитов и современных мечехвостов указывает на общность происхождения трилобитоморф и хелицеровых.

На основании особенностей строения головного отдела, характера лицевых швов и особенностей строения других отделов тела трилобиты разделяются на два подкласса: миомерные и полимерные.

ПОДКЛАСС МИОМЕРНЫЕ (MIOMERA), или МАЛОЧЛЕНИСТЫЕ

Подкласс объединяет мелких трилобитов, у которых головной и хвостовой щиты почти равных размеров и туловищный отдел состоит из 2—3 сегментов (рис. 75). Глаза обычно отсутствуют; однако у некоторых представителей имеются глаза и лицевые швы. В состав подкласса входят два отряда: эодисциды (*Eodiscida*), распространенные в раннем и среднем кембрии, и агностиды (*Agnostida*), жившие от среднего кембрия до позднего ордовика. Подкласс насчитывает до 80 родов.

ПОДКЛАСС ПОЛИМЕРНЫЕ (POLYMER), или МНОГОЧЛЕНИСТЫЕ

В этот подкласс объединяются трилобиты, у которых число туловищных сегментов равно или больше пяти и может достигать 44. Лицевые швы всех типов. Этот подкласс охватывает около 1200 родов и на основании особенностей строения головного щита, лицевых швов

и хвостового отдела разделяется на несколько отрядов, из которых будут рассмотрены: оленеллиды, редлихииды, коринексохиды, птихопариды и факопиды. Следует отметить, что некоторые исследователи рассматривают эти отряды в ранге надсемейств.

Отряд оленеллиды (*Olenellida*). Наиболее примитивные многочленистые трилобиты. Тело удлинненное, уплощенное, щеки несут длинные шипы. Головной щит большой; глабелла с ясно выраженными бороздами. Глазные крышки и валики длинные, недифференцированные. Лицевые швы метапариевого типа, обычно плохо выраженные. Туловище состоит из 12—28 сегментов, несущих сильные борозды и шипы, третий сегмент увеличен. Хвостовой отдел маленький, почти целиком занят осевой частью (рахисом) или шиповидным тельсоном (рис. 76, а). Ранний кембрий. Характерные роды: *Olenellus*, *Holmia*.

Отряд редлихииды (*Redlichiida*). Головной щит округленный с хорошо сегментированной глабеллой, имеющей почти параллельные края. Глазные крышки длинные; глаза большие дугообразные. Лицевые швы заднешечные. Подвижные щеки с длинными шипами. Туловище состоит из 12—25 равномерно развитых сегментов; один из задних сегментов несет осевой шип. Хвостовой отдел маленький (рис. 76, б). Ранний, средний кембрий. Характерные роды: *Redlichia* (ранний кембрий), *Bergeroniellus* (ранний кембрий), *Aldonaia* (ранний кембрий), *Paradoxides* (средний кембрий).

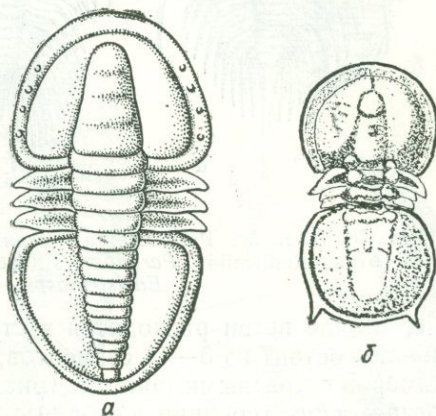


Рис. 75. Подкласс *Miomera*: а — отряд *Eodiscida*, *Serrodiscus* (ранний кембрий); б — отряд *Agnostida*, *Agnostus* (средний — поздний кембрий)

Отряд коринексохиды (Corynexochida). Тело удлиненное, овальное, головной щит округленный с шечными шипами, глабелла длинная с четкими бороздами. Гипостома соединена с ростральной пластинкой. Глаза узкие и длинные, снабженные крышками. Лицевые швы заднешеч-

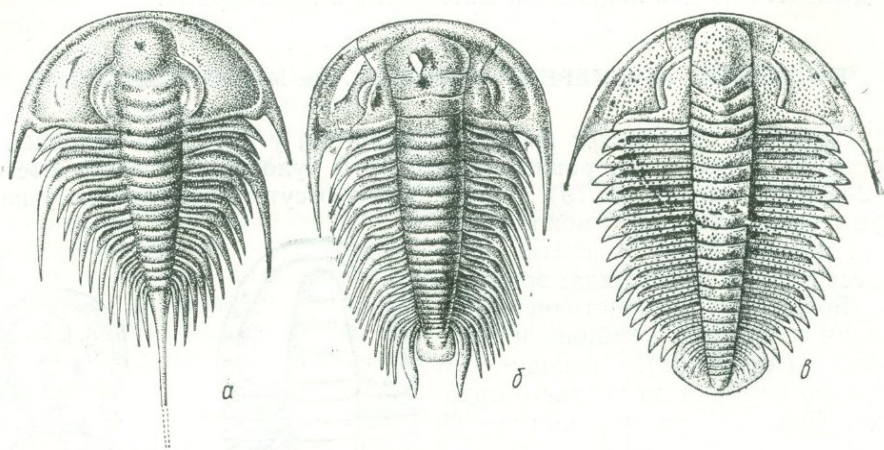


Рис. 76. Подкласс *Polymera*: а — отряд *Olenellida*, *Olenellus* (ранний кембрий); б — отряд *Redlichiida*, *Paradoxides* (средний кембрий); в — отряд *Corynexochida*, *Edelsteinaspis* (ранний кембрий)

ные, задние ветви расходятся в стороны; передние ветви короткие. Туловище состоит из 5—11 сегментов; хвостовой щит средних или крупных размеров с краевыми шипами (рис. 76, в). Кембрий. Характерные роды: *Corynexochus* (средний кембрий), *Poliellina* (ранний кембрий), *Jacutus* (ранний кембрий), *Edelsteinaspis* (ранний кембрий), *Olenoides* (средний кембрий).

Отряд птихопарииды (Ptychopariida). Наиболее крупный отряд (до 800 родов), объединяющий преимущественно послекембрийских трилобитов различных размеров. Головной щит округленный, глабелла различной формы, с 2—3 парами борозд или гладкая. Глаза от средних до маленьких, иногда отсутствуют. Лицевые швы заднешечного типа, реже переднешечные. Гипостома отделена от цефалона швом. Туловище состоит из 6—25 сегментов; у многих групп их число постоянно. Хвостовой щит хорошо обособлен и расчленен на небольшое число сегментов (рис. 77). Среди птихопариид выделены пять подотрядов: птихопариины, азафины, илленины, харпины и тринукленны.

У птихопариин (*Ptychopariina*, средний кембрий — ордовик) хорошо обособлена глабелла, разделенная боковыми бороздками (если имеются); заднешечные лицевые швы, относительно большое туловище и маленький пигидий. Около 500 родов. Характерные роды: *Ptychoparia* (средний кембрий), *Dikelocephalus* (поздний кембрий), *Olenus* (поздний кембрий).

У азафин (*Asaphina*, поздний кембрий — поздний ордовик) головной и хвостовой отделы почти одинаковых размеров, туловищный отдел из 6—9 сегментов. Глабелла неясно отграничена от щек, лицевые швы заднешечные, глаза полулунные, на стельках, или очень крупные, гипертрофированные. Около 110 родов. Характерные роды: *Asaphus* (ранний — средний ордовик), *Megistaspis* (ранний ордовик), *Ceraxopyge* (ранний ордовик).

У илленин (*Illaenina*, ордовик — пермь) головной и хвостовой отделы почти равных размеров; глаза полулунной формы, без глазных

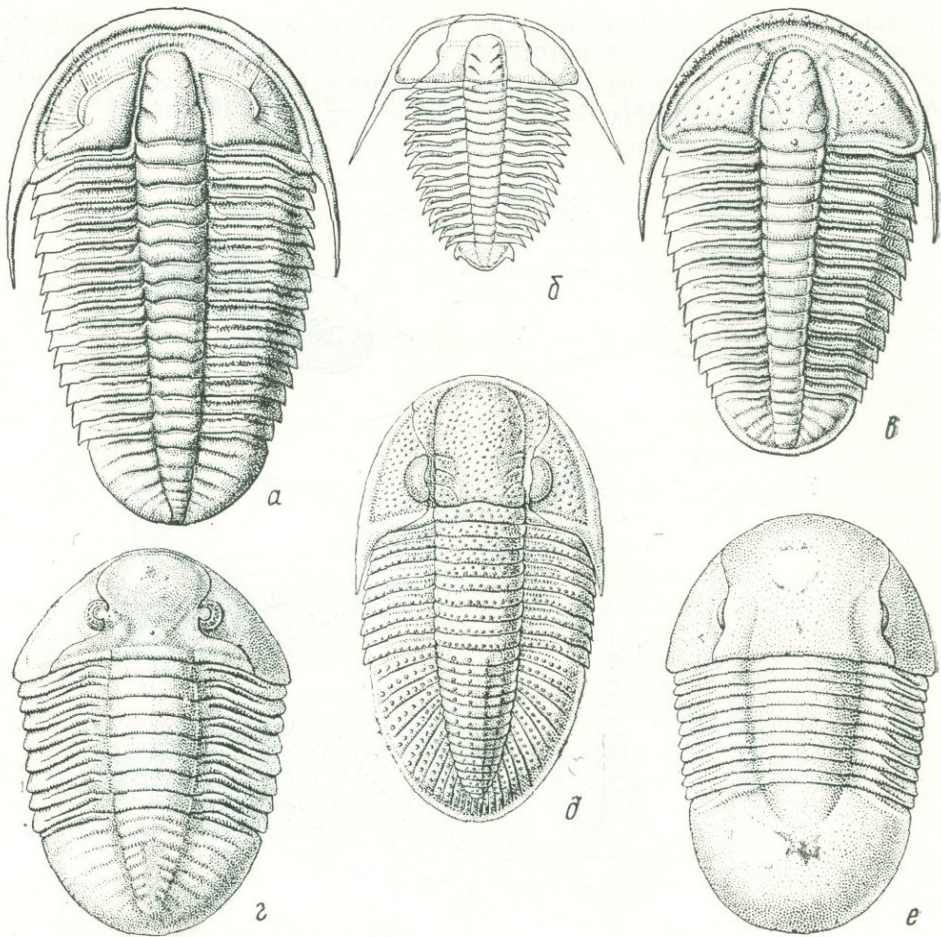


Рис. 77. Подкласс Ролумера. Отряд Ртучоратида. Подотряд Ртучоратиіна: а — *Rtучоратіа* (средний кембрий); б — *Olenus* (поздний кембрий); в — *Conocoryphe* (средний кембрий); подотряд Asaphina: г — *Asaphus* (ордовик); подотряд Шлаепіна: д — *Phillipsia* (карбон); е — *Iliaenus* (ордовик — ранний силур)

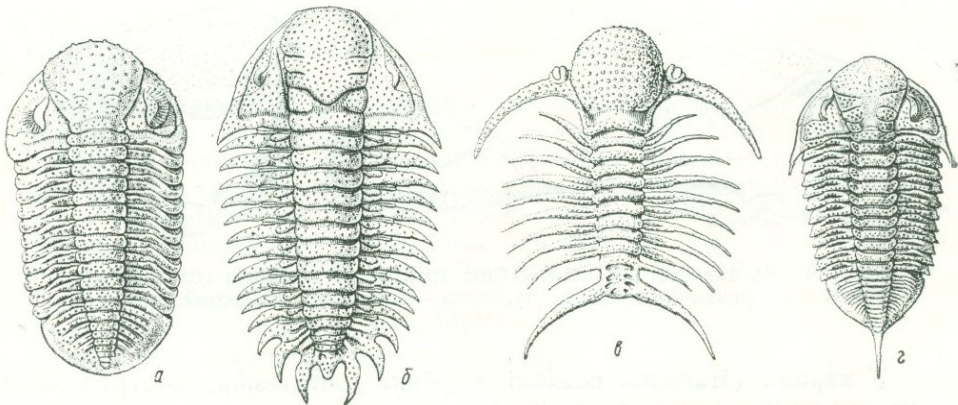


Рис. 78. Подкласс Ролумера. Отряд Рначоріда: а — *Phacops* (силур — девон); б — *Cheirurus* (поздний ордовик — средний девон); в — *Deirphon* (силур); г — *Dalmanites* (силур — ранний девон)

крышек; лицевые швы заднешечные; глabella почти не выражена. Туловище из 6—10 сегментов (ордовик — пермь). Около 150 родов. Характерные роды: *Iliaenus* (ордовик), *Scutellum* (силур — девон), *Bathyrurus* (средний ордовик), *Proctus* (ордовик — средний девон), *Phillipsia* (карбон).

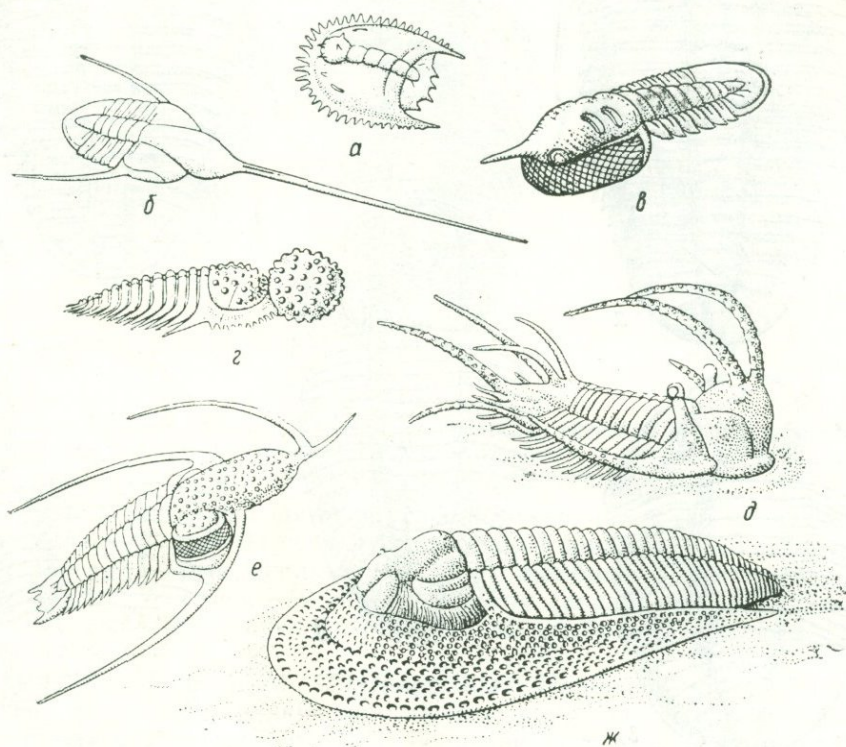


Рис. 79. Предполагаемый образ жизни трилобитов (а—г, е — пелагический, д, ж — бентосный): а — личинка *Acantholoma* (силур); б — *Lonchodomas* (ордовик); в — *Symphysops* (ордовик); г — *Staurocephalus* (силур); д — *Ceratar-ges* (девон); е — *Teratorhynchus* (ордовик); ж — *Paraharpes* (ордовик)

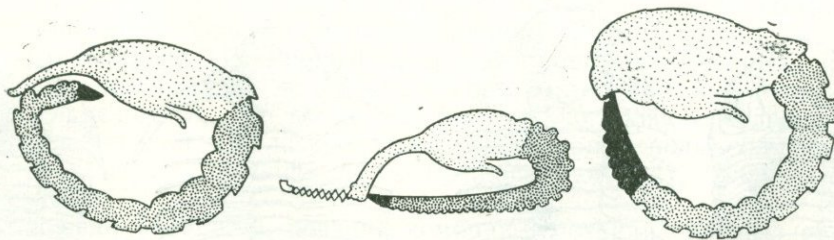


Рис. 80. Разные способы свертывания трилобитов (схемы); головной щит обозначен редкими точками, туловище — частыми, хвостовой щит — зачернен

У харпин (*Harpina*, поздний кембрий — поздний девон) головной щит округленный с большими удлинениями щек (щечными рогами); глаза развиты слабо или отсутствуют; лицевые швы краевые, реже заднешечные; туловище с 12—29 сегментами; хвостовой щит короткий.

18 родов. Характерные роды: *Paraharpes* (ордовик), *Harpes* (средний девон).

У **тринуклеин (Trinucleina, ранний ордовик — поздний силур)** головной щит от округленной до треугольной формы; щеки выпуклые с длинными щечными шипами; лицевые швы опистопариевые; туловище из 5—7 сегментов с узкой осевой частью (рахисом) и широкими боками (плеврами); хвостовой отдел полукруглый или треугольный также

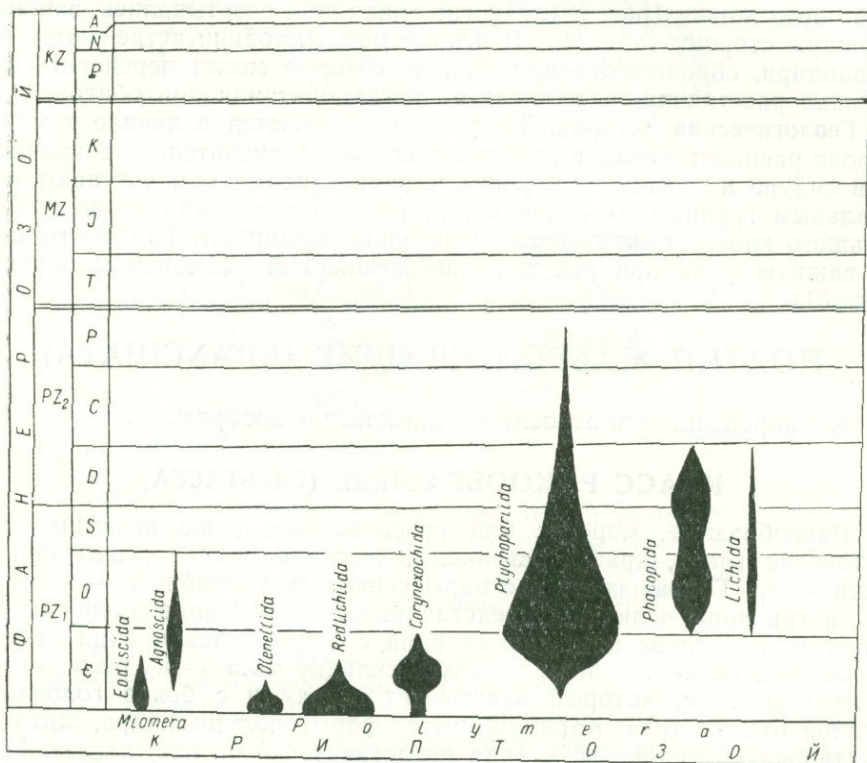


Рис. 81. Схема геохронологического распространения трилобитов

с узкой осевой частью. Около 50 родов. Характерные роды: *Trinucleus* (ранний и средний ордовик), *Atrypa* (ранний — средний ордовик), *Lonchodomas* (ордовик).

Отряд факопиды (Phacopida). Послекембрийские трилобиты средних и мелких размеров. Они возникли от птихопариид. Головной щит с крупной глабеллой. Глаза шизохроические. Лицевые швы пропариевые или гонатопариевые, у некоторых — опистопариевые; туловище состоит из 8—19 сегментов. Хвостовой щит различных очертаний, чаще средних размеров, несет срединные или краевые шипы (рис. 78). Ордовик — девон. Около 180 родов. Характерные роды: *Phacops* (силур — девон), *Dalmanites* (силур — ранний девон), *Pliomera* (средний ордовик), *Cheirurus* (поздний ордовик — средний девон), *Deirphon* (силур), *Calimera* (ранний силур — средний девон).

Отряд лихиды (Lichida). Заднешечные послекембрийские трилобиты от средних до очень крупных размеров. Головной и хвостовые щиты крупные и своеобразные. Глабелла широкая, вытянута к переднему краю головного щита и ограничена боковыми бороздами. Хвостовой

щит состоит из трех пар плевр листовидной или шиповидной формы. Дорсальная поверхность бугорчатая. Ранний ордовик — поздний девон. Характерные роды: *Lichas* (ранний ордовик — поздний силур), *Ceratar-ges* (средний девон).

Остатки трилобитов встречаются только в морских отложениях. По-видимому, трилобиты были обитателями мелкого моря и вели бентосный образ жизни: ползали по дну, зарывались в ил или плавали вблизи дна. Небольшая часть трилобитов вела, возможно, пелагический образ жизни (рис. 79). Многие трилобиты свертывались, защищая брюшную сторону (рис. 80). В ископаемом состоянии встречаются части панциря, сброшенного при линьке, которые могли переноситься на большие расстояния, удаленные от места обитания трилобитов.

Геологическая история. Трилобиты появляются в начале кембрия, широко распространены в кембрии и ордовике, значительно сокращаются в силуре и девоне. В карбоне и ранней перми они уступают всем остальным группам. В конце перми последние представители некогда большого класса трилобитов окончательно вымирают. Трилобиты играют важную роль при расчленении отложений кембрия и ордовика (рис. 81).

ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ (BRANCHIATA)

К жабродышащим относится один класс ракообразных.

КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

Ракообразные, морские или пресноводные, реже наземные, членистоногие (раки, крабы, остракоды, усоногие раки), дышат при помощи жабр. Голова несет две пары усиков (у трилобитов — одну пару!) и три пары челюстей, представляющих собой видоизмененные конечности; на голове помещаются пара сложных глаз и один простой.

Задний сегмент головы образует складку тела — карапакс, покрытую хитином, который охватывает сверху и с боков головной и грудной отделы тела. Карапакс имеет форму полуцилиндра, щита или двустворчатой раковины; у ряда представителей он отсутствует. Грудь и брюшко состоят из различного числа сегментов; часть грудных сегментов может срастаться с головой, образуя головогрудь. Брюшко заканчивается тельсоном, гомологом анальной лопасти аннелид. Грудные ножки выполняют различные функции: передвижения, дыхания (несут жабры) или захвата пищи. Ракообразные раздельнополые и гермафродиты. Из яйца развивается личинка — науплиус, несущая три пары конечностей: две пары усиков и одну пару челюстей; науплиус имеет один простой непарный глаз.

Класс ракообразных разделяется на несколько подклассов, из которых будут рассмотрены: жаброногие, усоногие, остракоды и высшие раки.

ПОДКЛАСС ЖАБРОНОГИЕ (BRANCHIOPODA)

К жаброногим относятся мелкие наиболее примитивные ракообразные, обитающие преимущественно в континентальных водоемах, реже в морях. Голова обособлена от груди и состоит из двух несросшихся отделов: переднего и заднего. Число сегментов груди и брюшка непостоянно и колеблется от 4—6 до 40—60. Грудные конечности листовидные двуветвистые с жаберными придатками. Задняя часть тела без

конечностей. Тело заканчивается очень часто хвостовой вилкой (фуркой). Имеется пара сложных глаз и простой непарный глаз.

Скелет у жаброногих устроен по-разному: у одних он состоит из головного и спинного щита (нотостраки); у других имеет вид двустворчатой раковины, охватывающей с боков все тело (отряд филлоподы, или конхостраки); у третьих может отсутствовать (аностраки).

Наиболее часто в ископаемом состоянии встречаются **конхостраки**, или **филлоподы** (листоногие раки, Phyllopoda, рис. 82), тело которых

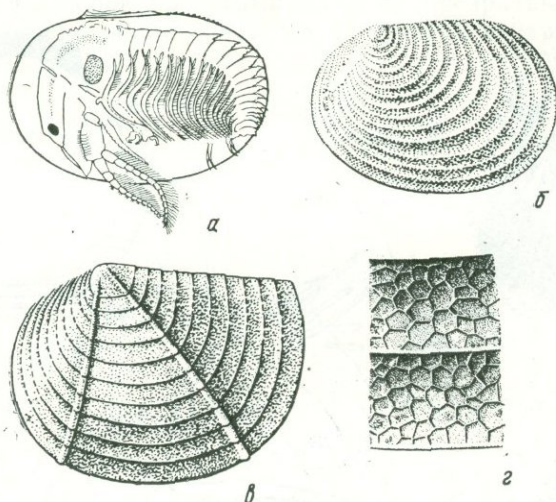


Рис. 82. Подкласс Branchiopoda. Отряд Phyllopoda: а — *Estheria* (совр.), левая створка удалена; б — *Pseudestheria* (девон — мел); в — *Hemicycloleia* (карбон — пермь); г — деталь скульптуры раковины

заклучено в хитиновую двустворчатую раковину размером от 1 до 30 мм. Правая и левая створки скреплены поперечным мускулом-замыкателем. Поверхность раковины несет ярко выраженные полосы роста и различного рода скульптуру. В отличие от большинства членистоногих, филлоподы при линьке раковину не сбрасывают, а наращивают ее по периферии. Поэтому число полос роста соответствует числу линек. В ископаемом состоянии жаброногие известны с кембрия, а филлоподы с девона; древние филлоподы известны из морских отложений, а начиная с карбона — и из континентальных. Современные филлоподы обитают в пресных и солоноватых водах. Характерные роды: *Pseudestheria* (девон — мел), *Euestheria* (триас), *Liopleia* (карбон — пермь).

ПОДКЛАСС УСОНОГИЕ РАКИ (CIRRIPEDIA)

Усоногие раки внешне не похожи на ракообразных; во взрослом состоянии они ведут сидячий образ жизни, прикрепляясь к различным подводным предметам и животным (ракам, крабам, китам) (рис. 83). Развитие усоногих раков проходит в несколько стадий: вначале появляется науплиус с тремя парами конечностей и непарным простым глазом, затем науплиус после ряда линек приобретает двустворчатую раковину, охватывающую ее тело. После этого так называемая

циприсовидная личинка опускается на дно, прикрепляется к подводным предметам при помощи особых цементных желез на усиках. Передний отдел тела превращается в орган прикрепления. Шесть грудных ножек видоизменяются в длинные усики, покрытые щетинками. Мантия охватывает все тело рачка и на наружной поверхности образует вначале хитиновые, а затем известковые пластинки. Из них возникает прочный скелет, состоящий из нескольких известковых табличек.

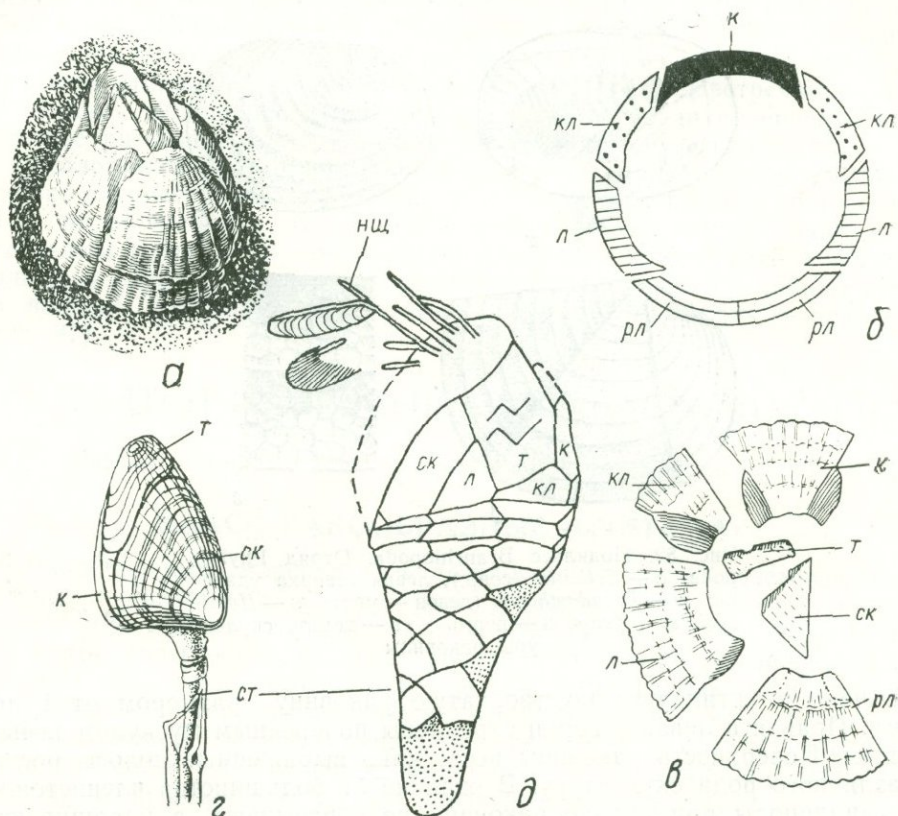


Рис. 83. Подкласс Cirripedia: а — в — схема строения скелета современного *Balanus*: а — общий вид, б — поперечный разрез, в — вид скелета в плане; г — общий вид современного *Lepas*; д — *Blastolepas* (мел); к — карина, кл — каринолатералия, л — латералия, нщ — ножки с остатками щетинок, рл — ростролатералия, ск — скут, ст — стебелек, т — терг

чек, среди которых выделяют скуты, терги, карину, латералии, ростр и др. В ископаемом состоянии усонogie раки очень редки. Среди них известно несколько групп, в том числе морские желуди **Balanomorpha** (силур — ныне), прикрепляющиеся ко дну широкой подошвой, морские уточки **Lepadomorpha** (карбон — ныне), сидящие на длинном мясистом стебле, часто покрытом известковыми табличками. Интерес представляет находка поселений морских уточек на раковине раннемелового аммонита (см. рис. 120). Они погибли, будучи зажаты между двумя оборотами раковины аммонита. У одного экземпляра морской уточки (рис. 83, д) сохранились ножки с остатками щетинок.

ПОДКЛАСС ОСТРАКОДЫ, или РАКУШКОВЫЕ РАЧКИ (OSTRACODA)

Подкласс объединяет мелких ракообразных, неясно сегментированное тело которых заключено в двустворчатую, чаще всего известковую, раковину, соответствующую карапаксу других ракообразных. Тело несет семь пар конечностей, из них две пары усиков (антеннулы и антенны), одна пара мандибул, две пары максилл и две пары ног. На голове имеются пара сложных фасеточных глаз и один маленький непарный. Участки раковины перед сложными глазами прозрачны, и остракоды видят через раковину; чаще присутствует простой непарный глаз. Зад-

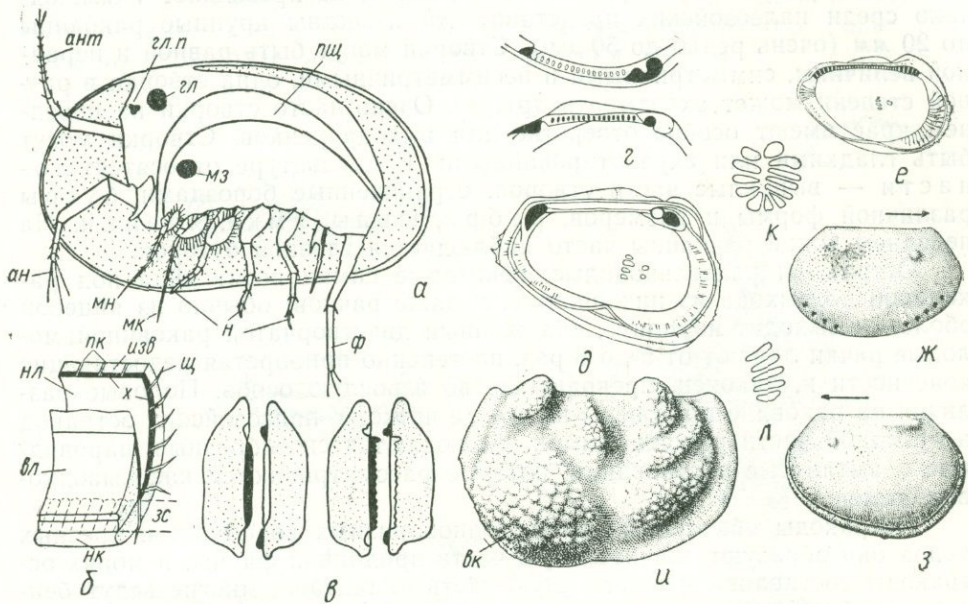


Рис. 84. Подкласс Ostracoda: а — схема строения современного представителя; б — схема строения края раковины; в — схема сочленения створок (зачернены зубы); г — замок у *Loxosconcha* (мел — ныне); д — внутреннее строение створки *Cythereis* (мел — ныне); е — то же *Protocthere* (юра — мел); ж — з — *Leperditia* (силур — девон): ж — правая, з — левая створки (направление стрелки указывает передний край); и — *Veprichia* (силур — девон), женская особь с выводковой камерой; к — л — форма отпечатков мускулов; ант — антенна, ант — антеннула, вк — выводковая камера, вл — внутренний листок, гл — глаз фасеточный, глп — глаз простой, зс — зона сращения наружного и внутреннего листков, изв — обызвествленный слой, мз — мускул — замыкатель, мк — максилла, мн — мандибула, н — ножки, нк — наружный край раковины, нл — наружный листок, пк — поровые каналы, пщ — пищеварительный тракт, ф — фурка, х — хитиновый слой, щ — щетинки

няя часть тела заканчивается пластинчатой вилкой, или фуркой (иногда она отсутствует). Организация ракушковых рачков по сравнению с другими ракообразными упрощена (рис. 84, а). У некоторых имеется сердце, но у многих отсутствуют кровеносная система и жаберы; газообмен происходит через покровы тела. Нервная система состоит из двух узлов и брюшной цепочки. Половые органы устроены очень сложно. Раковина, подобно раковине двустворчатых моллюсков, состоит из двух створок, образованных двойной складкой кожи, которая прикрепляется к телу на границе головного и туловищного отделов. Каждая створка состоит из двух листков. Наружный листок образован тремя слоями: двумя хитиновыми и одним известковым, находящимся между ними; наружный листок пронизан поровыми каналами, через которые

выходят щетинки, выполняющие роль органов чувств. Внутренний листок представляет собой тонкую кутикулярную пластинку, которая переходит в хитиновый покров рачка. Вдоль края раковины находится зона сращения наружного и внутреннего листков (рис. 84, б). Обе створки соединяются вдоль спинной стороны эластичной связкой и обычно замком. Замок состоит из выступов — валиков или зубов — и соответствующих им углублений — желобков или ямок различной формы и величины. Створки соединены замыкающим мускулом, место прикрепления которого в виде отдельных бугорков расположено обычно посередине створки, ближе к переднему краю (рис. 84, д, е).

Длина раковинки остракод, как правило, не превышает 1 мм, однако среди палеозойских представителей известны крупные раковины до 20 мм (очень редко до 50 мм). Створки могут быть равной и неравной величины, симметричными и несимметричными, одна створка в разной степени может охватывать другую. Очень часто створки на переднем крае имеют особое отверстие для выхода усиков. Створки могут быть гладкими или скульптурованными. К скульптуре относятся: лопасти — выпуклые части створок, ограниченные бороздами, бугры различной формы и размеров, ребра, шипы, ямки, ячейки. На переднем конце раковины часто наблюдается глазной бугорок.

Остракоды раздельнополые, некоторые самки носят яйца под раковинной до выхода из них личинок и даже рачков; обычно из яйцевой оболочки выходит науплиус, снабженный двустворчатой раковинкой; молодые рачки линяют от 5 до 8 раз, постепенно приобретая недостающие конечности и, наконец, превращаясь во взрослую особь. Половые различия на раковине выражены не всегда четко. У палеозойских остракод в брюшной части раковин самок наблюдаются своеобразные шаровидные и вытянутые образования, которые рассматриваются как выводковые камеры.

Остракоды обитают в самых разнообразных водоемах: в пресных водах они образуют значительную часть придонной фауны; в морях остракоды составляют существенную часть планктона, многие ведут бентосный образ жизни, ползая по дну или зарываясь в ил. Они питаются растительным и животным детритом, мелкими водорослями.

Остракоды встречаются начиная с кембрия; первые палеозойские остракоды найдены только в морских осадках; в конце каменноугольного периода появляются пресноводные формы, число которых в мезозое и особенно в кайнозое велико.

Палеозойские остракоды характеризуются крупными размерами, прямым замочным краем, сложно расчлененной раковинкой (рис. 84, ж—и). Мезозойские и кайнозойские остракоды, как правило, мелких размеров со слаборасчлененной раковинкой, хорошо выраженным замком и разнообразными мускульными бугорками. Характерные роды: *Leperditia* (силур — девон), *Beurichia* (силур — девон), *Drepanella* (ордовик — девон), *Cypridina* (ордовик — ныне), *Polyscope* (девон — ныне), *Cytherella* (юра — ныне), *Darwinula* (карбон — ныне), *Cypris* (неоген — ныне), *Cythere* (неоген — ныне).

ПОДКЛАСС ВЫСШИЕ РАКИ (MALACOSTRACA)

У высших раков тело состоит из постоянного числа сегментов: голова — из пяти, грудь — из восьми, брюшко — из шести или семи. Последний сегмент — тельсон — различной формы, не имеет конечностей. Все остальные сегменты несут пару одно- или двуветвистых конечностей. На голове расположены одна пара сложных фасеточных глаз; она несет пять пар конечностей: две пары усиков и три пары челюстей.

Грудные сегменты часто сливаются с головными. Соответственно грудные конечности преобразуются в ногочелюсти. Карапакс высших раков имеет вид цилиндра, двустворчатой раковины; иногда карапакс отсутствует. Высшие раки достигают иногда значительных размеров. Кровеносная и дыхательная системы хорошо развиты. Развитие прямое или с метаморфозом. К этому подклассу относятся бокоплавы, мизиды, раки-богомолы, речные раки, раки-отшельники, крабы, креветки, мокрицы. Высшие раки обитают в самых разнообразных водоемах; они известны во всех зонах моря, от прибрежных до абиссальных. Часть высших раков приспособилась к жизни на суше, сохраняя при этом жаберное дыхание; они живут также в глубоких норах и в пещерах. В ископаемом состоянии начиная с кембрия сохраняются чаще всего клешни, карапаксы, норки, следы хождения (рис. 85).

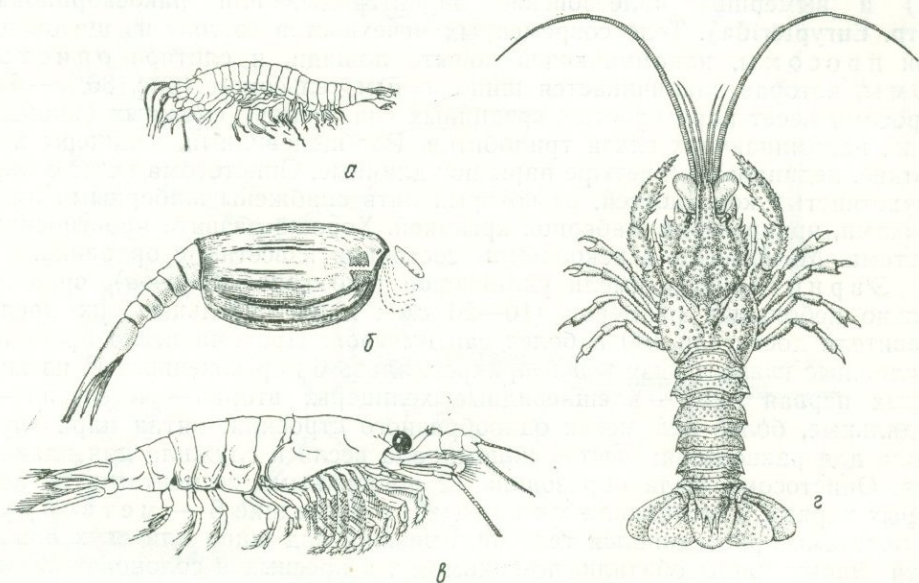


Рис. 85. Подкласс Malacostraca: а — *Uronectes* (пермь); б — *Ceratiocaris* (силур); в — *Crangopsis* (карбон); г — *Pemphix* (триас)

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ (CHELICERATA)

К подтипу хелицеро­вых принадлежат преимущественно наземные членистоногие, у которых дыхание осуществляется при помощи трахей или легких. К ним относятся скорпионы, пауки, клещи. Небольшая часть хелицеро­вых, живущих в водной среде, дышит жабрами (мечехвосты). Тело отчетливо разделено на головогрудь, или просому, и брюшко, или опистосому, причем чаще всего просома слитная, опистосома может быть слитной или сегментированной. Усики отсутствуют. Их место занимает первая пара послеротовых конечностей — хелицеры, или щупальцежвалы, обычно снабженные клешнями; они выполняют функцию челюстей. Вторая пара — педипальпы, или ногощупальца, — выполняет различные функции. Остальные четыре пары конечностей представляют собой ходильные ноги. Конечности брюшка выполняют дыхательную, половую и другие функции. Хе-

лицеровые произошли от трилобитов; с последними их сближает строение конечностей, расположение щелевидного рта на вентральной стороне тела, гомология четырех сегментов просомы хелицеровых ларвальных (личиночных) сегментов головы трилобитов. Формирование постларвальных сегментов у мечехвостов идет, как шло у трилобитов, за счет деятельности околоанальной зоны роста. В ископаемом состоянии хелицеровые встречаются начиная с кембрия.

Хелицеровые разделяются на два класса: меростомовые и паукообразные.

КЛАСС МЕРОСТОМОВЫЕ (MEROSTOMATA)

Меростомовые — наиболее древние морские хелицеровые, дышащие жабрами. К ним принадлежат современные мечехвосты (отр. *Limulida*) и вымершие палеозойские эвриптериды, или ракоскорпионы (отр. *Eurypterida*). Тело современных мечехвостов состоит из щитовидной просомы, напоминающей копыто лошади, и слитной опистосомы, которая заканчивается шиповидным тельсоном (рис. 86, *г—д*). Просома несет пару простых срединных глаз и пару сложных боковых глаз, напоминающих глаза трилобитов. Рот щелевидный, хелицеры короткие, педипальпы и четыре пары ног длинные. Опистосома несет 6 пар двуветвистых конечностей, из которых пять снабжены жаберными листочками, прикрытыми жаберной крышкой. Хорошо развита кровеносная система. Мечехвосты в ископаемом состоянии известны с ордовика.

Эвриптериды имели удлиненное тело (рис. 86, *а—в*), сравнительно небольших размеров (10—20 см); лишь отдельные их представители достигали 100 и более сантиметров. Просома несла простые и сложные глаза. Снизу к ней прикреплялись 6 пар конечностей, из которых первая пара — клешневидные хелицеры; вторая — четвертая — ходильные, более или менее однообразного строения; пятая пара служила для равновесия; шестая напоминала весла и служила для плавания. Опистосома была образована 12 подвижными сегментами, из которых первые 6 составляли мезосому, а последние 6 — метасому. К метасоме присоединялся тельсон, имевший вид шипа или двух лопастей. Эвриптериды обитали, по-видимому, в пресных и солоноватых водах; в большинстве были хищными. Их остатки известны от ордовика до перми, но особенно широко эвриптериды были распространены в силуре и в девоне.

Характерные роды: *Eurypterus* (силур — пермь), *Pterygotus* (силур — девон), *Stylonurus* (силур — девон), *Mixopterus* (ордовик — девон).

КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNIDA)

Класс паукообразных, или арахнид, объединяет всех современных наземных хелицеровых и некоторых древних водных представителей (рис. 87). К ним относятся скорпионы, пауки, сольпуги, клещи и многие другие, характерной особенностью которых является разделение тела на просому (головогрудь) и опистосому (брюшко). Как у всех хелицеровых, просома несет шесть пар конечностей, из которых первые две — хелицеры и педипальпы, остальные ходильные. Конечности брюшка видоизменены, часто атрофированы. Жаберные ножки превращены в легкие или дыхательные трубочки, или трахеи. Первые скорпионы были обитателями водной среды, наземные представители извест-

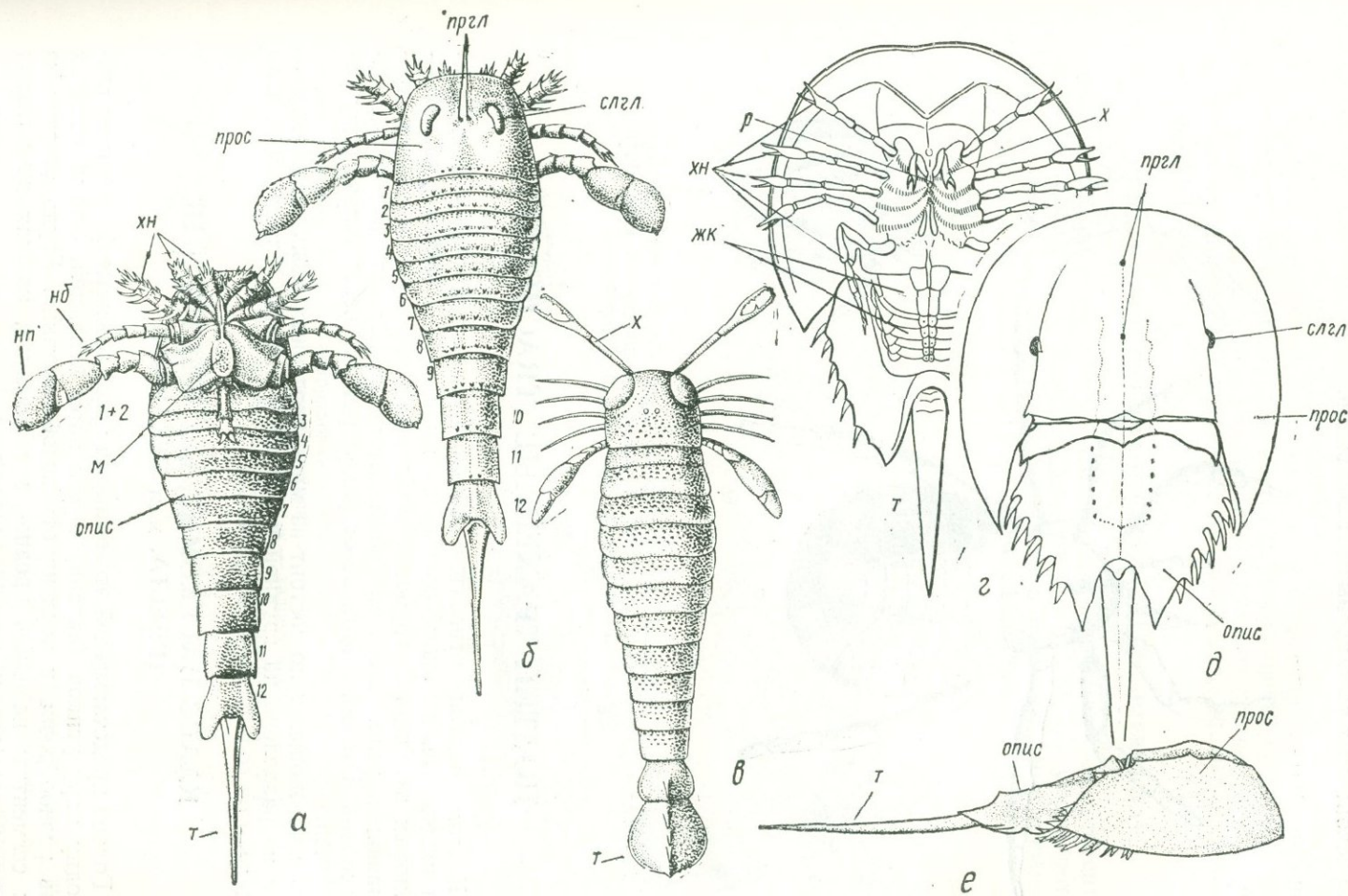


Рис. 86. Класс Merostomata; а—в—отряд Eurypterida: а—б—*Eurypterus* (силур—пермь): а—вид с брюшной стороны, б—вид со спинной стороны; в—*Pterygotus* (силур—девон); г—е—отряд Limulida, г—д—схема строения современного мечехвоста *Limulus*, е—прижизненное положение, вид сбоку; жк—жабры и жаберная крышка, м—метастома, нб—нога для балансирования, нп—нога для плавания, опис—опистосома, пргл—простой глаз, прос—просома, р—рот, слгл—сложный глаз, т—тельсон, х—хелицеры, хн—ходильные ноги, 1—12—сегменты опистосомы

ны из карбона. Первые пауки и клещи известны из девона. В настоящее время известно около 30 000 видов паукообразных; в то время как число ископаемых едва превышает 200 видов.

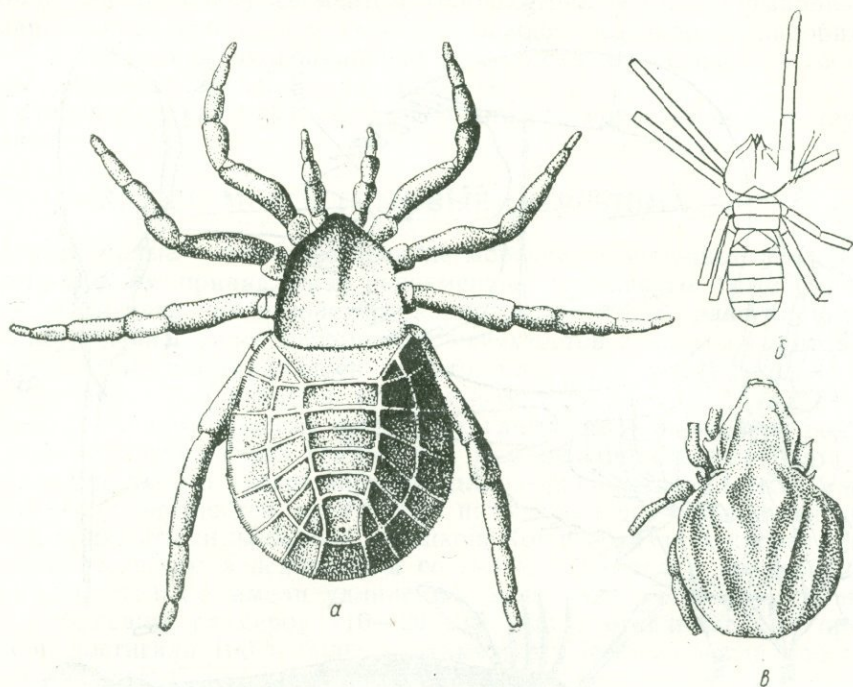


Рис. 87. Класс Arachnida: а — панцирный паук *Cryptomartus* (карбон); б — фаланга *Protosalpuga* (средний карбон); в — панцирный клещ *Plategeocranus* (палеоген, балтийский янтарь)

ПОДТИП ТРАХЕЙНЫЕ (ТРАСНЕАТА)

К этому подтипу относятся наземные членистоногие — многоножки и насекомые, имеющие органы дыхания в виде системы трахей — хитиновых ветвящихся трубочек эктодермального происхождения, пронизывающих тело. Часть трахейных вторично перешла к водному образу жизни. Голова, в отличие от ракообразных, несет только одну пару усиков.

У многоножек тело состоит из многочисленных одинаковых сегментов и не разделено на грудной и брюшной отделы. У насекомых тело разделено на голову, грудь и брюшко.

КЛАСС НАСЕКОМЫЕ, или ШЕСТИНОГИЕ (INSECTA, или HEXAPODA) ✓

Голова представителей этого класса несет сложные фасеточные глаза, одну пару усиков (антенн) и три пары челюстей, форма которых очень разнообразна и зависит от способа питания. Грудь состоит из трех сегментов: передне-, средне- и заднегруди, каждая из которых несет пару ног (отсюда название шестиногие).

К среднегруди и заднегруди обычно прикреплены по паре крыльев.

Крылья у насекомых развиваются как выпячивание покровов тела и укреплены системой жилок, представляющих собой хитиновые трубочки, внутри которых проходят трахеи, нервы и кровь. Строение и форма крыльев у насекомых разнообразны.

Брюшко состоит из различного числа сегментов (до 11), но лишено конечностей, часто оно заканчивается парными придатками — церками. Насекомые раздельнополы. Развитие происходит с полным или неполным превращением. Они разделены на два подкласса: первичнобескрылые и крылатые.

ПОДКЛАСС ПЕРВИЧНОБЕСКРЫЛЫЕ (APTERYGOTA)

Это мелкие насекомые, не имеющие первично крыльев. Сегментация тела более или менее однородная. Ротовые части втянуты в ротовую капсулу. Брюшко имеет в виде придатков рудиментарные конечности. Развитие без превращений (рис. 88, а). К подклассу относятся ного-

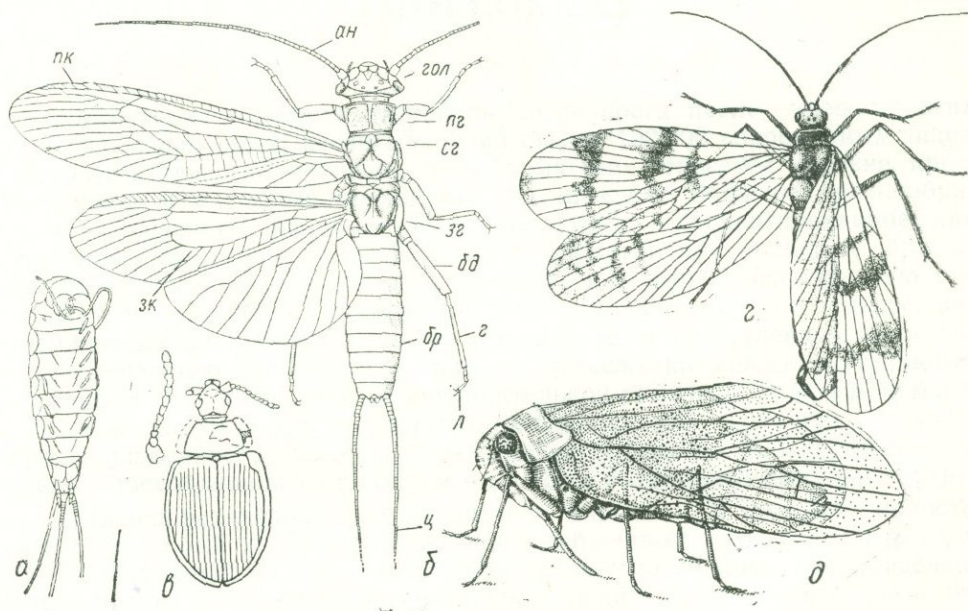


Рис. 88. Класс Insecta. Подкласс Apterygota (а) и подкласс Pterygota (б—д): а — щетинохвостка *Triassomachilis* (триас); б — схема строения стрекозы; в — жук *Lythostoma* (поздняя юра); г — скорпионница *Agetochorista* (пермь), реконструкция; д — цикада *Permocicada* (пермь), реконструкция; ан — антенна, бд — бедро, др — брюшко, г — голень, гол — голова, зг — заднегрудь, зк — заднее крыло, л — лапка, пе — переднегрудь, пк — переднее крыло, сг — среднегрудь, ч — церка

хвостки, двухвостки, щетинохвостки (всего около 200 видов), которые, по-видимому, могут быть выделены в самостоятельные классы. Девон — ныне.

ПОДКЛАСС КРЫЛАТЫЕ (PTERYGOTA)

К ним относятся насекомые, обладающие крыльями или утратившие их вторично. Сегментация тела неоднородная. Брюшко состоит из 11 сегментов и лишено конечностей. Развитие сложное с метаморфозом, и личинка всегда отличается от взрослого насекомого. Подкласс раз-

делен на два отдела: древнекрылые и новокрылые (до 30 отрядов) — и объединяет свыше миллиона видов. Карбон — ныне.

Отдел древнекрылые (Palaeoptera). Крылья у древнекрылых в спокойном состоянии остаются распростертыми или сложенные поднимаются вверх. Личинки живут в воде. К отделу относятся стрекозы и поденки (рис. 88). Карбон — ныне.

Отдел новокрылые (Neoptera). Крылья у новокрылых складываются, прикрывая брюшко, плоско, как у таракана, или крышеобразно, как у кузнечиков и цикад (рис. 88). Образ жизни разнообразный. Новокрылые развиваются с неполным превращением — молодые формы (нимфы) обладают зачатками крыльев и приобретают их после ряда линек (таракановые, прямокрылые) — или с полным превращением — личинка отличается от взрослого насекомого формой тела и образом жизни (жуки, бабочки). Карбон — ныне.

ТИП МОЛЛЮСКИ, или МЯГКОТЕЛЫЕ (MOLLUSCA)

Моллюски образуют второй по численности после членистоногих тип беспозвоночных, насчитывающий свыше 100 000 современных видов и почти столько же ископаемых. К этому типу относятся морские, пресноводные и наземные организмы, достигающие большого разнообразия в строении и размерах. Тело моллюсков несегментированное, как правило, двустороннесимметричное (асимметричное только у брюхоногих моллюсков), разделяется на более или менее обособленную голову (не обособлена у двустворчатых моллюсков), туловище, заключающее большинство внутренних органов, и обособленную мускулистую брюшную часть тела — ногу. Промежутки между внутренними органами заполнены рыхлой соединительной тканью — паренхимой.

Все тело моллюсков покрыто складкой кожи — мантией, которая у большинства выделяет известковую раковину. Между мантией и телом обособлена мантийная полость с органами дыхания внутри.

Пищеварительная система развита хорошо. В ротовой полости имеется особый мускулистый язычок, снабженный теркой, или радулой, состоящей из хитиновых зубчиков, иногда сильно минерализованных, предназначенной для перетирания пищи (терки, как и головы, нет у двустворчатых моллюсков).

Дыхание осуществляется жабрами или легкими. Кровеносная система незамкнутая: кровь циркулирует в сосудах, в полостях, в паренхиме, между тканями и органами. Имеется обособленное сердце. Нервная система построена по разбросанно-узловому типу, т. е. состоит из нескольких узлов, соединенных продольными стволами. Вторичная полость тела развита слабо и сохранилась в виде околосоудочной сумки и полостей половых желез. Имеются парные почки, выполняющие функцию органов выделения.

Раковина обычно состоит из трех слоев: одного органического и двух известковых. Первые два слоя выделяются передним краем мантии, третий — образуется всей поверхностью мантии.

Моллюски размножаются половым путем, обычно раздельнополы, реже гермафродиты. В развитии моллюсков имеется много общего с развитием кольчатых червей. Личинка моллюсков похожа на трохофору аннелид. Предполагается, что моллюски произошли от аннелид, ут-

ратив метамерность. В ископаемом состоянии моллюски известны начиная с кембрия.

По строению мягкого тела и раковины моллюски разделены на 6 классов: панцирные, моноплакофоры, брюхоногие, лопатоногие, двустворчатые и головоногие. Кроме того, условно к ним относятся представители двух вымерших классов: тентакулиты и хиолиты.

КЛАСС ПАНЦИРНЫЕ, или ХИТОНЫ (LORICATA)

Это небольшой класс наиболее примитивных, исключительно морских моллюсков (рис. 89, а).

Тело панцирных двустороннесимметричное, эллиптической формы. Голова обособлена слабо. Рот расположен на переднем конце тела.

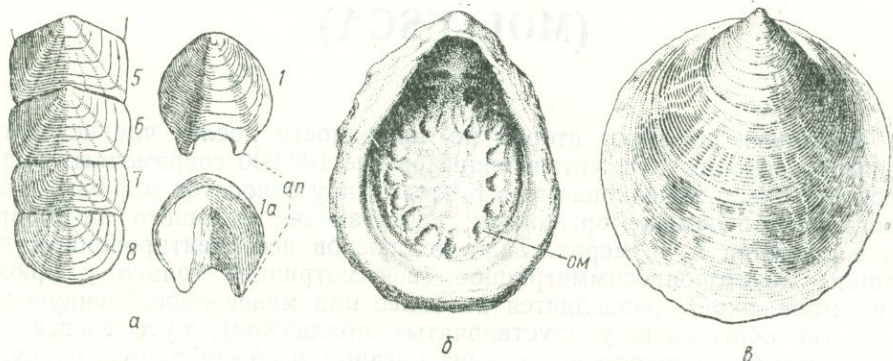


Рис. 89. Классы Loricata (а) и Monoplacophora (б—в): а — *Helminthochiton* (карбон), 1, 1а — передний щиток снаружи и внутри, 5—8 — задние щитки; б — *Triblidium* (кембрий — силур); в — *Neopilina* (совр.); ап — апофизы, ом — отпечатки мускулов

снабжен радулой, анальное отверстие на заднем конце. Нога очень широкая мускулистая, в виде подошвы, над которой помещается туловище. Между ногой и мантией расположены многочисленные жабры. Сердце состоит из желудочка и двух предсердий. Нервная система, устроенная примитивно, напоминает лестничный тип нервной системы кольчатых червей. В отличие от всех моллюсков у панцирных она состоит из окологлоточного кольца и четырех продольных нервных стволов.

Раковина, расположенная на спинной стороне, состоит из восьми известковых щитков, налегающих друг на друга. Щитки построены из двух основных слоев: наружного пористого, конхиолинового, пропитанного карбонатом кальция, и внутреннего непористого, в основном карбонатного, сложно построенного. Передний, головной, и задний, анальный, щитки отличаются по форме от остальных.

Современные панцирные моллюски (часто называемые по типичному представителю хитонами) — обитатели прибрежной зоны нормальносоленых и теплых морей. В настоящее время известно до 600 видов.

В ископаемом состоянии встречаются крайне редко. Единичные находки (описано около 100 видов) известны начиная с позднего кембрия.

КЛАСС МОНОПЛАКОФОРЫ (MONOPLACOPHORA)

К моноплакофорам относится несколько современных видов, обитающих на большой глубине, и несколько десятков видов, известных в ископаемом состоянии в палеозое (кембрий — девон). До открытия современных видов палеозойских представителей относили к брюхоногим моллюскам.

Тело моноплакофор двустороннесимметричное, голова обособлена слабо; рот окружен щупальцевидными придатками. Ротовая полость с теркой. Желудок переходит в длинную свернутую кишку. Нога с плоской подошвой. Между мантией и ногой расположено пять пар листовидных жабр. Кровеносная система состоит из пары боковых сердец и кровеносных сосудов, из двух пар предсердий и желудочков. Личинка асимметричная с правозавитой спиральной раковиной. Раковина взрослых особей колпачковидная, гладкая или с сетчатой скульптурой. Тело прикрепляется к раковине при помощи нескольких пар мускулов (6—8), отпечатки которых наблюдаются на внутренней стороне раковины (рис. 89, б—в). Характерные роды: *Triblidium* (кембрий — силур), *Neopilina* (совр.).

КЛАСС БРЮХОНОГИЕ (GASTROPODA)

Брюхоногие образуют наиболее многочисленный (до 80 000 современных видов) и единственный класс среди моллюсков, обитающих как в водной среде, так и на суше (рис. 90). Тело имеет хорошо обособленную голову, туловище и ногу, приспособленную для передвижения.

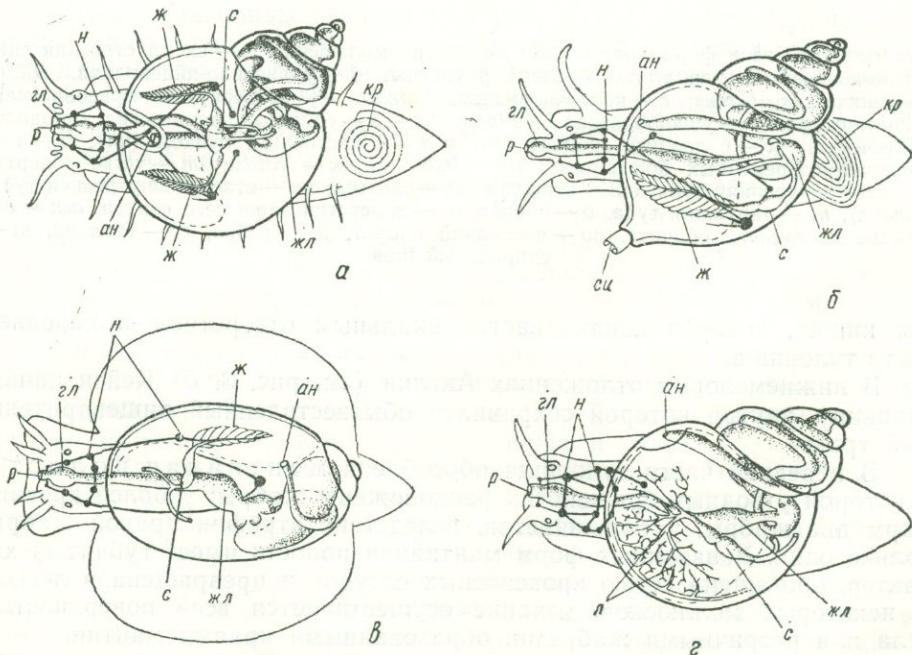


Рис. 90. Класс Gastropoda. Схема строения современных представителей: а — б — подкласс Prosobranchia: а — *Archaeogastropoda*, б — *Neogastropoda*; в — подкласс *Opisthobranchia*; г — подкласс *Pulmonata*; ан — анальное отверстие, гл — глотка и пищевод, ж — жабры, жл — желудок, кр — крышечка, л — легкие, н — нервные узлы, р — рот, с — сердце, си — сифон

В отличие от всех других моллюсков тело брюхоногих асимметрично, закручено, как правило, в коническую спираль. В ротовой полости расположен мускулистый язык, покрытый теркой, состоящей из нескольких рядов тонких хитиновых зубчиков. Глотка переходит в длинный пищевод, затем в расширенный желудок, окруженный многочисленными дольками печени. За желудком следует длинная петлевидно изогну-

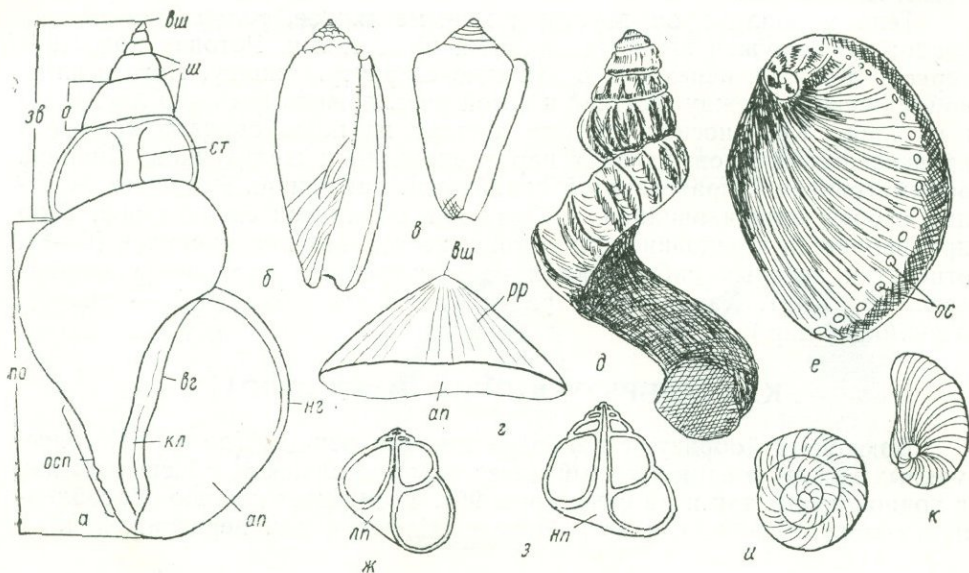


Рис. 91. Строение и форма раковины брюхоногих моллюсков: а — схема строения спирально-конической, или улиткообразной раковины; б — удлиненно-яйцевидная, *Oliva*; в — коническая, *Conus*; г — колпачковидная, *Patella*; д — развернутая червеобразная, *Helminthozuga*; е — ушкообразная, *Haliotis*; ж — з — спирально-конические (продольное сечение): ж — с ложным пупком (лп) и з — с настоящим пупком (нп); и — к — крышечки современных брюхоногих: и — *Cirsoirema*, к — *Natica*; ап — устье (апертура), вг — внутренняя губа, вш — вершина, зв — завиток, кл — отворот внутренней губы (калус), нз — наружная губа, о — оборот, ос — отверстия заросшего синуса, осп — основание последнего оборота, по — последний оборот, pp — ребра, ст — столбик, ш — спиральный шов

тая кишка, которая заканчивается анальным отверстием в передней части туловища.

В нижнемеловых отложениях Англии (см. рис. 3, д) Кейси нашел раковину, внутри которой сохранился обызвествленный пищеварительный тракт.

В передней части туловища обособлена мантийная полость, в которой у водных брюхоногих расположены жабры; у более древних форм две жабры, у большинства, вследствие атрофии правой жабры, только одна. У наземных форм мантийная полость имеет губчатый характер, обогащена сетью кровеносных сосудов и превращена в легкое. У некоторых моллюсков дыхание осуществляется всей поверхностью тела или вторичными жабрами, образованными краями мантии.

Кровеносная система незамкнутая; в соответствии с числом жабр у сердца имеются два или одно (левое) предсердия. От желудка отходит аорта, которая разделяется на головной и внутренностный стволы, переходящие в артерии и систему лакун; из последних венозная кровь собирается и возвращается к органам дыхания. Нервная систе-

ма представлена пятью парами нервных узлов, соединенных продольными стволами и поперечными перемышками. В головном отделе обособлены нервные узлы; под глоткой — ножные. У большой группы переднежаберных брюхоногих и части заднежаберных и легочных нервные узлы образуют нервный перекрест. У всех брюхоногих хорошо развиты разнообразные органы чувств.

Большинство брюхоногих моллюсков раздельнополы; наземные и заднежаберные брюхоногие — гермафродиты. У водных форм из яйца выходит личинка либо трохофорного типа, либо парусник — велигер; у последнего имеются туловище, нога и головной диск, усаженный мерцательными ресничками. У наземных форм развитие происходит без личиночных стадий. Известны живородящие формы.

У преобладающего большинства брюхоногих имеется раковина (рис. 91); у некоторых наземных и водных форм раковина отсутствует. Раковина известковая, состоит из трех слоев: наружного органического; среднего призматического, состоящего из нескольких слоев тонких призмочек арагонита, направленных к поверхности раковины под углом в 45° , и внутреннего пластинчатого, или перламутрового, развитого у немногих представителей (если мантия охватывает раковину снаружи, то перламутровый слой образуется и на ее наружной поверхности).

У брюхоногих различают три основные формы раковины: колпачковидная, спирально-плоскостная и спирально-коническая.

Колпачковидная раковина (рис. 91, *г*) имеет форму конического двустороннесимметричного колпака, напоминающего раковину моноплакофор; открытое основание раковины называется устьем, или апертурой, а начальная точка роста — вершиной, или макушкой. Поверхность раковины гладкая или ребристая; обычно хорошо видны линии нарастания. В передней части раковины иногда наблюдается анальная щель, которая может тянуться от вершины до устья или местами прерываться. На внутренней поверхности раковины, в отличие от моноплакофор, иногда заметен подковообразный отпечаток мускула.

Спирально-плоскостная раковина (см. рис. 94, *г—д*) имеет вид завернутой в одной плоскости трубки и подобна раковине головоногих моллюсков (см. ниже), но, в отличие от последних, ее внутренняя полость не разделена перегородками на камеры. По мере увеличения числа и размеров оборотов спирали у нее с каждой стороны возникает воронкообразное углубление, называемое пупком, или умбиликом.

Спирально-коническая, или улиткообразная, раковина (рис. 91, *а*) наиболее типична для брюхоногих. Она представляет собой известковую трубку, завитую в коническую спираль, замкнутую на узком конце (вершине) конуса и открытую на широком (устье). Различают право- и левозавитую спирали. Правозавитая спираль закручена по ходу часовой стрелки, а левозавитая — против хода. При ориентировке раковины устьем к наблюдателю и вершиной вверх у правозавитых устье располагается справа, у левозавитых — слева.

Один полный виток спирали образует оборот; оборот, несущий устье, называется последним оборотом; остальные обороты, расположенные над ним, образуют завиток. У спирально-конических раковин может быть только один пупок; если он прослеживается до вершины спирали, то называется истинным, или настоящим, если ограничен только последним оборотом — ложным. Если обороты тесно соприкасаются друг с другом, то вместо пупка образуется известковая ось — столбик. Если обороты не соприкасаются, то их называют

разомкнутыми и соответственно раковины развернутыми (рис. 91, д). Подобные раковины, если они имеют вид неправильно изогнутых трубок, напоминающих известковые трубки червей, наблюдаются у прикрепленных брюхоногих (и у некоторых свободноживущих). В зависимости от количества оборотов различают малооборотные (от 2 до 4) и многооборотные (свыше 4) раковины.

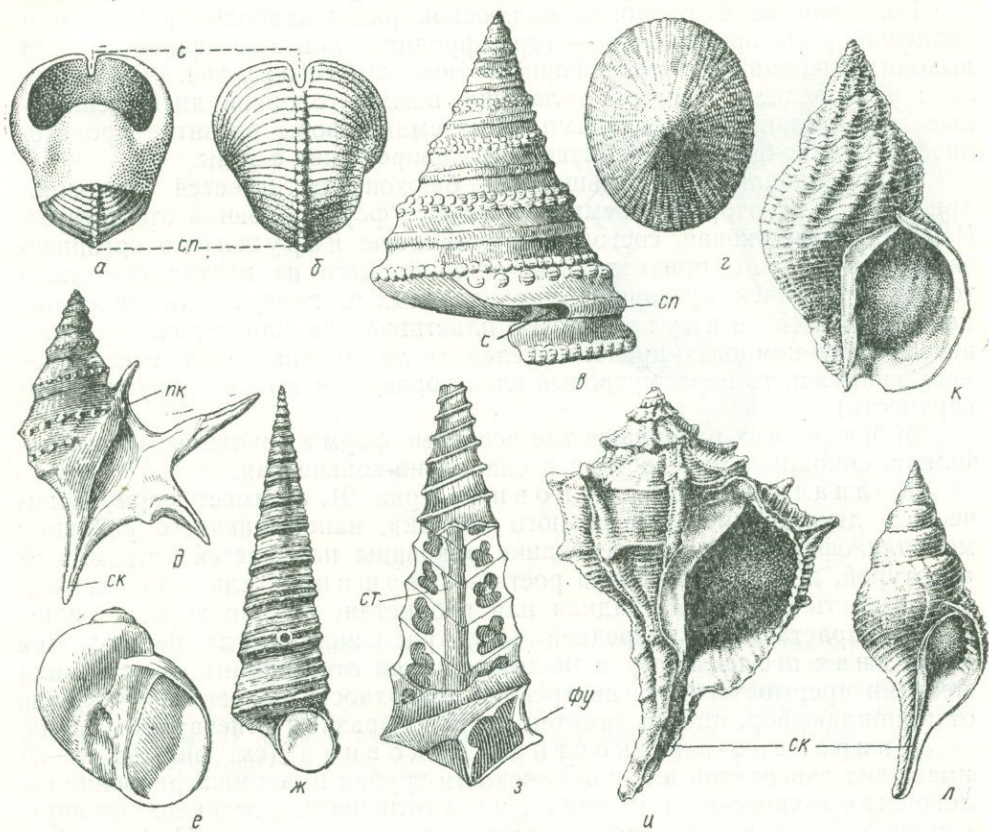


Рис. 92. Подкласс Prosobranchia: а — г — отряд Archaeogastropoda: а — б — *Bellerophon* (ордовик — пермь), в — *Pleurotomaria* (триас — ныне), г — *Patella* (мел — ныне); д — з — отряд Mesogastropoda: д — *Aporrhais* (мел — ныне), е — *Natica* (мел — ныне), ж — *Turritella* (мел — ныне), з — *Nerinea* (юра — мел), часть раковины разрушена, чтобы показать строение оборотов; и — л — отряд Neogastropoda: и — *Murex* (палеоген — ныне), к — *Viccinum* (палеоген — ныне), л — *Fusus* (мел — ныне); пк — парietальный канал, с — синус, ск — сифональный канал, сп — синусная полоска, ст — столбик, фу — фигурное устье

Устье раковины, через которое моллюск высовывает свою голову и ногу, имеет разнообразную форму. В нем различают наружный край или наружную губу, и внутренний, или внутреннюю губу. Устье может быть голостомным, или цельнокрайним (рис. 92, е), и сифоностомным, снабженным в нижней части выемкой, или более или менее вытянутой трубкой — сифональным каналом (рис. 92, д, л).

У примитивных брюхоногих наружный край устья несет узкую анальную выемку (анальный синус), которая по мере роста раковины может зарастать, образуя синусную полоску (рис. 92, а—в); иногда зарастание происходит прерывисто, тогда от полоски остается ряд ще-

лей (рис. 91, е). Анальная выемка, как и анальная щель у раковин, указывает на положение анального отверстия. Наружный край устья очень разнообразен: может быть утолщенным или очень тонким, слабо или сильно изогнутым. Иногда он приобретает форму крыла или пальцеобразных выступов (рис. 92, д). Внутренний край может быть широким или узким, полностью прилегать к поверхности оборота или отступать от него, иногда полностью или частично перекрывать основание раковины и пупка.

Снаружи раковина покрыта разнообразной скульптурой, состоящей из поперечных и спиральных элементов, реже она гладкая.

У большинства морских брюхоногих, имеющих улитковидную спираль, на задней стороне ноги имеется известковая или роговая крышечка, которая закрывает раковину, когда тело моллюска втягивается внутрь.

Классификация современных брюхоногих основана на строении органов дыхания, нервной системы, сердца, ноги и терки. Они разделены на три подкласса: переднежаберные, заднежаберные и легочные.

ПОДКЛАСС ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫЕ (PROSOBRANCHIA)

Раковина переднежаберных обычно улитковидная, реже колпачковидная или спирально-плоскостная. Устье голостомное или сифоностомное. Одна или две жабры расположены впереди сердца; нервные стволы перекрещены. Анальное отверстие открывается впереди над головой. Нога в виде подошвы или кия. Преимущественно морские и немногие пресноводные бентосные формы. Раздельнополые, или гермафродиты. Среди брюхоногих этот наиболее крупный подкласс разделен на три отряда (рис. 92): археогастроподы, мезогастроподы и неогастроподы. Характерные роды среди археогастропод: *Bellerophon* (ордовик — пермь), *Pleurotomaria* (триас — ныне), *Euomphalus* (ордовик — юра), *Haliotis* (мел — ныне), *Fissurella* (палеоген — ныне), *Patella* (мел — ныне), *Turbo* (юра — ныне), *Trochus* (неоген — ныне); среди мезогастропод: *Nerinea* (юра — мел), *Solarium* (мел — ныне), *Littorina* (палеоген — ныне), *Cerithium* (мел — ныне), *Turritella* (мел — ныне), *Vermetus* (мел — ныне), *Scala* (палеоген — ныне), *Natica* (мел — ныне), *Strombus* (палеоген — ныне), *Aporrhais* (мел — ныне); среди неогастропод: *Murex* (палеоген — ныне), *Vuccinum* (палеоген — ныне), *Nassa* (палеоген — ныне), *Fusus* (мел — ныне), *Conus* (палеоген — ныне).

ПОДКЛАСС ЗАДНЕЖАБЕРНЫЕ (OPISTHOBANCHIA)

У заднежаберных раковина хорошо развита редко. Обычно она охватывается мантией и становится внутренней; иногда полностью исчезает. Одна жабра расположена позади сердца или отсутствует, в таком случае дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Нервные стволы у большинства форм не перекрещены. Нога имеет вид подошвы или двух крыловидных лопастей.

Заднежаберные исключительно морские, бентосные или планктонные брюхоногие. Все гермафродиты. Карбон — ныне. В ископаемом состоянии встречаются редко (рис. 93).

Наиболее важный отряд крылоногих (Pteropoda) объединяет пелагических брюхоногих голых или с тонкой маленькой раковинкой. Нога видоизменена в два крыловидных плавника. Голова не обособлена от туловища. Раковинка либо спиральная, левозавернутая (*Spirialis*, нео-

ген), либо трубчато-коническая (*Clio*, мел — ныне). У одной группы (отр. *Sacoglossa*) раковины двустворчатые (рис. 93, в—г).

ПОДКЛАСС ЛЕГОЧНЫЕ (PULMONATA)

Раковина легочных имеет разнообразную форму, иногда отсутствует. Жабр нет, они заменены легкими. Глаза расположены у основания второй пары щупалец или на их вершине. Нервные узлы и стволы

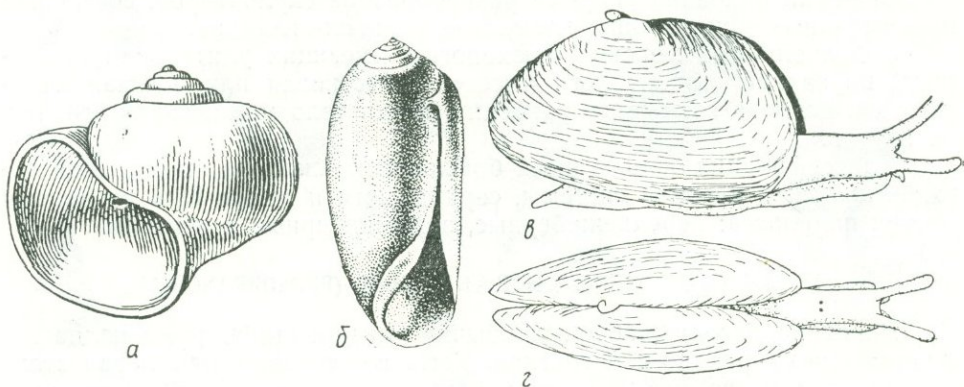


Рис. 93. Подкласс Opisthobranchia: а — отряд Pteropoda, *Spiratella* (неоген — ныне, увел.); б — отряд Tectibranchia, *Asteocina* (юра — ныне, увел.); в—г — отряд Sacoglossa, *Berthelinia* (эоцен — ныне, длина створок до 7 мм)

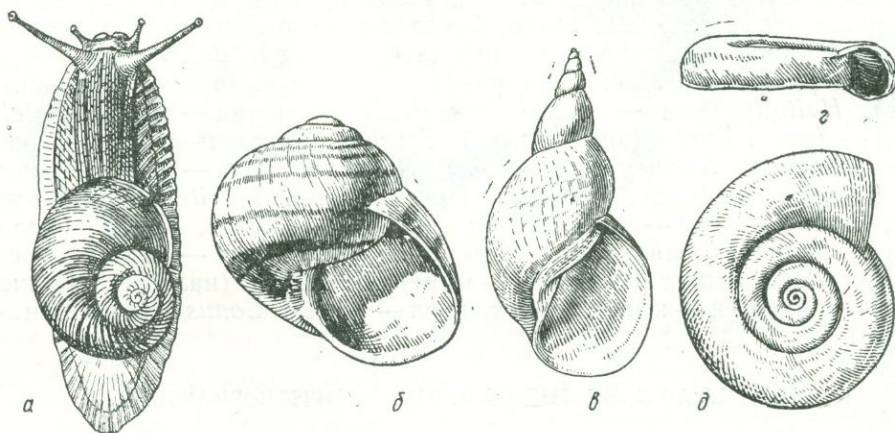


Рис. 94. Подкласс Pulmonata: а—б — *Helix* (палеоген — ныне): а — положение раковины при движении моллюска, б — вид со стороны устья; в — *Lymnaea* (поздняя юра — ныне); г—д — *Planorbis* (поздняя юра — ныне)

сконцентрированы в головном отделе. Нога в виде подошвы. Все гермафродиты. Наземные и пресноводные формы (рис. 94). Карбон — ныне. В ископаемом состоянии встречаются редко. Характерные роды: *Physa* (карбон?, юра — ныне), *Lymnaea* (поздняя юра — ныне), *Planorbis* (поздняя юра — ныне), *Ancylus* (мел — ныне), *Helix* (палеоген — ныне).

Геологическая история. Первые брюхоногие, появившиеся в кембрии, принадлежали к переднежаберным археогастроподам. Они обладали преимущественно плоско-спиральной, реже улитковидной раковиной

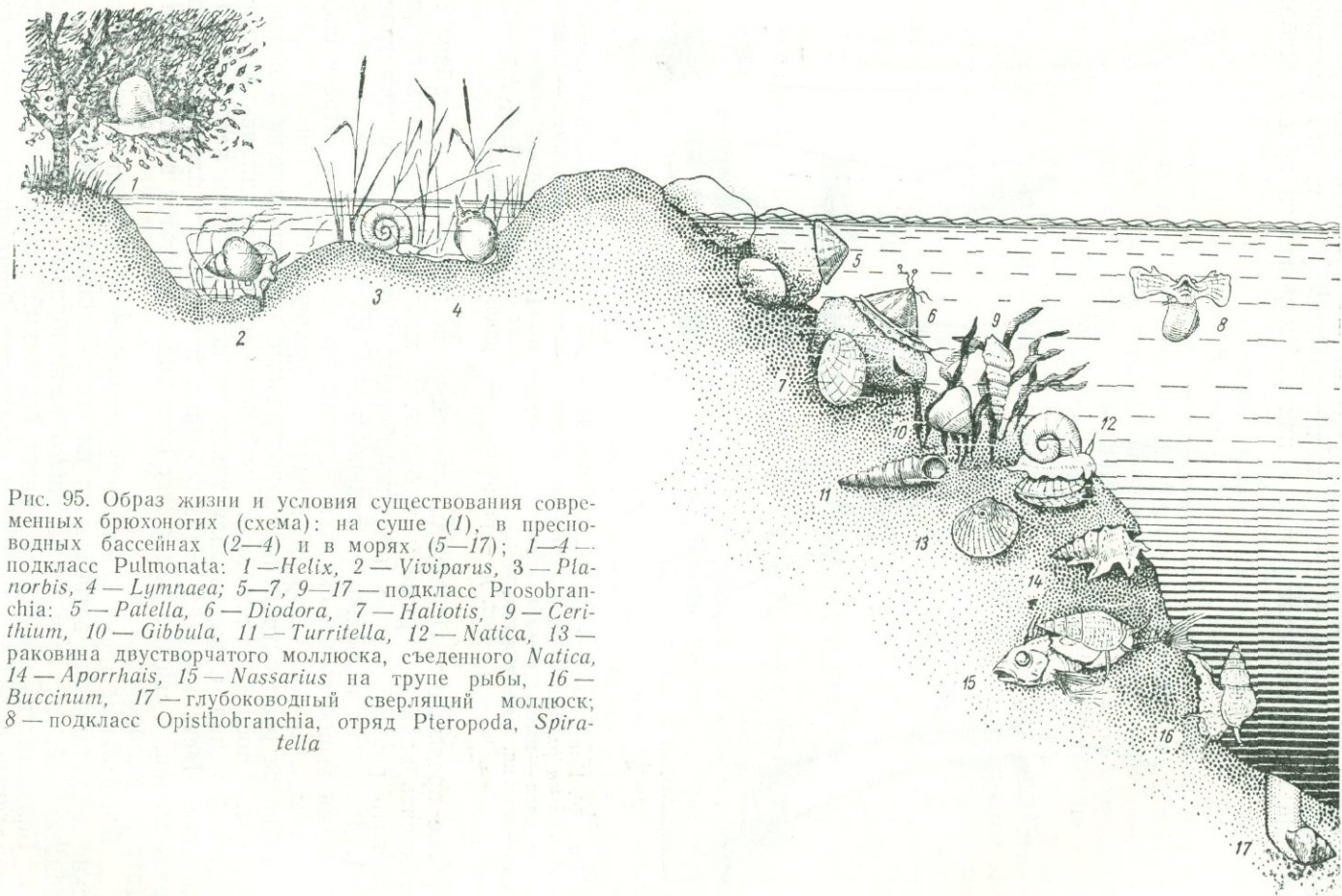


Рис. 95. Образ жизни и условия существования современных брюхоногих (схема): на суше (1), в пресноводных бассейнах (2—4) и в морях (5—17); 1—4 — подкласс Pulmonata: 1 — *Helix*, 2 — *Viviparus*, 3 — *Planorbis*, 4 — *Lymnaea*; 5—7, 9—17 — подкласс Prosobranchia: 5 — *Patella*, 6 — *Diodora*, 7 — *Haliotis*, 9 — *Cerithium*, 10 — *Gibbula*, 11 — *Turritella*, 12 — *Natica*, 13 — раковина двустворчатого моллюска, съеденного *Natica*, 14 — *Aporrhais*, 15 — *Nassarius* на трупе рыбы, 16 — *Buccinum*, 17 — глубоководный сверлящий моллюск; 8 — подкласс Opisthobranchia, отряд Pteropoda, *Spiratella*

с анальной выемкой на наружном крае, которая указывает на наличие пары жабр, на перекрест нервных стволов и на положение анального отверстия в передней части тела. В карбоне среди переднежаберных появляются мезогастроподы, преимущественно с улитковидной раковиной без перламутрового слоя, с цельнокрайним устьем, без анальной щели на наружном крае устья. У них редуцировалась правая жабра,

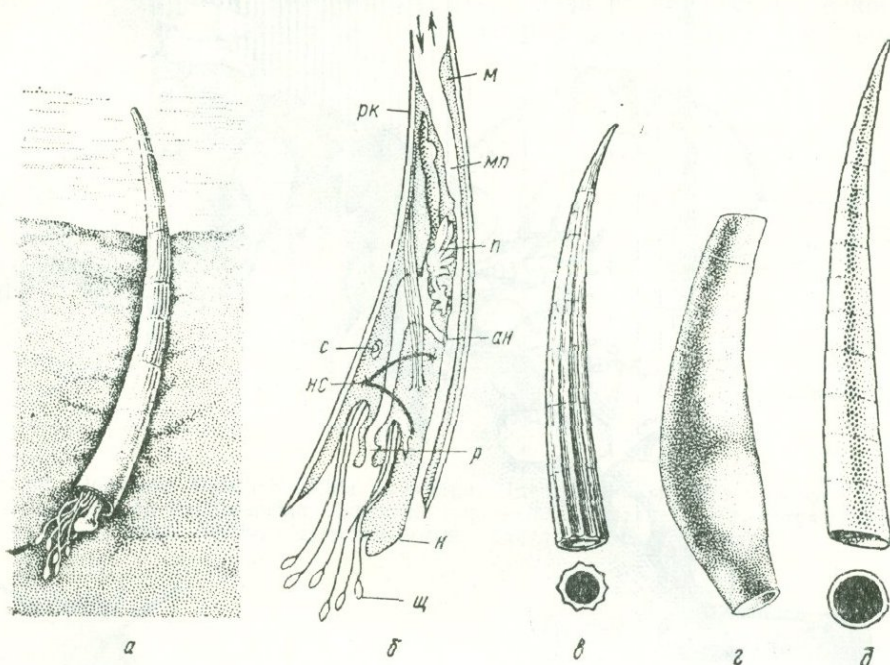


Рис. 96. Класс Scaphopoda: а — в — *Dentalium*: а — в прижизненном положении, б — схема расположения внутренних органов, в — из неогена Италии; г — *Cadulus* (мел — ныне); д — *Laevidentalium* (силур — ныне); ан — анальное отверстие, м — мантия, мп — мантийная полость, н — нога, нс — нервная система, п — печень, р — рот, рк — раковина, с — сердце, щ — щупальца

правое предсердие. От переднежаберных, по-видимому, в карбоне ответвились заднежаберные и легочные. В мезозое продолжали господствовать разнообразные переднежаберные брюхоногие (мезогастроподы), достигавшие большого разнообразия. Их устье усложняется различными выростами и складками, у многих развивается устье с сифональным каналом, часть переходит к прикрепленному образу жизни. В кайнозое распространены разнообразные мезогастроподы и неогастроподы. У последних раковина имеет более или менее удлиненный сифональный канал. Существовали также заднежаберные и легочные брюхоногие. Часть морских заднежаберных переходит к плавающему образу жизни, в связи с чем у них нога видоизменяется в два плавника (отряд крылоногие).

В настоящее время брюхоногие распространены очень широко. Морские представители встречаются на всех глубинах от зоны прибоя до абиссальной, достигая наибольшего разнообразия в неритовой области. Большинство брюхоногих ведет бентосный, подвижный, реже прикрепленный образ жизни. Среди подвижных брюхоногих имеются растительноядные, хищные, падалеядные и грунтоядные представители; прикрепленные брюхоногие — фильтраторы (рис. 95).

КЛАСС ЛОПАТОНОГИЕ (SCAPHOPODA)

Этот класс объединяет небольшое количество исключительно морских животных. Удлиненное двустороннесимметричное тело лопатоногих заключено в известковую раковину, имеющую вид слегка изогнутой гладкой или ребристой трубки длиной до 20—50 мм (рис. 96). Отдельные экземпляры достигают 15 см. Раковина состоит из двух слоев: призматического и пластинчатого. Слабо обособленная голова несет многочисленные щупальца. В глотке имеется радула. Пищеварительный тракт коленчато изогнут. Жабр нет, их заменяют жабровидные выросты задней кишки. Кровеносная система редуцирована, сердце с одним желудочком без предсердия. Лопатоногие — раздельнополые. Личинка трохофорного типа вначале снабжена двустворчатой раковинкой, которая затем срастается в трубку. Длинная нога приспособлена к закапыванию в ил или песок. Через заднее отверстие раковины, торчащее из грунта, входит вода, омывающая мантийную полость. Лопатоногие — хищники, питающиеся фораминиферами и молодыми двустворчками. Лопатоногие занимают промежуточное положение между двустворчатыми и брюхоногими моллюсками. В ископаемом состоянии встречаются сравнительно редко, хотя известны с ордовика (*Dentalium*). Известно около 200 современных видов и около 300 ископаемых.

КЛАСС ДВУСТВОРЧАТЫЕ (BIVALVIA)

(Пелециподы — Pelecypoda) пластинчатожаберные — Lamellibranchia.)

Двустворчатые моллюски исключительно водные, преимущественно морские, реже пресноводные организмы. Многие из них довольно неприхотливы, легко переносят колебания солености воды и приспособляются к жизни в опресненных бассейнах. Двустороннесимметричное тело заключено в известковую раковину, состоящую из двух створок, соединенных связкой и замыкающими мускулами (рис. 97). Непосредственно под створками расположена мантия, состоящая из двух лопастей, сросшихся на спинной стороне. Мантия охватывает тело двустворчатых моллюсков с правой и левой сторон. Обычно края мантии срстаются внизу на переднем крае, ограничивая отверстие для ноги, и на заднем конце, образуя два отверстия: вводное для ввода свежей воды, омывающей жабры, и выводное для вывода воды и экскрементов. У зарывающихся двустворок задний край мантии не только срстается, но и вытягивается в виде трубок, образуя два сифона: нижний — жаберный, или дыхательный, и верхний — анальный.

Под мантией расположено сжатое с боков тело, состоящее из туловища и ноги. Голова не обособлена от туловища. Пищеварительная система устроена сравнительно просто: ее передний отдел лишен глотки, терки, слюнных желез; рот окружен двумя парами лопастей, снабженных ресничками, и ведет в короткий пищевод, за которым следует объемистый желудок. В желудок впадают протоки крупной печени. Кишечный канал образует изгибы в туловище и ноге. В задней части тела он окружен желудочком сердца (создается впечатление протыкания сердца кишечником). Задняя кишка проходит под задним замыкающим мускулом и открывается анальным отверстием в мантийную полость у выводного сифона. Пища поступает с потоком воды через вводной, или жаберный, сифон, проходит вдоль жабр и попадает в рот.

Жабры помещаются в мантийной полости и в типичном случае

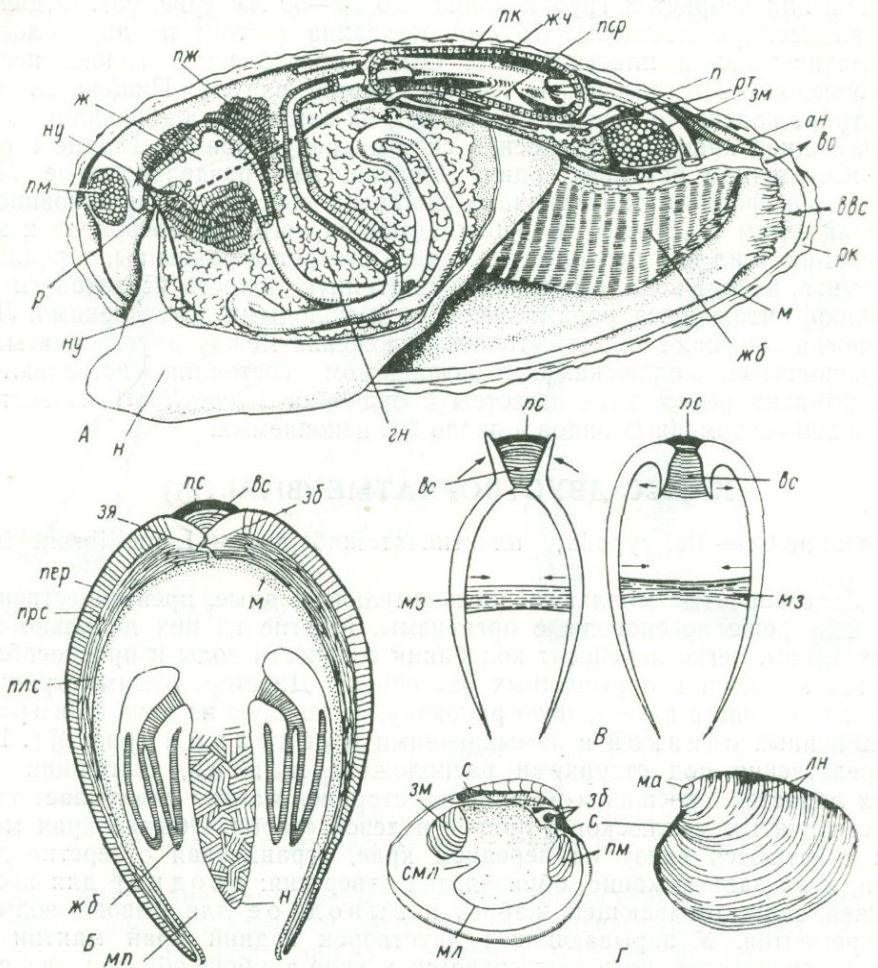


Рис. 97. Класс Bivalvia: А — продольный разрез через тело пресноводной *Anodonta* (длина 10 см); Б — схематический поперечный разрез через тело моллюска; В — схема взаимодействия мускула-замыкателя (мз) и связок, пластинчатой (пс) и волокнистой (вс); Г — строение раковины *Venus*; ан — анальное отверстие, ввс — вводной сифон, во — выводной сифон, вс — волокнистая связка, гн — половые железы (гонады), ж — желудок, жб — жабры, жч — желудочек сердца, зб — зубы, зм — задний мускул-замыкатель, зя — зубная ямка, лн — линии нарастания, м — мантия, ма — макушка, мз — мускул-замыкатель, мл — мантийная линия, мп — мантийная полость, н — нога, ну — нервные узлы, п — почка, пер — наружный органический слой (перностракум), пж — пищеварительная железа (печень), пк — околосердечная сумка (перикардий), плс — пластинчатый, или перламутровый, слой, пм — передний мускул-замыкатель, прс — призматический слой, пс — пластинчатая связка, пср — предсердие, р — рот, рк — раковина, рт — мускул, втягивающий ногу (ретрактор), с — связка, смл — синус мантийной линии

состоят из четырех решетчатых пластинок; двух внутренних и двух наружных, покрытых мерцательными ресничками, колебание которых создает ток воды по направлению к ротовому отверстию. Жабры, таким образом, служат не только для дыхания, но и для подачи воды с пищей ко рту.

Сердце состоит из желудочка и двух предсердий. Кровеносная система незамкнутая, кровь циркулирует по каналам и полостям. Нервная система состоит из трех пар нервных узлов. Вдоль края мантии расположены органы чувств в виде осязательных сосочков, щупальцевидных отростков и глазков. Имеются органы химического чувства и органы равновесия —статоцисты. Нога, расположенная в мантийной полости, имеет языковидную, клиновидную, топорovidную или лопатовидную форму и служит для ползания, зарывания в ил или песок, прыжков. У прикрепленных двустворчатых (например, мидий) в ноге помещается биссусная железа, выделяющая особые органические нити биссуса, при помощи которых двустворки прочно прикрепляются к подводным предметам. Мидии часто образуют значительные поселения. Движение ноги происходит сокращением специальных ножных мускулов, а также путем приливания к ней крови. У прирастающих двустворчатых (например, устриц) нога отсутствует.

Двустворчатые размножаются половым путем; они раздельнополы и лишь очень редко гермафродиты. Из яйцевых оболочек у большинства морских двустворчатых выходит трохофорная личинка, напоминающая трохофору аннелид. Она несет пучок ресничек на темной пластинке и предротовое кольцо ресничек; имеет пищеварительный канал и ногу, возникшую из эктодермы. Раковина вначале представлена кутикулярной пластинкой, которая позднее переламывается пополам, образуя две створки, соединенные тонкой конхиолиновой пленкой и одним передним мускулом-замыкателем. Затем трохофорная личинка превращается в следующую стадию — велигер, у которого развивается особый диск, покрытый ресничками (своеобразный парус). В стадии велигера идет дальнейшее формирование внутренних органов: развивается нога, нервная система, сердце, жабры, половой аппарат и раковина (продиссоконх). Створки состоят из конхиолиновой пленки, пропитанной известью, они соединены связкой, возникшей из особой железы, расположенной в спинной части мантии. К этому времени возникает второй мускул и появляется замок, который еще отличается от замка взрослых особей. После непродолжительного плавания в толще воды личинка — велигер опускается на дно и наступает новая стадия, которая характеризуется формированием настоящей раковины — диссоконха, состоящей из двух известковых слоев, призматического и перламутрового; появлением скульптуры, формированием замка; у отряда беззубых передний мускул-замыкатель редуцируется или исчезает совсем; совершенствуется связка; ее положение зависит от характера роста спинной части мантии, она становится либо наружной, либо внутренней.

В каждой створке различают верхний (спинной), нижний (брюшной), или паллиальный, передний и задний края. Часть раковины у верхнего края, наиболее выпуклая и выдающаяся, называется макушкой (или умбо).

У подвижных или зарывающихся двустворок обе створки одинаковые; у прирастающих форм раковина несимметричная, неравностворчатая, створки отличаются величиной и выпуклостью; у одних прирастающих форм одна створка приобретает тарелковидную форму, вторая — плоскую (устрицы); у других одна створка становится конусовидной,

цилиндрической или спирально закрученной, а другая — плоской крышечкой (рудисты). Конусовидные раковины конвергентно сходны со скелетами одиночных кораллов (см. рис. 11).

Обе створки, как уже было отмечено, вдоль спинного края соединяются связкой (лигаментом), которая служит для раскрывания створок (рис. 97, в). Связка имеет вид поперечной ленты, переходящей с одной створки на другую, и состоит из двух слоев: наружного пластинчатого и внутреннего волокнистого, сложенного из обызвествленного конхиолина (органического вещества). Связка расположена по обеим сторонам макушки или позади нее. Иногда она помещается в особом углублении, либо на ложечкообразном выступе под макушкой, либо на особой площадке (арее), прикрепляясь к коленообразно изогнутым бороздкам, либо в отдельных углублениях вдоль всего замочного края (сложная связка). У сверлящих форм связка исчезает и ее функцию выполняет передний мускул.

Для закрывания створок служат один или два замыкающих мускула; каждый состоит из толстого пучка мускульных волокон. У подвижных и зарывающихся двустворчатых обычно имеются два одинаковых мускула: передний расположен над ртом, задний — под анальным отверстием. У прикрепленных двустворчатых передний мускул уменьшается в размерах или исчезает совсем, а задний, наоборот, увеличивается и несколько перемещается вперед к центру. На внутренней поверхности раковины остаются отпечатки мускулов, между которыми вдоль нижнего края проходит мантийная линия (рис. 97, г). Последняя обозначает след прикрепления мантии к раковине. Если сифоны у двустворчатых отсутствуют, то мантийная линия проходит параллельно краю раковины; если сифоны присутствуют, то мантийная линия в задней части раковины отступает от края, образуя изгиб различной формы и размера, так называемый мантийный синус.

Вдоль верхнего края створок располагается утолщенная замочная площадка, на которой помещается замок, состоящий из зубов и зубных ямок. Замок служит для прочного смыкания створок и сохраняет их постоянное положение относительно друг друга.

Различают несколько типов замка:

† Таксодонтный, или рядозубый, замок состоит из более или менее одинаковых зубов, расположенных на замочной площадке.

† Гетеродонтный, или разнозубый, замок состоит из главных, или кардинальных, зубов и боковых, или латеральных; главные зубы в количестве 1—3 расположены под макушкой (обозначаются арабскими буквами); боковые зубы в количестве 1—2 имеют форму пластин, лежащих параллельно замочному краю спереди и сзади макушки (обозначаются римскими цифрами).

† Схизодонтный, или расщепленнозубый, замок в левой створке состоит из переднего кардинального, внизу раздвоенного зуба. Он входит в ямку правой створки, ограниченную двумя расходящимися кардинальными зубами; зубы и зубные ямки несут ряды поперечных борозд.

† Пахиодонтный замок развит у мезозойских рудистов. Верхняя створка у них несла от 1 до 3 крупных зубов, которые входили в соответствующие углубления нижней более крупной створки.

† Дизодонтный, или беззубый, замок характеризуется отсутствием зубов или наличием первичных зубчиков.

Двустворчатые по строению замка разделяются на следующие отряды: палеотаксодонты, неотаксодонты, дизодонты, десмодонты, шизодонты, гетеродонты, рудисты.

Отряд палеотаксонты (Palaeotaxodonta). Раковины небольшие, неравносторонние, с более длинным передним краем. Замок таксонтов состоит из двух ветвей, с более длинной передней. Связка внутренняя. Два мускула-замыкателя. Нога крупная с двумя выростами, которые образуют плоскую подошву. Биссусная железа отсутствует. Мантия открытая, края ее свободные. Жабры примитивные, в виде плоских коротких лепестков. Пища добывается при помощи ротовых лопастей и, возможно, с током воды через жабры. Ведут преимущественно зарывающийся образ жизни в песчано-илистых грунтах. Кембрий (?) — ныне. Характерные роды (рис. 98, а—б): *Nucula* (девон — ныне), *Leda* (силур — ныне), *Joldia* (мел — ныне).

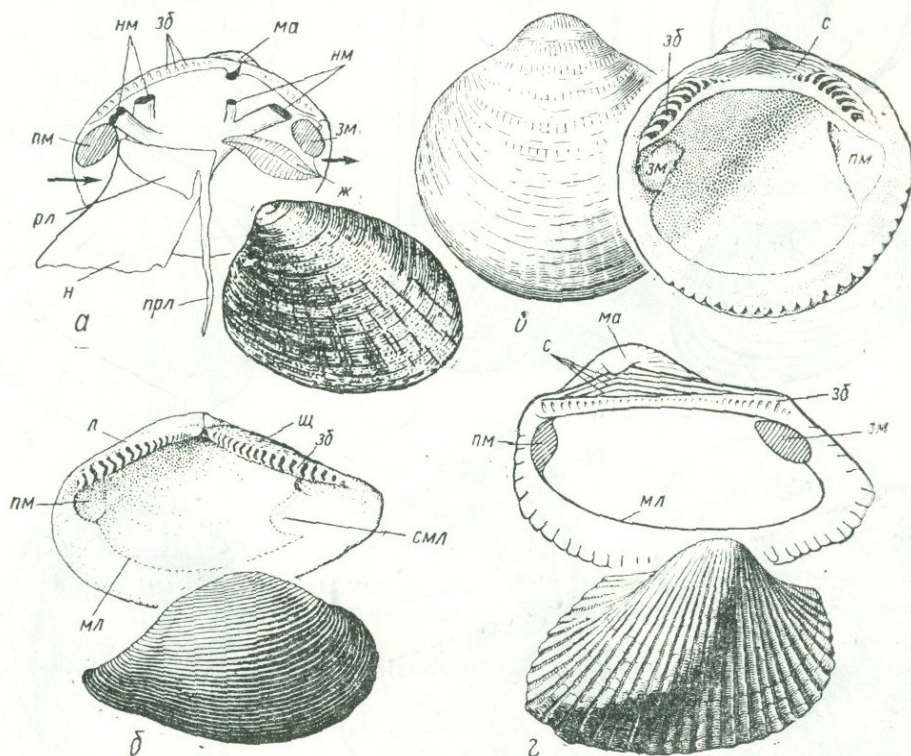


Рис. 98. Отряд Palaeotaxodonta: а — *Nucula* (девон — ныне), схема расположения внутренних органов и внешний вид раковины; б — *Leda* (силур — ныне); отряд Neotaxodonta: в — *Glycymeris* (мел — ныне), г — *Arca* (юра — ныне); ж — жабры, зб — зубы, зм — задний мускул-замыкатель, л — лунка, ма — макушка, мл — мантийная линия, н — нога, нм — мускулы ноги, пм — передний мускул-замыкатель, прл — придаток ротовой лопасти, рл — ротовая лопасть, с — борозды (шевроны) для связки, смл — синус мантийной линии, щ — щиток

Отряд неотаксонты (Neotaxodonta). Раковины удлинённые, трапезиевидные или округленные; замочная площадка прямая или несколько изогнутая (рис. 98, в—г). На высокой площадке — арее, расположены шеврообразные борозды для связки. Нога килевидная; у некоторых с биссусной железой. Жабры нитевидные. Ведут прикрепленный или зарывающийся образ жизни. Фильтраторы. Девон — ныне. Характерные роды: *Arca* (юра — ныне), *Glycymeris* (*Pectunculus*, мел — ныне), *Cucullaea* (юра — неоген).

Отряд дизодонты (*Dysodonta*), или анизомиирии (*Anisomyaria*). Раковины неравносторчатые (рис. 99). Замок отсутствует. Связка внутренняя. Задний мускул крупнее переднего; передний может отсутствовать. Мантийная линия без синуса. Обитатели моря, солоноватоводных и пресноводных водоемов. Ордовик — ныне. К этому одному из круп-

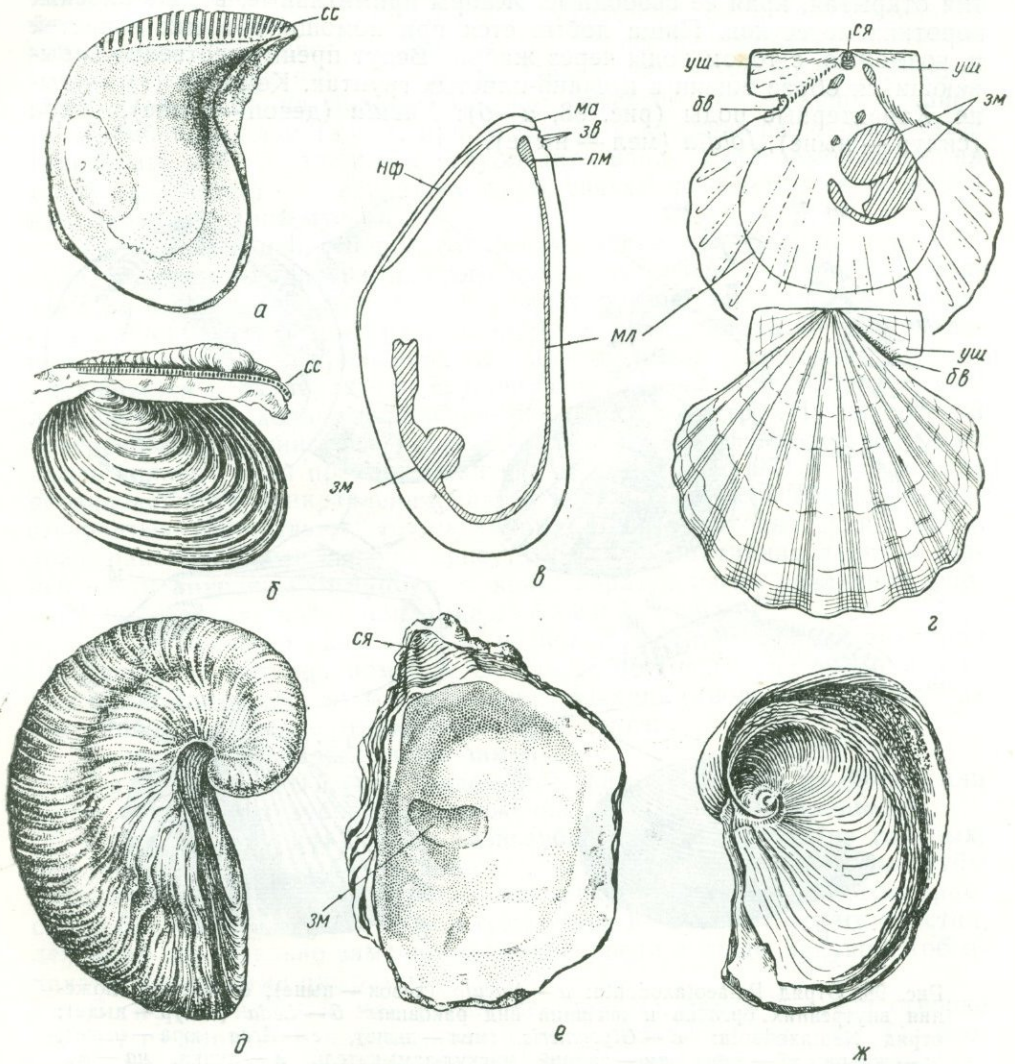


Рис. 99. Отряд *Dysodonta* (*Anisomyaria*): а — *Isognomon* (триас — ныне); б — *Inoceramus* (юра — мел); в — *Mytilus* левая створка изнутри (триас — ныне); г — *Chlamys* (триас — ныне), правая створка снаружи и изнутри; д — *Gryphaea* (юра — палеоген); е — *Ostrea*, левая створка изнутри (триас — ныне); ж — *Exogyra* (юра — мел); бв — биссусный вырез, зв — зубовидные выступы, зм — задний мускул-замыкатель, ма — макушка, мл — мантийная линия, нф — нимфа — пластинка для наружной связи, пм — передний мускул-замыкатель, сс — ямки для сложной связки, ся — ямка для внутренней связки, уш — ушки

нейших отрядов относятся иноцерамы (*Inoceramus*, юра — мел), пектениды (*Pecten*, юра — ныне; *Lima*, юра — ныне), устрицы (*Ostrea*, триас — ныне; *Gryphaea*, юра — палеоген; *Exogyra*, юра — мел), мидии (*Mytilus*, триас — ныне), дрейссенсии (*Dreissena*, неоген — ныне).

Отряд десмодонты (Desmodonta). Раковины равностворчатые или неравностворчатые, иногда зияющие (рис. 100). Зубы развиты слабо или отсутствуют. Связка внутренняя, реже наружная. Иногда для связки имеется особый выступ — ложечка. Мускулы равной величины. Мантийная линия с синусом. Обитатели моря, зарывающиеся или сверлящие.

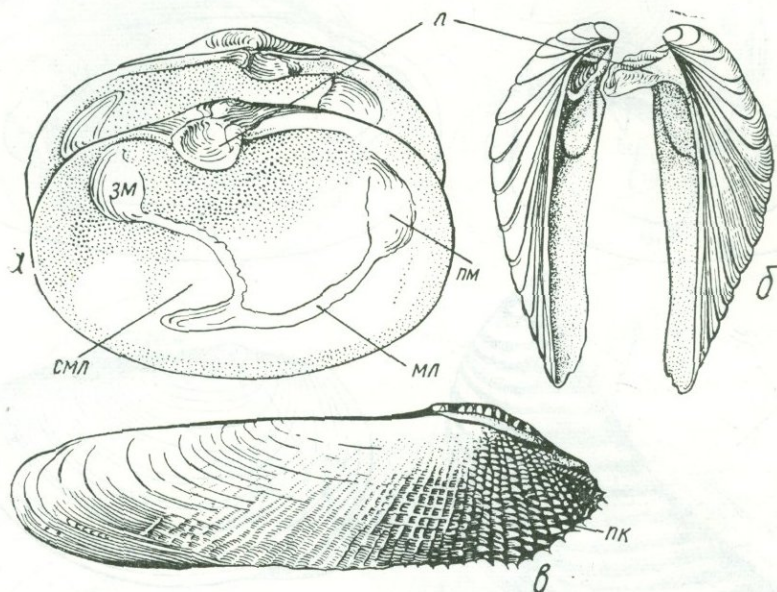


Рис. 100. Отряд Desmodonta: а — б — *Mya* (палеоген — ныне); в — *Pholas* (юра — ныне); зм — задний мускул-замыкатель, л — ложечка — выступ в левой створке для связки, мл — мантийная линия, пк — передний край, пм — передний мускул-замыкатель, смл — синус мантийной линии

Ордовик — ныне. Характерные роды: *Mya* (палеоген — ныне), *Corbula* (триас — ныне), *Pholas* (юра — ныне), *Teredo* (юра — ныне), *Pholadomya* (юра — ныне).

Отряд шизодонты (Schizodonta). Раковины равностворчатые (рис. 101), неравносторонние, часто с перламутровым слоем. От макушки назад обычно тянется киль, отделяющий переднее поле от заднего. Замок шизодонтный. Связка наружная, расположенная сзади макушки. Мускулы почти равной величины. Мантийная линия цельная. Обитатели моря и пресных водоемов. Ордовик — ныне. Характерные роды: *Lyrodesma* (ордовик — силур), *Trigonia* (триас — мел), *Myophorella* (юра — мел), *Unio* (палеоген — ныне), *Anthracosia* (пермь).

Отряд гетеродонты (Heterodonta). Раковины равностворчатые, преимущественно замкнутые. Замок гетеродонтный, состоит из кардинальных и латеральных зубов. Связка наружная, реже внутренняя; иногда присутствуют обе. Перед макушкой выделяется особое поле — луночка, позади макушки — щиток. Перламутровый слой не развит. Мускулы почти равной величины. Мантийная линия с синусом и без него. Обитатели моря, солоноватых и пресных водоемов (рис. 102). Силур — ныне. Характерные роды: *Astarte* (юра — ныне), *Cyprina* (мел — ныне), *Lucina* (палеоген — ныне), *Cardium* (триас — ныне), *Caladacna* (неоген), *Monodacna* (неоген — ныне), *Venus* (палеоген — ныне), *Solen* (мел — ныне), *Macira* (палеоген — ныне).

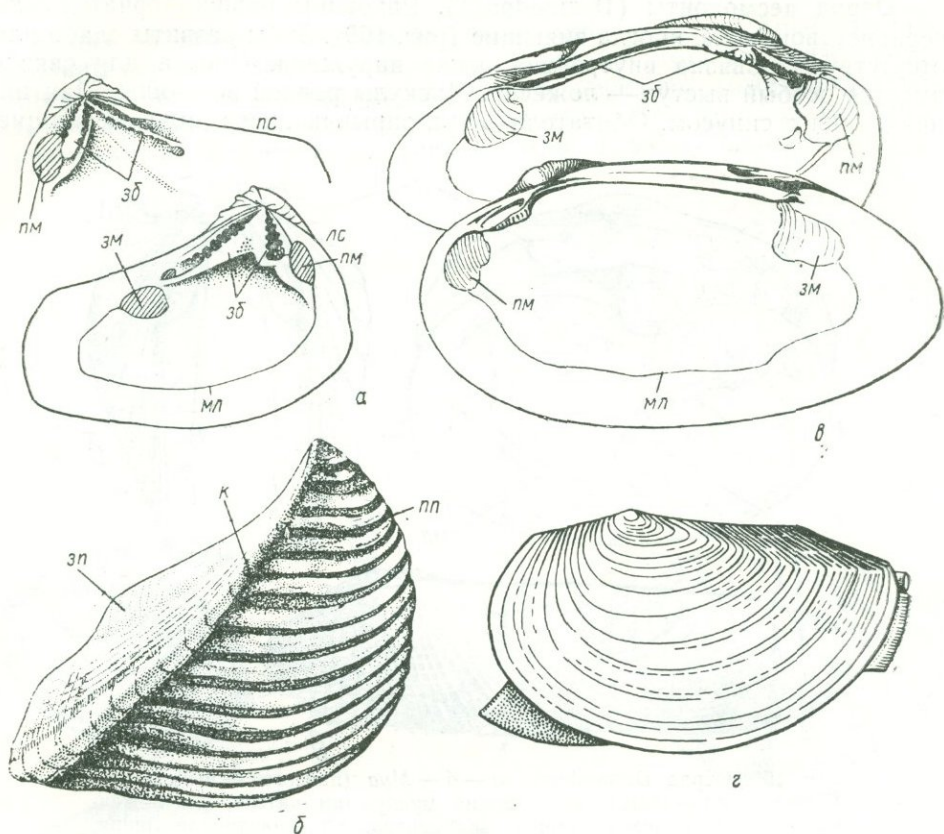


Рис. 101. Отряд Schizodonta: а — схема строения замка у тригоний; б — *Trigonia* (триас — мел); в — *Unio* (палеоген — ныне); г — *Anodonta* (неоген — ныне), общий вид; зб — зуб расщепленный с поперечными насечками, зм — задний мускул-замыкатель, зп — заднее поле, к — киль, лс — левая створка, мл — мантийная линия, пм — передний мускул-замыкатель, пп — переднее поле, пс — правая створка

→ **Отряд рудисты (Rudistae).** Раковины неравносторчатые. Нижняя створка спиральнозавитая или коническая, верхняя — крышечковидная (рис. 103). Замок пахиодонтный. Связка наружная или внутренняя; иногда отсутствует. Мускулы-замыкатели крупные. Обитатели моря. Поздняя юра — мел. Характерные роды: *Diceras* (поздняя юра), *Requienia* (мел), *Matheronia* (поздняя юра — поздний мел), *Monopleura* (мел), *Hippurites* (поздний мел), *Radiolites* (поздний мел).

Геологическая история. Первые двусторчатые, известные из кембрия, относятся к палеотаксодам и десмодамтам. В ордовике появляются первые дизодонты и шизодонты, а в начале силура — первые гетеродонты. Палеозойские двусторчатые известны из морских и пресноводных отложений; по сравнению с другими беспозвоночными они встречаются значительно реже.

В мезозое количество двусторчатых резко увеличивается: известны разнообразные неотаксодонты, палеотаксодонты и гетеродонты, а среди дизодонт широко распространены иноцерамы, устрицы и др.; среди шизодонт особенно важное значение имеют тригонии; в конце юры появляются и в конце мела исчезают рудисты — своеобразные тро-

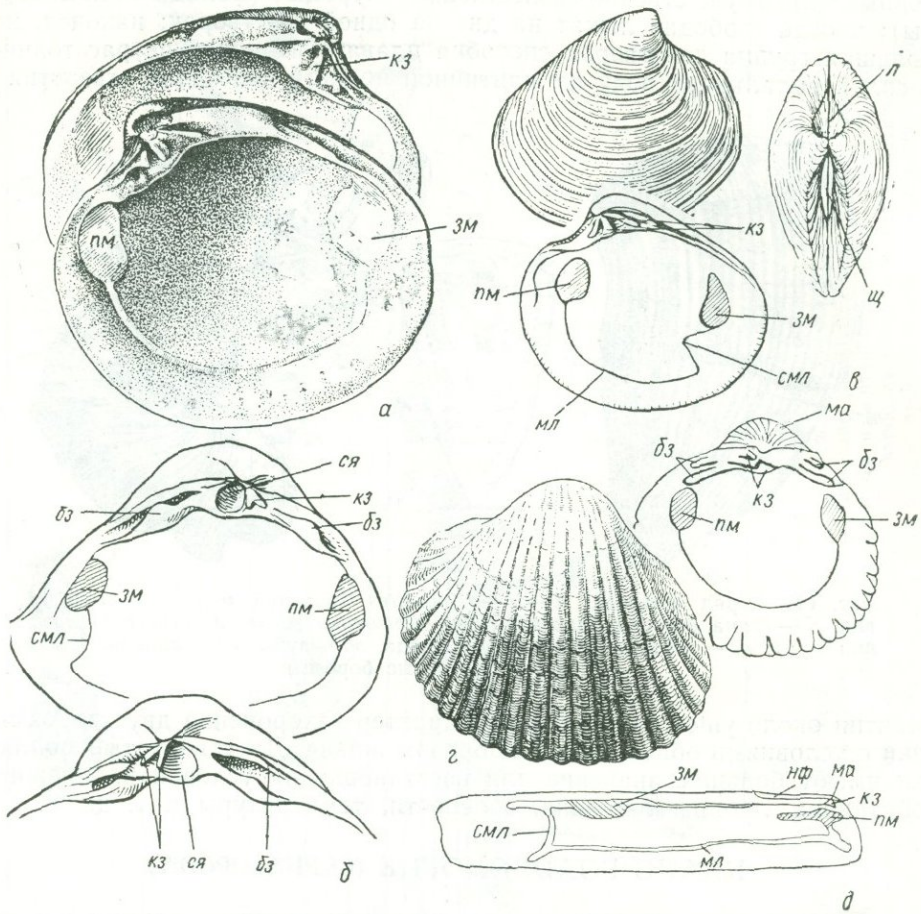


Рис. 102. Отряд Heterodonta: а — *Cyprina* (мел — ныне); б — *Mastra* (палеоген — ныне); в — *Venus* (палеоген — ныне); г — *Cardium* (триас — ныне); д — *Solen* (мел — ныне); бз — боковые зубы, зм — задний мускул-замыкатель, кз — кардинальные зубы, л — лунка, ма — макушка, мл — мантийная линия, нф — нимфа — пластинка для наружной связки, пм — передний мускул-замыкатель, смл — синус мантийной линии, ся — ямка для внутренней связки, ц — шиток

нические двустворки, жившие среди коралловых рифов и достигавшие иногда крупных размеров (до 1,5 м в высоту).

В кайнозойе продолжается расцвет двустворчатых, разнообразие и количество которых еще более увеличиваются. Особенно широкое развитие получают гетеродонты.

В кайнозойе двустворчатые наряду с брюхоногими, фораминиферами и остракодами являются важнейшими группами, ископаемые остатки которых имеют большое значение для расчленения палеогеновых и неогеновых отложений, а в ряде случаев и четвертичных.

В настоящее время двустворчатые широко распространены во всех морях, солонатоводных и пресноводных бассейнах (рис. 104). Большинство двустворчатых ведет бентосный зарывающийся или полужарывающийся образ жизни; часть прикрепляется к подводным предметам при помощи биссуса (мидии), часть — путем цементации к твердому субстрату (устрицы); многие передвигаются при помощи ноги (лимы, кардиумы); некоторые сверлят древесину (тередо-древоточцы) и даже

горные, преимущественно известковые, породы (фолады — камнеточцы); иногда свободно лежат на дне на одной из створок; наконец, небольшая группа двустворок способна плавать на короткие расстояния, с силой выталкивая воду из мантийной полости через два отверстия в

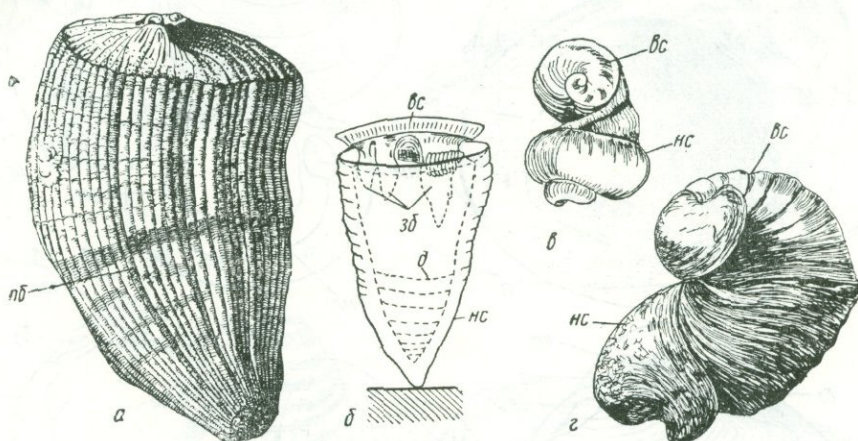


Рис. 103. Отряд Rudistae: а — б — *Hippurites* (поздний мел): а — внешний вид, б — схема строения раковины; в — *Requienia* (мел); г — *Dicerias* (поздняя юра); вс — верхняя створка, д — днища, зб — зубы, нс — нижняя створка, пб — продольные борозды

мантии около ушек (пектениды). Характер захоронения двустворок связан с условиями обитания и их образом жизни. Двустворчатые моллюски имеют большое значение для восстановления условий их прежнего обитания: глубины бассейна, солености, температуры и т. д.

КЛАСС ГОЛОВОНОГИЕ (CERPHALOPODA)

Головоногие — наиболее высокоорганизованные двустороннесимметричные моллюски с хорошо обособленной головой и сложно дифференцированной ногой. Часть ноги превратилась в воронку, другая — в щупальца. Воронка состоит из двух лопастей или имеет вид трубки; она служит для удаления использованной при жаберном дыхании воды, а также для вывода экскрементов и половых продуктов. Кроме того, воронка используется головоногим моллюском при движении — вода периодически выталкивается с силой через узкое отверстие воронки и моллюск движется реактивно, толчками, задним концом вперед. У одних форм (наутилоидеи) щупальца многочисленные (до 100), но небольших размеров, у других (кальмары, осьминоги) — малочисленные (8—10) и носят название рук. Руки мускулисты, подвижны, снабжены присосками или крючочками и служат для передвижения, защиты или нападения.

Современные головоногие очень подвижные хищники, живут в нормальносоленых морях и представлены сравнительно небольшим числом видов (до 650). К ним относятся осьминоги, кальмары, каракатицы, спирулы, аргонавты, «жемчужные кораблики», или наутилусы. С другой стороны древние, вымершие головоногие насчитывали свыше 10 000 видов. Большинство вымерших головоногих моллюсков и только один современный, наутилус, имели раковину, представляющую собой трубку, замкнутую на одном конце и открытую на другом. Рако-

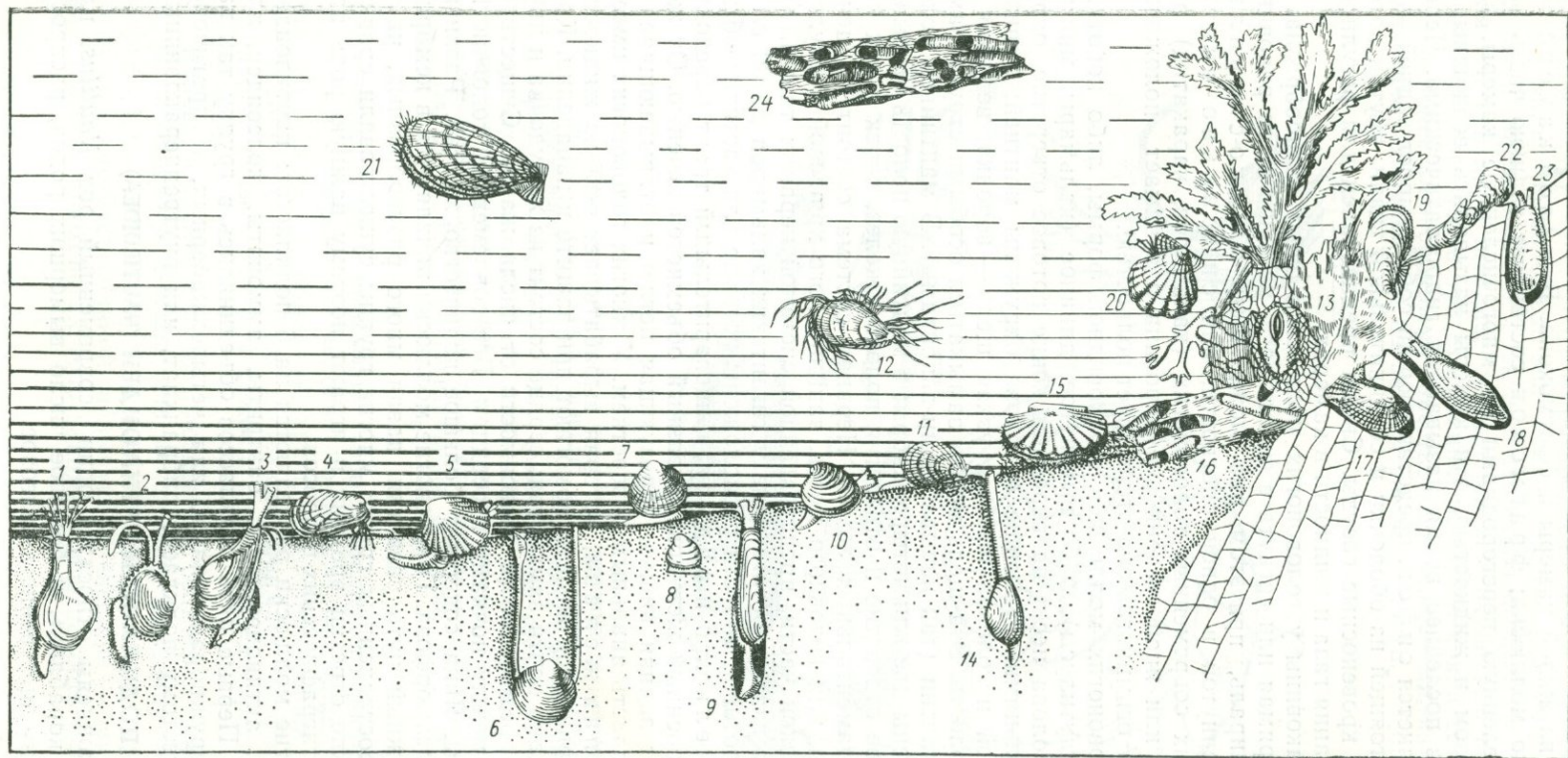


Рис. 104. Образ жизни некоторых современных морских двустворчатых моллюсков (схема). Зарывающиеся в осадок: 1 — *Cuspidaria*, 2 — *Abra*, 3 — *Leda*, 6 — *Thyasira*, 8 — *Nucula*, 9 — *Ensis*, 14 — *Mya*; прикрепляющиеся биссусом: 4 — *Modiolus*, 19 — *Mytilus*, 17 — *Arca*, живущая в трещинах скалистых грунтов; ползающие по дну: 5 — *Cardium*, 7 — *Glycymeris*, 10 — *Venus*; ведущие разнообразный образ жизни: 11 — 13 — *Lima*: 11 — на грунте, 12 — в момент кратковременного плавания, 13 — в «гнезде», построенном из нитей биссуса, 15 — *Pecten*, свободно лежащий на дне, 20—21 — *Chlamys*: 20 — молодая особь, прикрепленная биссусом к водоросли, 21 — взрослая особь в момент кратковременного плавания; древоточцы: 16 — *Teredo*, 24 — *Xylophaga*; камнеточцы: 18 — *Barnea*, 23 — *Lithophaga*; прирастающие к грунту: 22 — *Ostrea*

вина состоит из жилой камеры и фрагмокона. В жилой камере помещалось тело моллюска; фрагмокон составляет заднюю часть раковины, разделенную перегородками на многочисленные камеры, заполненные газом и жидкостью; эти камеры назывались воздушными, газовыми, а в последнее время называются гидростатическими. Через все камеры тянется сифон, представляющий собой вырост задней части тела и состоящей из оболочки и соединительной ткани, внутри которой проходят кровеносные сосуды. Сифон предназначен для регулирования содержания газа и жидкости в камерах.

Форма раковины у головоногих моллюсков очень разнообразна: у многих она прямая или согнута в форме рога, но чаще всего раковина свернута в спираль, при этом она может быть плоско-спиральной, или свернутой в одной плоскости, или спирально-винтовой. У многих современных головоногих (кальмаров, каракатиц) раковина в той или иной степени редуцирована и занимает положение внутри тела. У осьминогов она отсутствует полностью.

Тело головоногих моллюсков мешковидной формы, либо короткое (осьминоги, наutilus), либо вытянутое, длинное (кальмары, многие аммониты). Голова несет на переднем конце ротовое отверстие, окруженное щупальцами. Туловище и голова окружены мантией; внизу, между мантией и головой имеется узкая щель — воронка, ведущая в мантийную полость. Эта щель может замыкаться особыми структурами туловища и мантии (так называемыми запонками). В мантийной полости расположены две или четыре жабры; в мантийную полость открываются: анальное отверстие и отверстия половых желез, почек и так называемых нидаментальных желез. Нервная система состоит из центральной части, или головного мозга, защищенного хрящевой капсулой, и периферической части, представленной системой нервных тяжей. Хорошо развиты глаза, достигающие у гигантских кальмаров до 30 см в диаметре. В ротовой полости расположены роговые или частично обызвествленные челюсти и радула; пищеварительный тракт переходит в сложно устроенный желудок, связанный объемистой печенью. От желудка отходит задняя кишка, образующая петлю и открывающаяся в мантийную полость анальным отверстием. У многих головоногих имеется чернильная железа, которая вырабатывает особую жидкость; выделения чернильной железы помогают при защите и нападении. Кровеносная система почти замкнутая; сердце состоит из желудочка и двух или четырех предсердий (в зависимости от числа жабр). Существует тесная связь между почками и сердцем. Все современные головоногие раздельнополы. Яйца содержат большое количество желтка. Развитие прямое без метаморфоза. Головоногие моллюски появляются в кембрии, проходят сложный путь развития, давая много разнообразных, часто широко распространенных групп; многие группы существовали сравнительно короткие отрезки времени и играют поэтому важную роль при решении стратиграфических вопросов.

Головоногие моллюски разделяются на 6 подклассов: наутилоидеи, эндоцератиты, актиноцератиты, бакриты, аммониты, колеоидеи, или дибранхиаты. Первые пять подклассов объединялись в группу так называемых, наружнораковинных, или четырехжаберных, и противопоставлялись шестому подклассу дибранхиат, или внутреннераковинных.

ПОДКЛАСС НАУТИЛОИДЕИ (NAUTILOIDEA)

К наутилоидеям относятся один современный род *Nautilus*, или «жемчужный кораблик», и большое число вымерших родов, распространенных преимущественно в палеозое.

О строении мягкого тела наутилоидей можно судить по современному наutilusу (рис. 105). Короткое тело окружено мантией, вокруг рта на голове расположено большое количество (до 100 и более) тонких щупалец, лишенных присосок и сидящих на особых выростах. Основания верхней пары щупалец срастаются в мускулистый капюшон, который закрывает устье при втягивании переднего конца тела в раковину. Рот снабжен клювовидными известковыми челюстями, известными в ископаемом состоянии под названием ринхолитов. На брюшной стороне

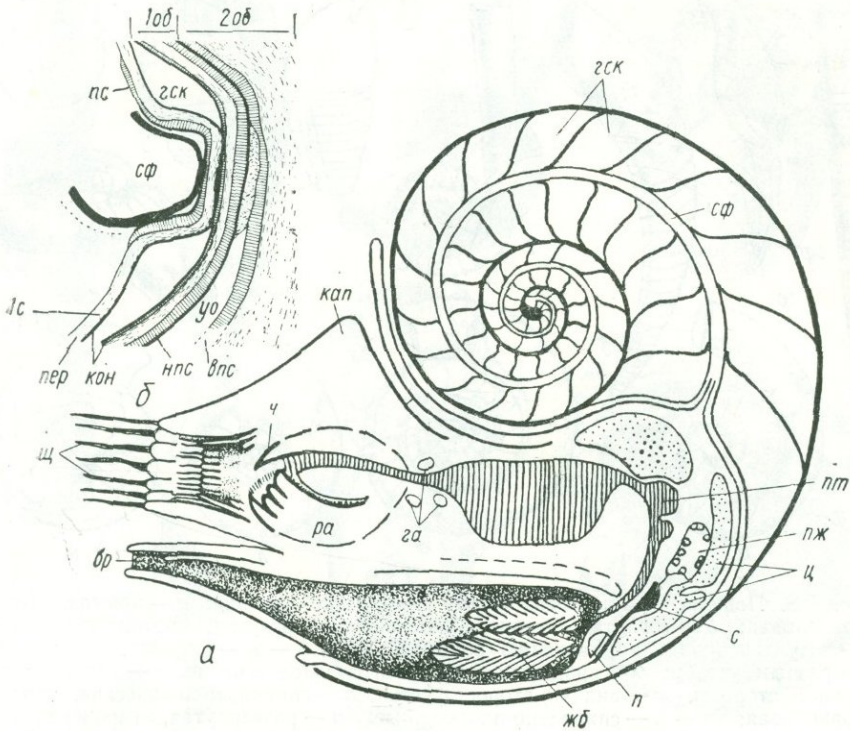


Рис. 105. Подкласс Nautiloidea: а — схема строения современного наutilusа; б — строение начала спирали; впс — внутренний призматический слой, вр — воронка, га — ганглии, гск — гидростатическая камера, жб — жабры, кап — капюшон, кон — конхиолиновый слой, нпс — наружный призматический слой, 1 об, 2 об — первый, второй обороты, п — почка, пер — перламутровый слой, пж — половая железа, пс — призматический слой, пт — пищеварительный тракт, ра — радула, с — сердце, 1 с — первая септа, сф — сифон, уо — umbilicalное отверстие, ц — целом, ч — челюсти, щ — щупальца

не, соответствующей наружной стороне последнего оборота, находится воронка. В мантийной полости 4 жабры. Глаза бокаловидные. В голове расположен Н-образный хрящ, поддерживающий центральную часть нервной системы. Тело моллюска занимает $\frac{1}{3}$ оборота раковины и прикрепляется к ней при помощи двух мускулов, расположенных по бокам тела.

Раковина заята в одной плоскости и состоит обычно из трех объемлющих оборотов. Внешне она напоминает раковину некоторых брюхоногих, но, в отличие от них, вогнутая внутренняя сторона у головоногих соответствует спинной, а выпуклая внешняя — брюшной стороне животного. У брюхоногих тело занимает всю полость раковины, все ее

обороты, а у наutilusоидей — только жилую камеру, остальная же часть раковины разделена перегородками на гидростатические камеры.

В центре каждой вогнутой перегородки у наutilusоидей имеется отверстие с отогнутыми назад краями, получившими название септалных, или перегородочных, трубок, через которые проходит сифон. Между септалными трубками расположены соединитель-

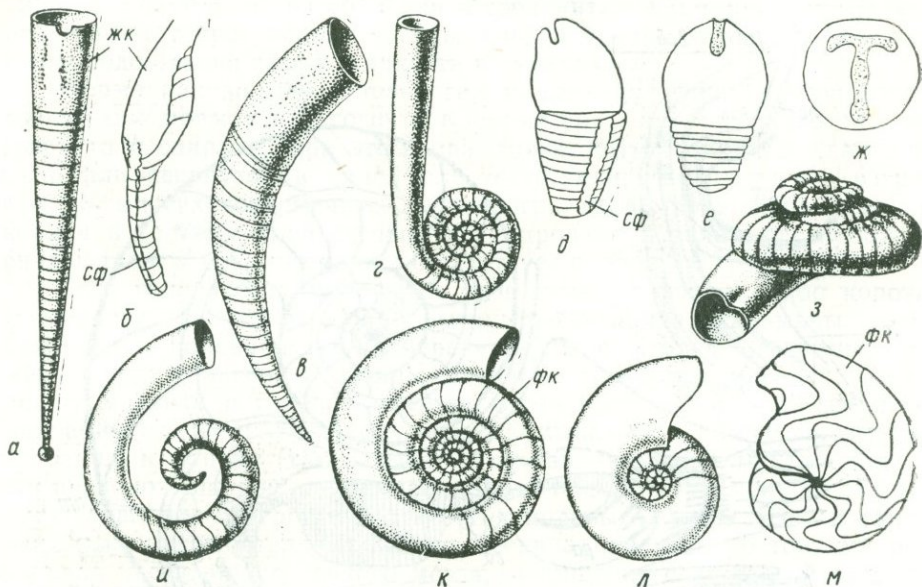


Рис. 106. Подкласс Nautiloidea. Форма и строение раковин: а — прямая, ортоцераконовая; б — согнутая, аскоцераконовая; в — согнутая, циртоцераконовая; г — литуитиконовая (по названию рода *Lituites*); д — ж — ширококоническая с Т-образным устьем; д — ж — продольное дорсовентральное сечение, е — вид с вентральной стороны, ж — вид со стороны устья; з — спирально-коническая, трохоцераконовая; и — м — спирально-плоскостные: и — развернутая, гиросцераконовая, к — эволютная, л — полуинволютная, м — инволютная; на всех раковинах видны жилая камера (жк) и фрагмакон (фк); сф — сифон

ные кольца, охватывающие сифон. Перегородочная линия наutilusоидей — линия, по которой перегородки прикрепляются изнутри к раковине (за редчайшими исключениями), сравнительно простая (почти прямая или слабоволнистая) и может наблюдаться только на ядрах после снятия раковинного слоя.

О размножении и индивидуальном развитии современного наutilusа известно сравнительно мало. Самка приклеивает относительно крупные яйца (до 25—30 мм) к различным подводным предметам. Из оплодотворенного яйца выходит молодая особь, обладающая тонкой раковинкой диаметром до 25 мм, состоящей из одного оборота и покрытой нежной сетчатой, так называемой юношеской скульптурой. Эмбриональная раковина состоит из жилой камеры и нескольких гидростатических. При образовании первого оборота спираль свертывается не очень плотно, оставляя так называемые пупковое, или умбиликальное, отверстие. В первой гидростатической камере, имеющей форму полумесяца, начинается сифон, который тонким тяжем прикрепляется изнутри к раковине. По мере своего роста наutilus надстраивает свою

раковину. Скульптура последующих оборотов отличается от юношеской скульптуры эмбриональной раковины.

Различают несколько форм раковин: прямая, или ортоцераконовая, согнутая — аскоцераконовая, или циртоцераконовая, литуитиконовая — первые обороты свернуты в плоскую спи-

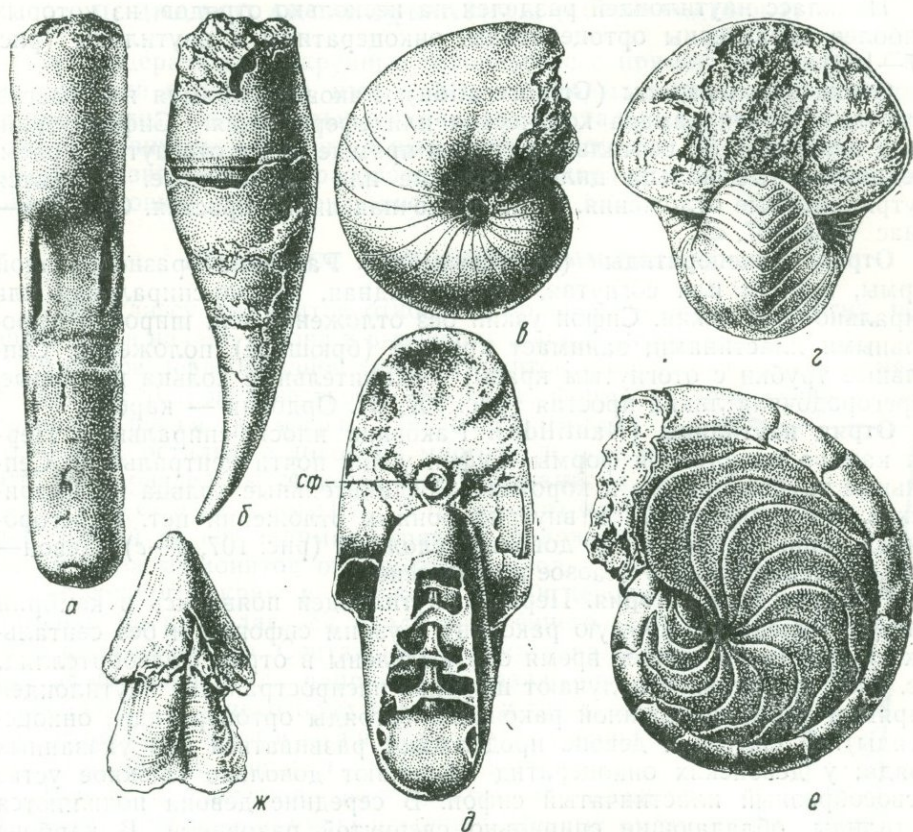


Рис. 107. Подкласс Nautiloidea: а — отряд Orthoceratida, *Orthoceras* (ордовик); б — отряд Oncoceratida, *Poterioceras* (карбон); в — г — отряд Nautilida: в — г — *Ehippioceras* (карбон — пермь), д — е — *Aturia* (палеоген — неоген); ж — ринхолит; сф — сифон

раль, остальная часть раковины прямая, раковины, имеющие вид несомкнутой спирали, плоско-спиральные с соприкасающимися оборотами (эволютные), плоско-спиральные с объемлющими оборотами (инволютные) и спирально-конические, или трохоцераконовые. Поперечное сечение оборотов раковин также крайне разнообразно (рис. 106).

Поверхность раковин бывает гладкой или скульптурированной. Скульптура представлена поперечными или продольными ребрами, крупными или мелкими, толстыми или тонкими; реже ребра снабжены бугорками и шипами. На поверхности часто различимы линии нарастания, указывающие на очертания устьевого края.

Важное систематическое значение имеют положение сифона и строение септальных трубок. Сифон у наутилоидей занимает преимущественно срединное, реже краевое положение.

Септальные трубки либо зачаточные (практически отсутствуют), либо короткие и прямые, либо короткие с отогнутым краем; между перегородками сифон окружен так называемыми соединительными кольцами, которые могут быть прямыми, веретенообразными или четковидными. Иногда внутренняя полость сифона заполнена продольными пластинами (подобно септам кораллов).

Подкласс наутилоидей разделен на несколько отрядов, из которых наиболее характерны ортоцератида, онкоцератида и наутилиды (рис. 107—108).

Отряд ортоцератида (Orthoceratida). Раковина прямая или слегка согнутая. Первая камера коническая или сферическая. Сифон узкий, почти центральный; септальные трубки прямые или с отогнутым краем. Соединительные кольца цилиндрические или четковидные. Имеются внутрикамерные отложения. Перегородочная линия простая. Ордовик—триас (рис. 107, а).

Отряд онкоцератида (Oncoceratida). Раковина разнообразной формы, прямая или согнутая, бочонковидная, плоско-спиральная или спирально-коническая. Сифон узкий без отложений или широкий с продольными пластинами; занимает краевое (брюшное) положение. Септальные трубки с отогнутым краем; соединительные кольца выпуклые. Перегородочная линия простая (рис. 107, б). Ордовик — карбон.

Отряд наутилиды (Nautilida). Раковина плоско-спиральная. Первая камера полулунной формы. Сифон узкий почти центральный. Септальные трубки прямые и короткие. Соединительные кольца цилиндрические. Внутрикамерных и внутрисифонных отложений нет. Перегородочная линия от простой до довольно сложной (рис. 107, в—е). Девон—ныне, особенно много в мезозое и палеогене.

Геологическая история. Первые наутилоидеи появились в кембрии и имели маленькую прямую раковину с узким сифоном и без септальных трубок (в настоящее время они выделены в отряд фольбортеллид, рис. 108). В ордовике получают широкое распространение наутилоидеи с прямой довольно крупной раковиной (отряды ортоцератида, онкоцератида). В силуре и девоне продолжают развиваться оба указанных отряда; у девонских онкоцератид возникают довольно сложное устье и своеобразный пластинчатый сифон. В середине девона появляются наутилиды, обладающие спирально свернутой раковиной. В карбоне вымирают онкоцератида, а в триасе — ортоцератида. В юре, мелу и палеогене наутилиды остаются единственным, но довольно широко распространенным отрядом наутилоидей, число их видов постепенно сокращается и до наших дней доживает только один род, обитающий в морях Индонезии и прилегающих к ней частях Тихого и Индийского океанов. Современный *Nautilus* — хищник, ведущий преимущественно бентосный образ жизни. После гибели животного пустые раковины очень долго сохраняют плавучесть и течениями могут переноситься на огромные расстояния, вплоть до Японских островов.

ПОДКЛАСС ЭНДОЦЕРАТИТЫ (ENDOCERATOIDEA)

Эндоцератида — вымершие крупные головоногие, обладавшие прямой раковиной, длина которой у некоторых представителей достигала 3—4,5 м. Широкий и сложный сифон занимает краевое положение. В широком сифоне, диаметром составляющем $\frac{1}{3}$ диаметра раковины, по-видимому, помещалась часть внутренних органов. Септальные трубки были от коротких до очень длинных, превышавших в 1,5—2 раза высоту гидростатической камеры и проходивших через 1—2 камеры. Вдоль септальных трубок расположены соединительные кольца. По-

лость широкого сифона заполнена многочисленными известковыми конусами (септальные конусы), вставленными один в другой; через вершины конусов проходит узкий канал круглой или овальной формы (рис. 109). Эндоцератиты вели, видимо, придонный образ жизни и были распространены только в ордовике.

ПОДКЛАСС АКТИНОЦЕРАТИТЫ (АСТИНОЦЕРАТОИДЕА)

Актиноцератиты — крупные головоногие с прямой раковиной. Сифон широкий и сложный, имеющий у некоторых актиноцератит систему продольных и радиальных каналов. Септальные трубки короткие и отогнуты внутрь, соединительные кольца выпуклые. Известны внутрисифонные известковые образования. Актиноцератиты были распространены от ордовика до карбона (рис. 110).

ПОДКЛАСС АММОНИТЫ (АММОНОИДЕА)

К подклассу аммонитов относится большое число головоногих, появившихся в начале девона и вымерших в конце мела.

Длинное червеобразное тело аммонитов помещалось, как и у наутилоидей, в тонкой известковой раковине, форма которой очень разнообразна. Жилая камера занимала от 0,50 до 1,5—2 оборотов; остальные довольно многочисленные обороты были разделены тонкими перегородками на гидростатические камеры. В отличие от наутилоидей тонкий сифон занимал краевое положение: у большинства аммонитов он проходил вдоль наружного (брюшного) края и только у позднедевонских климений он располагался вдоль внутреннего (спинного) края раковины. Септальные трубки у палеозойских аммоноидей были направлены назад — ретроанитовые, у некоторых пермских и триасовых — в обе стороны — амфианитовые, а у большинства мезозойских — вперед — проанитовые.

Аммониты произошли, по-видимому, от бактритов (рис. 111), имевших прямую раковину. Первые аммониты имели вначале изогнутую, затем спирально свернутую раковину, состоящую из несоприкасающихся оборотов; позднее обороты стали соприкасаться, но еще долго сохранялось умбиликальное отверстие.

У большинства аммонитов раковина была спирально-плоскостной и состояла из многих оборотов спирали. У некоторых юрских и многих меловых видов она имела разнообразную форму: прямую, крючкообразную, улитковидную и др. Плоско-спиральная раковина отличалась также большим разнообразием — у одних аммонитов она состояла из несоприкасающихся оборотов, у других обороты едва соприкасались, у третьих каждый последующий оборот в разной степени охватывал предыдущий. Диаметр раковины от нескольких миллиметров до 1 м. Известны раковины диаметром до 2 м. Поверхность раковины гладкая или скульптурированная. Скульптура обычно разнообразнее, чем у наутилоидей, и представлена ребрами, бугорками, шипами и т. д. Иногда наблюдаются поперечные пережимы раковины, которым соответствуют утолщения ее стенки. Пережимы и утолщения

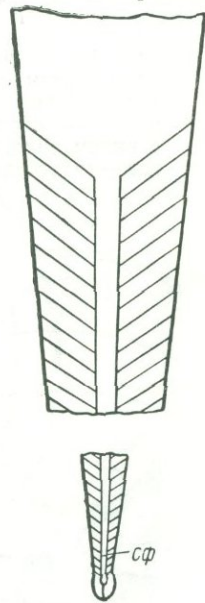


Рис. 108. Отряд Volborthellida, Volborthella (кембрий), схема строения раковины (размер до 10 мм), сф — сифон

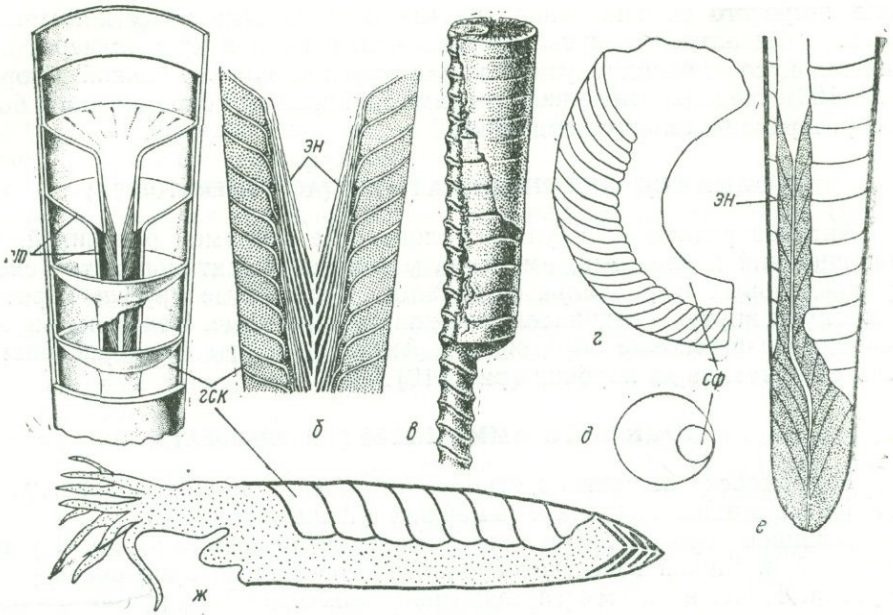


Рис. 109. Подкласс Endoceratoidea: а—б—схема строения раковины: а—часть фрагмокона, б—его продольное сечение; в—*Endoceras* (ордовик), внешний вид сбоку; г—д—*Cyrtendoceras* (ордовик): г—продольное сечение, д—поперечное сечение; е—схема строения раковины взрослой особи с рядом эндоконов; ж—схема взаимоотношения мягкого тела с раковиной; гск—гидростатическая камера, пт—перегородка с сифонными трубками, сф—сифон, эн—эндоконы

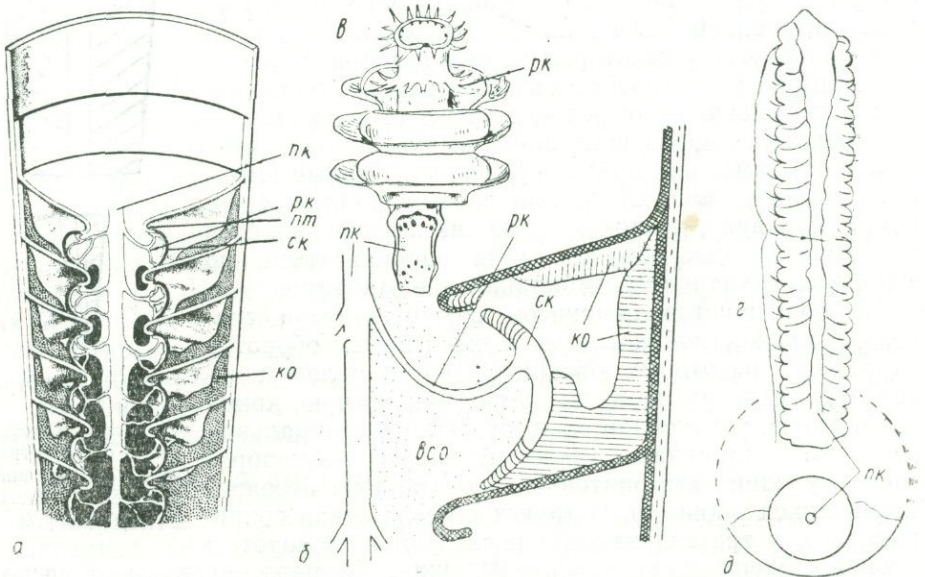


Рис. 110. Подкласс Actinoceratoidea: а—в—схема строения раковины актиноцератид: а—общий вид фрагмокона, б—строение одной камеры, в—реконструкция сифонной системы; г—д—*Armenoceras* (ордовик—силур): г—продольное сечение сифона, д—поперечное сечение; всо—внутрисифональные отложения, ко—камерные отложения, пк—продольный канал, пт—перегородки и сифонные трубки, рк—радиальный канал, ск—соединительное кольцо

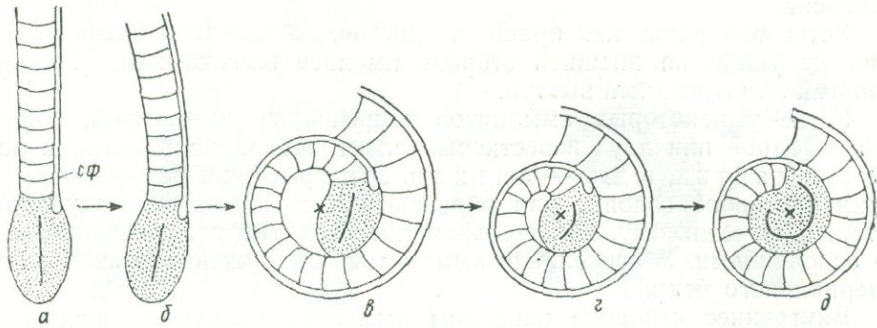


Рис. 111. Предполагаемый путь возникновения и развития аммонитов (б — д) от бактрифов (а): а — *Lobobactrites* (девон), б — *Anetoceras* (ранний девон), в — *Gyroceratites* (ранний и средний девон), г — *Anarcestes* (ранний и средний девон), д — *Agoniatites* (средний девон); точками показана начальная камера, крестиком — положение оси навивания; сф — сифон

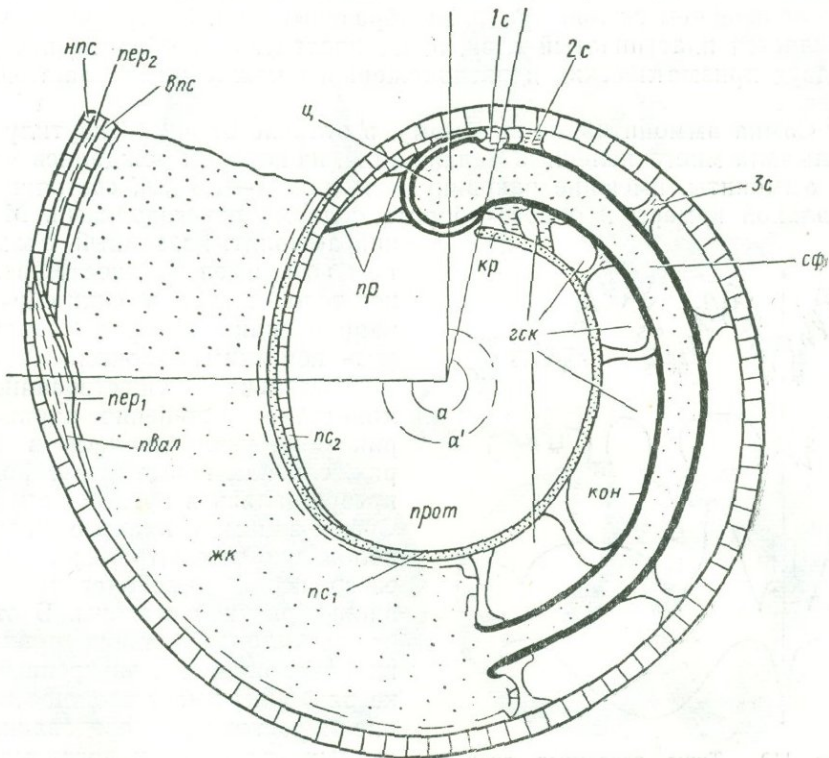


Рис. 112. Схема строения протоконха и первого оборота у свернутых аммонитов: а — угол первичного валика (предлагаемый вариант измерения), а' — угол первичного пережима (по Гранжану), впс — внутренний призматический слой, гск — гидростатические камеры, жк — жилая камера, кон — конхиолиновый слой, кр — кромка, нпс — наружный призматический слой, пвал — первичный валик, пер₁, пер₂ — первичный, вторичный перламутровые слои, пр — просифон, прот — протоконх, пс₁, пс₂ — первый, второй призматические слои, 1с, 2с, 3с — первая, вторая, третья септы, сф — сифон, ц — цекум

устьевого края возникали в связи с периодическими остановками роста моллюска.

Устье раковины, как правило, простое, но иногда с боков развиты длинные ушки; на внешней стороне имелась выемка или, наоборот, длинный лопатовидный выступ.

Устье у некоторых аммонитов закрывалось крышечкой, состоявшей из одной или двух известковых пластинок. Одна пластинка называется апаптих, а две — аптихи. Эти крышечки располагались на верхней стороне головы; они образовывались капюшоном щупальцев, которые, по-видимому, как у современного наутилуса, срастались своими основаниями. У нескольких аммонитов обнаружены остатки радулы и чернильного мешка.

Внутреннее строение раковины аммонита отличается рядом особенностей (рис. 112). Спираль раковины начинается обособленной начальной камерой, или протоконхом, шаровидной или валикообразной формы, диаметром 0,3—0,7 мм. Протоконх построен из призматического слоя. Первый оборот, охватывающий начальную камеру, гладкий, без скульптуры, заканчивается первичным валиком. Последующие обороты быстро увеличиваются в размерах, отличаясь от первого появлением скульптуры разнообразного типа. У первичного валика появляется пластинчатый слой, и все последующие обороты построены из двух призматических и расположенного между ними пластинчатого слоев.

Самка аммонитов, по-видимому, в отличие от самки наутилуса, откладывала многочисленные мелкие яйца, из которых рождались маленькие аммониты, имевшие раковину размером 1—1,5 мм, состоящую из начальной камеры и одного оборота с двумя перегородками. Маленький аммонит, названный аммонителлой, имел длинное червеобразное тело, сжатое в спино-брюшном направлении, которое заканчивалось коротким сифоном. Начав самостоятельное существование, аммонителла постепенно наращивала раковину, увеличивалась в размерах, строила новые перегородки и превращалась в зрелого аммонита. Сифон занимал вначале различное положение от центрального до краевого, позднее располагался только вдоль брюшной стороны. В отличие от наутилоидей, линия прикрепления перегородок к внутренней стенке раковины имеет сложное очертание и состоит из чередования выпуклых (седла) и вогнутых (лопасти) частей. Соответствующие элементы перегородок взаимосвязаны: седла соединены друг с другом

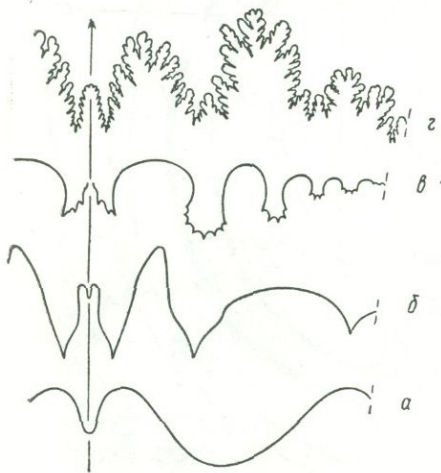


Рис. 113. Типы лопастных линий: а — агониатитовый, б — гониатитовый, в — цераитовый, г — аммонитовый

валиком, лопасти — неглубоким желобком. Взаимоотношения седел и лопастей отвечают определенной форме перегородки. Высказывается предположение, что возникновение сложного рельефа перегородок у аммонитов связано с перемещением сифона в краевое положение.

Внешний край, по которому перегородка соединяется с внутренней поверхностью раковины, образует лопастную линию (рис. 113).

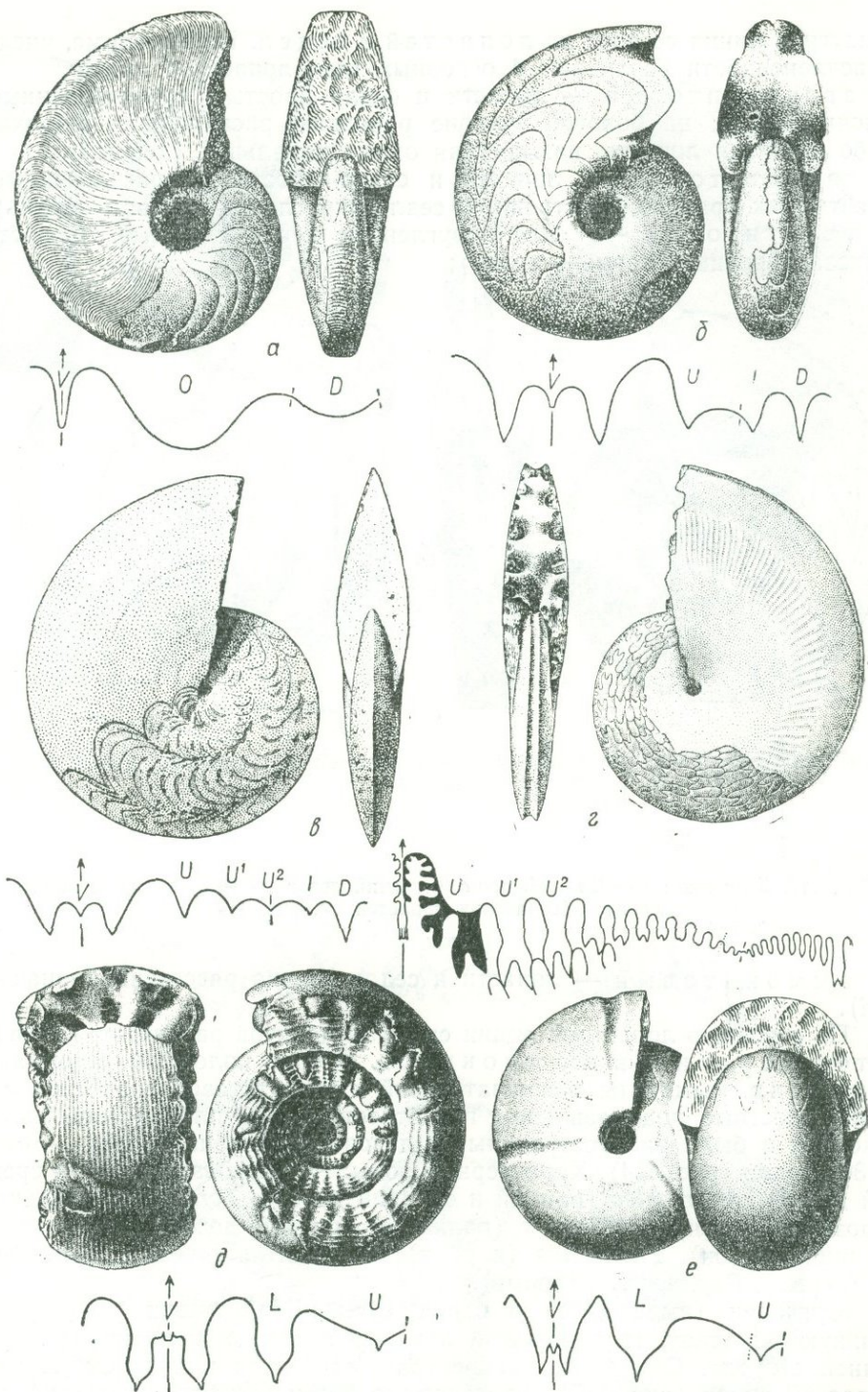


Рис. 114. Аммониты с агоннативой и гониативой лопастной линией: а — *Agoniatites* (ранний и средний девон), б — *Manticoceras* (поздний девон), в — *Timanites* (поздний девон), г — *Medlicottia* (пермь), д — *Paragastrioceras* (пермь), е — *Goniatites* (ранний и средний девон); лопасти: V — вентральная, O — омнилатеральная, L — боковая, U¹ — U² — умбиликальные, I — внутренняя, D — дорсальная

Лопастная линия состоит из лопастей и седел. По их форме, числу и расчлененности различают 4 основных типа лопастной линии:

агониаитовый — лопасти и седла простые, нерасчлененные, малочисленные; на боковой стороне раковины расположена широкая слабо вогнутая лопасть, называемая омнилатеральной (девон);

гониаитовый — лопасти и седла простые, нерасчлененные; лопасти, как правило, заостренные, седла округленные (девон—пермь);

цератитовый — седла округленные нерасчлененные, лопасти мелкозубчатые (пермь — триас);

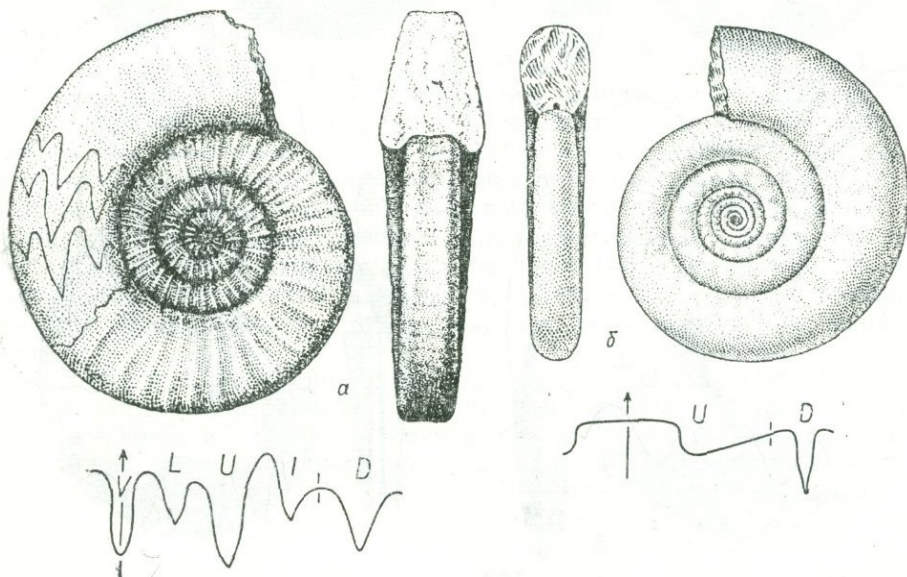


Рис. 115. Климени: а — *Gonioclymenia* (поздний девон), б — *Clymenia* (поздний девон); обозначения лопастей см. рис. 114

аммонитовый — лопасти и седла сильно рассечены (триас — мел).

По строению лопастной линии среди аммонитов различают гониаитов, цератитов и аммонитов. Особое положение занимают климени. Аммониты с агониаитовой и гониаитовой лопастной линией, известные под названием гониаитов, имели плоско-спиральную раковину и были распространены от девона до начала триаса — около 300 родов (рис. 114). Характерные роды: *Agoniatites* (ранний и средний девон), *Anarcestes* (ранний и средний девон), *Tornoceras* (средний и поздний девон), *Goniatites* (ранний и средний девон), *Prolecanites* (ранний карбон), *Pronorites* (карбон), *Medlicottia* (пермь), *Cyclolobites* (пермь), *Poranoceras* (пермь).

Климени (выделяются в отряд **Clymeniida**) имели плоско-спиральную раковину, гониаитовую лопастную линию и сифон на внутренней стороне. Они были распространены только в позднем девоне. Около 30 родов (рис. 115). Характерные роды: *Clymenia* (поздний девон), *Gonioclymenia* (поздний девон), *Wocklumeria* (поздний девон).

Аммониты с цератитовой лопастной линией (выделяются в отряд **Ceratitida**) также имели плоско-спиральную раковину, но, в отличие от гониаитов, обладали цератитовой лопастной линией. Пермь — триас. Около 400 родов (рис. 116). Характерные роды: *Otoceras* (ранний

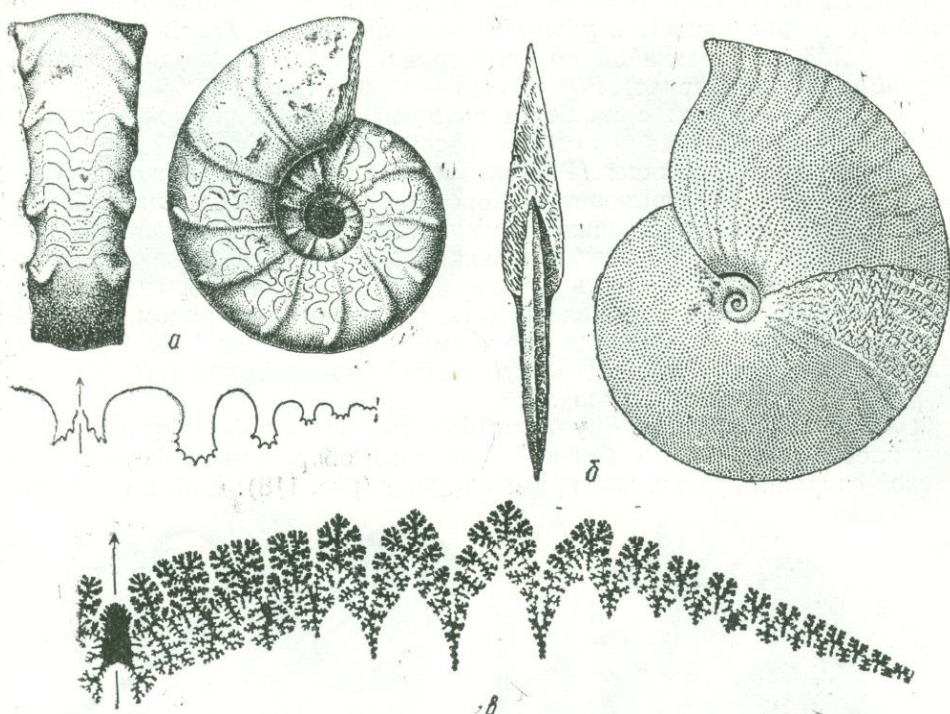


Рис. 116. Отряд Ceratitida: а — *Ceratites* (средний триас), б — в — *Pinacoceras* (поздний триас)

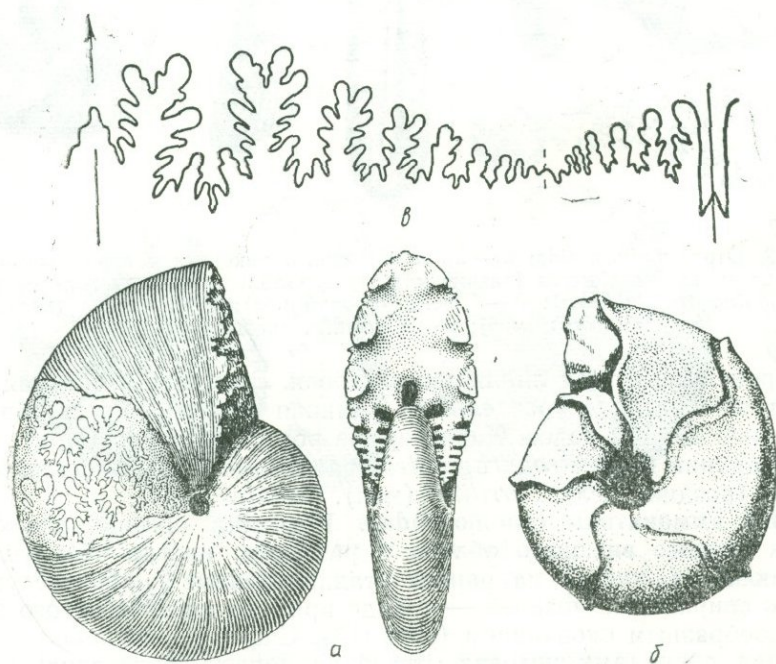


Рис. 117. Отряд Phylloceratida: а — *Phylloceras* (юра), б — *Sowerbuceras* (поздняя юра), в — лопастная линия *Salfeldiella* (мел)

триас), *Hedenstroemia* (ранний триас), *Meekoceras* (ранний триас), *Ceraticeras* (средний триас), *Clydonites* (поздний триас), *Tropites* (поздний триас), *Lobites* (средний и поздний триас), *Arcestes* (поздний триас), *Ptychites* (средний триас), *Pinacoceras* (поздний триас).

Среди аммонитов с наиболее сложной — аммонитовой — лопастной линией, выделяются три отряда, рассматриваемые ниже.

Отряд филлоцератиды (Phylloceratida). Раковина плоско-спиральная, чаще всего с объемлющими оборотами (рис. 117). Сифон на брюшной стороне. Лопастная линия аммонитовая. Седла заканчиваются округленными листообразными дольками и никогда не бывают двураздельными. Брюшная лопасть бутылеобразным срединным седлом разделена на две ветви. Боковая лопасть, расположенная рядом, трехраздельная, спинная с прямыми стенками. Триас — мел. До 30 родов. Характерные роды: *Monophyllites* (средний и поздний триас), *Phylloceras* (юра), *Phyllopachyceras* (мел).

Отряд литоцератиды (Lytoceratida). Раковина разнообразной формы: плоско-спиральная с малообъемлющими оборотами, в форме конической спирали, крючка или прямой трубки (рис. 118). Сифон на брюш-

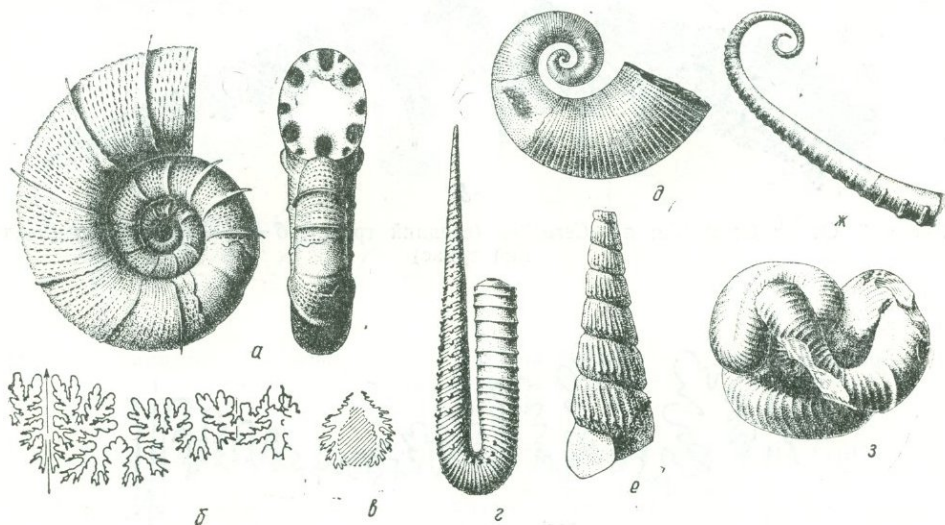


Рис. 118. Отряд Lytoceratida: а — *Lytoceras* (юра), раковина с воротниками; б — лопастная линия *Biasaloceras* (ранний мел); в — септальные крылья у литоцератид; г — *Hamulina* (ранний мел); д — *Pictetia* (ранний мел); е — *Turrilites* (мел); ж — *Anisoceras* (мел); з — *Nipponites* (поздний мел)

ной стороне. Лопастная линия аммонитовая. Брюшная и боковая лопасти, а также седла двураздельные; спинная лопасть крестообразная. Юра — мел. До 100 родов. Характерные роды: *Lytoceras* (юра), *Biasaloceras* (ранний мел), *Protetragonites* (ранний мел), *Gaudryceras* (мел), *Vaculites* (поздний мел), *Turrilites* (мел), *Hamites* (мел).

Отряд аммонитиды (Ammonitida). Раковина обычно плоско-спиральная разного внешнего облика и размеров; иногда обороты несоприкасающиеся, иногда на ранней стадии завитые в коническую или плоскую спираль, на поздней — в виде прямого или изогнутого ствола с крючкообразным окончанием (рис. 119). Сифон на брюшной стороне. Лопастная линия аммонитовая. Брюшная лопасть двураздельная; боковая — трехраздельная; спинная — сложно рассеченная. У некоторых поздне меловых аммонитид лопастная линия упрощенная — цератито-

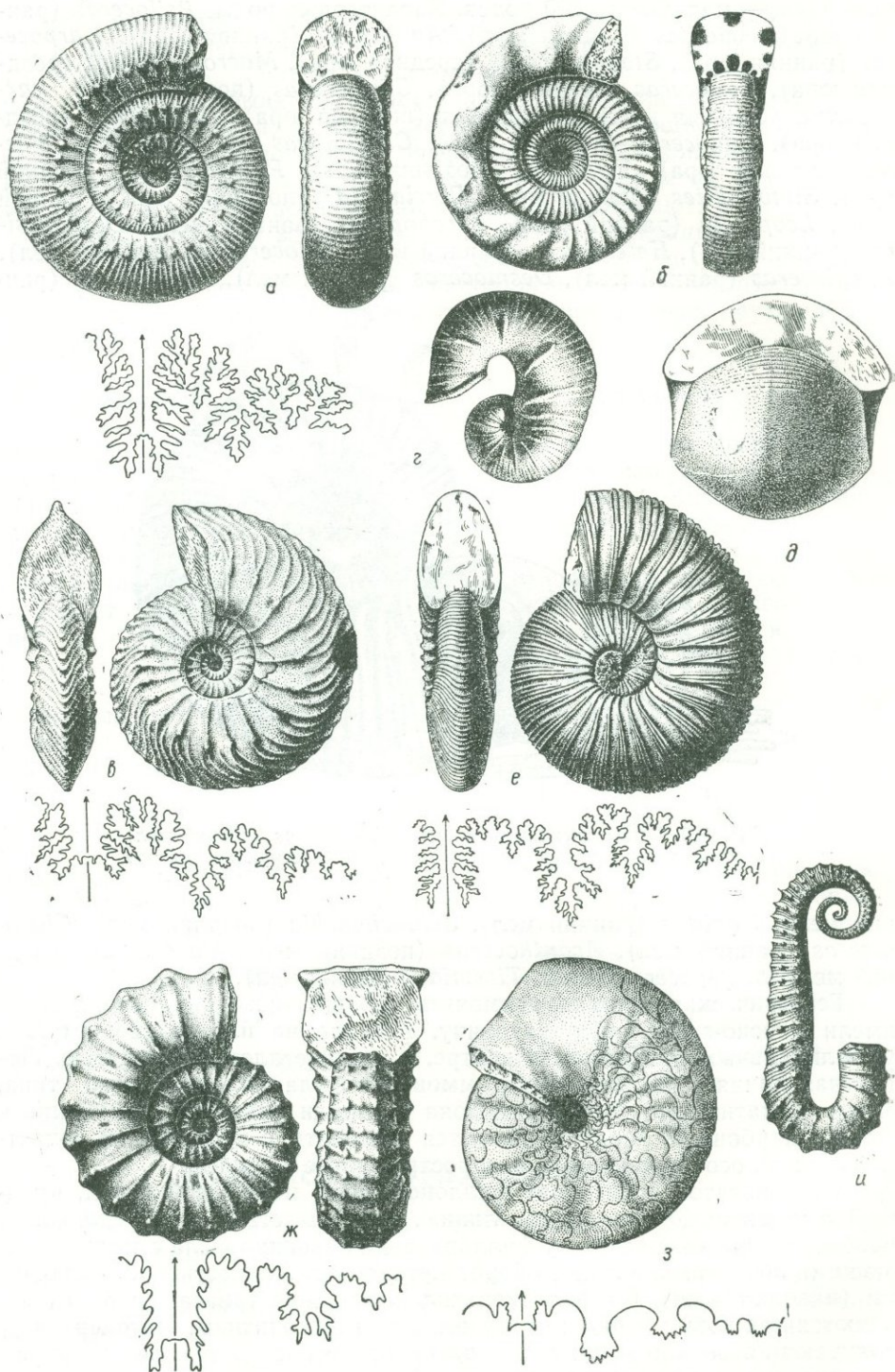


Рис. 119. Отряд Ammonitida: а — *Stephanoceras* (средняя юра); б — *Perisphinctes* (поздняя юра); в — *Cardioceras* (поздняя юра); е — *Scaphites* (мел); д — *Cadoceras* (поздняя юра); е — *Virgatites* (поздняя юра); ж — *Acanthoceras* (поздний мел); з — *Tissotia* (поздний мел); и — *Ancyloceras* (ранний мел)

вая. Юра — мел. Около 800 родов. Характерные роды: *Psiloceras* (ранняя юра), *Arietites* (ранняя юра), *Amaltheus* (ранняя юра), *Harposeras* (ранняя юра), *Stephanoceras* (средняя юра), *Macrocephalites* (поздняя юра), *Cadoceras* (поздняя юра), *Cardioceras* (поздняя юра), *Parkinsonia* (средняя юра), *Keplerites* (поздняя юра), *Haploceras* (поздняя юра), *Cadoceras* (поздняя юра), *Cardioceras* (поздняя юра), *Partes* (поздняя юра), *Virgatites* (поздняя юра), *Polyptychites* (ранний мел), *Simbirskites* (ранний мел), *Berriasella* (поздняя юра — ранний мел), *Leopoldia* (ранний мел), *Parahoplites* (ранний мел), *Deshayesites* (ранний мел), *Heteroceras* (ранний мел), *Crioceratites* (ранний мел), *Ancyloceras* (ранний мел), *Desmoceras* (ранний мел), *Holcodiscus* (ран-

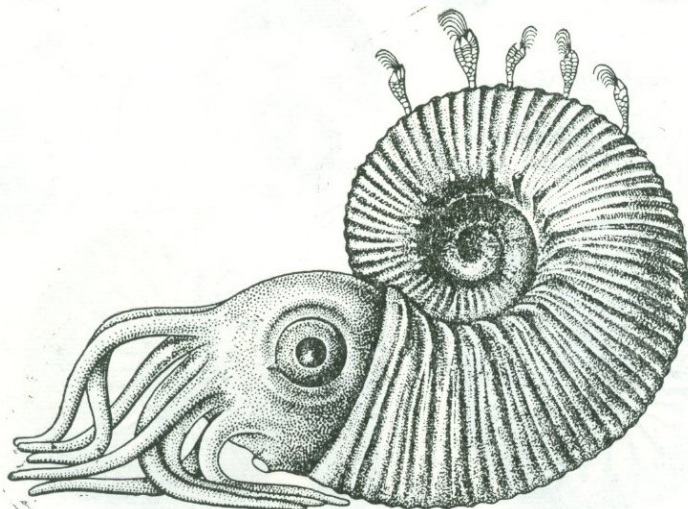


Рис. 120. Реконструкция аммонита *Chelonicerias* (ранний мел) с морскими уточками на раковине. Реконструкция автора

ний мел), *Hoplites* (ранний мел), *Schloenbachia* (поздний мел), *Chelonicerias* (ранний мел), *Acanthoceras* (поздний мел), *Vascoceras* (поздний мел), *Engonoceras* (мел), *Tissotia* (поздний мел).

Геологическая история. Аммониты, появившиеся в начале девона, имели плоско-спиральную раковину, вначале не плотно свернутую с умбиликальным отверстием в центре, а позднее плотно свернутую. Лопастная линия у самых первых аммонитов была агониатитового типа, затем гониатитового. В конце девона возникли климении, вымершие к началу карбона. В перми появляются аммониты с цератитовой лопастной линией, особенно широко распространенные в триасе.

От цератитов происходят филлоцератида, небольшой отряд, имевший аммонитовую лопастную линию, просуществовавший до конца мелового периода. Вначале у филлоцератид раковина была с малообъемлющими оборотами, позднее обороты становятся полностью объемлющими (инволютными). От филлоцератид на границе триаса и юры ответвляются два новых отряда: литоцератида и аммонитида. Литоцератида получают особенно широкое распространение в начале мелового периода, когда они приспосабливаются к различным условиям существования. Завоевание различных экологических ниш приводит к возникновению разнообразных раковин: прямых, крючкообразных, спирально-конических и т. д.

Отряд аммонитид занимал господствующее положение в морях юрского и мелового периодов и достиг огромного разнообразия. Аммонитиды также приспособились к разнообразным экологическим нишам жизни. Среди них были и хорошие пловцы, обладавшие обтекаемой дисковидной раковиной, и менее подвижные, плавающие вблизи дна (рис. 120) и, наконец, ползавшие по дну, подобно брюхоногим. Во вторую половину мелового периода количество аммонитид постепенно уменьшается и к концу периода они полностью вымирают.

Быстрая эволюция всего подкласса, хорошая сохранность и широкое географическое распространение делают аммонитов одной из важнейших групп ископаемых позднего палеозоя и особенно мезозоя.

В заключение сравним особенности строения раковин наутилоидей и аммонитов.

Наутилоидеи

Нет ясно выраженной начальной камеры
 Эмбриональная раковина с юношеской скульптурой диаметром 20—50 мм
 Сифон крупный простой, обычно занимает центральное положение
 Септальные трубки короткие или длинные, всегда направленные назад (ретрохоанитовые)
 Перегородочная линия простая или слабоволнистая
 Стенка раковины относительно толстая, скульптура сравнительно простая
 Жилая камера до $\frac{1}{2}$ оборота
 Кембрий — ныне

Аммониты

Начальная камера шаровидная или валиковидная
 Эмбриональная раковина гладкая диаметром 1,5—2 мм
 Сифон во взрослом состоянии всегда занимает краевое положение, вдоль брюшной, реже спинной (у климений) стороны
 Септальные трубки простые, у палеозойских родов ретрохоанитовые, у мезозойских — прохоанитовые, у части пермских и триасовых — амфихоанитовые
 Перегородочная, или лопастная, линия четырех типов: агониатитовая, гониатитовая, цератитовая и аммонитовая
 Раковина более тонкостенная с более разнообразной скульптурой
 Жилая камера от $\frac{1}{2}$ до $1\frac{1}{2}$ — 2 оборотов
 Девон — мел

ПОДКЛАСС БАКТРИТЫ (BACTRITOIDEA)

Бактриты — небольшая группа головоногих, распространенная от девона до перми; есть указания на находки бактритов в ордовике. Бактриты имели прямую или слабо изогнутую раковину, с круглым или овальным поперечным сечением (рис. 121). Стенка раковины иногда многослойная. Перегородки слабо вогнутые с простой перегородочной линией. Сифон занимает краевое положение. У брюшной стенки около сифона перегородочная линия образует узкую брюшную лопасть.

О строении мягкого тела и о размножении ничего не известно. Начальная камера полусферическая, отделяется от последующих камер пережимом. Предполагают, что бактриты произошли от наутилоидей и,

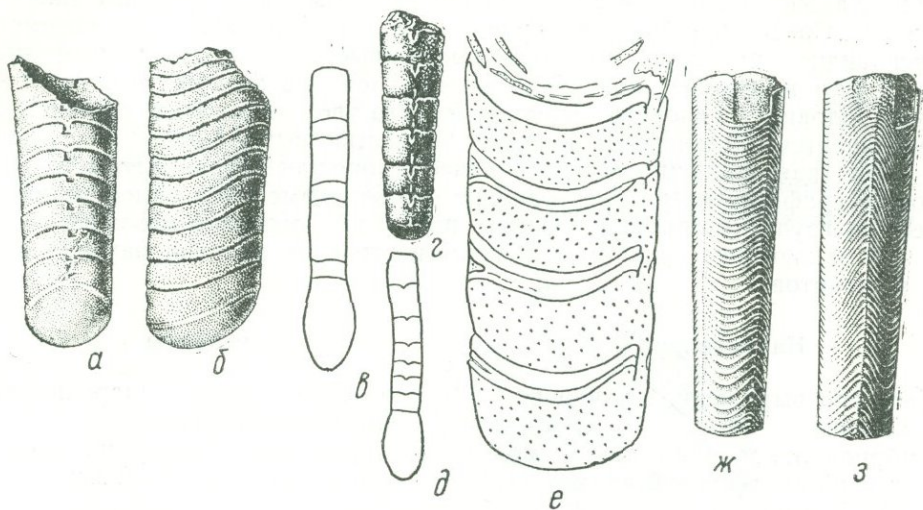


Рис. 121. Подкласс Vactritoidea: а — в — *Lobobactrites* (девон): а — вид с вентральной стороны, б — вид сбоку, в — протоконх и первые камеры; г — е — *Bactrites* (девон — пермь): г — вид с вентральной стороны, д — протоконх и первые камеры, е — продольное сечение (сифон справа); ж — з — *Pseudobactrites* (девон): ж — вид сбоку, з — вентро-латеральная часть

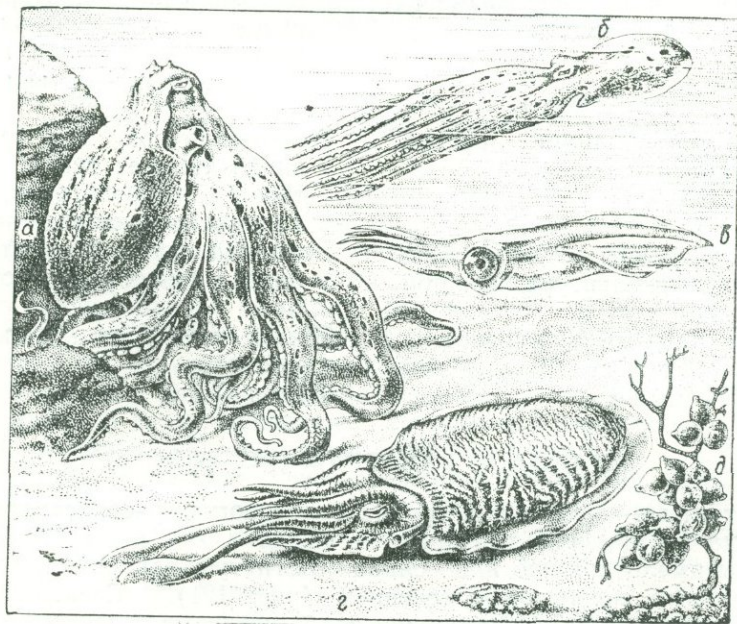


Рис. 122. Подкласс Coleoidea, современные представители: а — б — осьминог (*Octopus*), в — кальмар (*Loligo*), г — каракатица (*Sepia*), д — яйца каракатицы

в свою очередь, дали начало аммонитам и внутреннераковинным головоногим. Не исключена возможность, что бактриты относятся к внутреннераковинным.

ПОДКЛАСС КОЛЕОИДЕИ (COLEOIDEA), или ВНУТРЕННЕРАКОВИННЫЕ (ENDOCOSCHLIA)

К этому подклассу относится большинство современных головоногих, ведущих активно плавающий образ жизни и обладающих, как правило, внутренней, известковой или роговой раковиной; поэтому их называют внутреннераковинными. У осьминогов раковина отсутствует. Голова несет крупные глаза и 8 или 10 длинных рук, снабженных присосками или роговыми крючками. Рот вооружен роговыми челюстями. Тело мешковидное или сигаровидное, различных размеров. Длина тела гигантских кальмаров вместе с руками достигает 18 м. Тело снабжено плавниками. Кровеносная система замкнутая; в мантийной полости расположена одна пара жабр; имеется чернильный мешок. Все внутреннераковинные размножаются половым путем. Молодые особи, вышедшие из яйца, отличаются от взрослых только размерами.

В состав колеоидей входят 4 отряда: белемниты, теутиды, или кальмары; сепиды, или каракатицы; октоподы, или осьминоги (рис. 122).

Отряд белемниты (Belemnitida). К отряду белемнитов относятся вымершие внутреннераковинные головоногие, распространенные с карбона до палеогена. В ископаемом состоянии встречаются отпечатки тела, по которым установлено, что они имели большие руки (числом до 10) с крючками, плавники, крупные глаза, роговые челюсти; иногда сохраняется даже чернильный мешок.

Скелет белемнита состоит из фрагмокона, проостракума и ростра (рис. 123). Фрагмокон — коническая

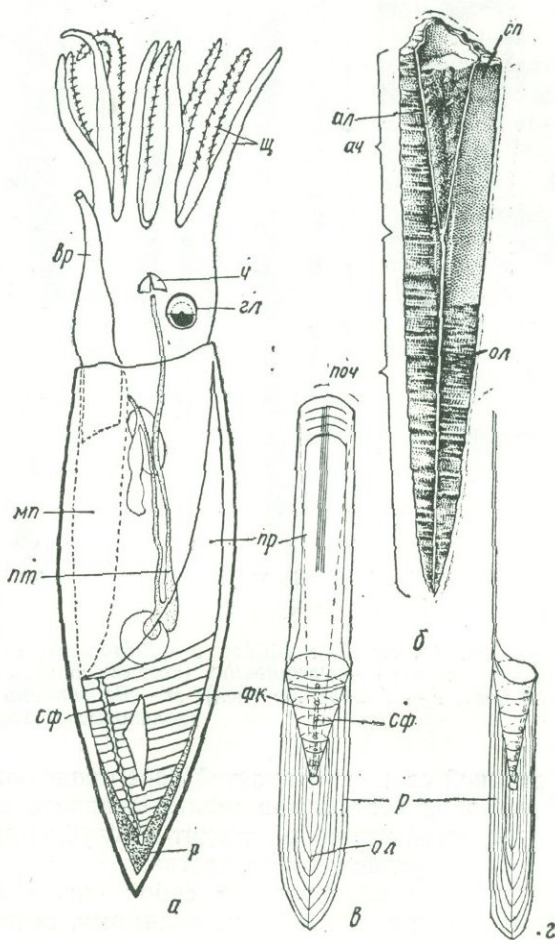


Рис. 123. Отряд Belemnitida: а — реконструкция *Belemnoteuthis syriaca* (поздний мел Сирии, по Роже); б — продольный разрез ростра; в — схема строения скелета; ал — альвеола, ач — альвеолярная часть ростра, вр — воронка, гл — глаз, мп — мантийная полость, ол — осевая линия ростра, пач — постальвеолярная часть ростра, пр — проостракум, пт — пищеварительный тракт, р — ростр, сп — спайка, сф — сифон, фк — фрагмокон, ч — челюсть, щ — щупальца с крючками

раковина, образованная тонкой известковой стенкой. Ее поверхность гладкая или продольнорребристая; иногда заметны линии нарастания, образующие языковидный изгиб на спинной стороне. Спинной край фрагмокона продолжался далеко за его передний край в виде широкой пластины, получившей название проостракума. Фрагмокон разделен перегородками на гидростатические камеры. По наличию сифона на

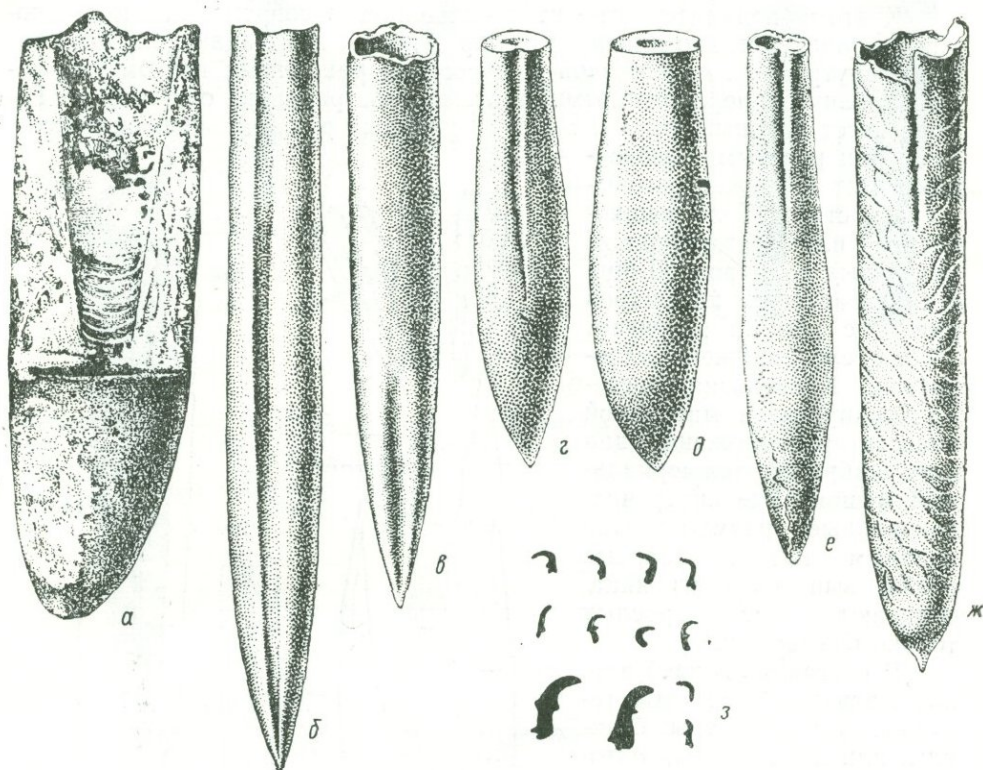


Рис. 124. Отряд Belemnitida: а — *Paleoceras* (ранний карбон); б — *Cyllindroteuthis* (поздняя юра); в — *Pachyteuthis* (поздняя юра); г — д — *Divalia* (поздняя юра — ранний мел); е — *Neohibolites* (мел); ж — *Belemnitella* (поздний мел); з — онихиты — конхиолиновые крючочки

брюшной стороне и простой перегородочной линии с брюшной лопастью фрагмокон белемнитов можно сравнить с раковиной бактригов. Фрагмокон своей вершиной входит в углубление — альвеолу, расположенную на переднем конце ростра.

Ростр представляет собой сигаровидное образование, облегающее фрагмокон. Ростр, по-видимому, возникал вокруг фрагмокона после того, как мантия обрастала его со всех сторон и своей внутренней поверхностью отлагала концентрические слои органического или известкового вещества. Только у небольшой группы раннеюрских белемнитов ростр был хитиновый. У всех остальных он состоял из кальцита и небольшой примеси органического вещества, придающего ему коричневую или янтарно-желтую окраску. Кристаллы кальцита располагались по радиусам, перпендикулярно поверхности ростра. По мере роста белемнита увеличивались размеры ростра, который все дальше выступал за начальную часть фрагмокона. На поперечном разрезе ростра видны концентрические кольца, на продольном — форма ростра на разных

стадиях его развития. Ростр имеет цилиндрическую или коническую, иногда сильно сдавленную с боков форму различных размеров: от длинного и тонкого до короткого и толстого (рис. 124). На поверхности ростра имеются продольные бороздки, из которых чаще всего более ясно выражена брюшная. При расколе ростра вдоль этой борозды между альвеолой и брюшной частью наблюдается иногда гладкая поверхность, называемая спайкой. У позднемеловых белемнитов в этом месте развивается брюшная щель. Поверхность ростра чаще всего гладкая или продольнорребристая, реже покрытая сетью тонких отпечатков, возможно отпечатков кровеносных сосудов.

Белемниты появляются в карбоне, но широкого распространения и разнообразия достигают в юре и мелу. Основная масса их вымирает в конце мела, а последние представители — в середине палеогена.

Отряд теутиды (Teuthida). Десять рук с присосками и крючочками; две руки длиннее остальных. Скелет в виде роговой или тонкой слабо обызвествленной пластинки, расположенной на спине, которая соответствует проостракуму белемнитов. Имеется чернильный мешок. Ископаемые крючочки описываются под названием онихитов (рис. 124, з). Юра — ныне. К теутидам относятся современные кальмары.

Отряд сепииды (Sepiida). Десять рук с присосками, но без крючочков. Скелет соответствует фрагмокону белемнитов. Раковина или спирально свернутая, с перегородками и сифоном на внутренней брюшной стороне, или в виде широкой овальной пластины, внутренняя полость которой разделена перегородками. Имеется чернильный мешок. Юра — ныне. К сепиидам относятся современные каракатицы.

Отряд октоподы (Octopoda). Восемь рук с присосками без стебельков. Раковина обычно отсутствует. У современного рода *Argonauta* самка значительно крупнее самца; она несет тонкостенную спирально свернутую известковую раковину, образованную особой железой, расположенной на дорсальной стороне двух больших щупалец. Раковина служит для защиты и вынашивания молодежи; она не гомологична раковине аммонитов и наутилоидей. Чернильного мешка нет. В ископаемом состоянии почти неизвестны. Мел — ныне. К октоподам относятся современные осьминоги. Отпечатки тела одного осьминога встречены в меловых отложениях Сирии.

Геологическая история. Геологическая история головоногих моллюсков (рис. 125) начинается в раннем кембрии первыми представителями, имевшими маленькую прямую раковинку (отр. *Volbortellida*), от которых возник крупный ствол наутилоидей, давший большое число представителей в ордовике и силуре. От наутилоидей в ордовике ответвились эндоцератиты, просуществовавшие только в ордовике, и актиноцератиты. Последние жили в силуре, девоне и в начале карбона вымерли. По-видимому, от наутилоидей в ордовике возникли бактриты, от которых в начале девона произошли аммониты, а позднее в карбоне — колеоидеи, или внутреннераковинные головоногие моллюски. Аммониты обладали радулой, похожей на радулу некоторых колеоидей, клювом и, возможно, небольшим числом рук (как показывают рентгеновские снимки некоторых аммонитов). Длительная эволюция аммонитов шла по пути усложнения лопастной линии от агониатитовой, через гониатитовую, цератитовую к аммонитовой, по пути изменения направления септальных трубок от ретрохоанитовых, через амфихоанитовые к прохоанитовым; по пути усложнения строения первой лопастной линии. Эволюция колеоидей шла по пути редукции скелета, от полного скелета белемноидей, состоящего из фрагмокона, проостракума и ростра, до сохранения только одного проостракума у теутид или сохране-

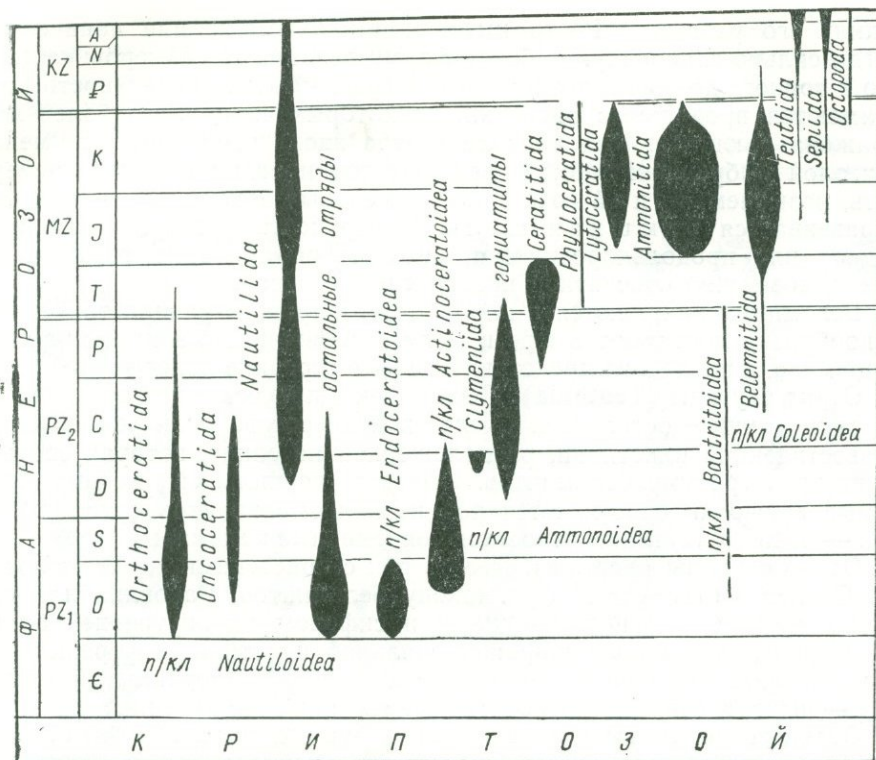


Рис. 125. Схема геохронологического распространения головоногих моллюсков

нии видоизмененного фрагмокона у сепиид или полной редукции скелета у октопод.

КЛАСС (?) ТЕНТАКУЛИТЫ (TENTACULATA)

Тентакулиты — палеозойские животные, обладавшие конической известковой раковиной, длиной от 1 до 80 мм, при диаметре до 6,5 мм (рис. 126, а—г). Раковина закрывалась чашевидной крышкой, которая сочленялась с раковиной особой пластинкой. Стенка раковины состоит из известкового слоя, прикрытого снаружи и изнутри органическим веществом. Сечение раковины круглое. Поверхность раковины гладкая или снабжена крупными поперечными кольцами и более мелкими промежуточными; у некоторых форм имеется большое количество пережимов, повторяющихся на внутренней стороне и придающих раковине четковидную форму. Морфологически раковина разделяется на две части: жилую камеру, в которой помещалось тело тентакулит, и камерную, состоящую из отдельных камер, разделенных перегородками. Раковина начиналась эмбриональной тонкостенной камерой, имеющей каплевидную или коническую форму.

В ископаемом состоянии тентакулиты встречаются в разнообразных морских осадках совместно с брахиоподами, криноидеями, аммонитами. Они встречаются в виде единичных экземпляров или образуя массовые скопления. Наличие камер и приуроченность к различным осадкам, от прибрежных мелководных до глубоководных и отлагавшихся в условиях сероводородного заражения, позволяют предполагать, что

тентакулиты обитали в пелагической зоне моря. Ордовик — девон. Характерные роды: *Tentaculites* (силур — девон), *Novakia* (девон), *Styliolina* (силур — девон).

КЛАСС (?) ХИОЛИТЫ (HYOLITHA)

Раковина двустороннесимметричная, удлинненно-коническая или удлинненно-пирамидальная, открытая с одного конца (рис. 126, *д—з*). Поперечное сечение круглое, овальное или многоугольное. Выделяются

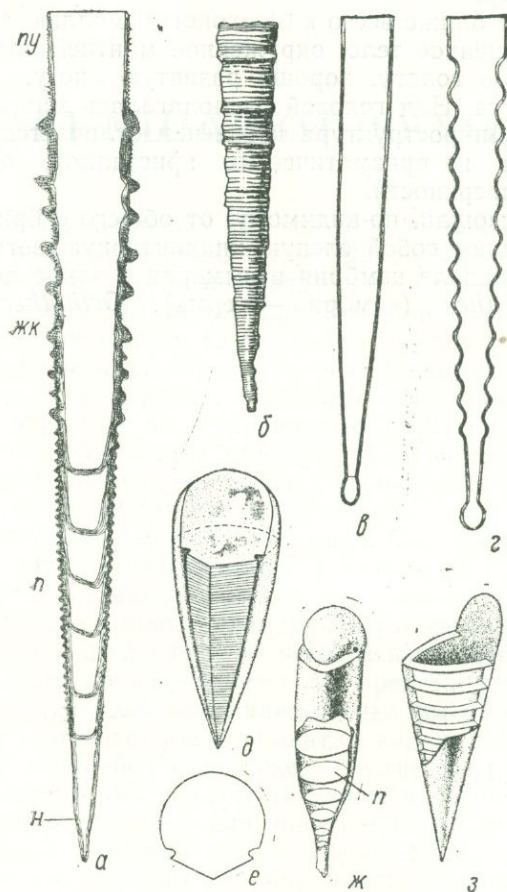


Рис. 126. Класс Tentaculata (*a—e*) и класс Hyolitha (*д—з*): *a* — схематический разрез раковины тентакулитов; *б* — *Poluscylindrites* (девон); *в* — *Styliolina* (силур — девон); *г* — *Novakia* (девон); *д—e* — *Hyolithes* (ордовик — силур): *д* — общий вид, *e* — поперечное сечение; *ж* — *Camerotheresa* (кембрий); *з* — *Phragmotheresa* (силур); *жк* — жилистая камера, *н* — начальная раковина, *п* — часть раковины с перегородками, *ny* — приустьевая часть

две стороны: более уплощенная — дорзальная и более короткая, скульптурированная — вентральная. Поверхность раковины гладкая, с линиями нарастания или несет ребра, радиальные или продольные,

складки, киль, бороздки. На раковине имеются периодические утолщения, соответствующие остановкам в росте раковины. У некоторых хиолитов по бокам раковины расположены широкие пластинчатые выросты, а на вентральной стороне острый киль. Микроструктура стенки слоистая; наблюдаются два-три слоя, реже более. На внутренней стороне раковины расположены продольные валики, к которым прикреплялись мускулы, удерживающие тело. Пищеварительный тракт, по-видимому, был изогнут как у гастропод; анальное отверстие помещалось на более короткой дорзальной стороне, часто имеющей синусную вырезку. Боковые вырезы около устья, соответствующие складкам мантии, указывают на положение жабр.

Хиолиты стоят ближе всего к брюхоногим моллюскам; они, по-видимому, имели удлиненное тело, окруженное мантией, выделявшей раковину, обособленную голову, хорошо развитую ногу, на которой помещалась крышечка. Над головой располагалась мантийная полость с двумя жабрами. Микроструктура крышечки отличается от таковой раковины и состоит из призматических кристаллов, ориентированных параллельно ее поверхности.

Хиолиты произошли, по-видимому, от общего с брюхоногими предка; они представляют собой слепую инадаптивную ветвь. Хиолиты появились в самом начале кембрия и вымерли в конце перми. Характерные роды: *Hyolithes* (кембрий — пермь), *Orthotheca* (кембрий — девон).

ТИП МШАНКИ (BRYOZOA)

К мшанкам принадлежат только колониальные, преимущественно морские, реже пресноводные животные микроскопических размеров (до 1 мм), ведущие прикрепленный образ жизни. Отдельные особи мшанок, или зооиды, соединены в колонии. Колонии мшанок очень разнообразны: одни бывают похожи на мох или на водоросли, с листовидными пластинками, другие имеют форму корок, развитых на подводных камнях, водорослях и раковинах; некоторые напоминают тонкую сетку; часто колонии образуют полушаровидные, гроздевидные или узловатые массы значительной величины. Форма и размеры колоний у одних мшанок иногда значительно изменяются в зависимости от условий существования, у других более или менее постоянны.

Колония мшанок обычно полиморфна. Она состоит из автозооидов, или питающих зооидов, и гетерозооидов, или вспомогательных, обычно видоизмененных зооидов.

Тело автозооида имеет цилиндрическую форму (рис. 127). Верхняя часть зооида — полипид — несет венчик щупалец, окружающих рот. Нижняя часть зооида — цистид, представляет собой ячейку, в которой помещается тело полипида; ячейка имеет стенки с хитиновой кутикулой часто пропитанной карбонатом кальция. Длинные щупальца, расположенные на особой подставке — лофофоре, покрыты ресничками, колебание которых создает ток воды к ротовому отверстию. Рот ведет в петлеобразно изогнутый пищеварительный канал, состоящий из глотки, средней и задней кишки. Средняя кишка прикреплена мускулом к стенке, при помощи которого полипид втягивается внутрь цистиды. Анальное отверстие расположено на переднем конце тела, за пределами лофофора. Кровеносной системы нет. Специальных органов дыхания нет, функцию газообмена выполняют щупальца. У ротового отверстия расположен нервный узел, от которого к внутренним органам отходят нервные стволы. Целомическая полость зооида разделена на два или три отдела.

К гетерозооидам относятся овицеллы, авикулярии, вибракулярии и другие видоизмененные зооиды (рис. 127). Овицеллы представляют собой своеобразные выводковые камеры, в которых до стадии личинки развиваются оплодотворенные яйца. Авикулярии имеют вид птичьего клюва и состоят из маленькой ячейки и причлененной подвижной «челюсти» с сильными мышцами, которые обеспечивают их действие как щипцов. Вибракулярии имеют вид длинного жгута, ко-

торый колеблется благодаря действию мышц. Другие видоизмененные особи образуют выросты для прикрепления колонии или защитные шипы вокруг устья. У всех гетерозоидов внутренние органы редуцированы.

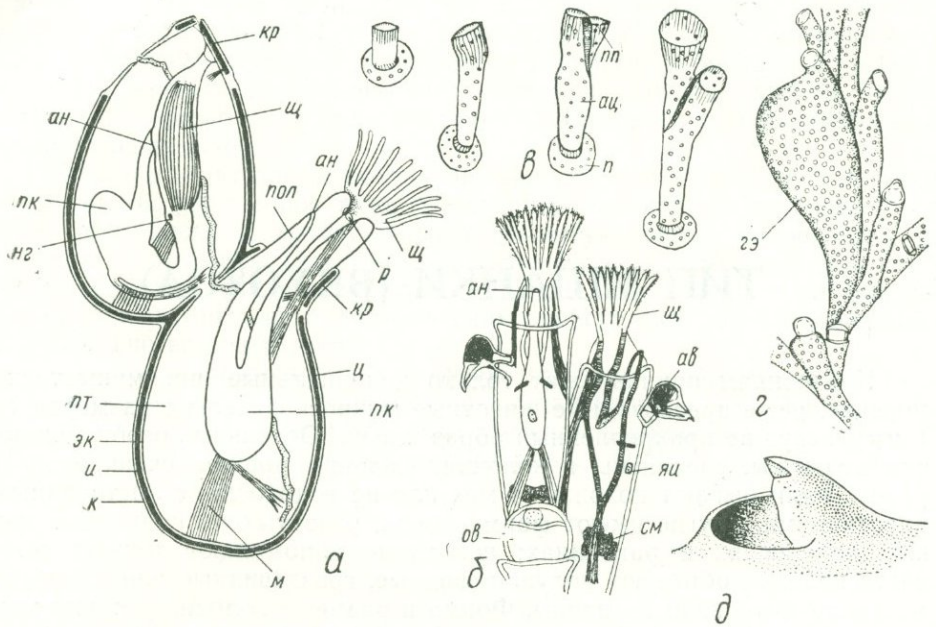


Рис. 127. Схема строения автозоидов (а — б), ранние стадии почкования круглоротых мшанок (в), строение гоноэция (г) и лунария (л); ав — авикулярия, ан — анальное отверстие, ац — ancestrula (первая ячейка), гз — гоноэций, и — известковый слой, к — кутикула, кр — крышка, м — мускулы — ретракторы, нг — первый узел, ов — овицелла, п — диск прикрепления (протоэциум), пк — пищеварительный канал, пол — полипид, пп — первая почка, лт — полость тела, р — рот, см — семенник, ц — цистид, щ — щупальца, эк — эктодерма, яц — яичник

Стенка тела зооида состоит из эктодермы, выделяющей скелет, и мезодермы. По своему составу скелет колонии бывает хитиновый и известковый. У современных мшанок основу всех ячеек и колонии в целом составляет хитин, выделяемый эпителием. У большинства мшанок хитиновые стенки ячеек обычно пропитываются солями углекислого кальция и частично углекислого магния, создавая таким образом прочный известковый скелет. У небольшой части мшанок хитиновый скелет остается без изменений в течение всей жизни. Известковый скелет морских мшанок сохраняется в ископаемом состоянии. Ячейки, в которых помещаются полипиды, имеют форму либо цилиндрических и призматических трубок, либо грушевидных образований с расширенным основанием и трубчатой верхней частью — вестибюлем. Устья ячейки чаще круглой формы, иногда полулунной, яйцевидной, треугольной; у некоторых мшанок прикрыты подвижной крышечкой. Крайя устья бывают гладкие или снабженные шипами; около устья может быть развит полулунный выступ (лунарий). В ячейках часто наблюдаются диафрагмы — горизонтальные днища, сплошные или с отверстием в центре. Диафрагмы соответствовали, по-видимому, определенным остановкам роста зооидов. Стенки ячеек обычно имеют сложное строение, часто пронизаны порами, соединявшими зооиды; у некоторых мшанок наружные стенки бывают пронизаны тонкими трубочками-капилляра-

ми. У ископаемых мшанок кроме крупных ячеек наблюдаются трубчатые образования меньшего диаметра, чем у ячеек, так называемые мезопоры и акантопоры, с многочисленными диафрагмами или без них. В них, видимо, помещались какие-то гетерозоиды.

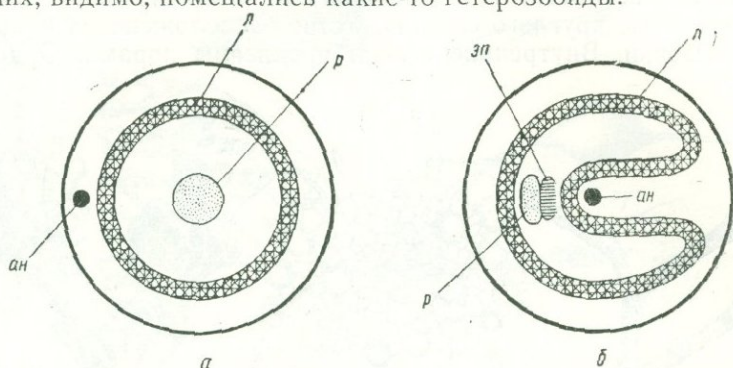


Рис. 128. Схема строения лофофора, положения рта и анального отверстия у класса *Gymnolaemata* (а) и *Phylactolaemata* (б): ан — анальное отверстие, л — лофофор, р — рот, эп — эпистом

Мшанки — гермафродиты и размножаются половым и бесполом путем. При бесполом размножении — почковании — создаются колонии. Половое размножение сопровождается развитием свободно плавающей личинки, похожей на трохофорную личинку червей. У высших мшанок — хейлостомат — личинка имеет двустворчатую кутикулярную раковинку. Личинка — актинотроха — обеспечивает расселение прикрепленным мшанкам. Поплавав некоторое время, личинка опускается на дно, прикрепляется и после значительных превращений, во время которых личиночные органы распадаются (некробиотический метаморфоз), в основании прикрепленной личинки возникает диск — полусферическое пустотелое образование (протоэциум), на котором появляется первичный зоид (анцеструля) (рис. 127, в). Первичный зоид начинает почковаться и дает начало зоондам колонии. Почкование идет довольно быстро. Новая ячейка дает начало трем новым ячейкам следующего поколения, каждая из трех ячеек дает начало трем новым ячейкам и т. д. Колония современной мембранипоры диаметром в 6—7 см состоит из 7000 ячеек.

На основании особенностей строения полипидов и цистидов (рис. 128), особенностей строения колоний и эмбрионального развития мшанки разделены на два неравных по объему класса: голоротые и покрыторотые.

КЛАСС ГОЛОРОТЫЕ МШАНКИ (*Gymnolaemata*)

Голоротые мшанки имеют прочный известковый скелет и широко представлены в ископаемом состоянии. В большинстве они — обитатели морских водоемов. Лофофор круглый, щупальца окружают рот. Крышечка рта отсутствует. Ячейки, в которых находятся зоиды, имеют хорошо обособленные стенки. Колонии полиморфны. В ископаемом состоянии известны с ордовика. В настоящее время насчитывают около 4000 современных и 15 000 вымерших видов.

Голоротые мшанки разделены на несколько отрядов, из которых будут рассмотрены: циклостоматы, цистопораты, трепостоматы, криптостоматы и хейлостоматы.

Отряд циклостоматы (*Cyclostomata*). Колонии кустистые, пластин-

чатые (рис. 129, а). Зоиды полиморфные. В особых крупных гетерозооидах, получивших название гоноэций, или гонозоид, происходит формирование зародышей. Имеется особый перепончатый мешок, который способствует втягиванию и выпячиванию лофофора. Ячейки трубчатые круглого сечения. Устье расположено на конце ячейки без крышечки. Внутренние стенки пронизаны порами. Ордовик —

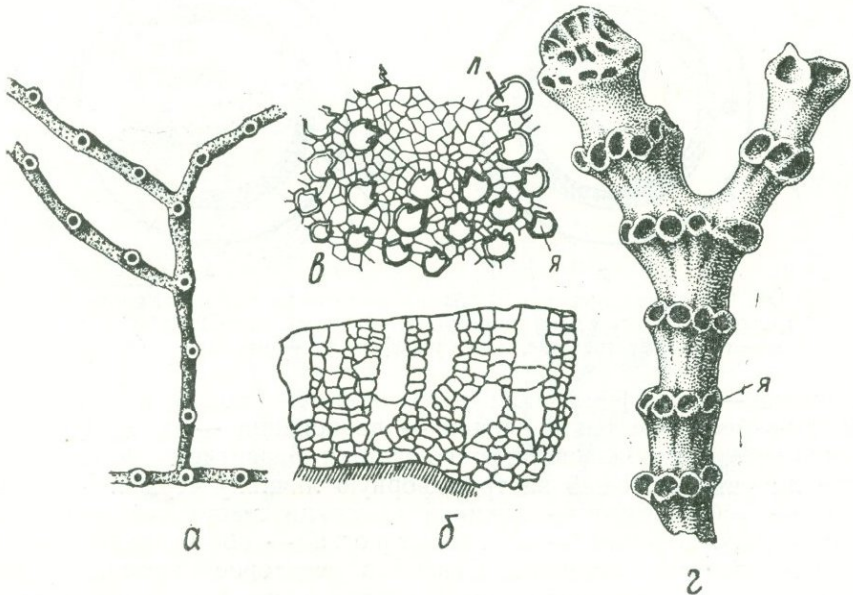


Рис. 129. Отряд Cyclostomata (а) и Cystoporata (б—г): а — *Stomatopora* (ордовик — ныне); б — в — *Fistulipora* (ордовик — пермь), продольное (б) и тангенциальное (в) сечения; г — *Mitoclema* (ордовик); л — лунарий, я — ячейки

ныне. Характерные роды: *Stomatopora* (ордовик — ныне), *Tubulipora* (палеоген — ныне), *Hornera* (палеоген — ныне), *Heteropora* (мел — ныне), *Fistulipora* (ордовик — пермь).

Отряд цистопораты (Cystoporata). Колонии обрастающие, массивные, ветвистые. Ячейки цилиндрические, призматические, иногда колецчато изогнутые. Стенки ячеек тонкие или неравномерно утолщенные. Устье от округлой до многоугольной формы, с лунариями. Между стенками соседних ячеек развиты пузыревидные структуры — цистопоры. Имеются овицеллы и особые иглоподобные образования, так называемые минупоры. В колонии имеются своеобразные бугорчатые возвышения — пята, образованные скоплением цистопор. Ордовик — пермь. Характерные роды (рис. 129, б—г): *Fistulipora* (ордовик — пермь), *Ceratopora* (ордовик — девон).

Отряд трепостоматы (Trepostomata). Колонии массивные, полусферические, ветвистые. Стенки соседних ячеек общие, построены из тонких известковых пластинок, иногда пронизанные тонкими (до 5 мк) порами. В колонии различают незрелую (более глубокую) и зрелую (периферическую) зоны (рис. 130). Развиты мезопоры и акантопоры. Ячейки трубчатые, призматические, имеются диафрагмы. Протоэциум большой, выпуклый; от него развивается первичный зоид, дающий одну срединную и две боковые почки; от последних развиваются новые две почки. Ордовик — ранний триас. Характерные роды: *Dia-*

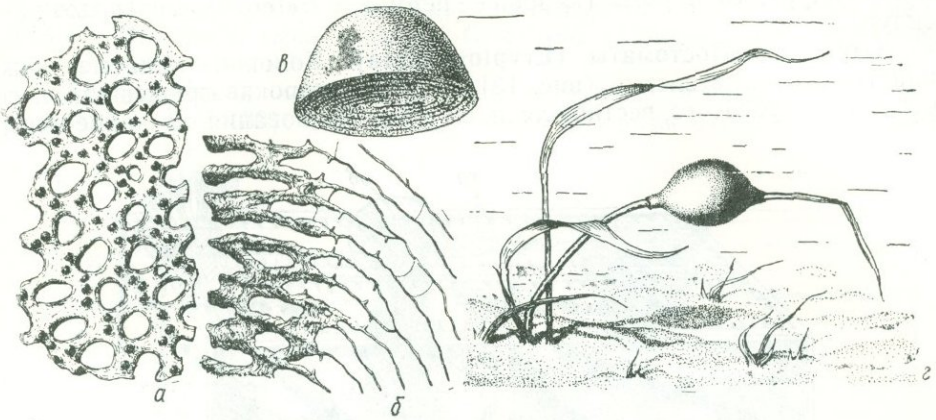


Рис. 130. Отряд Трепостомата: а — б — *Tabulipora* (девон — пермь): а — тангенциальный, б — продольный разрезы; в — *Esthoniopora* (ордовик); з — *Dianulites* (ордовик), реконструкция

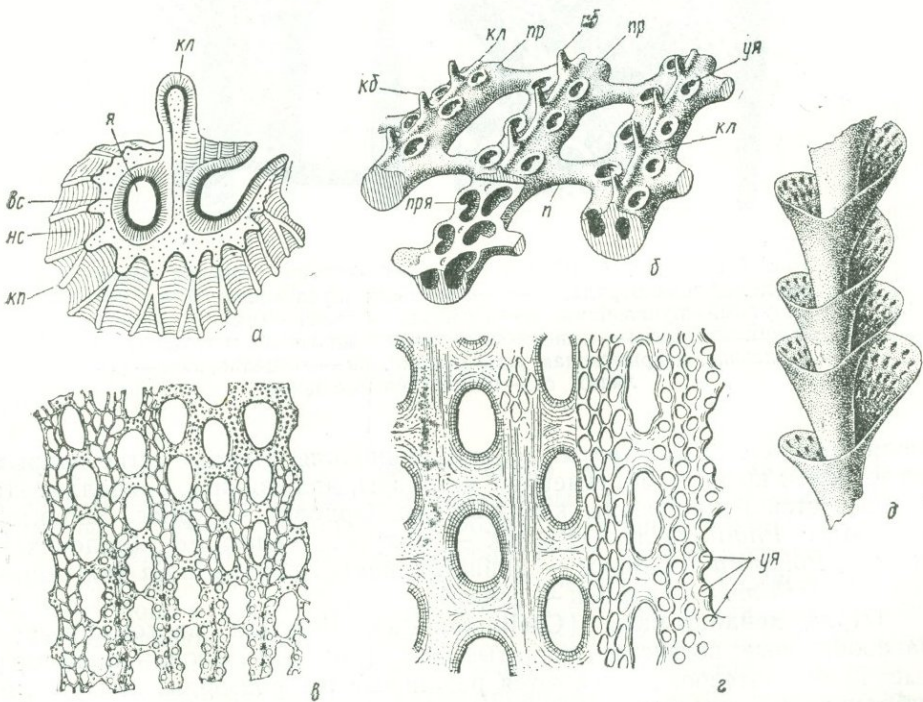


Рис. 131. Отряд Cryptostomata: а — поперечное сечение прута колонии; б — общий вид и различные сечения сетчатой колонии; в — *Fenestella* (ордовик — пермь); г — *Polypora* (ордовик — ранний триас); д — *Archimedes* (карбон — пермь); вс — внутренняя стенка, кб — килевые бугорки, кл — киль, кп — капилляры, нс — наружная стенка, п — перекладина, пр — прут, пря — продольное сечение ячейки, уя — устье ячейки, я — ячейка

nulites (ордовик), *Hailopora* (ордовик — силур), *Monticulipora* (ордовик — силур), *Stenopora* (карбон — пермь), *Heterotrypa* (ордовик — силур).

Отряд криптостоматы (Cryptostomata). Колонии сетчатые, реже пластинчатые, ветвистые (рис. 131). Ячейки широкие грушевидные, состоят из трубчатого вестибуля и широкого основания. В конце вести-

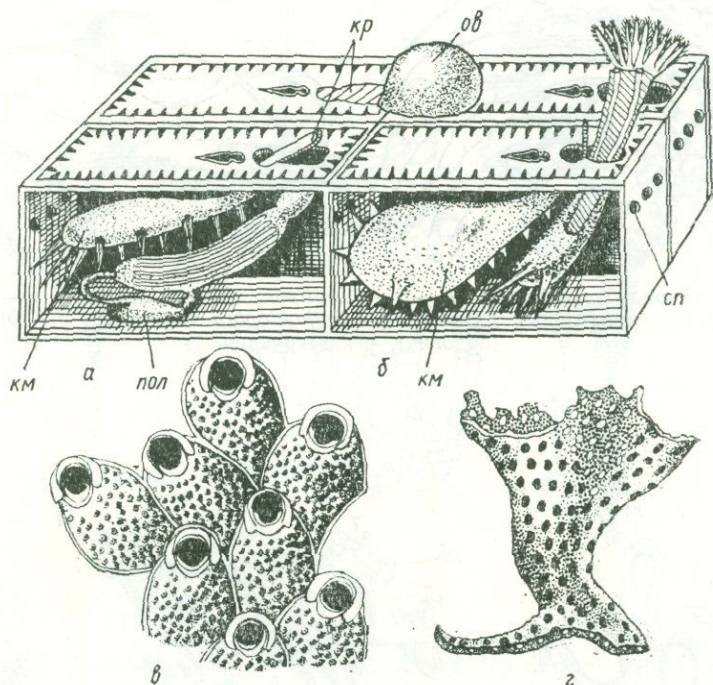


Рис. 132. Отряд Cheilostomata: а—б—схема строения ячеек представителя отряда: а—с втянутыми щупальцами, б—с вытянутыми щупальцами; в—*Dakaria* (палеоген—ныне); г—*Retepora* (палеоген—ныне); км—компенсационный мешок, кр—крышечка, закрывающая устье ячейки, ов—овицелла, пол—полипид, сп—соединительные поры

буля обособлены две септы: верхняя и нижняя. Иногда устье покрыто известковой крышечкой. Имеются мезопоры, акантопоры, овицеллы. Наружные стенки пронизаны капиллярами. Ордовик — триас. Характерные роды: *Phylloporina* (ордовик — силур), *Fenestella* (ордовик — пермь), *Polypora* (ордовик — ранний триас), *Acanthocladia* (карбон — пермь), *Archimedes* (карбон — пермь).

Отряд хейлостоматы (Cheilostomata). Колонии многослойные и разнообразные: ветвистые, сетчатые и др. (рис. 132). Зоиды полиморфные: кроме автозоидов имеются различные гетерозоиды, авикулярии, вибракулярии, корневые выросты, шипы и овицеллы. Овицеллы представляют собой особые вздутия колонии и служат для развития зародышей. Устье расположено в верхней части передней стенки; его форма полукруглая, круглая или в виде выемки. Устье закрывается крышечкой. Сообщение между ячейками осуществляется системой пор. Для выпячивания зоида из ячейки существует особая гидростатическая система, состоящая у одних из особого компенсационного мешка, у дру-

гих — из полости, расположенной под перепончатым слоем передней стенки ячейки. Юра — ныне. Характерные роды: *Membranipora* (мел — ныне), *Micropora* (мел — ныне), *Cribrilina* (палеоген — ныне), *Retepora* (палеоген — ныне).

Геологическая история. Первые голоротые мшанки известны из ордовика (рис. 133); они представлены четырьмя отрядами: циклосто-

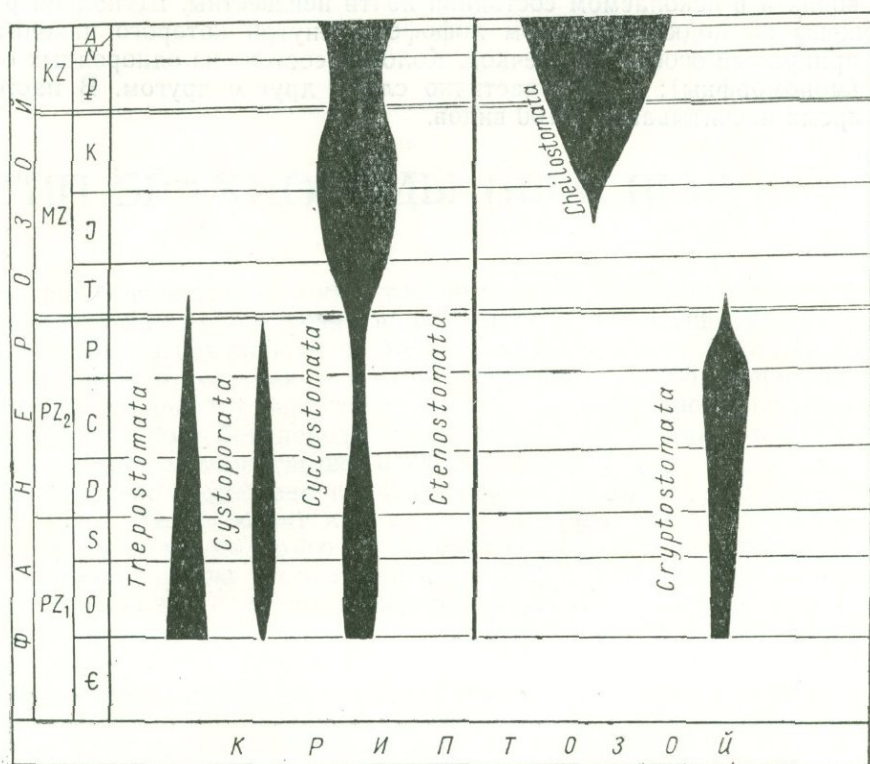


Рис. 133. Схема геохронологического распространения мшанок

матами, цистопоратами, трепостоматами и криптостоматами. В ордовике и силуре наиболее многочисленны и разнообразны трепостоматы, в девоне и карбоне преобладают криптостоматы. В начале триаса полностью вымирают цистопораты, криптостоматы и трепостоматы. Отряд циклостомат в палеозое представлен сравнительно слабо. В карбоне и начале перми криптостоматы принимали участие в образовании рифов. Начиная с юры появляется отряд хейлостомат, который вместе с отрядом циклостомат широко распространен в мелу и кайнозое. В неогене хейлостоматы принимают участие в образовании мшанковых рифов на Керченском полуострове, на юго-западе Украины и в Молдавии.

В настоящее время морские мшанки распространены во всех морях и на всех широтах; они довольно неприхотливы к условиям существования, хотя большинство предпочитает мелководные зоны теплых морей. В литоральной зоне развиты корковые обрастающие колонии, в более спокойных и глубоких водах — листообразные и сетчатые формы. Мас-

сивные и кустистые колонии распространены в более глубоких зонах моря. Все мшанки ведут прикрепленный образ жизни и являются фильтраторами.

КЛАСС ПОКРЫТОРОТЫЕ МШАНКИ (PHYLASTOLAEMATA)

Покрыторотые мшанки имеют хитиновый скелет; обитают в пресных водах и в ископаемом состоянии почти неизвестны. Щупальца расположены на подковообразном лофофоре, внутри которого находится рот, прикрытый особой крышечкой. Колонии состоят из однородных особей (мономорфны); ячейки частично слиты друг с другом. В настоящее время насчитывают до 100 видов.

ТИП БРАХИОПОДЫ (BRACHIOPODA)

К типу брахиопод относятся только морские, преимущественно бентосные животные, занимающие промежуточное положение между первичноротыми и вторичноротыми. Мезодерма у брахиопод закладывается энтероцельным путем, как у всех вторичноротых, а бластопор разделяет судьбу такового у первичноротых (см. раздел «Многочлеточные»). В настоящее время брахиоподы представлены 200 видами, в то время как ископаемых описано свыше 10 000 видов.

Мягкое тело заключено в двустворчатую раковину, состоящую из двух створок. Тело состоит из туловищного отдела, спирально свернутого лофофора и ножки (рис. 134). Туловищный отдел занимает заднюю треть полости раковины и отделен от передней, или мантийной, полости мягкой перегородкой. Мантийная полость выстлана двойной складкой тела, состоящей из двух лопастей, называемых мантийными (мантия брахиопод не гомологична таковой моллюсков). В перегородке расположено щелевидной формы ротовое отверстие, снабженное эпистомом; эпистом заполнен целомической жидкостью. По бокам ротового отверстия расположены две руки лофофора. Рот ведет в пищеварительный тракт, состоящий из короткой глотки, относительно крупного желудка и кишки. Последняя у замковых брахиопод короткая и заканчивается слепо; у беззамковых она длинная с порошицей на конце. В желудок впадают протоки парной железы — печени. Выделительная система представлена двумя парами почек. Нервная система состоит из одного или двух ганглиев, окологлоточного кольца и стволов, иннервирующих мантию, лофофор, внутренние органы и мускулы. Кровеносная система развита слабо; она состоит из маленького пульсирующего сердца и каналов, идущих в вентральную и дорсальную лопасти мантии. Брахиоподы раздельнополые и гермафродиты. Половые железы расположены в каналах, находящихся в лопастях мантии. Эти каналы у ископаемых брахиопод оставляют отпечатки на внутренней поверхности створок или на ядрах.

В примакушечной части раковины обычно расположена хрящевидная ножка (стебелек), служащая для прикрепления тела к субстрату. Ножка выходит у замковых брахиопод наружу через особое отверстие в брюшной створке или между створками у беззамковых.

В обширной мантийной полости расположены два лофофора, снабженных щупальцами. Ресничный эпителий щупалец создает токи воды: вводной, несущей свежую воду и пищу ко рту, и выводной, выносящий

непереваренные остатки пищи и половые продукты. У многих брахиопод лофофоры поддерживаются известковым скелетом, так называемым ручным аппаратом, прикрепленным к спинной створке. Брахиоподы, подобно двустворчатым моллюскам, биофильтраторы, питающиеся частицами детрита и микроорганизмами (диатомеями, динофлагеллятами).

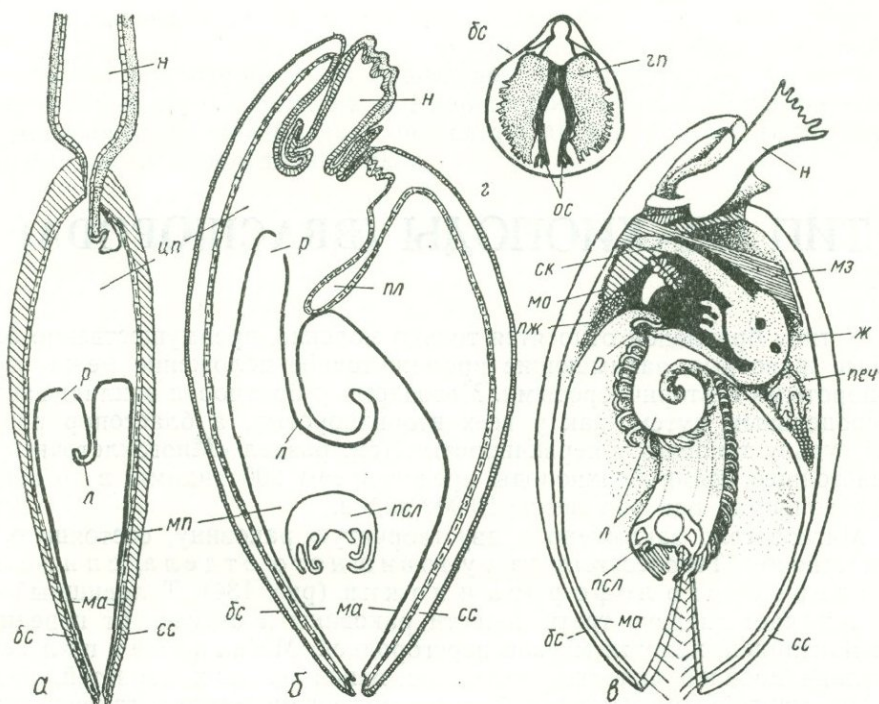


Рис. 134. Схема строения раковины и мягкого тела брахиопод: а — безрамковых, б — в — замковых; г — схема расположения мантийных (васкулярных) каналов у *Terebratulina*; бс — брюшная (педальная) створка, гп — отпечатки генитальной полости; ж — желудок, л — лофофор, ма — мантия, мз — мускул-замыкатель, мо — мускул-отмыкатель, мп — мантийная полость, н — ножка, ос — отпечатки основных каналов, печ — печень (пищеварительная железа), пж — половые железы, пл — поддержка лофофора, псл — поперечное сечение лофофора, р — рот, ск — слепая кишка, сс — спинная (брахиальная) створка, цп — целомическая полость

Для закрывания и открывания створок служат парные мускулы-замыкатели и парные мускулы-отмыкатели. Замыкающие мускулы прикрепляются к брюшной и к спинной створкам, оставляя на их внутренней поверхности мускульные отпечатки. Открывающие мускулы одним концом прикрепляются к замочному отростку спинной створки, а другим — к брюшной створке (рис. 135).

Раковина состоит из двух створок: брюшной, или педальной, и спинной, или брахиальной. Они образуются за счет деятельности эпителия мантии. Плоскость симметрии, в отличие от двустворчатых, проходит посередине створки и делит ее на две половины. Каждая створка имеет макушку (начальная часть раковины), часто клювовидной формы. Край створки около макушки называется задним, противоположный ему — передним, а соединяющие их края — боковыми.

Внешняя форма и величина раковин брахиопод очень разнообразны. Створки неодинаковы, брюшная створка, как правило, более выпуклая и имеет более выступающую макушку. Но выпуклыми могут быть обе створки или брюшная створка выпуклая, а спинная — плоская или даже вогнутая.

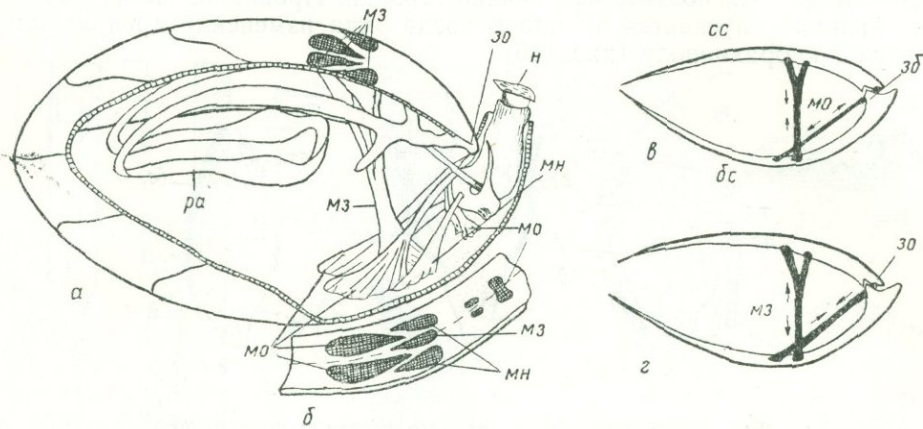


Рис. 135. Схема расположения и взаимодействия мускулов у современной замковой брахиоподы (*Magellania*): а — общий вид; б — фрагмент брюшной створки (вид изнутри); в — закрытые створки; г — открытые створки; д — брюшная створка, зб — зуб, зо — замочный отросток, мз — мускул-замыкатель и его отпечатки на раковине, мн — мускулы ножки, мо — мускул-отмыкатель и его отпечатки на раковине, н — ножка, ра — ручной аппарат в виде петли, сс — спинная створка

У прирастающих брахиопод брюшная створка может иметь форму чаши или бокала, спинная — форму невысокой вогнутой или плоской крышки.

У некоторых палеозойских брахиопод передние части створок вытягиваются, образуя так называемый шлейф, прямой и уплощенный. Часто посередине брюшной створки наблюдается углубление — синус, который расширяется и углубляется от макушки к переднему краю, на спинной створке ему соответствует срединное возвышение — седло.

По своему составу раковины брахиопод бывают хитиново-фосфатные и известковые. В первом случае раковины состоят из фосфата кальция и органического хитинового вещества, образующих чередующиеся слои и смешанную однородную массу. Во втором случае раковины состоят из тонкого внешнего органического слоя и двух известковых: внешнего тонкопластинчатого и внутреннего волокнистого. Органический слой в ископаемом состоянии не сохраняется. У части брахиопод оба известковых слоя пронизаны тонкими каналами, в которые входят отростки мантии; у другой части стенка раковины может быть ложнопористой — в призматическом слое располагаются иглоподобные стерженьки кальцита, которые при выветривании образуют ямки, напоминающие поры.

Длина раковины брахиопод колеблется в широких пределах (от 0,1 до 40 см); преобладают размеры 3—7 см.

Поверхность раковины редко бывает гладкой; на ней наблюдаются линии нарастания и разнообразные элементы скульптуры — ребра, складки, иглы разной длины и формы; иглы располагаются либо вдоль заднего края, либо по всей поверхности брюшной створки.

Все брахиоподы размножаются половым путем; раздельнопопы. Из

оплодотворенного яйца развивается личинка. Развитие у беззамковых и замковых брахиопод идет разными путями.

Свободно плавающая личинка замковых брахиопод состоит из головного, туловищного и хвостового сегментов. Головной отдел покрыт ресничками. На туловищном сегменте довольно рано образуются две лопасти мантии, позднее создающие створки. Проплавав некоторое время, личинка опускается на дно и после ряда изменений превращается в молодую брахиоподу (рис. 136).

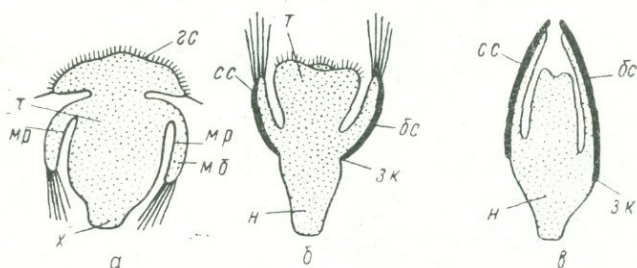


Рис. 136. Схема эмбрионального развития современной замковой брахиоподы: а — свободно плавающая личинка; б — прикрепившаяся личинка, лопасти мантии повернулись на 180°, образовались две створки; в — молодая брахиопода; бс — брюшная створка, гс — головной сегмент, зк — замочный край раковины, мб — брюшная лопасть мантии, мр — место закладки створок раковины, н — ножка, сс — спинная створка, т — туловищный сегмент, х — хвостовой сегмент

На основании характера сочленения створок, особенностей эмбрионального развития, способа образования раковины и ножки, наличия или отсутствия анального отверстия, химического состава раковины брахиоподы разделены на два класса: беззамковые и замковые.

КЛАСС БЕЗЗАМКОВЫЕ (INARTICULATA)

К этому классу относятся наиболее примитивные плеченогие, имеющие хитиново-фосфатную, реже известковую раковину. Замковое сочленение створок отсутствует и соединение осуществляется сложной системой мускулов. Руки не имеют никаких известковых поддержек. Желудок переходит в длинную сквозную кишку, открывающуюся в мантийную полость анальным отверстием. Ножка проходит между створок, иногда по специальному желобку брюшной створки. У зарывающихся форм ножка в несколько раз превосходит размеры раковины (рис. 137, з); у прирастающих форм ножка отсутствует. Изучение личиночных стадий показало, что ножка образуется брюшной лопастью мантии и прикрепляется только к брюшной створке; две створки раковины образуются путем перегиба и разлома пополам первичной раковинной пластинки в месте ее наименьшей толщины.

Беззамковые брахиоподы разделены на несколько отрядов, из которых будут рассмотрены лингулиды и кранииды.

Отряд лингулиды (Lingulida). Раковина хитиново-фосфатная, маленькая, равностворчатая, удлинённая или округлая (рис. 137, з—ж). Поверхность гладкая. Ножка проходит между створками, часто по желобку брюшной створки и в несколько раз длиннее раковины. При по-

мощи ножки лингулы зарываются в ил или песок. Кембрий — ныне. Характерные роды: *Obolus* (средний кембрий — ранний ордовик), *Lingula* (ордовик — ныне), *Trimerella* (силур).

Отряд кранииды (Craniida). Раковина известковая, неравностворчатая (рис. 137, *a—в*). На внутренней поверхности отчетливые отпечатки мускулов и мантийных каналов. Поверхность украшена радиаль-

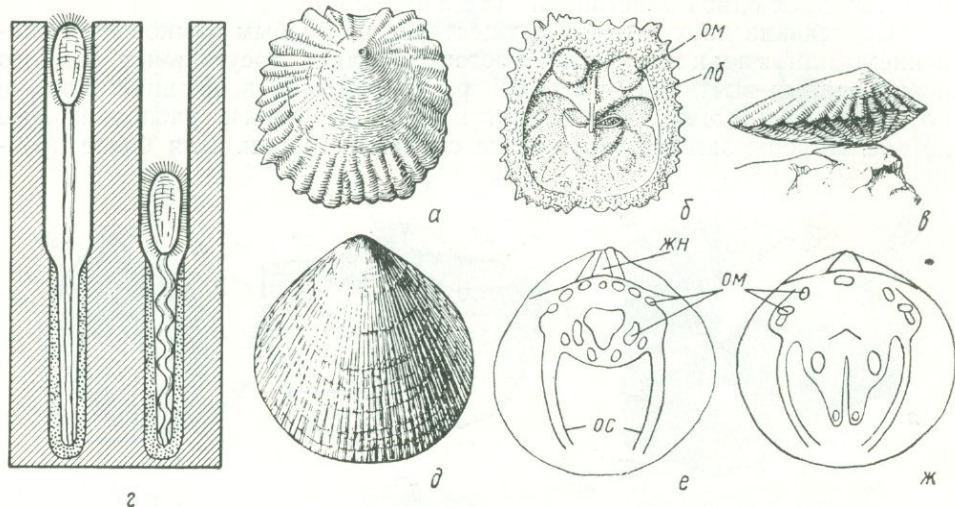


Рис. 137. Класс Inarticulata: *a—в* — отряд Craniida, *Crania* (ордовик — ныне): *a* — спинная створка, *б* — брюшная створка изнутри, *в* — прижизненное положение; *г—ж* — отряд Lingulida: *г* — *Lingula* (ордовик — ныне) в прижизненном положении; *д—ж* — *Obolus* (средний кембрий — ранний ордовик): *д—е* — брюшная створка: *д* — снаружи, *е* — изнутри, *ж* — спинная створка изнутри; *жн* — желобок для ножки, *лб* — лимб, *ом* — отпечатки мускулов, *ос* — отпечатки основных мантийных каналов

ными ребрами. Ножка отсутствует. Кранииды прирастают брюшной створкой; вдоль ее внутреннего края образуется широкая площадка. Кембрий?, ордовик — ныне. Характерные роды: *Crania* (ордовик — ныне), *Isocrania* (мел), *Pholidops* (средний ордовик — ранний карбон).

Лингулиды зарываются в песчаный или илистый грунт при помощи своей длинной ножки, выставляя наружу передний край раковины, вдоль которого мантия сростается, образуя три сифона: два **вводных** и один, посередине, **выводной**. Лингулиды могут жить в литоральной зоне и переносить значительное опреснение.

Кранииды, в отличие от лингулид, прирастают одной из створок к подводным предметам, в связи с чем у них отсутствуют как ножка, так и отверстие для нее.

Беззамковые брахиоподы появились в кембрии и были очень широко распространены в этом периоде, в ордовике и силуре количество их сокращается. Немногие представители дожили до наших дней.

КЛАСС ЗАМКОВЫЕ (ARTICULATA)

К этому классу относятся брахиоподы, имеющие известковую раковину сплошную, пористую или ложнопористую. Под макушкой у обеих створок или только у брюшной створки часто обособляется площадка — **арья**, основанием которой служит задний смычковый край, а вершиной — **макушка** (рис. 138). Под макушкой брюшной створки

на арее для выхода ножки имеется треугольное отверстие — дельтирий. Это отверстие по мере роста животного частично прикрывается одной или двумя дельтидиальными пластинками. Развиваясь, две пластинки могут доходить до взаимного соприкосновения, и тогда для ножки возникает круглое отверстие — форамен. У некоторых брахиопод на арее спинной створки также имеется треугольное отверстие (нототирий), которое может оставаться открытым или прикрываться одной пластинкой (хилидием).

Сочленение двух створок осуществляется особым замковым соединением, или замком. Замок состоит из двух треугольных немного искривленных выступов — зубов, расположенных в брюшной створке по краям дельтирия. Зубы входят в зубные ямки, расположенные по обе стороны замочного отростка спинной створки. Для более проч-

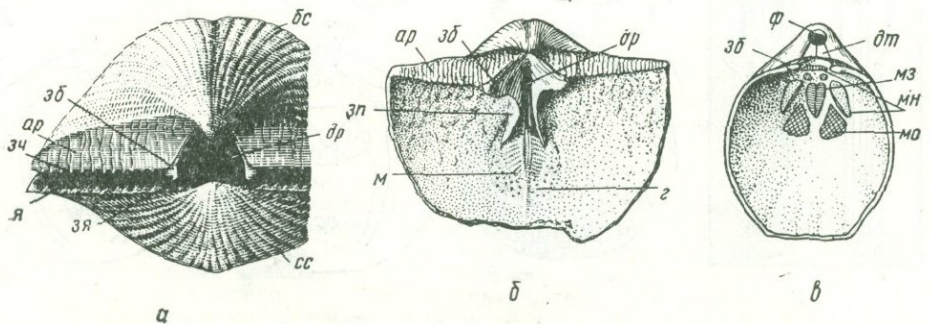


Рис. 138. Класс Articulata: а — схема замкового сочленения створок; б — внутреннее строение брюшной створки у *Choristites* (карбон); в — то же у *Magellania* (совр.): ар — арея, бс — брюшная створка, г — генитальные отпечатки, др — дельтирий, дт — дельтидиальные пластинки, зб — зубы, зп — зубные пластинки, зч — зубчики, зя — зубные ямки, м — мускульное поле, мз — отпечатки мускулов-замыкателей, мн — то же мускулов ножки, мо — то же мускулов-отмыкателей, сс — спинная створка, ф — форамен, я — ямки для зубчиков

ного соединения створок вдоль замочного, а иногда и вдоль переднего края развиваются мелкие зубчики. Зубы обычно поддерживаются особыми зубными пластинками, которые протягиваются вдоль боковых краев дельтирия и опираются на дно створки. Зубные пластинки иногда срастаются вместе, образуя своеобразную ложкообразную пластинку — спондилиий. Их развитие связано с увеличением площади прикрепления мускулатуры и укреплением краев ареи около дельтирия. Они также служат для поддержки зубов. К зубным пластинкам прикреплялись ножные мускулы, к спондилию — мускулы-замыкатели и мускулы-отмыкатели.

У части замковых брахиопод имеется известковый ручной аппарат, который прикрепляется к спинной створке (рис. 139). Если ручной аппарат развит слабо, то на спинной створке от него остаются только слабые отпечатки; иногда он имеет вид коротких выступов, расположенных на внутреннем крае зубных ямок; у многих развивается в виде крючкообразных отростков. К этим крючкам может присоединяться известковая лента в виде петли или в виде двух спиральных конусов, вершины которых направлены либо в боковые стороны, либо в сторону спинной створки.

У замковых брахиопод желудок продолжается в короткую слепую кишку; анального отверстия нет. В мантийную полость вдаются ман-

тийные, или васкулярные, каналы, образующие иногда сложную разветвленную сеть (см. рис. 134, з).

Личинка прикрепляется к подводным предметам хвостовым сегментом, из которого развивается ножка. В дальнейшем личинка теряет реснички; лопасти мантии поворачиваются на 180°, охватывая головной и туловищный отделы; две створки образуются лопастями ман-

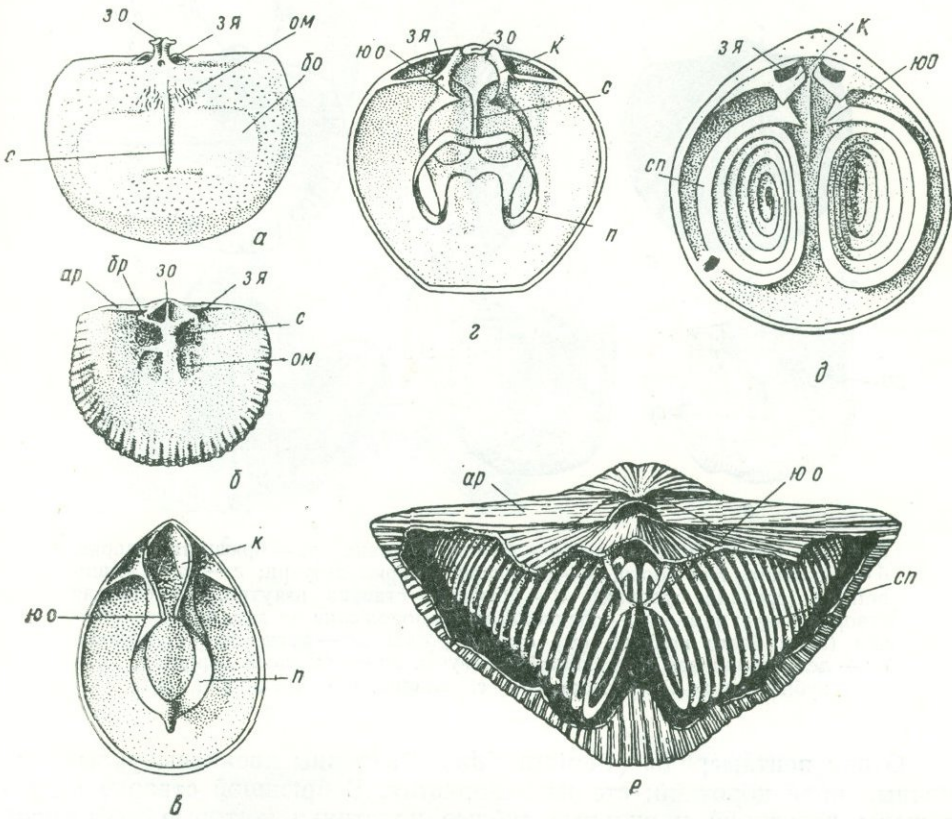


Рис. 139. Схема строения ручного аппарата и следы прикрепления лофофора: а — следы прикрепления лофофора у *Productella* (отряд Productida); б — известковые поддержки лофофора (брахиофоры) у *Orthis* (отряд Orthida); в — простая петля у *Centropella* (отряд Terebratulida); г — сложная петля у современной *Magellania* (отряд Terebratulida); д — спиральный ручной аппарат у *Atrypa* (отряд Atrypida); е — то же у *Spirifer* (отряд Spiriferida); ар — арея, бо — следы прикрепления лофофора, др — брахиофоры, зо — замочный отросток, зя — зубные ямки, к — круры, ом — отпечатки мускулов, п — петля, с — средняя септа, сп — спиральные конусы, юо — югальный отросток

тии. Целом образуется энтероцельным путем. Мускулы личинки переходят в мускулы-отмыкатели и мускулы-замыкатели; из спинной части мантии образуются руки.

Замковые брахиоподы в настоящее время разделены на несколько отрядов: ортиды, пентамериды, строфомениды, продуктиды, ринхонеллиды, атрипиды, спирифериды и теребратулиды.

Отряд ортиды (Orthida). Раковины двояковыпуклые (рис. 140), стенка обычно сплошная, реже пористая или ложнопористая. Обе створки несут арей; в брюшной створке — дельтирий, в спинной — нототий, закрытые пластинками. Хорошо развиты зубы и зубные пластинки.

В спинной створке находятся зубные ямки, замочный отросток и короткие крючки для рук. На обеих створках отпечатки мантийных каналов. Кембрий — пермь, особенно ордовик. Характерные роды: *Orthis* (ордовик), *Dalmanella* (средний ордовик — ранний силур), *Eteletes* (средний карбон — пермь), *Clitambonites* (ордовик).

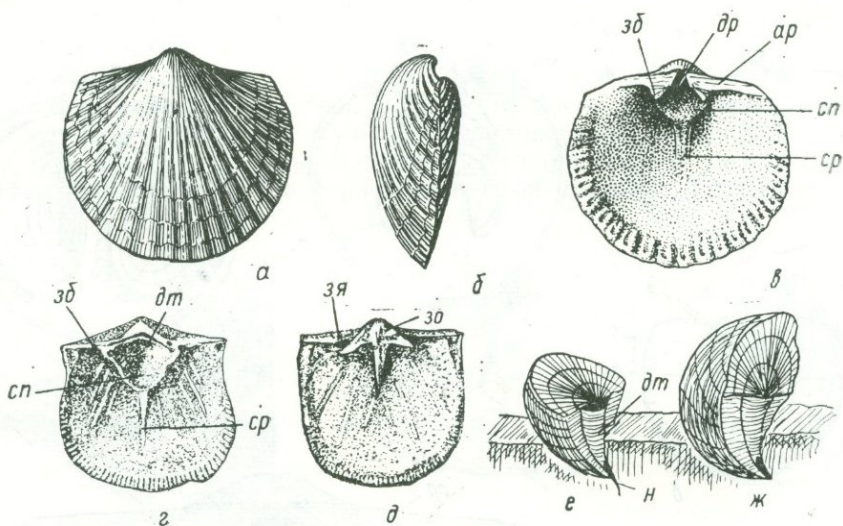


Рис. 140. Отряд Orthida: а — в — *Orthis* (ордовик): а — брюшная створка, б — раковина, вид сбоку, в — брюшная створка изнутри; г — ж — *Clitambonites* (средний ордовик): г — брюшная створка изнутри, д — спинная створка изнутри, е — ж — предполагаемое положение на дне, на более ранней (е) и более поздней (ж) стадии роста; ар — арея, др — дельтидий, дт — дельтидиальная пластинка, зб — зубы, зо — замочный отросток, зя — зубные ямки, н — ножка, сп — спондилей, ср — срединная септа

Отряд пентамериды (Pentamerida). Раковины двояковыпуклые, замочный край короткий; стенка непористая. В брюшной створке расположены дельтирий и сильные зубные пластинки, которые образуют спондилей. Последний служит местом прикрепления мускулов. В спинной створке брахиальные пластинки. Кембрий — девон, особенно ордовик и силур (рис. 141). Характерные роды: *Porambonites* (ордовик), *Pentamerus* (силур), *Conchidium* (силур).

Отряд строфомениды (Strophomenida). Раковины ложнопористые, вогнуто-выпуклые или двояковыпуклые с широким замочным краем. Обе створки имеют ареи; имеются дельтидий и хилидий. Иглы отсутствуют. Зубы поддерживаются зубными пластинами. Ручной аппарат отсутствует. Ордовик — триас (рис. 142). Характерные роды: *Rafinesquina* (средний ордовик — ранний силур), *Leptaena* (средний ордовик — силур), *Strophomena* (ордовик — силур), *Stropheodonta* (силур — девон).

Отряд продуктиды (Productida). Раковины вогнуто- или плосковыпуклые, обычно ложнопористые. Ареи обычно отсутствуют, реже развиты на обеих створках, в последнем случае имеются зубы и зубные ямки. В спинной створке сложный замочный отросток и следы прикрепления рук. Ручной аппарат отсутствует. У взрослых форм бывает развит шлейф — длинное продолжение обеих створок. Раковина несет полые иглы. Часть продуктид (рихтофении и ольдгаминидины) вели при-

растающий образ жизни. Силур — пермь, особенно карбон — пермь (рис. 143). Характерные роды: *Chonetes* (силур — пермь, чаще карбон — пермь), *Gigantoproductus* (ранний карбон), *Striatifera* (ранний карбон),

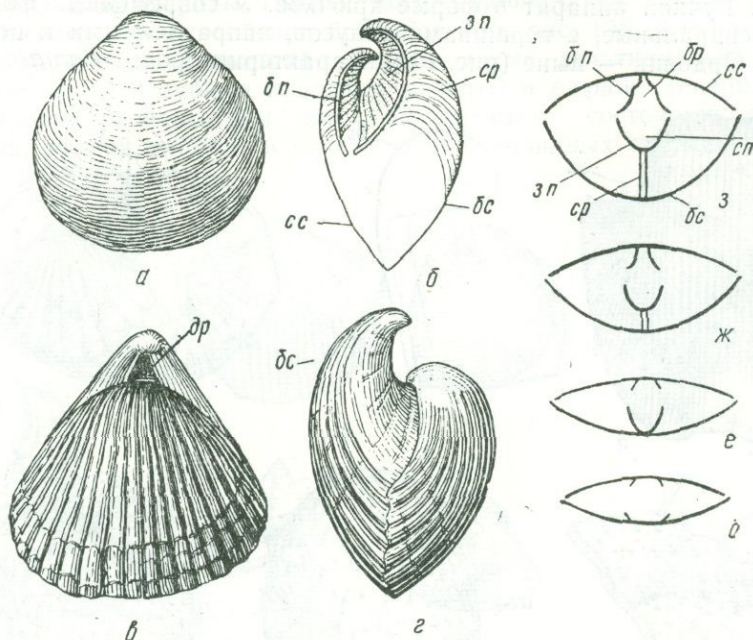


Рис. 141. Отряд Pentamerida: а — б — *Pentamerus* (силур); в — г — *Conchidium* (силур); д — з — схема развития спондия и брахиофора — поддержек лофофора с брахиальными пластинками; бс — брюшная створка, бп — брахиальные пластинки, др — брахиофорий, др — дельтирий, зп — зубные пластинки, сп — спондий, ср — средняя брюшная септа, сс — спинная створка

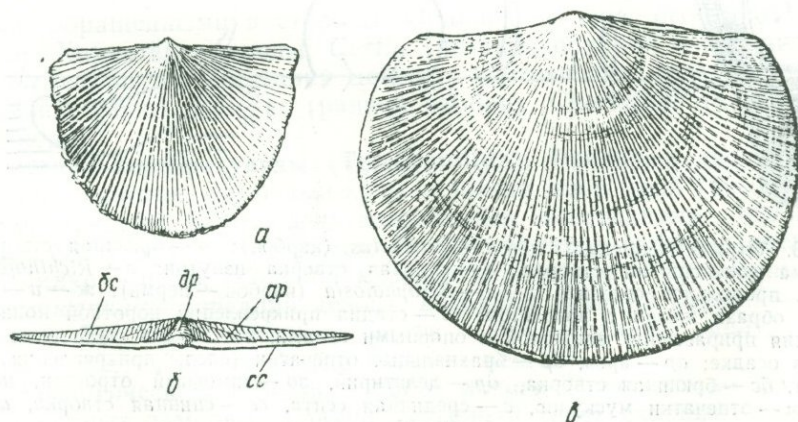


Рис. 142. Отряд Strophomenida: а — б — *Strophomena* (ордовик — силур): а — брюшная створка, б — вид со стороны замочного края; в — *Orihotetes* (карбон), брюшная створка; ар — арея, бс — брюшная створка, др — дельтирий, сс — спинная створка

Productus (карбон), *Strophalosia* (карбон — пермь), *Teguliferina* (карбон — пермь), *Richthofenia* (пермь).

Отряд ринхонеллиды (*Rhynchonellida*). Раковины двояковыпуклые.

Замочный край короткий, макушка клювовидная; стенка обычно сплошная. Хорошо развиты синус и седло. Дельтирий прикрыт двумя дельтидиальными пластинками, посреди которых имеется круглое отверстие—форамен. Ручной аппарат в форме крючков. У современных форм лопфоры спиральные, с вершинами конусов, направленными к переднему краю. Ордовик — ныне (рис. 144). Характерные роды: *Camarotoechia*

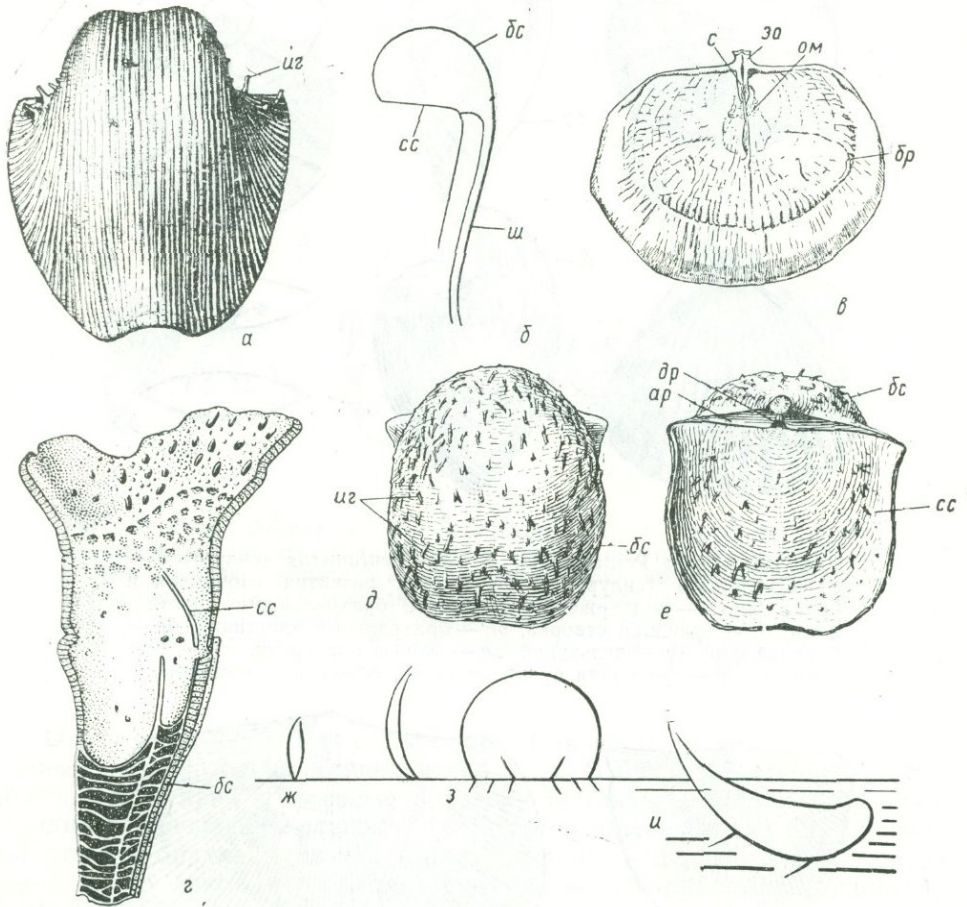


Рис. 143. Отряд Productida: а—в—*Productus* (карбон): а—брюшная створка, б—схема соотношения створок, в—спинная створка изнутри; г—*Richthofenia* (пермь), продольное сечение; д—е—*Strophalosia* (карбон—пермь); ж—и—изменение образа жизни с возрастом: ж—стадия прикрепления короткой ножкой, з—стадия прирастания макушкой и опорными иглами, и—стадия свободного лежания в осадке; ар—ария, др—брахиальные отпечатки (следы прикрепления лопфора), дс—брюшная створка, др—дельтирий, зо—замочный отросток, иг—иглы, ом—отпечатки мускулов, с—срединная септа, сс—спинная створка, ш—шлейф

(силур — карбон), *Hypothyridina* (девон), *Septaliphoria* (триас — мел), *Rhynchonella* (поздняя юра — ранний мел).

Отряд атрипиды (*Atrypida*). Раковины обычно округленные, двояковыпуклые, стенка сплошная. Дельтирий треугольный; прикрыт парой дельтидиальных пластин; форамен круглый, расположен под макушкой. Ручной аппарат состоит из двух спиралей, вершины конусов ко-

торых направлены в сторону спинной створки (см. рис. 139, д). Средний ордовик — ранний карбон. Характерные роды: *Atrypa* (силур — поздний девон), *Coelospira* (силур — средний девон), *Dayia* (силур).

Отряд спирифериды (Spiriferida). Раковины двояковыпуклые, хорошо развиты ареи, особенно брюшная (см. рис. 138, б и рис. 139, е); стенка сплошная. Дельтирий прикрыт двумя дельтидиальными пластинками. Зубы и зубные пластины развиты в разной степени. В спинной створке расположены замочный отросток, состоящий из тонких пластин, ручной аппарат в виде двух конусовидных спиралей с верши-

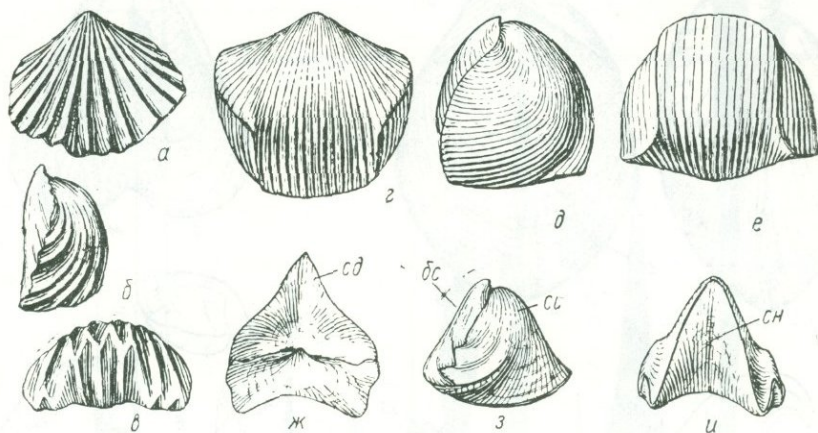


Рис. 144. Отряд Rhynchonellida: а — в — *Camarotoechia* (силур — карбон); г — е — *Hurothyridina* (девон); ж — и — *Rhynchonella* (поздняя юра — ранний мел); бс — брюшная створка, cd — седло, cn — синус, cs — спинная створка

нами, обращенными в стороны. Ордовик — юра, особенно девон — пермь. Характерные роды: *Cyrtia* (поздний ордовик — ранний девон), *Eospirifer* (силур — средний девон), *Cyrtospirifer* (поздний девон — ранний карбон), *Spirifer* (ранний карбон), *Choristites* (карбон — ранняя пермь).

Отряд теребратулиды (Terebratulida). Раковины двояковыпуклые, обычно пористые. Замочный край короткий, изогнутый (рис. 145). Дельтирий прикрыт двумя дельтидиальными пластинками, ограничивающими снизу круглый форамен. Ручной аппарат в форме петли. Поздний силур — ныне, особенно мезозой и кайнозой. Характерные роды: *Stringocephalus* (средний девон), *Dielasma* (ранний карбон — поздняя пермь), *Rectithyris* (мел), *Pygope* (юра — ранний мел), *Nucleata* (юра — мел), *Terebratula* (палеоген — неоген).

Геологическая история и образ жизни. Большинство вымерших и современных замковых брахиопод вело и ведет якорный образ жизни, прикрепляясь главным образом к твердому грунту при помощи цилиндрической короткой ножки и нередко образуя целые поселения. Брахиоподы живут преимущественно в мелководной зоне моря, но многие спускаются на значительные глубины. У форм, живущих на илистом дне, ножка может разветвляться на многочисленные корневидные ответвления.

У ринхонеллид развивается глубокий синус и высокое седло; в течение онтогенеза они изменяли свой образ жизни от якорного на ран-

них этапах, до якорно-опорного. В последнем случае раковина опрокидывалась на спинную створку и опиралась на края створок; высокое седло позволяло поднимать лофофор над субстратом. Ножка развивалась не пропорционально росту раковины.

Среди ископаемых замковых брахиопод в позднем палеозое были формы, которые прирастали брюшной створкой. У них, в отличие от без-

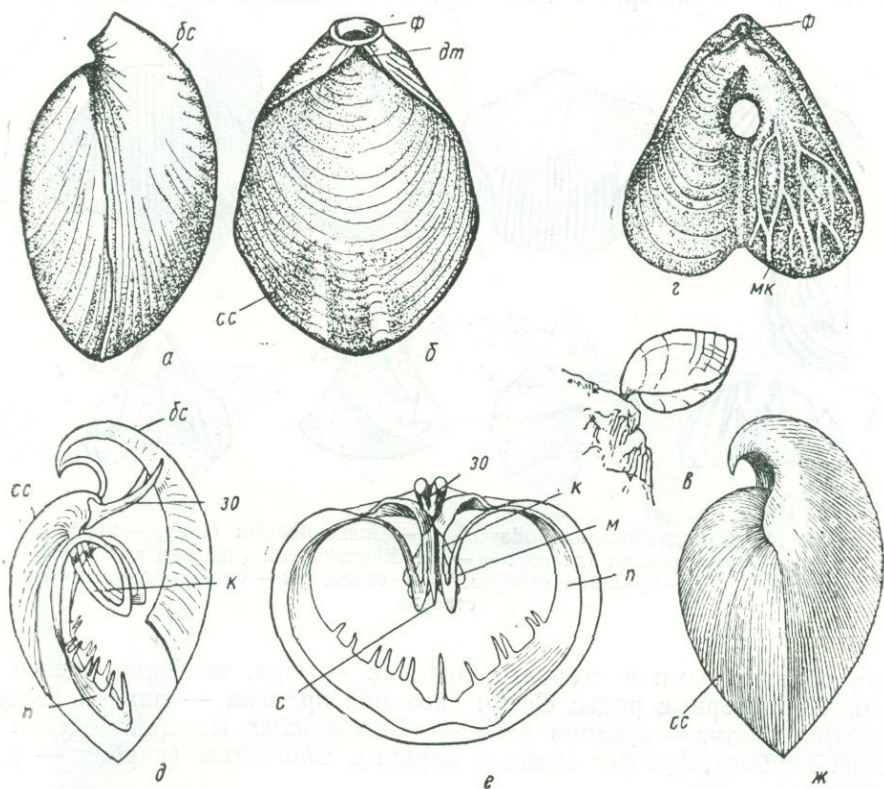


Рис. 145. Отряд Terebratulida: а — в — *Terebratula* (средний палеоген — неоген): а — вид сбоку, б — вид со стороны спинной створки, в — прижизненное положение; г — *Pugore* (юра — ранний мел); д — ж — *Stringocephalus* (средний девон): д — продольный разрез, е — спинная створка (схема строения), ж — общий вид; бс — брюшная створка, дт — дельтидиальные пластинки, зо — замочный отросток, к — круры, м — мускульное поле, мк — мантийные каналы, п — петля, с — срединная септа, сс — спинная створка, ф — форамен

замковых, брюшная створка приобретала высокую конусовидную форму, позволяющую животному подниматься над дном (рихтгофении). Раковина приобретала форму, внешне конвергентно сходную со скелетом одиночных кораллов. Некоторые брахиоподы палеозоя прикреплялись при помощи ножки и игл, развитых вдоль замочного края; другие лежали свободно на морском дне, несколько погружаясь в осадок. Иглы, расположенные на брюшной створке, препятствовали слишком глубокому погружению, а шлейф, развитый у некоторых продуктид, поднимался высоко над дном. Некоторые брахиоподы (продуктиды) в течение всего индивидуального развития изменяли образ жизни: внача-

ле прикреплялись ножкой, затем иглами и, наконец, на взрослой стадии, свободно лежали на дне.

Первые замковые брахиоподы, появившиеся в кембрии, относятся к отряду ортид, который рассматривается в качестве родоначальной группы для всех остальных отрядов замковых брахиопод (рис. 146). В ордовике были широко распространены ортиды, строфомениды и пен-

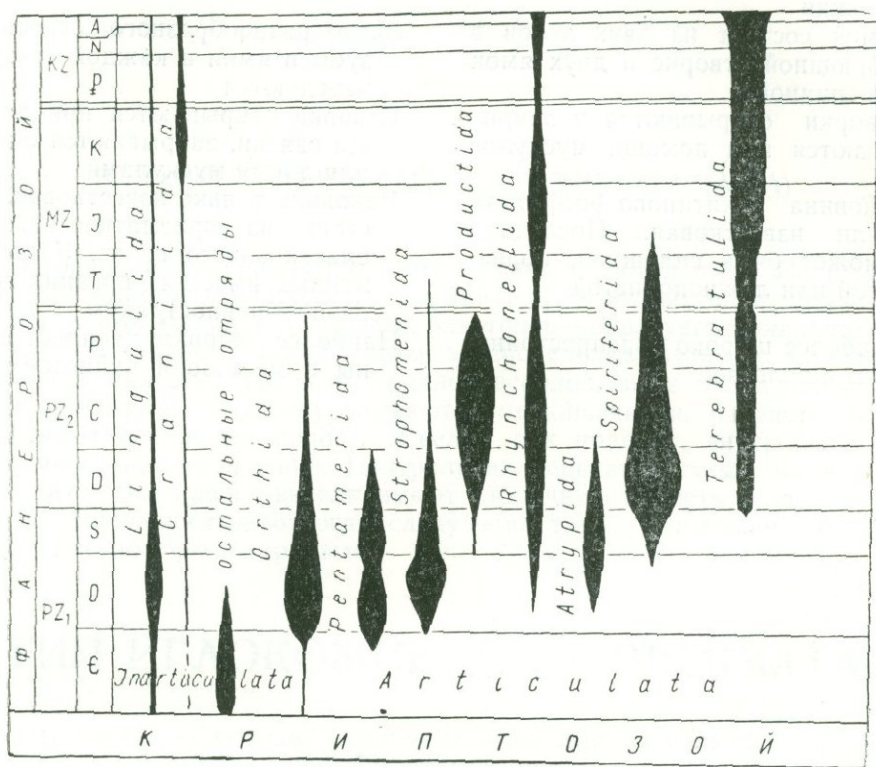


Рис. 146. Схема геохронологического распространения брахиопод

тамериды; последние вымирают к концу девона. В конце ордовика появляются спирифериды со сложным спиральным ручным аппаратом, широко распространенные в девоне и карбоне. В карбоне и перми преобладали продуктиды, первые представители которых появились в силуре. В конце палеозоя количество брахиопод резко сокращается, в мезозой переходят ринхонеллиды, теребратулиды и небольшое количество спириферид. Ринхонеллиды и теребратулиды продолжали свое развитие в кайнозое и относительно широко распространены в современных морях.

Замковые брахиоподы в морской бентосной фауне палеозоя занимали господствующее положение; в мезозое и кайнозое они уступили его двустворчатым моллюскам.

Раковина брахиопод имеет конвергентное сходство с раковиной двустворчатых моллюсков, но отличается от последней рядом существенных признаков.

Брахиоподы

Раковина состоит из двух створок: брюшной и спинной

Плоскость симметрии проходит через створки, разделяя каждую створку на две половины

Под макушкой брюшной створки имеется отверстие для выхода ножки

Замок состоит из двух зубов в брюшной створке и двух ямок в спинной

Створки открываются и закрываются при помощи мускулов

Раковина хитиново-фосфатная или известковая. Последняя может быть сплошной, пористой или ложнопористой

Наиболее широко распространены в палеозое

Двустворчатые моллюски

Раковина состоит из двух створок: правой и левой

Плоскость симметрии проходит между створками вдоль тела моллюска

Отверстия под макушкой нет

Замок разнообразного строения; зубы и ямки в каждой створке чередуются

Створки открываются при помощи связки, закрываются одним или двумя мускулами

Раковина только известковая, состоит из призматического и пластинчатого слоев. У современных имеется органический слой — периостракум

Наиболее широко распространены в мезозое и кайнозое.

ВТОРИЧНОРОТЫЕ (DEUTEROSTOMIA)

Вторичноротые характеризуются рядом особенностей. Первичный рот, или бластопор, зародыша замыкается, и рот возникает вторично в другой его части, а в области бластопора образуется анальное отверстие. Мезодерма закладывается энтероцельным путем, т. е. первичный кишечник образует симметрично расположенные мешковидные выпячивания, которые отшнуровываются от кишечника, разрастаются и заполняют первичную полость. Скелет, как правило, внутренний, мезенхимного происхождения. Центральная нервная система неганглиозного типа. Все представители имеют вторичную полость тела.

К вторичноротым относят следующие типы: иглокожие, полухордовые, погонофоры и хордовые.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA)

Иглокожие — морские одиночные животные, населяющие в настоящее время нормальносоленые моря всех широт и глубин. Они не способны переносить опресненные воды и поэтому отсутствуют в морях с пониженной соленостью: их нет в Каспийском и Азовском морях; в Черном море встречаются только один вид офиур и два вида голотурий, проникших из Средиземного моря. Из ныне живущих иглокожих известны морские звезды, офиуры, голотурии, морские ежи, ведущие подвижный образ жизни, и морские лилии, как правило прикрепленные к разным предметам на дне моря (часть морских лилий приспособилась к плаванию).

Для иглокожих очень характерно наличие амбулакральной, или водно-сосудистой, системы, неизвестной у других типов животных. Она представляет собой отшнуровавшуюся часть вторичной полости тела и содержит жидкость, близкую по составу к морской воде. Амбулакральная система хорошо развита у морских звезд и морских ежей. Она состоит из каменистого, кольцевого и радиальных каналов; каменистый канал с одной стороны открывается наружу пористой табличкой — мадрепоритом, с другой стороны соединен с кольцевым каналом, расположенным вокруг глотки; от кольцевого канала отходят пять радиальных каналов, несущих амбулакральные ножки; через мадрепорит в амбулакральную систе-

му поступает морская вода. Стенки ножек растяжимы и мускулисты. Амбулакральные ножки выполняют функции газообмена, осязания, у подвижных иглокожих служат для передвижения.

Тело иглокожих имеет вид звезды, шара, бутона и характеризуется пятилучевой симметрией, которая распространяется на особенности внешнего и внутреннего строения (рис. 147). Пять радиальных каналов образуют особые секторы тела, так называемые амбулакральные поля, или амбулакры; между ними находятся интерамбулакры, или интеррадиусы. Они построены у раз-

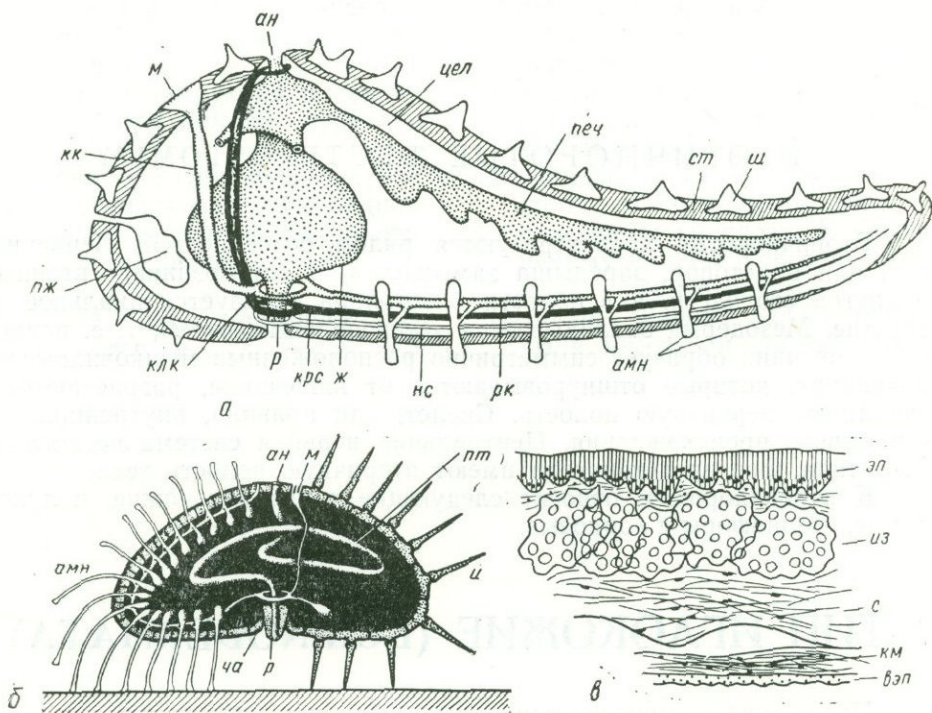


Рис. 147. Строение тела иглокожих: а — схематический разрез по радиусу морской звезды; б — схема строения морского ежа; в — схема строения кожи голотурии; амн — амбулакральные ножки, ан — анальное отверстие, вэп — внутренний эпителий, ж — желудок, состоящий из двух отделов, и — иглы, из — известковые тельца, кк — каменный канал, клк — кольцевой канал, км — кольцевые мышцы, крс — кровеносная система, м — madreporite, нс — нервная система, печ — слепой радиальный отросток желудка (печеночный придаток), пж — половая железа, пт — пищеварительный тракт, р — рот; рк — радиальный канал, с — соединительная ткань, ст — стенка тела, цел — целом — полость тела, ча — челюстной аппарат («аристотелев фонарь»), ш — шипы, эп — наружный эпителий

ных классов иглокожих различно. У одних радиусы сливаются с телом (морские ежи), у других вытянуты в лучи, подвижные или неподвижные и придают телу звездобразную форму (морские звезды). Пятилучевая симметрия часто нарушается и у многих представителей типа устанавливается двусторонняя.

Под тонким слоем эпителия лежит кожа, в которой идет формирование известкового скелета; под кожей лежит внутренний эпителий, ограничивающий вторичную полость тела. Внутренний скелет состоит из известковых табличек, либо рассеянных в коже, либо образующих сплошной панцирь. Пластинки на своей поверхности несут буг-

ры, мелкие гранулы, иглы (отсюда название типа) или особые хватательные органы — педицеллярии (морские звезды и морские ежи); они служат для защиты или нападения и для очистки тела от загрязнения. Нервная система состоит из трех отделов, из которых два являются двигательными и присутствуют не всегда, а третий чувствительным. Каждый из отделов состоит из кольца и радиальных стволов, соответствующих числу амбулакров. Органы чувств развиты слабо. Светочувствительные глазки расположены на концах радиальных амбулак-ральных каналов. Кишечник в виде узкой трубки, реже мешковидный.

У подвижных иглокожих рот расположен на нижней стороне, а анальное отверстие — на верхней. У некоторых морских ежей рот снабжен особым челюстным аппаратом. У неподвижных иглокожих рот и анальное отверстие расположены на верхней стороне и рот служит для пассивного сбора пищи; кишечник в этом случае петлевидно изогнут. Внутренние органы расположены во вторичной полости тела. Органы дыхания развиты слабо. Дыхание осуществляется либо непосредственно через стенки тела, либо при помощи выростов наружной стенки тела (кожные жабры), либо видоизмененной частью кишечника (водные легкие голотурий, задняя кишка морских лилий), либо амбулак-ральной системой. Кровеносная система состоит из околоротового кольцевого и пяти радиальных каналов и служит для разноса по телу питательных веществ. По такому же плану построена псевдогемальная система, которая окружает кровеносные сосуды и заполнена полостной жидкостью. Специальных органов выделения нет.

Иглокожие раздельнополы и размножаются половым путем. Половые железы расположены в интеррадиусах. Развитие сопровождается появлением двустороннесимметричной личинки, напоминающей на ранних стадиях гребневику и имеющей сходство с личинками полухордовых.

В ископаемом состоянии иглокожие известны с кембрия. В настоящее время насчитывается около 5000 современных и около 13 000 вымерших видов. Иглокожие разделяются на два подтипа: стебельчатые, или прикрепленные, и свободноживущие, или неприкрепленные.

ПОДТИП СТЕБЕЛЬЧАТЫЕ, или ПРИКРЕПЛЕННЫЕ (PELMATOGA)

Представители этого подтипа ведут прикрепленный образ жизни, реже свободно лежат на дне. Рот и анальное отверстие расположены на верхней стороне тела. Пища поступает в рот с током воды по особым амбулак-ральным желобкам, расположенным на поверхности тела или на руках. Амбулак-ральная система не всегда развита. Она служит для газообмена. Распространены преимущественно в палеозое. Только морские лилии дожили до наших дней. Выделяются следующие классы: карпоидеи, цистоидеи, бластоидеи, текоидеи и морские лилии, или криноидеи.

КЛАСС КАРПОИДЕИ (CARPOIDEA)

К карпоидеям относятся раннепалеозойские иглокожие с двустороннесимметричным телом (рис. 148), заключенным в известковый скелет, называемый чашечкой. Чашечка состоит из многоугольных табличек без пор; ее нижняя сторона плоская или вогнутая, верхняя —

плоская или выпуклая; у некоторых видов чашечка, по-видимому, была гибкой и тело могло сжиматься или разжиматься, поглощая и выталкивая воду. Вместе с водой в рот поступали пища и кислород для газообмена. Рот чаще всего расположен на переднем конце и окружен небольшими придатками, называемыми брахиолами.

На поверхности чашечки или по брахиолам располагались пищеводящие желобки. На брахиолах пищевые желобки прикрывались мелкими кроющими табличками. Строение амбулаторной системы не установлено. На конце чашечки находится полый стебель, образованный двумя рядами табличек. Карпоидеи вели придонный образ жизни; одни из них свободно лежали на дне, другие закреплялись стеблем, как якорем. Распространены от среднего кембрия до раннего девона.

КЛАСС ЦИСТОИДЕИ (CYSTOIDEA)

К классу цистоидей относятся раннепалеозойские прикрепленные или свободно лежащие на дне иглокожие с шаровидной, яйцевидной, грушевидной чашечкой. У прикрепленных форм, как правило, имеется стебель. Чашечка образована многоугольными табличками (от многих сотен до 13—15), прочно соединенными друг с другом. Пятилучевая симметрия отчетливо выражена только у более поздних цистоидей. На верхней стороне чашечки расположено ротовое отверстие, иногда прикрытое табличками. От рта

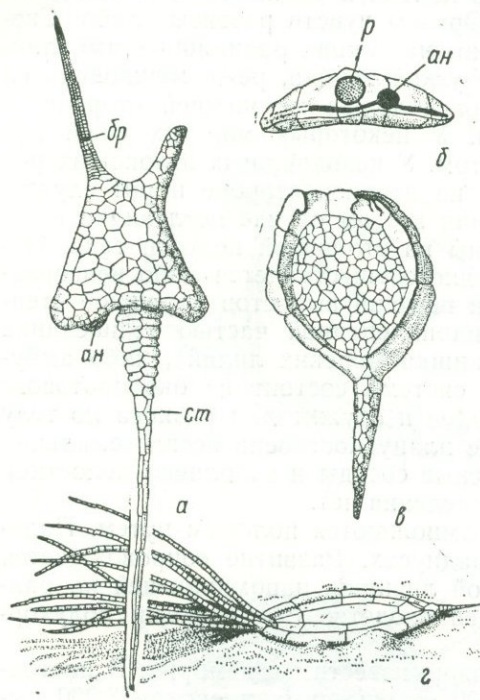


Рис. 148. Класс Carpoidea: а — *Dendrocystis* (ордовик); б — в — *Trochocystis* (кембрий); б — вид с переднего конца, в — чашечка, вид с верхней стороны, но таблички верхней стороны отсутствуют, видны таблички нижней стороны; г — *Rhipidocystis* (ордовик) в прижизненном положении, реконструкция Р. Ф. Геккера; ан — предполагаемое анальное отверстие, бр — брахиола, р — предполагаемый рот, ст — стебель

отходят 2—5 простых или разветвленных пищеводящих желобков, лежащих на поверхности чашечки и часто прикрытых кроющими табличками (рис. 149). Эти желобки переходят на короткие брахиолы. Анальное отверстие расположено между двумя пищеводящими желобками на верхней, реже на боковой стороне чашечки и обычно прикрыто табличками, образующими анальную пирамидку. Между ртом и анальным отверстием расположены два маленьких отверстия: половое и гидрора.

Таблички, слагающие чашечку, состоят из трех слоев: тонких наружного и внутреннего и толстого среднего. Средний слой обычно пронизан каналами, которые или заканчиваются слепо под наружным слоем, или открываются наружу порами. Различают два типа пор: двойные и ромбовые. Двойные поры представляют собой U-образные каналы, которые открываются двумя круглыми отверстиями, лежащими на

поверхности чашечки в овальном углублении. Каналы открываются также внутрь. Ромбовые поры образуют глубокие и узкие складки, расположенные по краям табличек таким образом, что складки одной таблички служат продолжением складок другой. Складки вдаются внутрь чашечки и открываются наружу узкой поровой щелью. Наиболее длинные складки располагаются посередине грани, откуда в обе стороны постепенно уменьшаются. Площадь, занятая такими поровыми щелями, имеет форму ромба, длинная диагональ которого совпа-

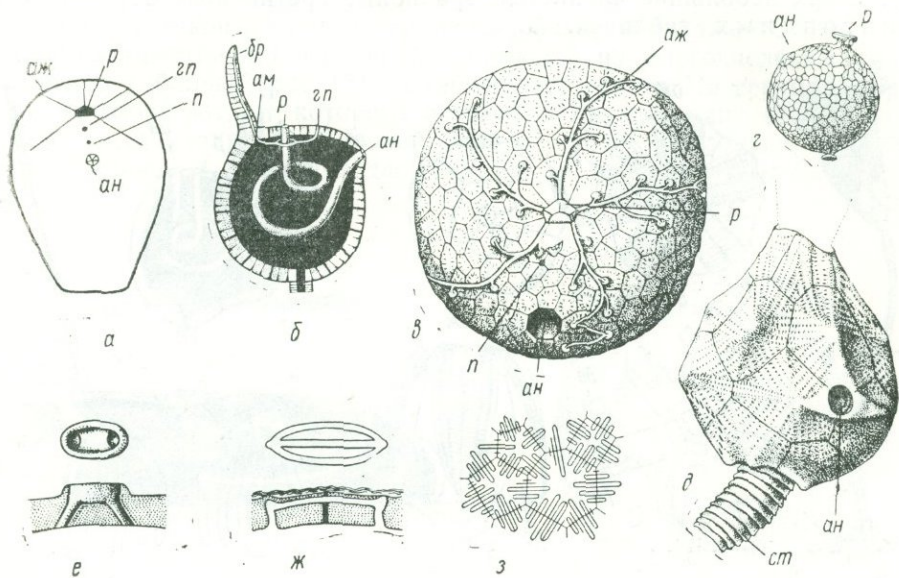


Рис. 149. Класс Cystoidea: а — б — схема строения цистоидей: а — общий вид, б — продольный разрез; в — *Glyptosphaerites* (ордовик); г — *Echinosphaerites* (ордовик); д — *Echinoencrinus* (ордовик); е — з — различное строение пор (в плане и в разрезе): е — двойные поры, ж — з — ромбовые поры; аж — амбулакральные (пищевые) желобки, ам — амбулакральная система, ан — анальное отверстие, бр — брахиолы, гп — гидропора, п — половое отверстие, р — рот, ст — стебель

дает со швом между двумя табличками (отсюда название «ромбовые поры»). Средняя часть поровой щели может быть закрыта известковой табличкой (мостиком), по краям которой остаются два отверстия; эти отверстия могут быть крупными и доходить почти до шва между табличками или очень маленькими, расположенными по краям щели. Двойные и ромбовые поры служили для газообмена и, возможно, выполняли функцию выделительной системы.

Цистоидеи вели бентосный образ жизни, прикреплялись к субстрату либо стеблем, либо нижней частью чашечки. Стебель состоял из отдельных члеников различной формы и имел широкий внутренний канал. Некоторые цистоидеи свободно лежали на дне. Ордовик — девон. Характерные роды: *Echinoencrinus* (ордовик), *Echinosphaerites* (ордовик), *Spaeronites* (ордовик).

КЛАСС БЛАСТОИДЕИ (BLASTOIDEA)

К классу бластоидей относятся палеозойские прикрепленные иглокожие, имевшие бутанообразную радиальносимметричную чашечку, несущую большое количество коротких брахиол и длинный стебель (рис. 150).

У большинства бластоидей чашечка образована тринадцатью табличками, расположенными в три пояса. Три нижние таблички — основные, или базальные, — лежат непосредственно под стеблем и образуют основание чашечки. Выше следует пояс из пяти радиальных табличек; каждая табличка вилообразной формы, имеет глубокую выемку, которая занята амбулакральным полем, по верхней стороне которого проходит срединный амбулакральный желобок. От срединного желобка отходят многочисленные боковые желобки, по краям которых идут вверх небольшие членистые брахиолы. Третий пояс образует пять дельтоидных табличек.

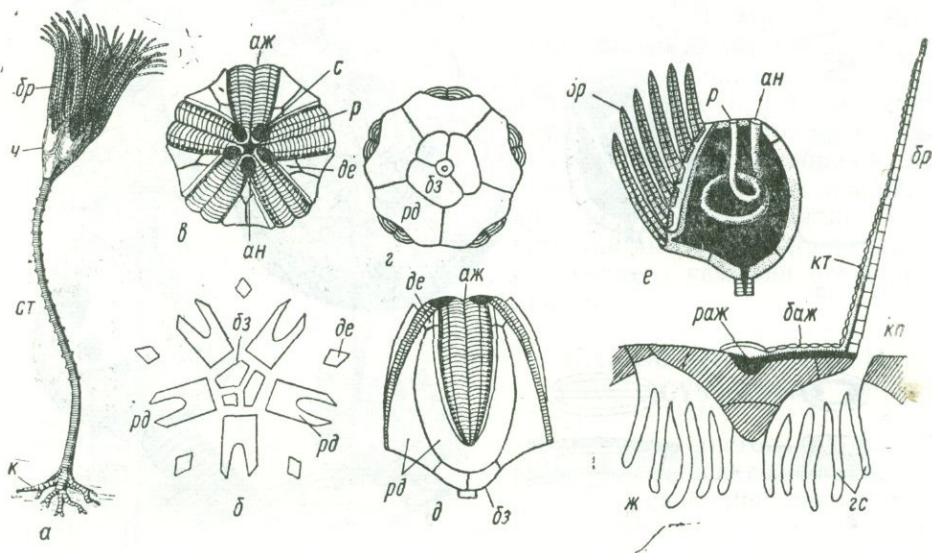


Рис. 150. Класс Blastoida: а — реконструкция *Orophocrinus* (карбон); б — д — схема строения чашечки *Pentremites* (карбон): б — в плане, в — сверху, з — снизу, д — сбоку; е — продольный разрез через чашечку; ж — разрез через амбулакральный желобок; ан — амбулакральный желобок, ан — анальное отверстие, баз — боковой амбулакральный желобок, баз — базальные (основные) таблички, бр — брахиолы, гс — гидроспира, де — дельтоидные таблички, к — «корневые» отростки, кп — краевая пора, кт — кроющие таблички, р — рот, раж — радиальный амбулакральный желобок, рд — радиальные таблички, с — спиракулы, ст — стебель, ч — чашечка

У ордовикских бластоидей чашечка состоит из большого числа табличек. На верхней стороне чашечки находится ротовое поле (перистом), в центре которого помещается ротовое отверстие. Анальное отверстие расположено интеррадиально, между амбулакральными желобками недалеко от рта, на задней дельтоидной табличке.

Вокруг ротового поля между амбулакральными полями, пронизывающая дельтоидные таблички, расположено 10 отверстий — спиракул. У некоторых представителей в ходе эволюции отверстия каждой пары сливаются друг с другом, образуя только 5 крупных отверстий. В этом случае анальное отверстие объединяется с соответствующей парой спиракул. Под амбулакральными полями по обе стороны от пищевого желобка расположены складчатые каналы, так называемые гидроспиры. Они подвешены к стенкам полости тела и прикрепляются к отдельным табличкам. С наружной средой гидроспиры сообщались через краевые поры, расположенные вдоль края пищевых желобков за брахиолами. По гидроспирам (их всего было 10), по-видимому, циркулировала вода, входившая через краевые поры и выходящая через спиракулы.

Стебель бластоидей состоял из коротких цилиндрических члеников, пронизанных осевым каналом и снабженных иногда усиками. У некоторых форм стебель отсутствовал.

Бластоидеи появляются в ордовике, достигают расцвета в карбоне и перми и вымирают в конце перми.

КЛАСС ТЕКОИДЕИ, или ЭДРИОАСТЕРОИДЕИ (THECOIDEA, или EDRIOASTEROIDEA)

К классу текоидей относятся палеозойские иглокожие с округлой, радиальносимметричной чашечкой, состоящей из многочисленных многоугольных табличек (рис. 151). Стебель отсутствует. На верхней стороне расположен рот, от которого отходят 5 прямых или серпообразно изогнутых амбулакальных полей. Каждое поле образовано двойным рядом табличек и прикрыто двойным рядом кроющих табличек.

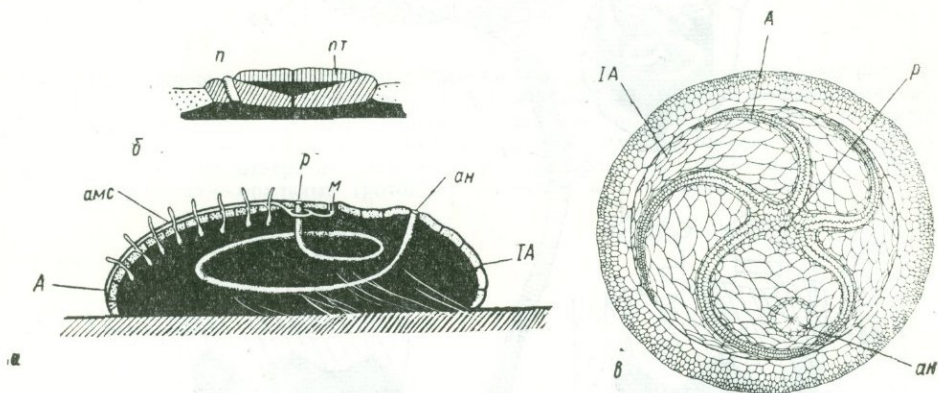


Рис. 151. Класс Thecozoa: а — схематический разрез через чашечку; б — разрез через амбулакальный желобок; в — *Lepidodiscus* (девон), реконструкция; А — амбулакальные поля, амс — амбулакральная система, ан — анальное отверстие (и пирамидка), IA — интерамбулакральные поля, м — madreporит, п — поры для амбулакальных ножек, пт — покровные таблички, р — рот

Широкие интерамбулакральные поля образованы многочисленными табличками. В одном из интеррадиусов расположено анальное отверстие, прикрытое анальной пирамидкой. Между амбулакральными табличками или между ними и табличками интерамбулакров расположены отверстия для выхода амбулакральных ножек, которые, по-видимому, имели вид щупалец (как у морских лилий) и выполняли функцию газообмена. Ток воды, с которым в ротовое отверстие поступала пища, очевидно, создавался мерцательным эпителием. У текоидей, таким образом, как и у морских лилий, была довольно хорошо развита амбулакральная система. Текоидеи появились в начале кембрия и вымерли в раннем карбоне.

КЛАСС МОРСКИЕ ЛИЛИИ, или КРИНОИДЕИ (CRINOIDEA)

К классу морских лилий относятся прикрепленные или подвижные на взрослой стадии иглокожие, тело которых состоит из чашечки, стебля и хорошо развитых рук (рис. 152).

Чашечка имеет бокаловидную, шаровидную или кубковидную форму. Она образована двумя или тремя поясами табличек: в первом слу-

чае различают 5 радиальных табличек, поддерживающих руки, и 5 базальных, или основных, табличек, образующих основание чашечки; во втором случае к поясу базальных табличек добавляется еще один пояс, состоящий из 5 инфрабазальных, или нижеосновных, табличек. Чашечка, обладающая только поясом базальных табличек,

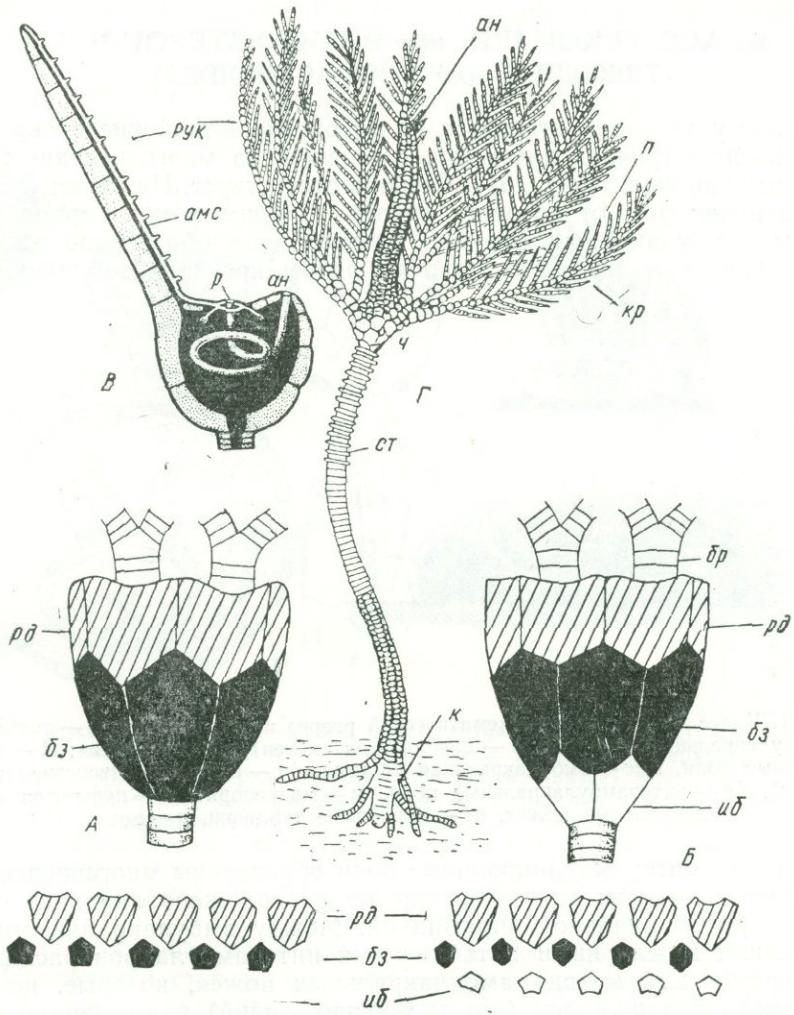


Рис. 152. Схема строения морской лилии: А — моноциклическая чашечка; Б — дициклическая чашечка; В — схематический разрез через чашечку; Г — общий вид прикрепленной морской лилии; амс — амбулаторная система, ан — анальное отверстие, бз — базальные (основные) таблички, бр — брахиальные таблички, иб — инфрабазальные (нижеосновные) таблички, к — «корни», кр — корона, п — пиннулы, р — рот, рд — радиальные таблички, рук — руки, ст — стебель, ч — чашечка

называется моноциклической, а обладающая поясом базальных и инфрабазальных табличек — дициклической. Часто в строении чашечки принимают участие дополнительные таблички, носящие специальные названия (анальные, радиальные).

Сверху чашечка прикрыта крышкой (рис. 153). Крышка (тегмен) может быть у морских лилий кожистая или известковая; у одних

она покрыта пятью ротовыми табличками, расположенными интеррадиально; у других образована многочисленными мелкими табличками. Иногда таблички прочно соединены друг с другом и образуют своеобразный свод. В центре верхней стороны расположено ротовое отверстие, которое ведет в петлеобразно изогнутый пищеварительный канал.

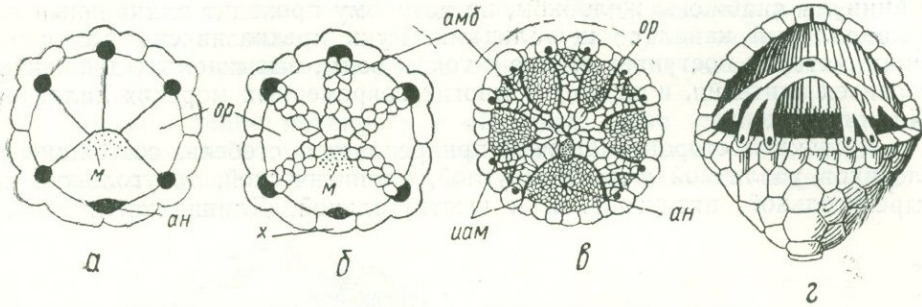


Рис. 153. Различные типы строения крышки чашечки: а — развиты только ротовые таблички; б — крышка с пищевыми желобками, покрытыми амбулакральными табличками; в — ротовые таблички редуцированы (сохранились около рта); г — пищевые желобки расположены под прочной крышкой; амб — амбулакральные таблички, ан — анальное отверстие, иам — интерамбулакральные таблички, м — madreporит, ор — оральные (ротовые) таблички, х — анальная табличка

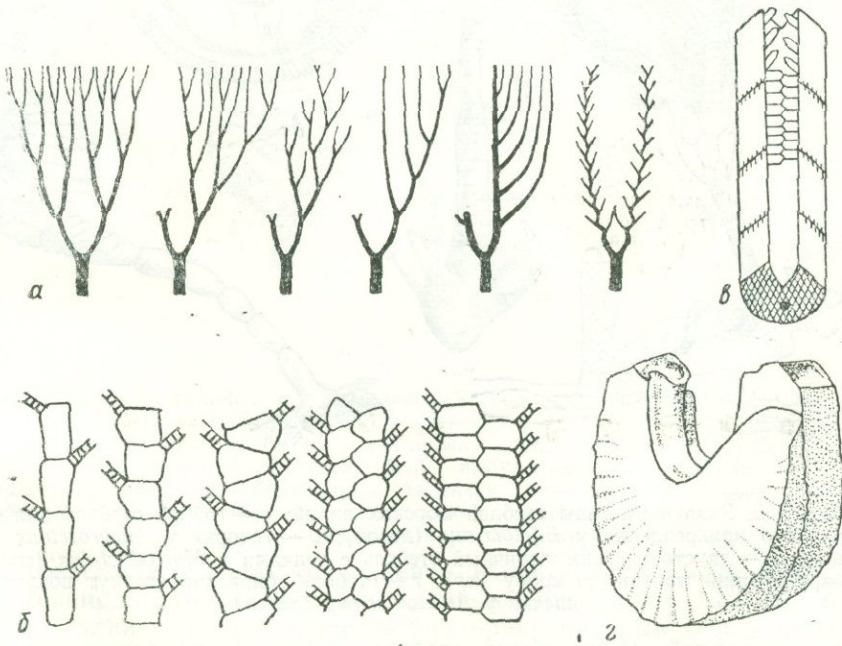


Рис. 154. Схема строения рук: а — развитие перистой руки из дихотомически разветвленной; б — развитие двурядной руки из однорядной; в — часть руки (4 членика) с амбулакральным каналом и кроющими табличками; г — два членика руки *Diaplocrinus* (девон)

Анальное отверстие расположено в интеррадиусе также на верхней стороне. От рта к основанию рук отходят 5 амбулакральных желобков, под которыми проходят радиальные амбулакральные каналы, кровеносные сосуды и нервные стволы.

К радиальным табличкам чашечки присоединяются руки; в них продолжают вторичная полость тела, нервные стволы, каналы кровеносной системы. Руки бывают простыми или разветвленными и состоят из табличек, расположенных в один или в два ряда, соединенных мускулами или эластичной связкой, и снабжены, как правило, короткими членистыми придатками — пиннулами (перышками) (рис. 154). Руки и пиннулы снабжены желобком, по которому проходит радиальный амбулакральный канал с щупальцами. Руки предназначены для сбора пищи, которая поступает вместе с током воды, вызываемым движением ресничек эпителия, и служат у многих современных морских лилий органами движения.

К нижней стороне чашечки прикрепляется стебель, состоящий из члеников различной формы: круглой, эллиптической, треугольной, четырехугольной, пятиугольной и шестиугольной. Длина стебля может

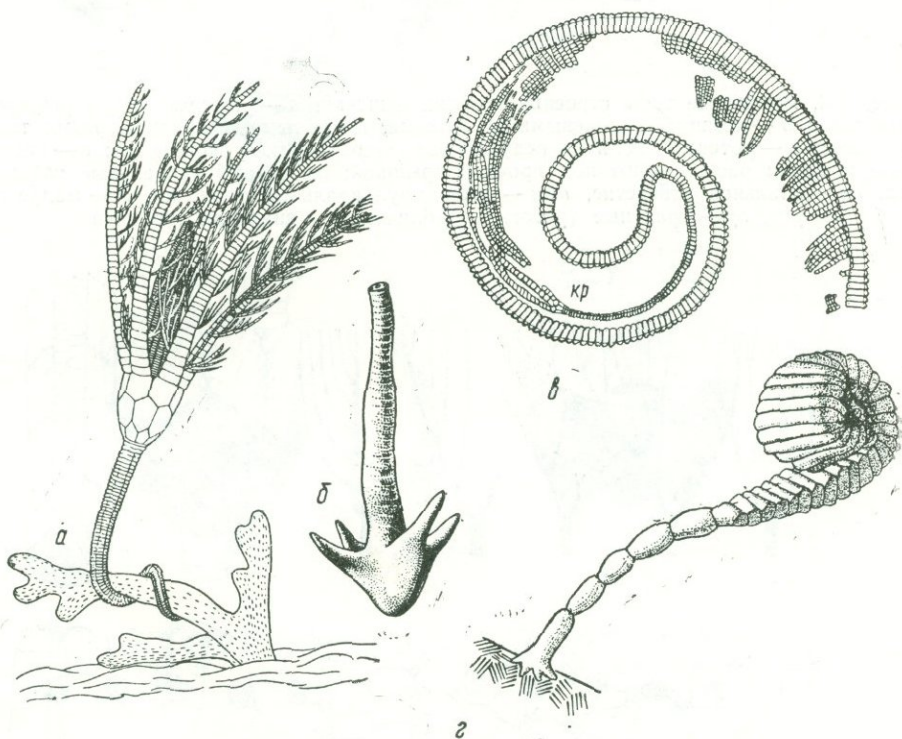


Рис. 155. Различные типы стеблей морских лилий: а — гибкий стебель для временного прикрепления у *Eifelocrinus* (девон); б — «якорь» у *Ancyrocrinus* (девон); в — двустороннесимметричный стебель с усиками у *Myelodactylus* (силур), окружающий маленькую крону (кр); г — стебель спирально свернут вокруг чашечки у *Ammonicrinus* (девон)

быть различной. Чаще всего стебель короткий, но иногда достигает несколько метров. Через весь стебель проходит осевой канал, имеющий поперечное сечение разной формы. Членики стебля морских лилий скреплены эластичной соединительной тканью. Стебель может заканчиваться разветвленными корневыми ветвями, иногда своеобразным якорем или клубневидным утолщением. Часто он усажен членистыми усиками, служащими для временного прикрепления (рис. 155).

У некоторых морских лилий стебель обладал способностью обвивать водоросли, полипняки кораллов; у ряда форм стебель отсутствует;

от нижней стороны чашечки отходят членистые усики (цирри), служащие для временного прикрепления.

Морские лилии размножаются половым путем. Так, например, у современной бесстебельчатой морской лилии (*Antedon*) из оплодотворенного яйца выходит личинка, лишенная рта. После непродолжительного плавания личинка опускается на дно и прикрепляется. Из нее развивается молодая лилия, имеющая стебель, чашечку и руки. Через некоторое время чашечка отделяется от стебля и начинает свободно передвигаться при помощи рук. У основания чашечки развиваются членистые усики.

Морские лилии появились в ордовике, были широко распространены в палеозое; в конце перми вымирают, за исключением одного семейства, дожившего до триаса; в триасе развиваются новые морские лилии, живущие ныне (рис. 156).

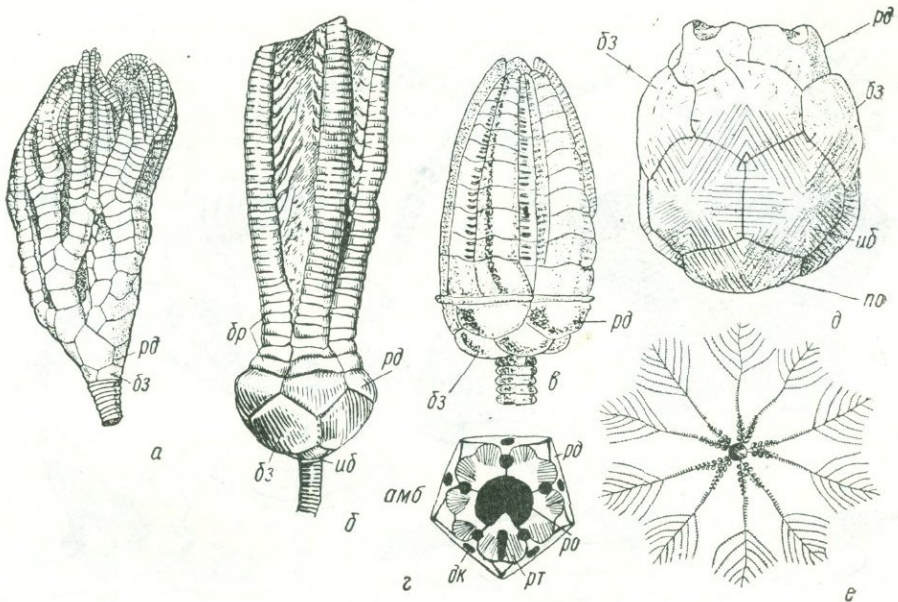


Рис. 156. Класс Crinoidea: а — *Protaxocrinus* (ордовик — силур); б — *Cromyocrinus* (карбон); в — г — *Cupressocrinites* (девон): в — полная чашечка с руками, г — вид чашечки сверху с пятью ротовыми табличками (р_т); д — *Marsupites* (мел); е — *Saccocoma* (юра — мел); амб — амбулакральные отверстия, бз — базальные таблички, бр — брахиальные таблички, дк — дорсальный канал, иб — инфрабазальные таблички, по — пятиугольная табличка основания, рд — радиальные таблички, ро — ротовое отверстие

В современных морях криноидеи — единственные представители некогда обширного подтипа прикрепленных иглокожих. Палеозойские морские лилии вели преимущественно прикрепленный образ жизни, в мезозое появляются бесстебельчатые, которые составляют в современных морях до 90% всех известных видов.

ПОДТИП СВОБОДНОЖИВУЩИЕ, или НЕПРИКРЕПЛЕННЫЕ (ELEUTHEROZOA)

Представители этого подтипа ведут подвижный образ жизни. Передвигаются при помощи амбулакальных ножек или игл. Рот расположен на нижней стороне тела в центре или впереди. Анальное отвер-

стие — на верхней или задней стороне тела. Пища добывается активно. Амбулакральные желобки обычно закрыты. Амбулакральная система служит для передвижения и газообмена. Первые неприкрепленные иглокожие появляются в начале кембрия; наиболее широко распространены в мезозое и кайнозое.

Выделяются следующие классы: офиоцистии, морские звезды, офиуры, голотурии и морские ежи.

КЛАСС ОФИОЦИСТИИ (ОРНИОЦИСТИА)

К классу офиоцистий относятся пять родов подвижных иглокожих, распространенных от раннего ордовика до среднего девона (рис. 157). Тело дисковидное, реже овальное, покрытое многочисленными табличками. Рот расположен внизу и был снабжен пятью подвижными челю-

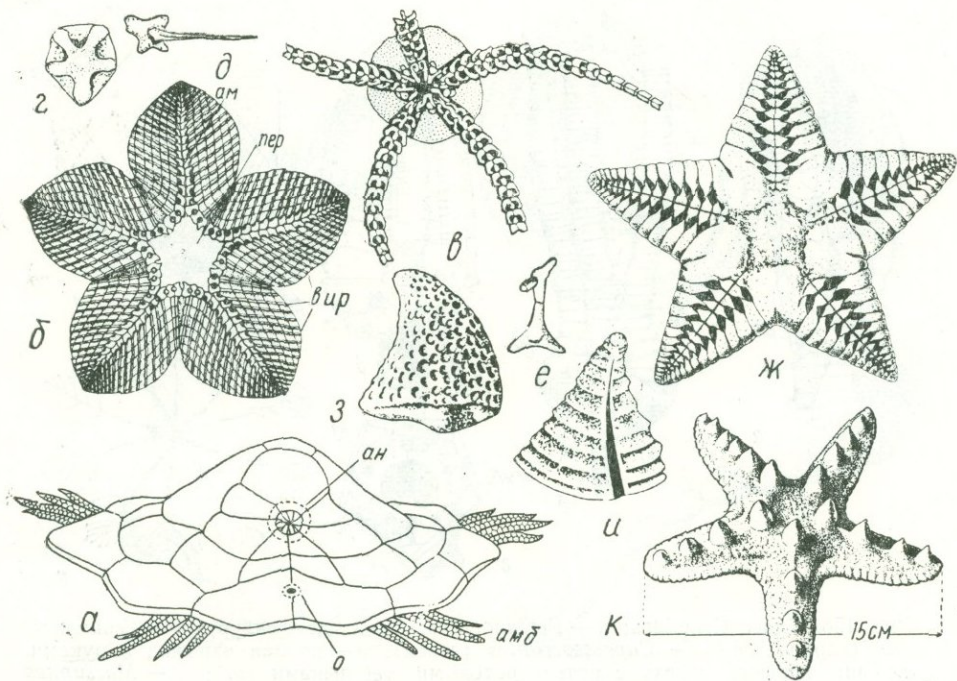


Рис. 157. Классы Ophiocistia (а), Somasteroidea (б), Ophiuroidea (в) и Asteroidea (г—к): а — *Volchovia* (ордовик). Реконструкция Р. Ф. Геккера; б — *Villebrunaster* (ордовик); в — *Stephanura* (поздний девон); г — г — скелетные элементы морских звезд (г — из девона, д — из ордовика, е — из силура); ж — *Stenaster* (ордовик); з — и — *Volboporites* (общий вид и разрез, ордовик); к — реконструкция морской звезды с больбопоритами (по Р. С. Елтышевой); ам — амбулакральное поле, амб — амбулакральные скелетизированные ножки, ан — анальная пирамидка, вир — виргаллий, о — отверстие половое (?) или гидропора (?), пер — перистома

стями. Руки отсутствовали. Амбулакральные ножки были покрыты мелкими табличками и служили для передвижения. Анальное отверстие расположено на верхней стороне и прикрыто анальной пирамидкой. В ископаемом состоянии встречаются крайне редко.

КЛАСС СОМАСТЕРОИДЕИ (SOMASTEROIDEA)

К этому классу относится небольшая группа подвижных иглокожих, имевших тело звездобразной формы (рис. 157). Лучи короткие, почти необособленные от основного диска. На оральной (нижней) стороне в центре расположено большое ротовое поле, от которого по радиусам отходят пять амбулакральных полей, состоящих из двух рядов чередующихся амбулакральных табличек. Под углом к амбулакральным табличкам отходят палочковидные интерамбулакральные таблички — виргалии. Сомастероидеи существовали от раннего ордовика до позднего девона. От них, по-видимому, произошли морские звезды и офиуры.

КЛАСС МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (ASTEROIDEA)

Тело морской звезды состоит из центрального диска и резко обособленных лучей, или рук. Рот снизу, анальное отверстие и мадрепорит сверху. Скелет рта неподвижный. Желудок мешковидный, может выворачиваться наружу. В лучи продолжается полость тела, половые железы, слепые выросты кишечника. Скелет лучей состоит из двух рядов амбулакральных и двух рядов краевых табличек. Амбулакральные ножки с ампулами. В отложениях ордовика Прибалтики были встречены известковые шипы, покрывавшие сверху скелет морских звезд. Эти шипы были описаны под родовым названием *Bolborites* (рис. 157). В ископаемом состоянии морские звезды встречаются крайне редко начиная с ордовика.

КЛАСС ОФИУРЫ (OPHIUROIDEA)

Лучи офиур резко обособлены от центрального диска, обычно тонкие, змеевидные. Рот и мадрепорит внизу, анального отверстия нет. Скелет рта подвижный. Желудок мешковидный, не выворачивается. В лучи внутренние органы не продолжают. Скелет лучей состоит из цельных, подвижно соединенных табличек (позвонков). Амбулакральные ножки без ампул. Хищники, илоеды (рис. 157). Ордовик — ныне.

КЛАСС ГОЛОТУРИИ (HOLOTHURIOIDEA)

К этому классу относятся подвижные иглокожие, имеющие удлиненное мешковидное или червеобразное тело, обычно с мягкими стенками (рис. 158). Рот расположен на переднем конце тела и окружен 10—13 щупальцами (видоизмененные амбулакральные ножки). Узкий и длинный пищеварительный тракт образует петлю и заканчивается на заднем конце анальным отверстием. От задней кишки отходят своеобразные органы — водные легкие. Вокруг глотки расположен кольцевой канал амбулакральной системы, от которого отходят вдоль верхней стороны тела два и вдоль нижней — три радиальных канала. Амбулакральные ножки верхних каналов служат органами осязания и газообмена, амбулакральные ножки нижних каналов несут присоски и служат для передвижения.

Скелет состоит из отдельных разрозненных известковых телец (склеритов), рассеянных в подкожной соединительной ткани. От голотурий начиная с девона сохраняются преимущественно склериты. Раннепалеозойские находки недостоверны.

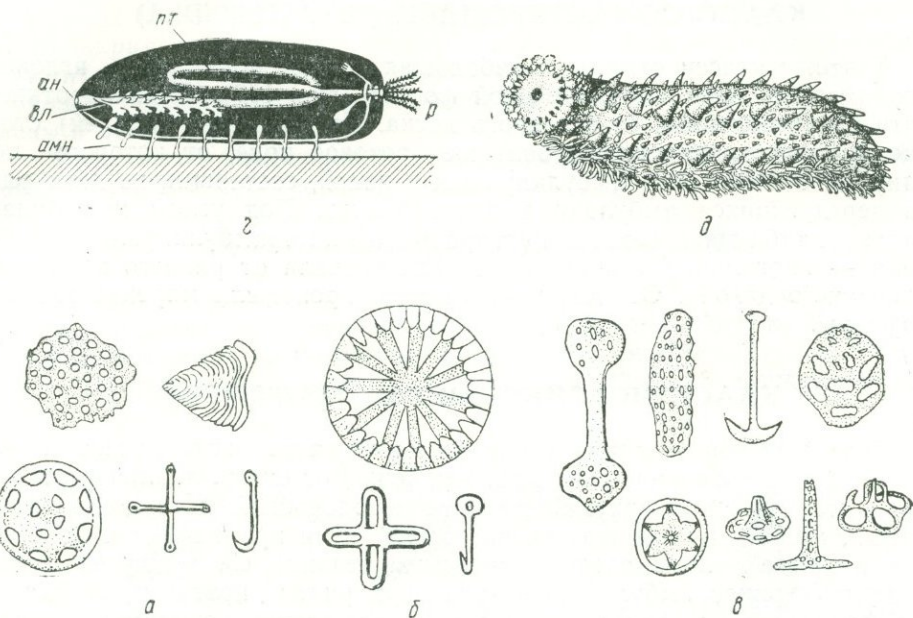


Рис. 158. Класс Holothurioidea: а — в — скелетные элементы голотурий: а — каменноугольных, б — юрских, в — третичных; г — схема строения тела голотурии; д — *Stichopus* (совр.); амн — амбулакральные ножки, ан — анальное отверстие, вл — водные легкие, пт — пищеварительный тракт, р — рот

КЛАСС МОРСКИЕ ЕЖИ (ECHINOIDEA)

Морские ежи — подвижные иглокожие шаровидной, яйцевидной, конусовидной или сердцевидной, иногда уплощенной формы (рис. 159). Панцирь состоит из многочисленных табличек, расположенных правильными рядами, сгруппированными в 5 амбулакальных и 5 интерамбулакальных полей. Снаружи панцирь одет тонкой кожей, заключающей мелкие глазки и другие органы чувств. Рот расположен на нижней стороне в центре или в передней части и ведет в длинный пищеварительный тракт, который делает несколько сложных петель и заканчивается анальным отверстием, которое расположено внутри особого анального поля или в интеррадиусе внизу на задней части панциря.

Вокруг пищевода расположены нервное, кровеносное и амбулакральное кольца, от которых соответственно отходят радиальные нервы и сосуды.

Половые железы расположены под интерамбулакральными полями; они открываются наружу через особые отверстия в половых табличках, расположенных на верхней стороне панциря, на вершинном щитке.

Амбулакральная система начинается мадрепоровой табличкой (мадрепорит), лежащей около анального поля, которая одновременно является и половой. От мадрепорита вниз направляется каменный канал, впадающий в кольцевой канал. От последнего отходят 5 мешковидных выростов и 5 радиальных каналов, идущих вверх под амбулакральными полями панциря. От радиального канала отходят амбулакральные ножки, каждая из которых снабжена ампулой. Амбулакральные ножки выходят наружу через парные каналы, пронизываю-

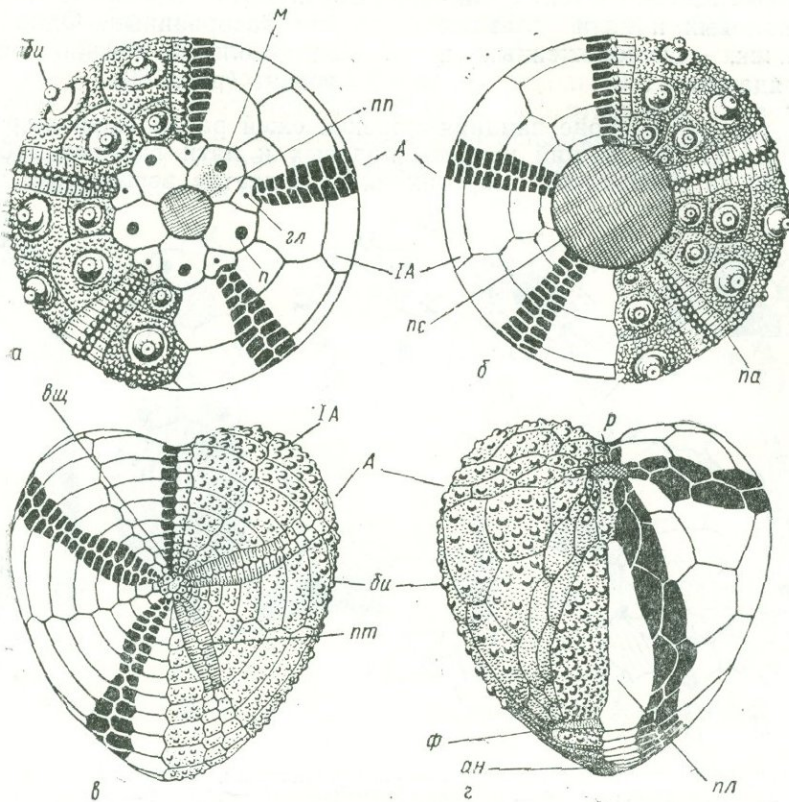


Рис. 159. Класс Echinoidea. Схема строения панциря морских ежей: *а* — *б* — правильных, *в* — *г* — неправильных, *а*, *в* — вид сверху, со стороны вершинного щитка, *б*, *г* — вид снизу, со стороны ротового поля; *А* — амбулакральное поле, *ан* — анальное отверстие, *би* — бугорки для игл, *вщ* — вершинный щиток, *гл* — глазные таблички, *IA* — интерамбулакральное поле, *м* — madreporит, *п* — половые таблички, *па* — поры амбулакров, *пл* — пластрон, *пп* — перипрокт (анальное поле), *пс* — перистома (ротовое поле), *пт* — петалойды, *р* — рот, *ф* — фасциола

еще амбулакральные таблички, ножки служат для газообмена, осязания или передвижения.

В зависимости от положения рта и анального отверстия различают правильных и неправильных морских ежей.

Правильные морские ежи

Рот расположен в центре нижней поверхности

Зубы челюстного аппарата («аристотелев фонарь») расположены вертикально

Анальное отверстие находится в центре вершинного щитка

Неправильные морские ежи

Рот расположен в центре нижней поверхности или сдвинут вперед

Зубы челюстного аппарата расположены наклонно или даже горизонтально. У некоторых групп челюстной аппарат отсутствует

Анальное отверстие лежит вне вершинного щитка в заднем интеррадиусе

Вершинный щиток состоит из пяти половых и пяти глазных табличек, расположенных в два ряда (рис. 160).

Вершинный щиток удлинненный или разорванный. Одна половая табличка обычно редуцирована (рис. 160).

На верхней стороне панциря морских ежей расположен вершинный щиток, состоящий из пяти половых и пяти глазных табличек (рис. 160). У правильных морских ежей в центре вершинного щитка

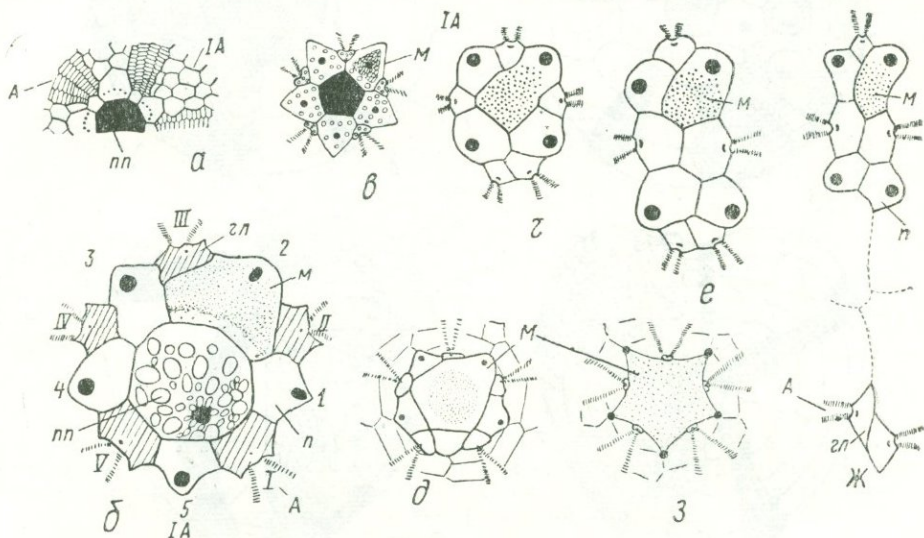


Рис. 160. Типы вершинных щитков: а — моноциклический, *Melonechinus* (карбон); б — в — д — дикциклический: б — *Strongylocentrotus* (совр.), в — *Pseudodiadema* (совр.); г — д — компактный: г — *Conulus* (мел), д — *Holactypus* (юра — мел); е — удлинненный, *Echinocorys* (мел — ранний палеоген); ж — разорванный *Collyrites* (юра — мел); з — монобазальный, *Clypeaster* (палеоген — ныне); А — амбулакральное поле, гл — глазные таблички, IA — интерамбулакральное поле, м — мадрепоровая табличка, п — половые таблички, nn — перипрокт, I—V — амбулакральные поля, 1—5 — интерамбулакральные поля

расположено анальное поле, окруженное половыми табличками. Каждая табличка несет отверстие, в которое открывается половая железа. Как отмечалось выше, одна из половых табличек, пронизанная многочисленными мелкими порами, является мадрепоровой. От половых пластинок начинаются интерамбулакральные поля. Между половыми табличками, образуя второе кольцо, расположены глазные таблички, несущие по одному отверстию для редуцированного щупальца радиального канала. Щупальце обладает светочувствительностью (отсюда название: глазная табличка). От глазных табличек начинаются амбулакральные поля.

У правильных морских ежей анальное отверстие лежит вне вершинного щитка в заднем интеррадиусе. У первых представителей этой группы морских ежей оно расположено у вершинного щитка, у последующих перемещено назад и расположено на интеррадиусе в разных местах, часто на нижней поверхности панциря. В связи с этим в вершинном щитке исчезает одна половая табличка и вершинный щиток приобретает удлинненную форму.

У современных морских ежей каждое амбулакральное и интерамбулакральное поле состоит из двух рядов табличек, т. е. панцирь состоит из 20 меридиональных рядов. У палеозойских морских ежей в

каждом амбулакральном поле может быть от двух до 20, а в каждом интерамбулакральном поле — от одного до 14 рядов табличек. Амбулакральная табличка может быть простой и сложной: простая табличка несет одну пару пор, сложная состоит из нескольких сросшихся простых табличек и несет соответствующее число пар отверстий. Амбулакральные поля могут быть лентовидными или лепестковидными. Интерамбулакральные поля состоят из крупных табличек, несущих бугорки, к которым прикрепляются иглы.

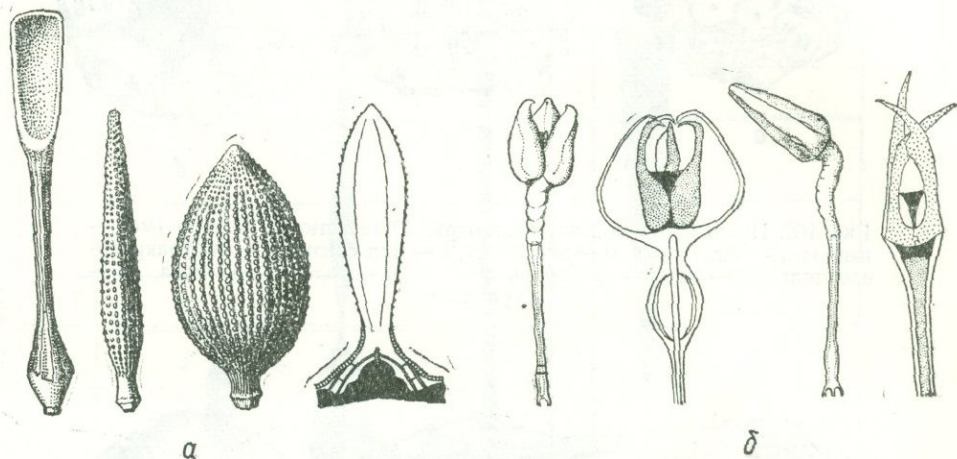


Рис. 161. Форма игл (а) и педицеллярий (б) у морских ежей

На нижней стороне панциря у морских ежей расположено крупное ротовое поле, затянутое кожистой перепонкой (перистомом). У правительных и части неправильных морских ежей ротовое поле занимает центральное положение; по его краю расположено 10 жаберных выемок, в которых помещаются жабры. В центре ротового поля находится сложный челюстной аппарат — «аристотелев фонарь», в состав которого входят долотообразные зубы. Они служат для соскребания и размельчения пищи, для рытья нор в грунте и расположены вертикально или наклонно. Зубы приводятся в движение сложной системой мускулов, прикрепляющихся к ушковидным выростам, возникающим на загнутых краях табличек панциря.

При изменении в процессе эволюции положения рта и перемещении его вперед (у неправильных бесчелюстных морских ежей) челюстной аппарат исчезает, перед ртом на переднем крае панциря возникает передняя борозда, по которой проходит переднее амбулакральное поле. Интерамбулакральное поле, примыкающее сзади к ротовому отверстию, расширяется и приобретает вид щита, или пластрона.

Почти все таблички панциря несут иглы, сидящие на бугорках. Бугорки на интерамбулакральных табличках достигают большой величины и обычно расположены на овальной площадке. Иглы морских ежей отличаются большим разнообразием форм и размеров: от микроскопических до относительно крупных (30 см), превышающих в 5 раз диаметр панциря. Иглы бывают цилиндрические, заостренные, булавоподобные, лопатовидные и т. д. Иглы прикрепляются к бугорку при помощи связки и мускулов и служат для защиты, у части морских ежей для передвижения, рытья, у некоторых играют роль якорей, вернее грузил, и т. д. Кроме игл у морских ежей имеются педицеллярии — видоизмененные иглы (рис. 161).

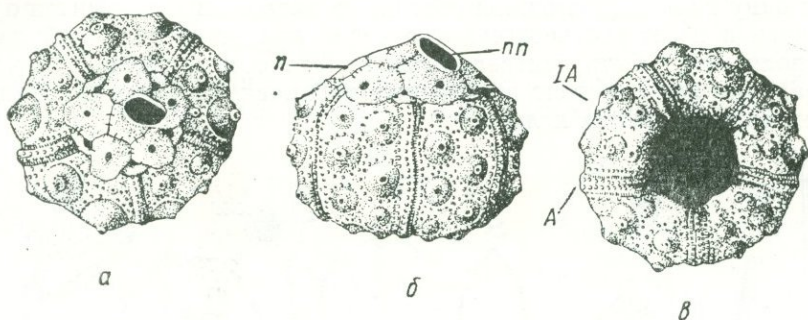


Рис. 162. Правильные морские ежи, отряд Diadematoidea, *Salenia* (мел — ныне); *a* — вид сверху, *б* — вид сбоку, *в* — вид снизу; *A* — амбулакральное поле, *IA* — интерамбулакральное поле, *n* — половая табличка, *nn* — перипрокт

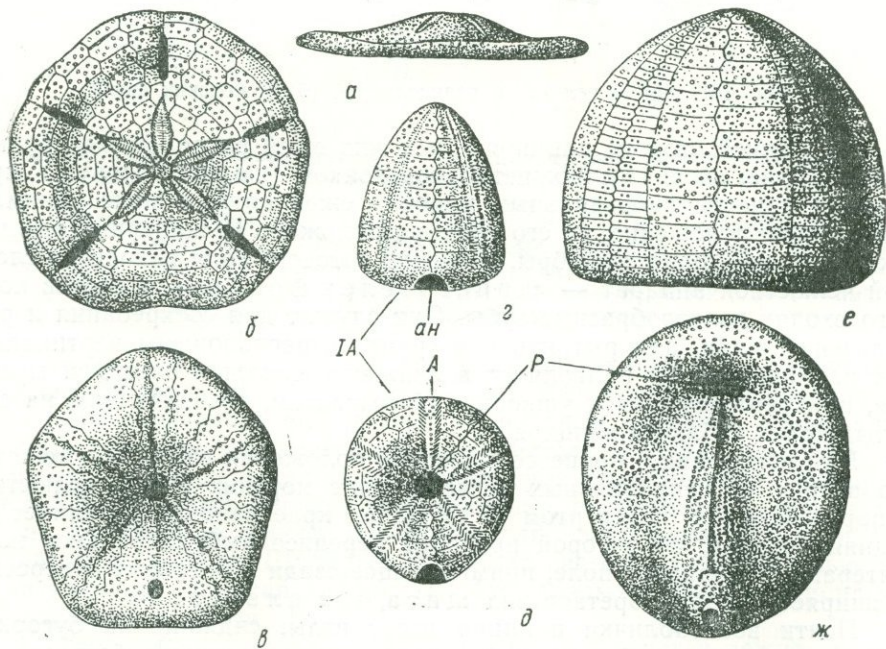


Рис. 163. Неправильные морские ежи: *a* — *в* — отряд Clupeasteroidea, *Clupeaster* (палеоген — ныне): *a* — вид сбоку, *б* — вид сверху, амбулакры имеют вид лепестков (петалоидов), *в* — вид снизу, ротовое отверстие в центре; *г* — отряд Nolectypoida, *Conulus* (мел): *г* — вид сзади, *д* — вид снизу, ротовое отверстие (*p*) в центре, анальное (*ан*) — снизу, сзади; *е* — *ж* — отряд Spratangoidea, *Echinocorys* (мел): *е* — вид сбоку, *ж* — вид снизу, ротовое отверстие смещено вперед; *A* — амбулакральное поле, *IA* — интерамбулакральное поле

Геологическая история. Первые морские ежи появились в ордовике. Палеозойские представители имели тонкий и хрупкий панцирь, образованный большим числом рядов черепицеобразно налегающих табличек, однорядный вершинный щиток, состоящий из чередующихся глазных и половых табличек, полые иглы. Они обитали, видимо, в условиях спокойных вод. В ископаемом состоянии встречаются сравнительно редко, так как панцирь после гибели животного распадался на отдельные таблички.

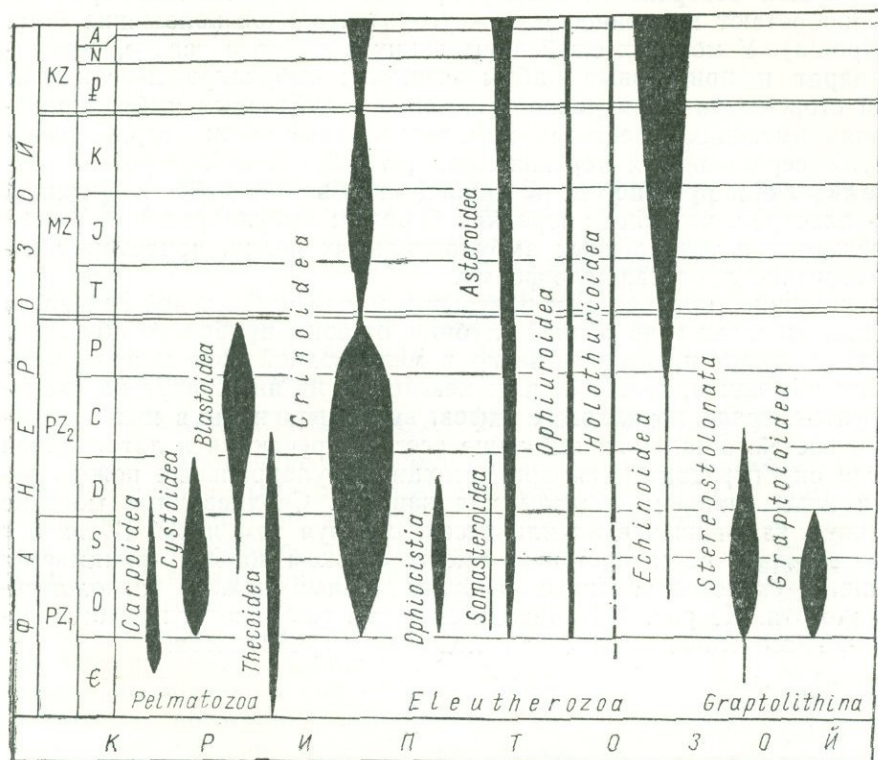


Рис. 164. Схема геохронологического распространения иглокожих и граптолитов

В мезозое морские ежи имели жесткий панцирь, состоящий из постоянного числа (20) меридиональных рядов табличек. Выше отмечено, что эти морские ежи разделены условно на две группы: правильных и неправильных морских ежей. Некоторые правильные морские ежи (цидароиды) приспособились к передвижению на иглах; это привело к увеличению и усложнению интерамбулакальных табличек, увеличению размеров игл, бугорков, ослаблению амбулакальных ножек, которые осуществляют функции осязания и газообмена. Другие представители правильных морских ежей (диадематойды), наоборот, приспособились к передвижению с помощью амбулакальных ножек; у этих морских ежей имеются сложные амбулакральные таблички, особые органы дыхания — наружные приточные жабры, представляющие собой выросты амбулакральной системы, и тонкие, полые иглы, выполняющие защитную функцию. У обеих групп морских ежей хорошо выражена пятилучевая радиальная симметрия, которая нарушается лишь положением мадрепорита (рис. 162).

Неправильные морские ежи известны с юрского периода. В связи с перемещением анального отверстия из области вершинного щитка назад и вниз у них возникла двусторонняя симметрия; в панцире различимы передний и задний концы (рис. 163).

Возникновение двусторонней симметрии было, вероятно, связано с захватом морскими ежами новых жизненных областей, с приспособлением к жизни в илистых осадках, богатых органическими остатками. У первых представителей неправильных морских ежей рот остается в центре нижней поверхности тела, сохраняется челюстной аппарат, но зубы приобретают наклонное и даже горизонтальное положение (отр. *Nolectypoida*). У морских ежей, обитающих в илистом осадке, челюстной аппарат и приротовые жабры исчезают; амбулакральные ножки верхней стороны панциря располагаются в углубленных амбулакральных полях, имеющих лепестковидный, петалоидный облик (отр. *Clypeasteroidea*). У сердцевидных морских ежей (отр. *Spatangoida*) ротовое отверстие перемещается вперед, на нижней стороне развивается брюшной щит — пластрон, возникает передняя борозда; амбулакральные ножки располагаются в углубленных амбулакральных полях, приротовые иглы приобретают лопатовидную форму.

Современные морские ежи обитают в морях нормальной солености на разных широтах и на разной глубине, от зоны прибой до абиссали. Цидароиды живут преимущественно в мелководной зоне и передвигаются при помощи приротовых игл; некоторые из них живут на скальных грунтах, среди коралловых рифов, вытачивая норы в них при помощи челюстей. Диадематоиды чаще всего встречаются в литоральной зоне, где они передвигаются при помощи амбулакральных ножек, используя иглы главным образом для защиты. Сердцевидные морские ежи живут, зарывшись в ил или песок, образуя там норы. В связи с жизнью в осадке пища поступает вместе с током воды и принимается с помощью скелетизированных амбулакральных ножек, расположенных около рта. На рис. 164 приводится схема геохронологического распространения различных классов иглокожих и граптолитов.

ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (HEMICHOORDATA)

Полухордовые объединяют три класса: кишечнодышащих, крыложаберных и граптолитов, которые характеризуются общностью начальных стадий эмбрионального развития (два первых класса), наличием нотохорды — спинного выроста кишечника, и особенностями строения вторичной полости тела.

КЛАСС КИШЕЧНОДЫШАЩИЕ (ENTEROPNEUSTA)

Кишечнодышащие занимают промежуточное положение между настоящими хордовыми и беспозвоночными (рис. 165). К ним относятся своеобразные морские животные, имеющие более или менее червеобразное тело, разделенное на три части: головной щит, или хоботок, воротник и туловище. Кишечнодышащие ведут зарывающийся образ жизни. Они имеют недоразвитую хорду (нотохорд), представляющую выпячивание спинной стенки кишечника и жаберные щели (баланоглосс). Кишечнодышащие обнаруживают, с одной стороны, ряд общих признаков с хордовыми (зачаточная хорда, жаберные щели, вторичная полость тела, вторичный рот, трубчатое строение нервной системы), с другой стороны, личинка кишечнодышащих похожа на личинку иглокожих. Они, таким образом, связывают тип хордовых с типом иглокожих. В настоящее время известно около 60 видов: в ископаемом состоянии не встречены.

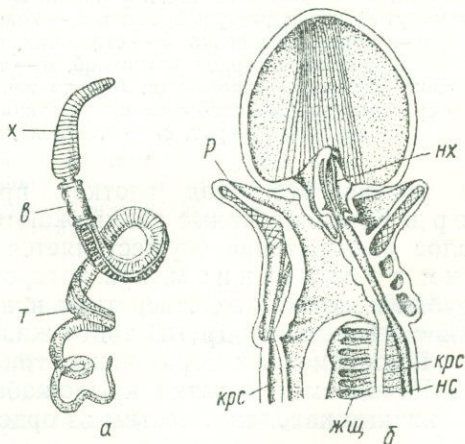


Рис. 165. Класс Enteropneusta: а — б — *Balanoglossus* (совр.): а — общий вид, б — схематический разрез через головной отдел; в — воротник, жщ — жаберные щели, крс — кровеносные сосуды, нс — нервные стволы, нх — нотохорд, р — рот, т — туловище, х — хоботок

КЛАСС КРЫЛОЖАБЕРНЫЕ (ПТЕРОBRANCHIA)

Крыложаберные — морские колониальные животные, ведущие бентосный образ жизни. Их мешковидное тело заключено в особую трубку, построенную из хитиновых веретенец (рис. 166). Тело состоит из го-

ловного щита, воротника и туловища. В головном щите расположены железы, выделяющие органическое вещество, идущее на построение скелета; воротник несет два крыловидных выроста — жабры, снабженные двумя рядами полых щупалец. Между жабрами расположено ротовое отверстие, ведущее в петлеобразно изогнутый пищеварительный тракт, заканчивающийся анальным отверстием, расположенным

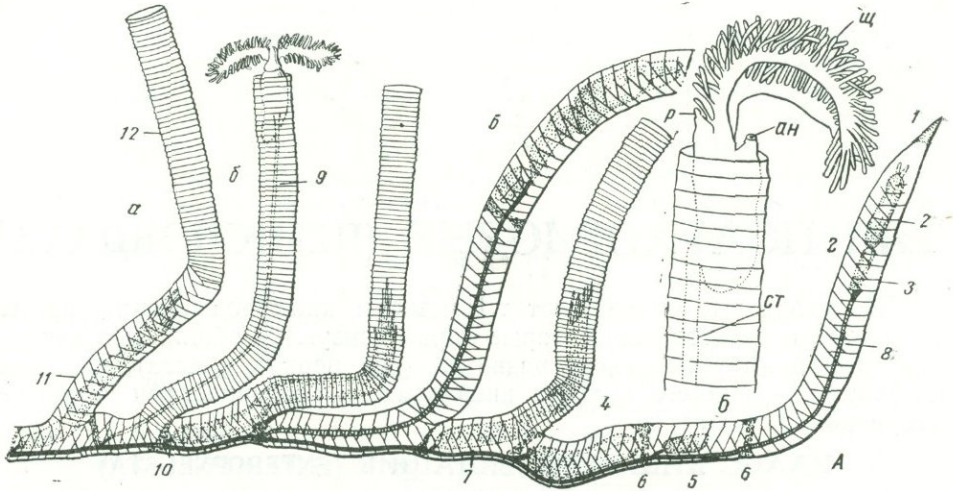


Рис. 166. Класс Pterobranchia: А — часть современной колонии *Rhabdopleura* (схема): а — автотеки с сократившимися зооидами, б — с выступающим зооидом, в — боковая и г — концевая ветви колонии; Б — схема строения зооида, вид сбоку; 1 — замкнутый конец растущей ветви, 2 — концевая почка (столозооид), 3 — юная почка, 4 — зимовочная почка, 5 — столотеки, 6 — перегородки между столотекми, 7 — столон, покрытый черной кутикулой, 8 — то же, молодая часть без кутикулы, 9 — ножка (стебелек) автозооида, 10 — то же, сильно сократившаяся, 11 — стелющаяся по субстрату и 12 — свободно поднимающаяся часть автотеки; ан — анальное отверстие, р — рот, ст — стебелек для прикрепления, щ — щупальца

на уровне рта. Над глоткой проходит спинная струна — нотохорд. Крыложаберные размножаются половым и бесполом путем. Бесполое размножение осуществляется так называемым перфорирующим почкованием, при котором новые зооиды прорывают стенку трубки и строят над отверстием новую трубку. Перфорирующее почкование неизвестно у других типов животного мира.

В современных морях живут три рода.

Ископаемые остатки крыложаберных сохраняются очень редко. Единичные находки известны из ордовика, мела и палеогена.

КЛАСС ГРАПТОЛИТЫ (GRAPTOLITHINA)

Граптолиты — вымершие морские колониальные организмы, подвижные и прикрепленные. Скелет колонии состоит из прямых или изогнутых ветвей, отдельно стоящих или соединенных перемычками, вдоль которых располагались ячейки, или теки, с отдельными зооидами внутри них. В начальной части каждой ветви имеется воронкообразная начальная ячейка — сикула, состоящая из тонких хитиновых веретенцев, соединенных зигзагообразным швом (рис. 167). Ячейки имеют цилиндрическую или коническую форму и расположены косо к продольной оси ветви; они могут соприкасаться своими стенками или быть

изолированными. Ячейки расположены вдоль ветви в один, два, реже в четыре ряда. Колония может состоять из одинаковых или специализированных ячеек. В последнем случае выделяют три типа ячеек: автотеки, битеки и столотеки.

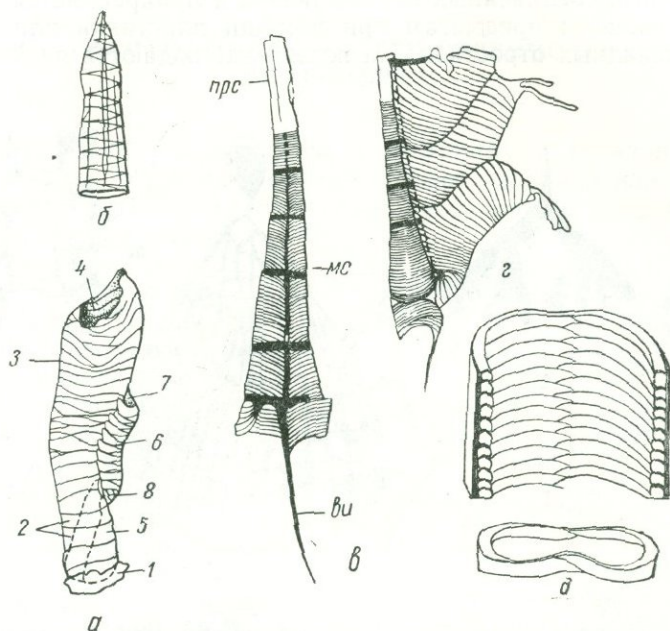


Рис. 167. Класс Graptolithina: а — начальная стадия образования колонии *Dendrograptus*; б — просикула; в — сикула; г — сикула с тремя первыми ячейками; д — схема структуры теки, состоящей из наружного слоистого и внутреннего веретчатого слоев; 1 — прикрепленный диск, 2 — просикула, 3 — метасикула (две части теки первичного автозооида), 4 — отверстие метасикулы, 5 — внутренняя и 6 — наружная части первичной столотеки, 7 — устье, 8 — место прободения (перфорации) стенки просикулы первичным столозоидом; ви — виргелла, мс — метасикула, прс — просикула

Граптолиты размножались половым и бесполом путем. Бесполое размножение осуществлялось почкованием. Первая ячейка возникала путем прорыва стенки сикулы (перфорирующее почкование), последующие ячейки образовывались в результате простого почкования.

Систематическое положение граптолитов продолжительное время оставалось спорным. Одни исследователи сближали их с кишечнополостными, другие — с мшанками. Впервые в 1905 г. предположение о близости граптолитов к крыложаберным высказал А. Щепотьев. Позднее этот взгляд был убедительно подтвержден работами польского палеонтолога Козловского (1949). С крыложаберными граптолитов сближают такие признаки: ячейки тех и других построены из тонких хитиновых веретенцев, для тех и других характерно перфорирующее почкование, у древовидных граптолоидей и крыложаберных (рабдолевр) имеются столоны, заключенные в хитиноподобную кутикулу. От этих столонов возникают путем почкования новые зооиды.

В настоящее время класс граптолитов разделен на два подкласса: стереостолонаты и граптолоидеи.

ПОДКЛАСС СТЕРЕОСТОЛОНАТЫ (STEREOSTOLONATA)

К стереостолонатам относятся псевдопланктонные и бентосные граптолиты (рис. 168). Колония кустистая, древовидная, состоит из отдельных ветвей, соединенных перемычками, и прикрепляется к субстрату или плавающим предметам при помощи пластинки или развивающихся корневидных отростков. На ветвях наблюдаются ячейки трех ти-

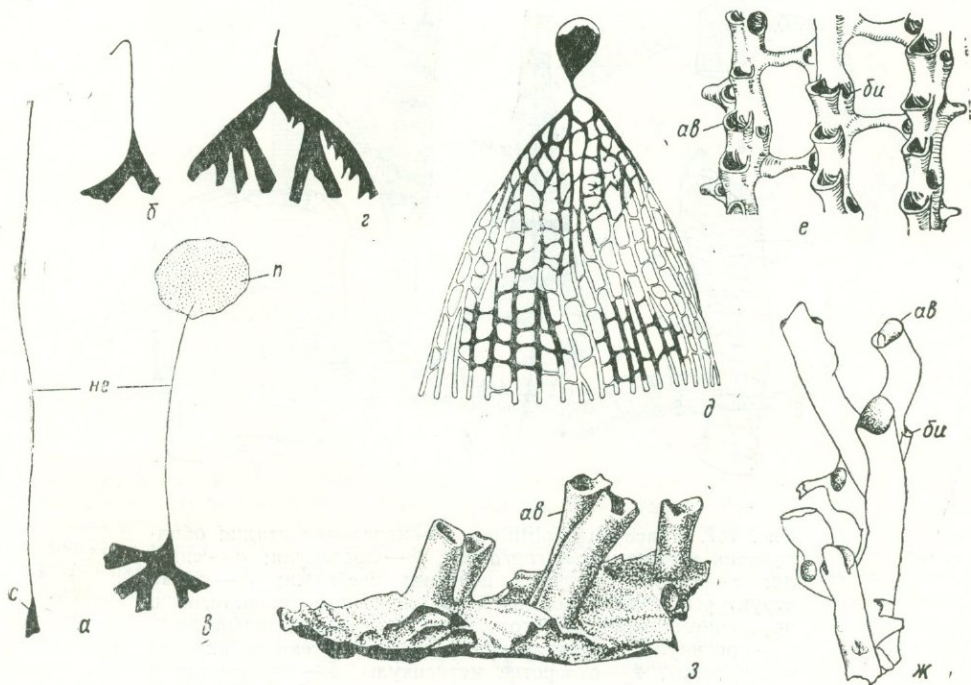


Рис. 168. Подкласс Stereostolonata: а — ж — отряд Dendroidea, *Dictyonema* (поздний кембрий — ранний карбон): а — г — различные стадии развития колонии, д — общий вид колонии, е — ж — часть колонии (в крупном плане); з — отряд Tuboidea; ав — автотека, би — битека, не — нема, п — прикрепленный диск, с — сикула

пов: автотеки, битеки и столотеки. Автотеки — наиболее крупные по размерам ячейки трубчатой формы, расположенные в ряд вдоль ветви. Битеки значительно короче и меньше автотек. Столотеки внешне похожи на битеки, но обычно короче; вдоль них проходят столоны, заключенные в хитиновую оболочку. Автотеки и битеки при помощи коротких столон присоединяются к основному столону.

Предполагается, что в автотеках помещались женские особи, в битеках — мужские. В столонах находились почкующиеся зооиды, которые при почковании давали триаду новых тек: автотеку, битеку и столотеку. Одновременно с возникновением новых тек происходило разветвление столона также на три ветви.

У части стереостолонат колония состоит из основания (текоризы), образованного переплетением горизонтально расположенных автотек, битек и столотек и возвышающихся над ним трубок автотек, реже битек. У отряда камаронидей автотеки состоят из двух частей: нижней шаровидной, образующей вздутую камеру, и верхней трубчатой.

Стереостолонаты появились в среднем кембрии, особенно широко были распространены в ордовике и силуре и вымерли в начале карбона. Характерные роды: *Dictyonema* (поздний кембрий — ранний карбон), *Idiotubus* (ордовик), *Cysticamara* (ордовик).

ПОДКЛАСС ГРАПТОЛОИДЕИ, или СОБСТВЕННО ГРАПТОЛИТЫ (GRAPTOLOIDEA)

К этому подклассу относятся планктонные и псевдопланктонные граптолиты (рис. 169, 170). Колония состоит из одной или нескольких ветвей. Каждая ветвь несет один, два, реже четыре ряда одинаковых ячеек. Планктонные граптолиты имели плавательный пузырь (пневматофор), к которому прикреплялись ветви колонии. Плавательный пузырь имеет шаровидную форму и при жизни животного, по-видимому, был заполнен газом и служил гидростатическим аппаратом при плавании (как у сифонофор).

Колонии имеют разнообразную форму (рис. 170) и начинаются сикулой, от которой отходят последующие ячейки, либо обращенные устьем в одну сторону с устьем сикулы, либо устье сикулы и устья всех последующих ячеек обращены в диаметрально противоположные стороны. В первом случае ячейки соединяются тонкой полый трубкой (немой). Во втором случае вдоль немой проходит опорная ось (виргула). На этом основании граптолоидеи разделяются на два отряда: бесосные и осеносные.

Отряд бесосные граптолиты (Ахополіра). Устье сикулы и устья ячеек обращены в одну сторону. Ячейки соединяются полый трубкой. Виргула отсутствует. Колония состоит из ветвей, отходящих от сикулы под определенным углом или в диаметрально противоположные стороны. Ветви бывают одинаковой длины или разной, прямые или изогнутые (рис. 170, а—е, 171, а—б). Ордовик. Характерные роды: *Dichograptus* (ранний ордовик), *Tetragraptus* (ранний ордовик), *Didymograptus* (ранний и средний ордовик), *Dicellograptus* (поздний ордовик), *Leptograptus* (средний и поздний ордовик), *Phyllograptus* (ранний ордовик), *Dicranograptus* (средний и поздний ордовик).

Отряд осеносные граптолиты (Ахопорфогя). Устье сикулы и устья ячеек обращены в противоположные стороны. Ячейки соединяются полый трубкой, вдоль которой проходит виргула. Колония имеет разнообразную форму: чаще состоит из одной или нескольких прямых или изогнутых ветвей, несущих один или два ряда тек. Иногда ветвь свернута в плоскую или конусовидную спираль (рис. 170, ж—м, 171, в—д). Ордовик — силур. Характерные роды: *Diplograptus* (ордовик — ранний си-

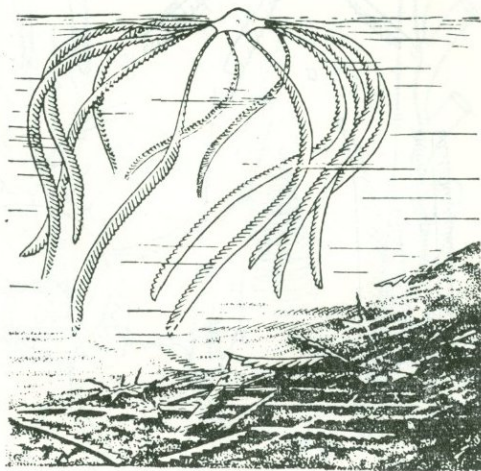


Рис. 169. Подкласс Graptoloidea, *Logano-graptus* (ранний ордовик), реконструкция

лур), *Glossograptus* (ордовик), *Retiolites* (ранний силур), *Monograptus* (силур), *Rastrites* (ранний силур), *Cyrtograptus* (ранний силур).

В последние годы в результате биохимического исследования скелетов граптолитов и крыложаберных установлено, что скелет и тех и других не содержит хитина и состоит из особого протеинового вещества, получившего название г р а п т и н а.

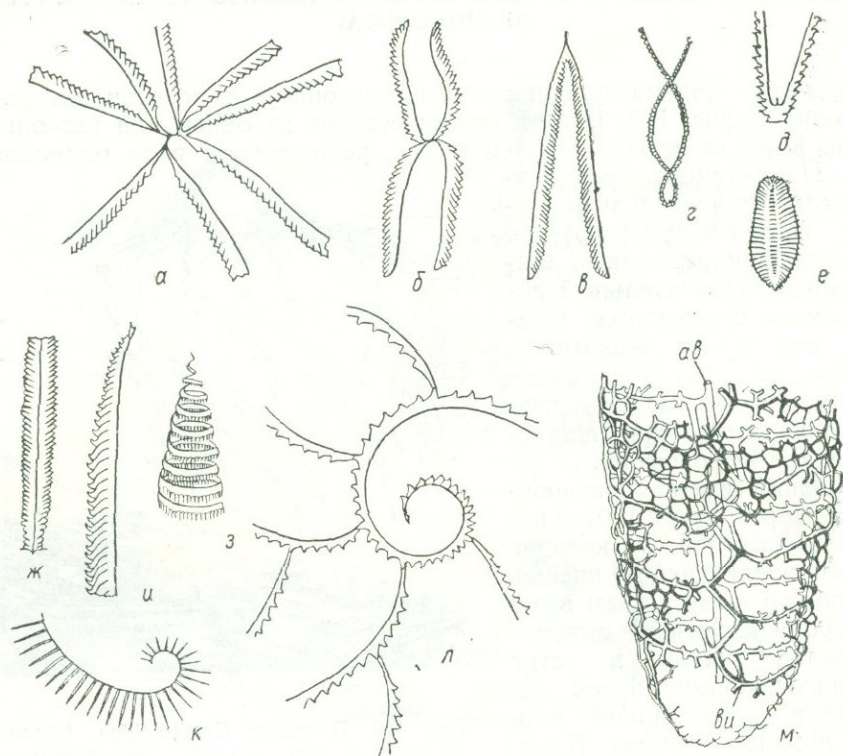


Рис. 170. Подкласс Graptoloidea. Отряд Axonolipа (а—е): а—*Dichograptus* (ранний ордовик), б—*Tetragraptus* (ранний ордовик), в—*Didymograptus* (ранний и средний ордовик), г—д—*Dicellograptus* (поздний ордовик), е—*Phyllograptus* (ранний ордовик). Отряд Axonophora (ж—м): ж—*Diplograptus* (ордовик—ранний силур), з—*Spirograptus* (силур), и—*Monograptus* (силур), к—*Rastrites* (ранний силур), л—*Cyrtograptus* (ранний силур), м—*Retiolites* (ранний силур); ав—антивиргула, ви—виргула

Геологическая история. Наиболее древние граптолиты появились в конце среднего кембрия. Они относятся к подклассу стереостолонат (отряд дитекоидеи). В позднем кембрии от дитекоидей возникли дендроидеи, получившие позднее широкое распространение. В начале ордовика от них ответвились камароидеи и столonoидеи, известные только из раннего ордовика, и тубоидеи, последние представители которых вымерли в начале силура. Стереостолонаты продолжали свое существование в силуре, одно их семейство дожило до раннего девона, и одно—до начала карбона.

В раннем ордовике от стереостолонат (дендроидей) возникли аксонолипы (дихографтины и лептографтины), относимые к подклассу граптолоидей. Они были широко распространены в раннем и среднем ордовике; в позднем ордовике число их представителей резко сократи-

лось и до конца ордовика дожило одно семейство. В начале ордовика одновременно с аксонолипами возникли двурядные аксонофоры (диплограптиды). К концу ордовика они полностью вытеснили аксонолип; в силуре на смену двурядным пришли однорядные аксонофоры. В конце силура — начале девона аксонофоры полностью вымерли.

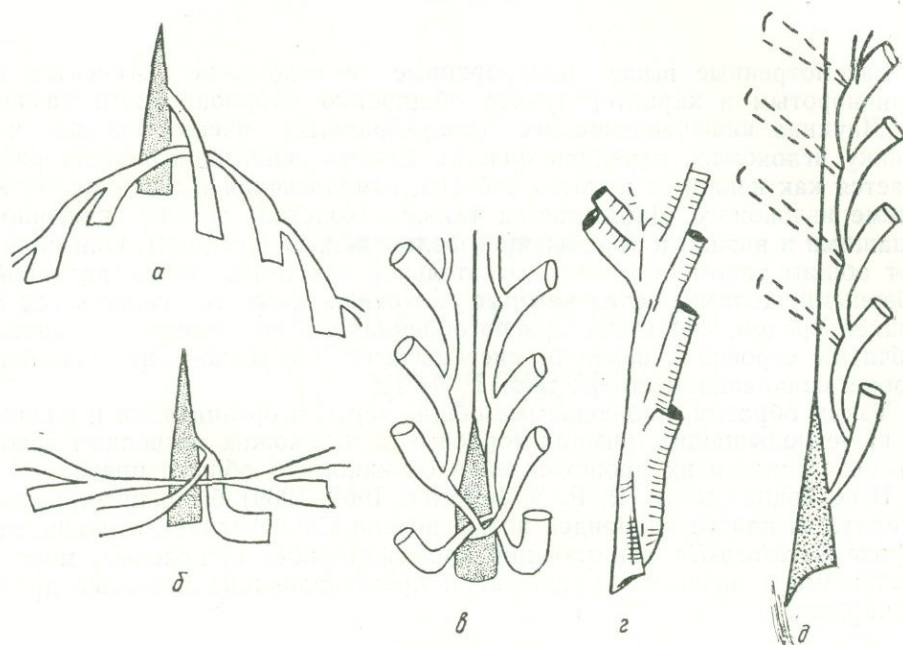


Рис. 171. Схема расположения ячеек у представителей отрядов Axonolirra (a—б) и Axonophora (в—д); сикула темная

Быстрая эволюция граптолитов, их широкое географическое распространение позволяют использовать их для зонального расчленения ордовика и силура. В ордовике выделяют 19 зон, в силуре — 22 зоны.

ТИП ПОГОНОФОРЫ (POGONOPHORA)

К типу погонофор относится около 50 видов современных морских, в большинстве своем глубоководных, животных. Тело их очень длинное, нитевидное, достигающее нескольких десятков сантиметров при толщине до трех миллиметров, помещается в хитиновых трубочках. На переднем конце расположен сложный щупальцевый аппарат, состоящий от 1 до 220 щупалец. Тело состоит из трех отделов: двух передних коротких и третьего необычайно длинного туловищного. Питание осуществляется посредством щупалец. Ротовое отверстие, кишечник отсутствуют. Погонофоры раздельнополы. Трубки погонофор имеют цилиндрическую форму диаметром от 0,06 до 2,8 мм; длина трубок колеблется от нескольких сантиметров до 1,5 м. Стенка трубок построена из слоистого хитина. В последние годы трубки, напоминающие таковые погонофор, обнаружены в кембрийских отложениях.

Современные погонофоры — обитатели бентоса в морях и океанах, преимущественно абиссальной области, но некоторые виды живут на глубинах от 90 до 200 м. На твердых трубках погонофор поселяются

фораминиферы, губки, гидроиды, мшанки и многие другие прикрепленные организмы. До сих пор остается неясным принадлежность погонофор к вторичноротым. Не исключена возможность, что они занимают особое место в системе животного мира.

Рассмотренные выше полухордовые и иглокожие относятся к вторичноротым и характеризуются общностью эмбрионального развития. Личинка кишечнодышащих (полухордовых) очень похожа на личинку иглокожих, передняя полость целома кишечнодышащих развивается как непарная полость хоботка, гомологичная амбулакральной системе иглокожих. Наблюдается также сходство между кишечнодышащими и низшими хордовыми (оболочники, ланцетники). Они обладают общим типом строения дыхательной системы, представленной жаберными щелями, через которые глоточная полость сообщается с внешней средой, сходными приспособлениями к пассивному питанию, трубчатым строением нервной системы и ее закладкой на спинной стороне, впячиванием стенки тела.

Таким образом, наблюдаемые общие черты в организации и развитии кишечнодышащих, низших хордовых и иглокожих позволяют говорить об общности их происхождения от какого-то общего предка.

В последние годы (R. P. S. Jefferies, 1967, 1969) было предложено выделить из класса карпоидей новый подтип Calcichordata, основанный на роде *Ceratocystis*, занимающий промежуточное положение между иглокожими и низшими хордовыми и представляющий наиболее древних хордовых.

Часть третья
ПАЛЕОЗООЛОГИЯ II.
ХОРДОВЫЕ

ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

Хордовые — двустороннесимметричные, вторичноротые животные, имеющие вторичную полость тела. Опору тела хордовых составляет внутренний осевой скелет — хорда, или спинная струна (рис. 172), представляющая собой упругий гибкий стержень энтодермального происхождения, образованный в эмбриогенезе путем отщепления от спинной стенки кишечной трубки. Хорда у одних животных сохраняется в течение всей жизни, у других имеется лишь на ранних стадиях развития и во взрослом состоянии окружается и замещается членистой осью, состоящей из позвонков. Над осевым скелетом лежит в виде трубки центральная нервная система эктодермического происхождения, образованная как продольное впячивание на спинной стороне зародыша. Под осевым скелетом располагается пищеварительный канал, который открывается на концах входным (ротовым) и выходным (анальным) отверстиями и прободен в своем переднем конце (глотке) рядом парных жаберных щелей, через которые полость глотки сообщается с внешней средой. У наземных позвоночных жаберные щели закладываются только у зародышей. В брюшной полости расположены органы пищеварения, выделения и размножения. Центральный орган кровообращения — сердце — лежит под пищеварительной трубкой.

Предполагается родство хордовых, хотя весьма и отдаленное, с иглокожими и некоторыми другими вторичноротыми беспозвоночными.

Тип хордовых разделяется на три подтипа: оболочники, бесчерепные и позвоночные, или черепные.

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA)

Оболочники — прикрепленные или свободноплавающие морские животные, тело которых заключено в оболочку, близкую по своему составу к растительной клетчатке. Они образуют уклоняющуюся от типичных хордовых группу одиночных или колониальных животных. К ним относятся асцидии (рис. 172, в), сальпы. Во взрослом состоянии оболочники не похожи на хордовых, но строение личинок (рис. 172, г) указывает на их принадлежность к хордовым. У свободноплавающих личинок асцидий имеется хвост, внутри которого проходят спинная струна и нервная трубка; глотка несет жаберные щели. При переходе личинки к неподвижному образу жизни хвост вместе с мускулатурой,

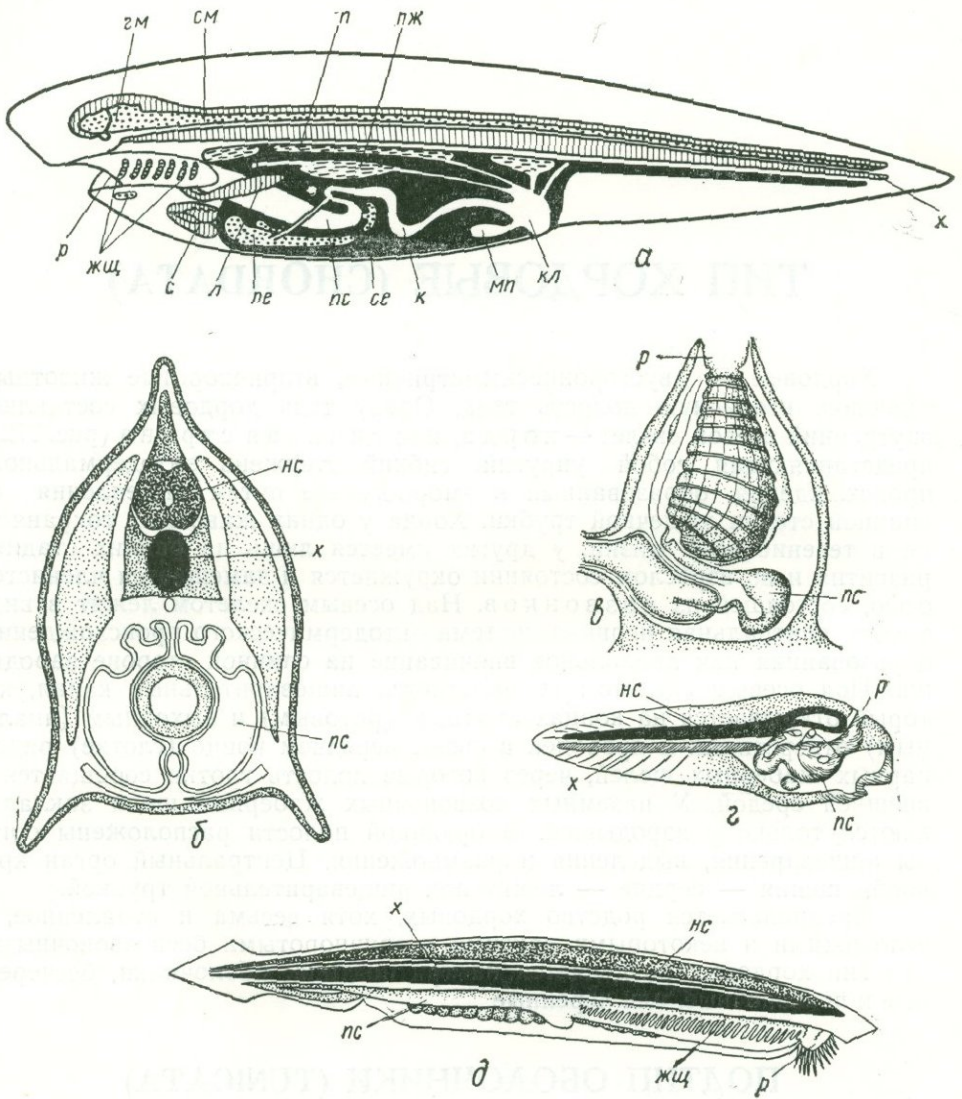


Рис. 172. Схема строения хордовых: а—б—позвоночные: а—продольный, б—поперечный разрез тела позвоночного; в—г—оболочники: в—схема строения одионочной асцидии, г—личинка асцидии; д—бесчерепные: продольный разрез ланцетника (*Amphioxus*), гм—головной мозг, жщ—жаберные щели, к—кишка, кл—клоака, л—легкое, мп—мочевой пузырь, нс—нервная система, п—почка, пе—печень, лж—половая железа, пс—пищеварительная система, р—рот, с—сердце, се—селезенка, см—спинной мозг, х—хорда

хордой и частью нервной системы атрофируется. В ископаемом состоянии оболочники неизвестны, за исключением проблематических находок в позднем силуре Шотландии.

ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

К бесчерепным относятся специализированные морские рыбообразные, зарывающиеся в песок животные с пассивным способом питания (рис. 172, д). Характерным представителем бесчерепных является ланцетник (*Amphioxus*, или *Branchiostoma*), у которого наиболее просто выражены общий план строения и характерные признаки хордовых.

Тело ланцетника сегментировано, головной отдел не обособлен, вместо плавников имеется кожистая оторочка спины и заднего конца тела. На переднем конце расположено предротовое отверстие, окаймленное щупальцами, ведущее в рот. Хорда, которая тянется от заднего до переднего конца тела животного, образует осевой скелет. Над хордой расположена центральная нервная трубка, не доходящая до конца хорды. Головной мозг не обособлен. Кровеносная система замкнутая, но обособленное сердце отсутствует; бесцветная кровь по брюшному сосуду течет вперед, по спинному — назад. Жаберные щели открываются в особую околожабрную полость.

Отдаленные предки бесчерепных были, по-видимому, двусторонне-несимметричные свободноплавающие животные, которые, с одной стороны, дали начало позвоночным, а с другой — бесчерепным.

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA), или ЧЕРЕПНЫЕ (CRANIOTA)

Позвоночные — высший подтип хордовых, объединяющий большое число животных, которые, в отличие от предыдущих подтипов, ведут весьма активный образ жизни. У них более совершенно развиты органы передвижения, головной мозг и органы чувств. Форма тела позвоночных очень разнообразна и зависит от среды обитания и образа жизни (рис. 173).

У низших водных позвоночных — рыб — тело обычно удлинненное, снабжено непарными плавниками (спинным, хвостовым и анальным) и двумя парными: грудными и брюшными. У высших наземных позвоночных развивается шея; парные плавники замещаются конечностями, построенными по принципу системы простых рычагов, имеющих в схеме пятипалый тип строения. Тело позвоночного покрыто кожей, состоящей из многослойного эпителия (эпидермиса) и собственно кожи. Эпидермис возникает из эктодермы и дает начало роговой чешуе пресмыкающихся, перьям птиц, волосам, ногтям или копытам и роговым чехлам рогов млекопитающих.

Собственно кожа развивается из мезенхимы и дает начало чешуе рыб, кожным зубам, различным кожным окостенениям, кожным костям.

Скелет позвоночных животных может быть наружным и внутренним, костным или хрящевым. Хрящ представляет собой одну из разновидностей соединительной ткани и состоит из большого количества промежуточного вещества и хрящевых клеток. Хрящ лишен кровеносных и лимфатических сосудов и снаружи покрыт надхрящницей. Костная ткань состоит в основном из межклеточного вещества, имеющего волокнистое строение, костных клеток и гаверсовых каналов, по которым проходят нервы и кровеносные сосуды. В состав костной ткани входят белковые и минеральные вещества. Отношение минерального

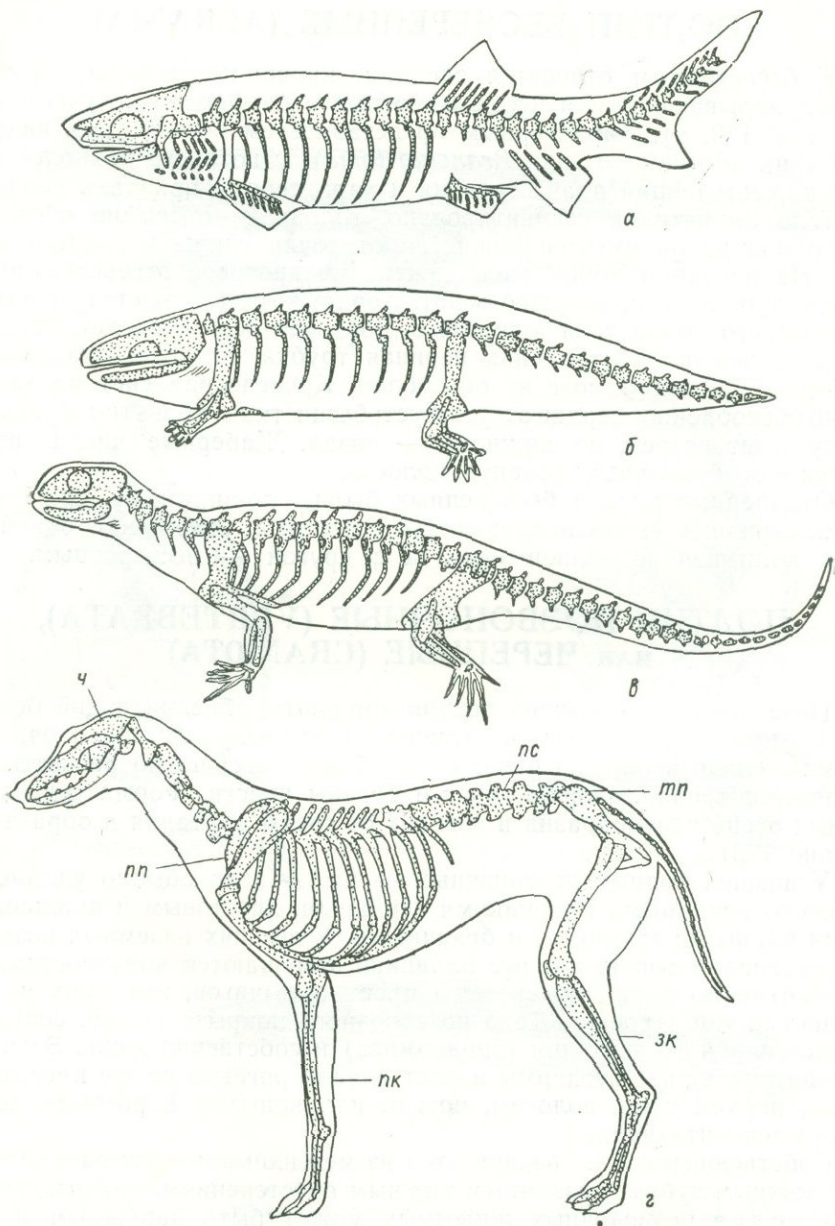


Рис. 173. Схема строения скелетов позвоночных: а — рыба; б — земноводное; в — пресмыкающееся; г — млекопитающее; зк — задние конечности, пк — передние конечности, пп — плечевой пояс, пс — позвоночный столб, тп — тазовый пояс, ч — череп

вещества, представленного солями фосфата кальция, к органическому в среднем 65 : 35. С возрастом увеличивается содержание солей кальция, а количество органического вещества уменьшается. Кости скелета могут быть образованы двояким способом: на основе хряща и непосредственно из соединительной ткани без образования хрящевых элементов скелета. Микроскопическое строение кости очень разнообразно.

Различают по форме кости длинные, или трубчатые (плечевая, бедренная), и плоские, или широкие (лопатка). В трубчатых костях развита плотная костная ткань, состоящая из тесно расположенных костных пластинок. Внутри трубчатых костей находится костный мозг, который является кроветворным органом. В плоских костях, позвонках, а также на уплощенных концах трубчатых костей развито губчатое вещество кости, представляющее собой густую сеть костных перекладин. Поверхность кости покрыта надкостницей.

Скелет позвоночных делится на череп, осевой скелет и скелет конечностей. Череп состоит из черепной коробки и подвижного висцерального скелета. Черепная коробка, представляющая продолжение осевого скелета, включает головной мозг и органы чувств. Висцеральный скелет, образующий опору передней части пищеварительного канала (ротового аппарата), состоит из ряда висцеральных дуг, имеющих вид обручей (челюстей, жаберных дуг у рыб и их производных). Очень разнообразны по своей структуре зубы позвоночных.

Осевой скелет у зародышей и у низших групп позвоночных представлен хордой, которая окружена соединительнотканым скелетообразующим слоем. Хорда обычно в той или иной степени замещается хрящевыми или костными позвонками, образующими позвоночный столб, который служит опорой всему телу; верхние дуги позвонков защищают спинной мозг. К осевому скелету присоединяются пояса конечностей, мускулатура.

Скелет конечностей. У рыб конечности делятся на парные и непарные. Скелет непарных конечностей (спинных и брюшных плавников) состоит из наружного (лучей, поддерживающих плавники) и внутреннего скелета — радиальных лучей, служащих опорой для наружных лучей. Скелет парных конечностей состоит из костей пояса и костей свободной конечности. У рыб пояса конечностей устроены относительно просто; скелет свободной конечности, как и у непарных плавников, состоит из внутренних хрящевых или костных палочек и наружных плавниковых лучей.

У наземных позвоночных передний, или плечевой, пояс в наиболее полном виде состоит из лопатки, коракоида, прокоракоида, грудины, клейтрума и ключицы. Задний, или тазовый, пояс состоит из подвздошной, седалищной и лобковой костей. Скелет свободной конечности у четвероногих позвоночных только внутренний, т. е. развивается на основе хряща. В передней конечности различают: плечо, предплечье (лучевая и локтевая кости) и кисть, состоящую из запястья, пясти и фалангов пальцев; в задней конечности — бедро, голень (большая и малая берцовые) и стопа, разделенная на предплюсну, плюсну и фаланги пальцев.

Центральная нервная система включает спинной и головной мозг. Последний на ранних стадиях эмбрионального развития имеет вид трех вздутий, из которых затем возникает пять основных отделов головного мозга позвоночных: передний мозг, состоящий из двух полушарий большого мозга, промежуточный, средний, продолговатый и мозжечок.

Метамерность у позвоночных утрачена во многих системах органов, но в некоторых сохранилась. Например: повторность позвонков, туловищных мышц, нервов головного мозга. Орган слуха объединен с органом равновесия.

Пищеварительный тракт разделяется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и кишку, с которой связаны печень и поджелудочная железа. Органы дыхания у рыб представлены жабрами, у четвероногих позвоночных — легкими. Кровеносная система замкнутая.

Все позвоночные раздельнополы. В эмбриональном развитии эктодерма образует эпидермис и ее производные, дает начало нервной системе и органам чувств. Энтодерма дает начало внутренней выстилке всего кишечного тракта, всем его железам, легким, плавательному пузырю рыб. Из мезодермы и ее производного — мезенхимы образуются кровеносная, мочевая и половая системы, мускулатура, собственно кожа, соединительная ткань, хрящевой и костный скелеты.

Объектом изучения в палеозоологии позвоночных является внутренний расчлененный скелет — опора тела животного, который с достаточной полнотой отражает строение организма в целом и расположение мягких частей организма и дает возможность выяснить морфофункциональное значение отдельных скелетных признаков (суставная площадка говорит о вращательном движении, блоковая дает представление об определенном направлении движения и т. д.).

Скелет выполняет двойную функцию, он является опорной частью двигательной системы организма и защищает органы от механических воздействий.

Изучение скелета выполнимо в различной степени для разных типов позвоночных. Не все кости скелета имеют одинаковое значение при изучении, прежде всего обращается внимание на те кости, на которых яснее всего сказывается реакция среды обитания: на зубы и на конечности. К изучению образа жизни животного палеонтолог идет от изучения скелета позвоночного.

В скелете позвоночного около 200 костей, число анатомических признаков исчисляется сотнями, поэтому при изучении скелета позвоночных требуется хорошее знание зоологии.

Первые находки позвоночных в виде отдельных кожных зубов известны из раннего ордовика, непосредственные предки позвоночных неизвестны. По-видимому, от каких-то первичноводных, вторичноротых предков возникли, с одной стороны, бесчелюстные, с другой — челюстноротые. Оба раздела эволюционировали по-разному. Первые пошли по пути развития жаберного скелета в виде решетки внутренних (энтодермических) жаберных мешков и приспособились к малоподвижному образу жизни, в связи с чем развился сосущий рот, лишенный челюстей; вторые стали приспосабливаться к активному образу жизни, у них возникли парные плавники (рис. 175), развились наружные (эктодермические) жабры, возникли жаберные дуги, из которых передняя дуга превратилась в челюсти хватательного типа, прогрессивно стали развиваться мозг и органы чувств (обоняния, слуха, зрения). Все это привело в дальнейшем к возникновению наземных позвоночных и завоеванию ими суши.

Ископаемые позвоночные имеют большое значение при изучении стратиграфии осадочных толщ континентального происхождения.

Подтип позвоночных разделяется на два раздела: бесчелюстных и челюстноротых.

Филогенетические связи позвоночных показаны на рис. 174.

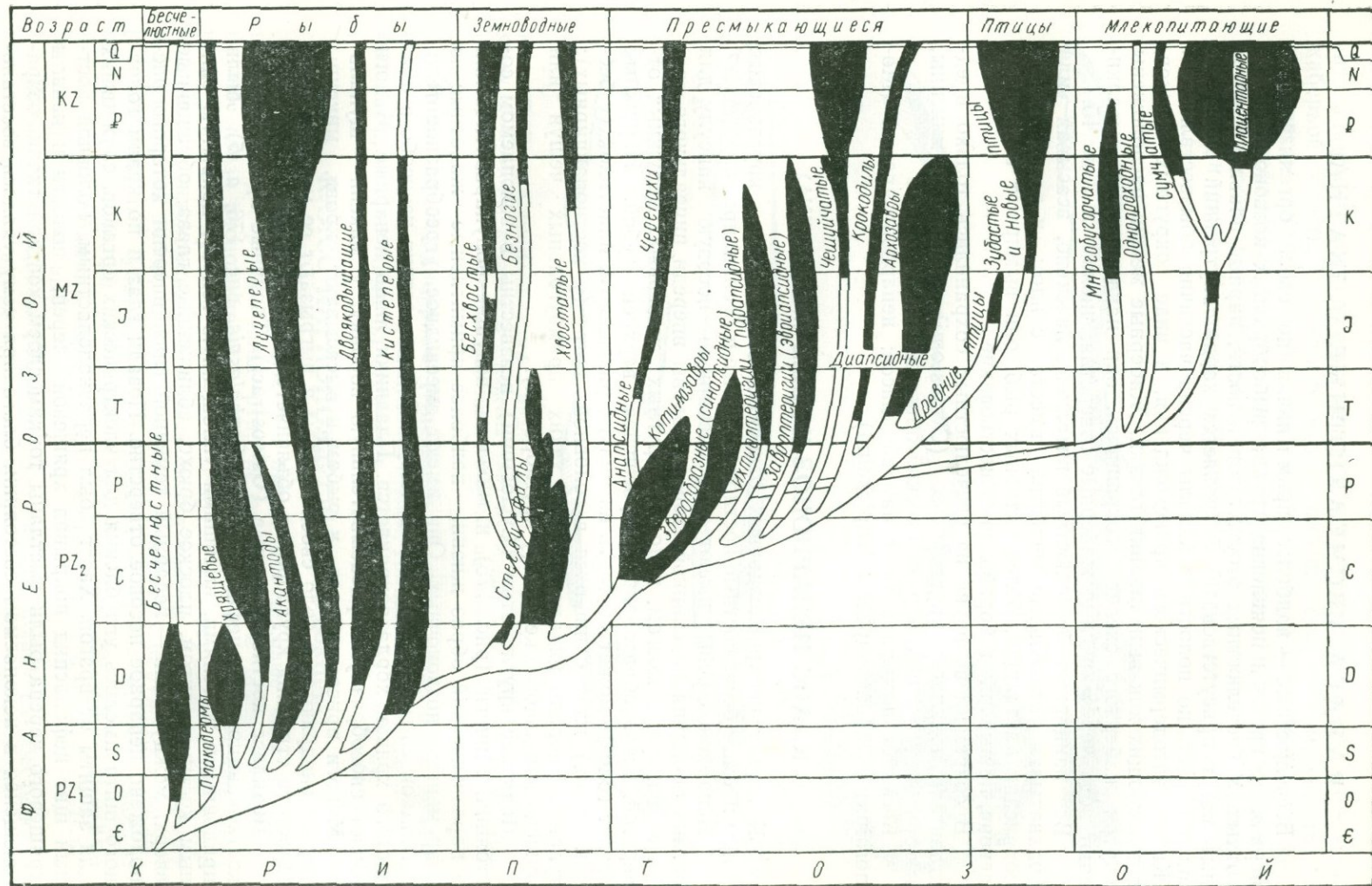


Рис. 174. Схема геологического распространения позвоночных

РАЗДЕЛ БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ (AGNATHA)

Бесчелюстные — наиболее примитивная по своей организации и первая по времени появления группа рыбообразных позвоночных животных. У бесчелюстных отсутствуют челюсти, парные плавники, грудные могут присутствовать. Сохраняется хорда, внутренний скелет не окостеневает, но полости и каналы черепа частично обызвествляются. Жабры энтодермического происхождения, в виде округлых мешков, возникающих как выпячивания глотки. Жаберные мешки расположены внутри жаберного скелета, сокращаясь, они накачивают и выталкивают воду через круглые жаберные отверстия, числом от 7 до 15.

Все панцирные бесчелюстные питались пассивно, всасывая или подхватывая питательные вещества вместе с илом и водой. После появления настоящих, более активных рыб, они вымирают в позднем девоне, не выдержав борьбы за существование.

В современной фауне из бесчелюстных сохранились только представители подкласса круглоротых (*Cyclostomi*), миноги и миксины, которые ведут хищно-паразитический образ жизни.

Бесчелюстных разделяют на два класса: непарноноздревых (*Monorhina*) и парноноздревых (*Diplorhina*).

КЛАСС НЕПАРНОНОЗДРЕВЫЕ (MONORHINA)

К классу непарноноздревых относятся современные круглоротые и ископаемые бесчелюстные костнопанцирные и беспанцирные.

Непарноноздревые имеют одну непарную носовую капсулу для органа обоняния на спинной стороне головы впереди пинеального глаза, связанную с мозгом, и до 15 круглых жаберных наружных отверстий. Рыло образовано разросшейся верхней губой. Наружный скелет головы может состоять из мелких отдельных пластинок (у беспанцирных) или слившихся в головной щит (у костнопанцирных); туловище порыто рядами высоких узких прямоугольных чешуй или лишено наружного скелета (у круглоротых).

Подкласс круглоротые (*Cyclostomi*) неизвестны в ископаемом состоянии. Миноги (рис. 175) и миксины, ведущие полупаразитический и паразитический образ жизни, — наиболее примитивные животные из современных позвоночных. Они имеют змеевидное, угреобразное тело, с гладкой слизистой кожей без чешуи. Скелет состоит из особого слизистого хряща, хорда сохраняется. Плавники лишь непарные. Миноги имеют своеобразную присасывательную воронку, у миксин — щупальца. Миноги присасываются к рыбам и высасывают кровь, миксины глубоко внедряются в тело своей жертвы и выгрызают ее мягкие части. Простота строения круглоротых объясняется паразитизмом.

Подкласс костнопанцирные (*Osteostraci*). Типичные представители костнопанцирных — цефаласпиды (*Cephalaspis*, рис. 176, а, б) были придонными жителями, имевшими уплощенную голову, покрытую единым костным щитом, плоское брюхо, сближенные глаза, обращенные вверх, между ними — непарный теменной глаз, впереди которого расположено непарное носовое отверстие. Позади глаз и по краям головного щита имелись углубления для электрических органов, служивших для защиты от врагов. Хвост был неравнолопастным. Головной костный щит цефаласпид покрывал хрящевой череп; полости и каналы хрящевого черепа были выстланы тонким слоем костной ткани, сохраняющейся в ископаемом состоянии, благодаря чему удалось восстано-

вить анатомическое строение нервной и кровеносной систем головы и жаберной полости. Выяснилось, что цефаласпиды по многим существенным чертам строения очень близки к современным круглоротым. У некоторых цефаласпид были развиты грудные плавники и прикрывающие их сбоку роговидные выросты (конвергентное развитие с парными плавниками рыб). Вероятно, цефаласпиды были илоядными животными.

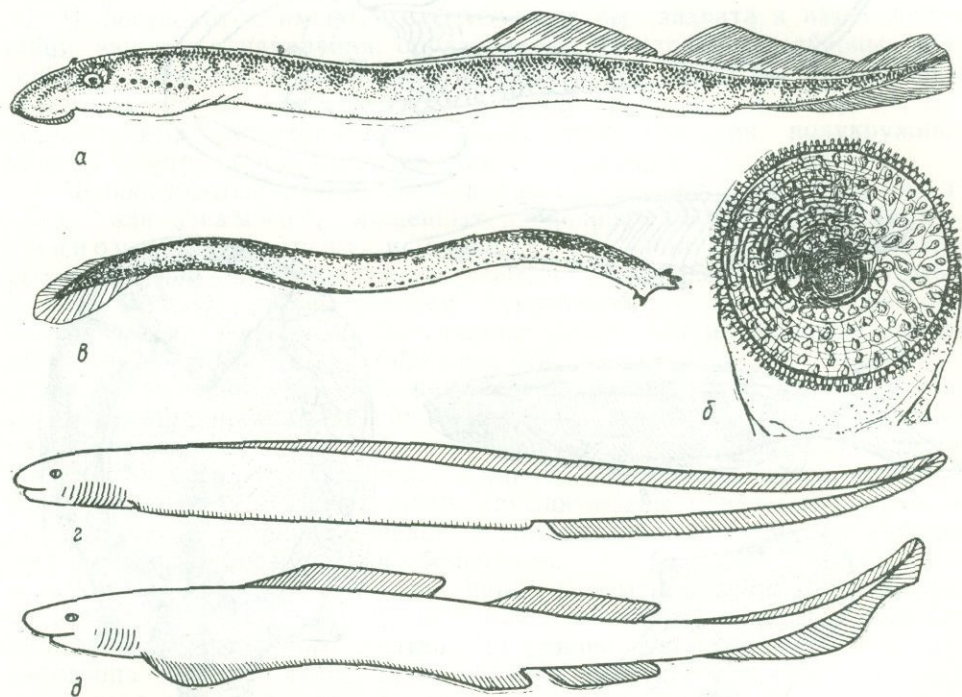


Рис. 175. Класс Cyclostomi: *a—б* — минога (*Lampetra*), современная: *a* — общий вид, *б* — ротовая воронка; *в* — миксина (*Mixine*) современная; *г—д* — схема образования парных и непарных плавников

Подкласс беспанцирные (Anaspida). Беспанцирные были небольшими лагунными и дельтовыми животными, голова и туловище которых были покрыты мелкими пластинками (*Pterygolepis*, рис. 176, *в*).

КЛАСС ПАРНОНОЗДРЕВЫЕ (DIPLORHINA)

Парноноздревые бесчелюстные имеют две носовые капсулы, расположенные у верхнего края рта, не связанные с областью мозга; парные глаза расположены по бокам головы, с каждой стороны тела имеется по одному жаберному отверстию. Рыло образовано ростральной частью эндокrania. Наружный скелет головы и туловища состоит или из кожных зубов, или из пластинок, у которых наружный слой образован кожными зубами, а подстилающий их слой — из кости, лишенной костных полостей (аспидина). Хвост покрыт округлыми чешуями или кожными зубами. К парноноздревым относятся два подкласса: телодонты и разнощитковые.

Подкласс телодонты (Thelodonti) — самые архаичные бесчелюстные животные; их наружный скелет (рис. 176 *г, д*) был образован от-

дельными кожными зубами, состоящими из дентина — видоизмененной костной ткани, покрытого тонким слоем эмали.

Подкласс разнощитковые (Heterostraci). Передняя часть туловища была защищена сложным панцирем, состоящим из костных пластин разных размеров. Мелкие и крупные пластины панциря возникли в ре-

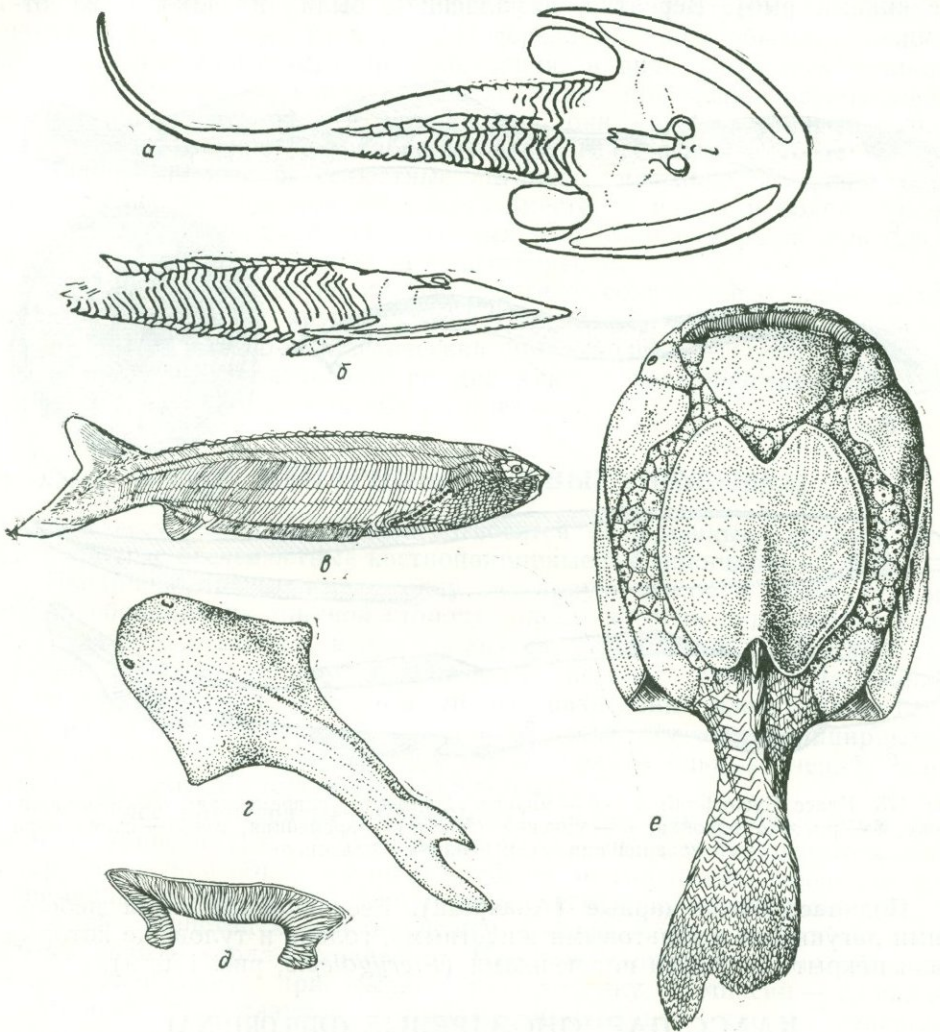


Рис. 176. Класс Monorhina: *a* — *b* — костнопанцирные: *a* — *Cephalaspis* (ранний девон), вид сверху, *b* — *Cephalaspis*, вид сбоку; *v* — беспанцирные: *Pterygolepis* (ранний девон), общий вид. Класс Diplorhina: *g* — *d* — телодонты: *g* — *Thelodus* (ордовик — силур), общий вид, *d* — кожный зуб; *e* — разнощитковые: *Drepanaspis* (ранний девон), вид сверху

зультате слияния костного основания кожных зубов; они имеют трехслойное строение. Разнощитковые очень разнообразны по форме и по размерам: от небольших веретеновидных животных с тонким панцирем до плоских тяжеловесных малоподвижных донных форм, размером до полуметра (рис. 176, *e*) и с толщиной пластинок до 3 см. Не исключена возможность, что от разнощитковых произошли челюстноротые.

Ископаемые бесчелюстные появились в ордовике (известны кож-

ные зубы телодонтов), но широкое распространение получили в позднем силуре и в начале девона, и к концу девона вымирают. В ископаемом состоянии от них сохраняются остатки костного панциря или кожные зубы. Они были обитателями пресноводных и солоноватоводных бассейнов.

РАЗДЕЛ ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (GNATHOSTOMI)

Челюстноротые имеют челюсти — органы захвата и измельчения пищи, защиты и нападения, образованные из передних жаберных дуг. Зубы на челюстях возникают из кожных зубов полости рта. Жабры эктодермического происхождения. Конечности парные и непарные, могут быть вторично утрачены. Во внутреннем ухе три полукружных канала. Внутренний скелет хрящевой или костный.

Челюстноротые разделены на две группы: на первичноводных, или анамний, лишенных первичной оболочки зародыша — амниона, и высших позвоночных, или амниот, у которых зародыши окружены зародышевыми оболочками. Анамнии (рыбы и земноводные) связаны в своем существовании с водой, где они проводят всю свою жизнь или только ранние стадии развития (яйцевые и личиночные). Икра окружена мягкой студенистой оболочкой, содержит мало питательного желтка и оплодотворяется в воде. Развитие зародыша происходит сначала в яйце, затем зародыш прорывает яйцевые оболочки и продолжает развиваться в воде, дыша при помощи жабр и питаясь желтком яйца. Амниоты (пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие) не имеют жабр, приспособлены к наземной жизни и лишь немногие вторично перешли к водному образу жизни, их эмбрионы окружены зародышевыми оболочками.

У пресмыкающихся и птиц яйца покрыты плотной скорлупой (пергаментобразной или пропитанной известью) и содержат большое количество питательного желтка. На ранней стадии развития вокруг зародыша образуется кольцевая складка, состоящая из двух листков: наружного, или серозы, и внутреннего, или амниона. Зародыш оказывается погруженным в амниотическую полость, заполненную особой жидкостью, предохраняющей его от высыхания и механических повреждений. Из задней части кишки зародыша развивается особый зародышевый орган — аллантоис, служащий одновременно органом дыхания и местом скопления продуктов обмена веществ. Наружная стенка аллантоиса срастается с серозой и в этом месте через пористую скорлупу яйца происходит газообмен.

У млекопитающих аллантоис участвует в образовании плаценты, или детского места, при помощи которого осуществляется связь между организмом матери и зародышем. Развитие амниот, таким образом, не связано с водой и это позволило им расселиться по всей суше.

Челюстноротые разделены на два надкласса: рыб и четвероногих.

НАДКЛАСС РЫБЫ (PISCES)

К надклассу рыб относится наиболее разнообразная и многочисленная группа первичноводных позвоночных, сохраняющих в течение всей своей жизни жабры. Рыбы хорошие пловцы, снабженные мускулистым хвостом, парными грудными и брюшными плавниками и тремя непарными плавниками: хвостовым, спинным и анальным. У них

хорошо развиты челюсти, органы чувств и головной мозг. Череп неподвижно соединен с позвоночником, шея отсутствует. Скелет может быть хрящевым или костным. Ноздри имеют вид ямок на конце морды. Сердце двухкамерное, имеет одно предсердие и один желудочек. Кожа рыб покрыта чешуей — твердыми скелетными пластинками, защищающими тело. Различают чешую плакоидную, космоидную, ганонидную и костную.

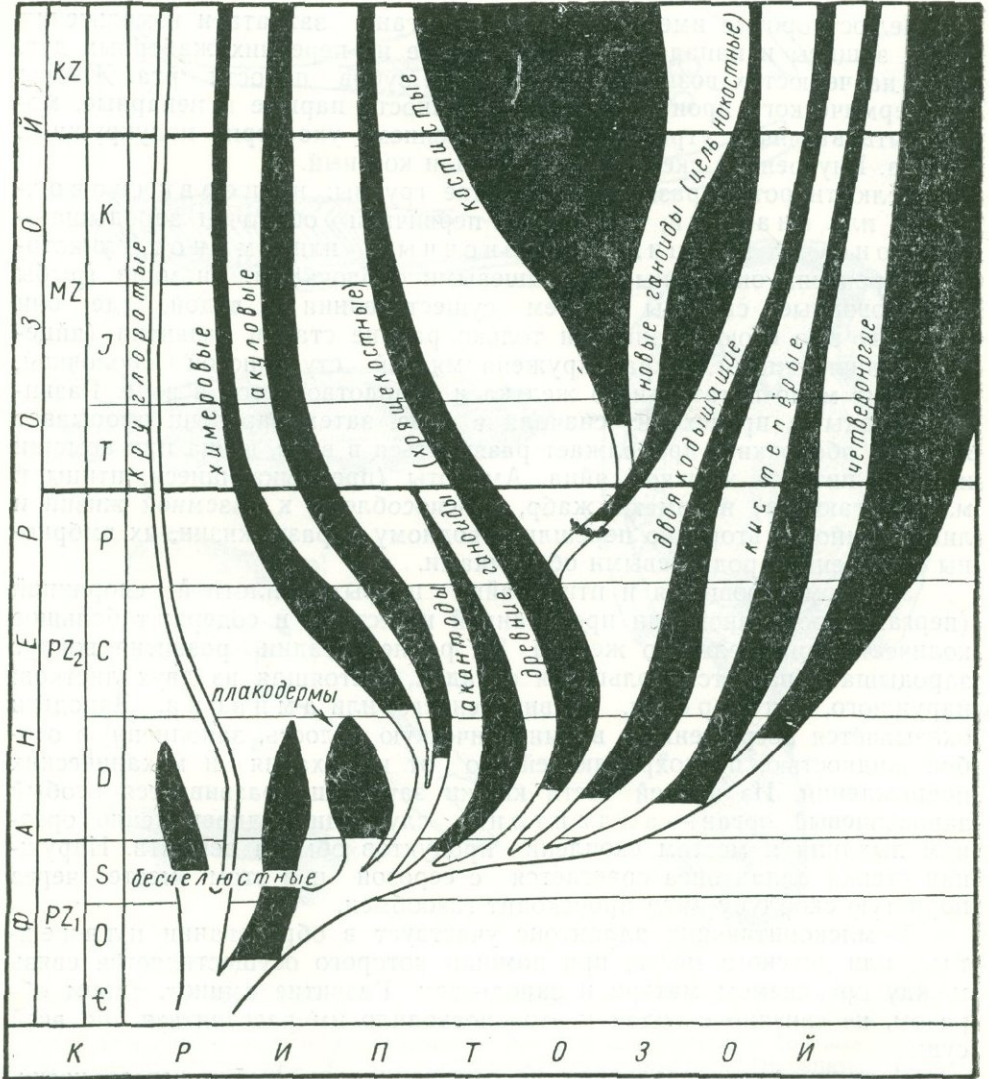


Рис. 177. Схема геохронологического распространения бесчелюстных и рыб

Рыбы принадлежат к животным с непостоянной температурой тела, зависящей от температуры воды, они обладают способностью улавливать ее малейшие изменения. По отношению к солености различают морских рыб, живущих только в морской воде, проходных рыб, живущих в морях, но размножающихся в пресных водах, и пресноводных. По месту обитания рыбы разделяются на пела-

гических, или открытого водного пространства, литорально-придонных, в той или иной степени связанных с побережьем или дном водоема, и абиссальных, или глубоководных. Одни рыбы — хищные, питаются исключительно животной пищей; другие рыбы — мирные, питаются преимущественно растительной, третьи — смешанной пищей, причем одни из них планктоноядные, другие — бентосооядные.

Наличие челюстей, сильной мускулатуры, способность к активной добыче пищи явились большим преимуществом в борьбе за существование перед бесчелюстными, и начиная со среднего девона рыбы постепенно вытесняют бесчелюстных, завоевывая моря и пресноводные бассейны. В позднем девоне одна из ветвей кистеперых рыб вышла на сушу и дала начало земноводным животным.

Первые рыбы появились в силуре, в девоне они заняли господствующее положение во всех водных бассейнах. Надкласс рыб разделен на четыре класса пластинокожих, акантод, хрящевых и костных рыб, не связанных между собой переходными формами (рис. 177).

КЛАСС ПЛАСТИНОКОЖИЕ (PLACODERMI)

У пластинокожих, или панцирных, рыб (рис. 178) голова и передняя часть туловища были покрыты панцирем из крупных костных пластинок кожного происхождения, скульптурированных бугорками и валиками. По костным пластинкам проходили глубокие борозды желобков боковой линии, представляющие собой специализированные

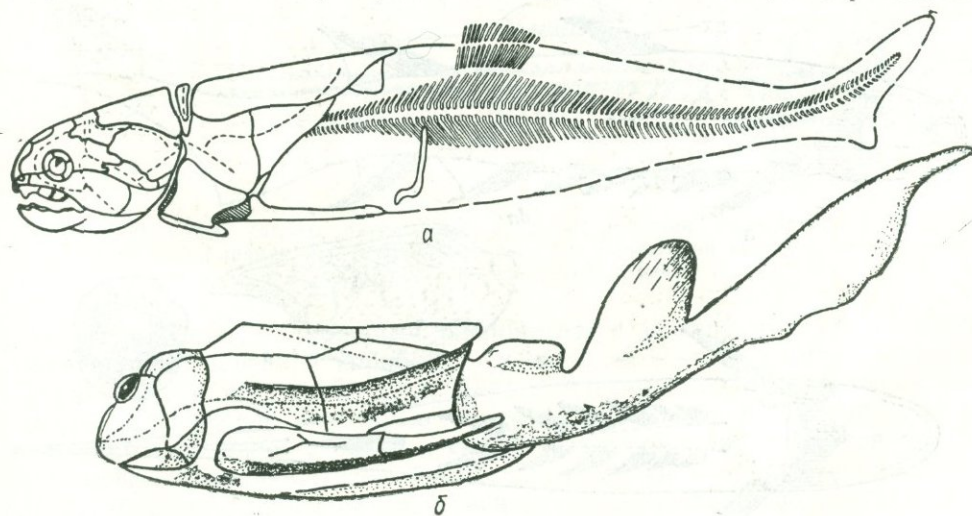


Рис. 178. Класс Placodermi. Подкласс Arthrodira (а): *Plourdosteus* (поздний девон). Подкласс Antiarchi (б): *Bothriolepis* (поздний девон), реконструкция

кожные органы чувств, позволяющие водным животным ориентироваться в водной среде. Головной отдел панциря сочленялся подвижно с туловищем посредством двойных бугорков. Челюсти состояли из заостренных костных пластинок. Внутренний хрящевой скелет частично обызвестлялся. В ископаемом состоянии сохраняются щитки панциря и их фрагменты и челюсти. К пластинокожим относятся два подкласса: артродиры и антиархи.

Подкласс артродиры (Arthrodira). Артродиры — хищные животные с уплощенной брюшной стороной, достигающие 6 м в длину

(рис. 178, а). Глаза у них были расположены по бокам головы и снабжены кольцами костных пластинок. Грудной отдел панциря нес костные шипы, прикрывавшие грудные плавники и, возможно, служившие органами равновесия. У более поздних артродир туловищный панцирь редуцировался до узкого плечевого пояса.

Подкласс антиархи (Antiarchi). Антиархи (рис. 178, б) отличались от артродир расположением глаз на спинной стороне в общей орбитальной пластинке головного панциря. К грудному отделу панциря причленялись сложные членистые парные придатки, служившие, вероятно, рулями при плавании. Челюсти антиарх были слабыми, приспособленными для захватывания мелких бентосных беспозвоночных.

Остатки пластинокожих рыб встречаются в континентальных и реже в морских отложениях. Они были распространены только в девоне. Быстрота эволюции пластинокожих позволяет использовать их для достаточно дробных стратиграфических подразделений девонских отложений. Нахождение пластинокожих в морских и континентальных отложениях допускает их сопоставление между собой.

КЛАСС АКАНТОДЫ (ACANTHODII)

К акантодам («колючезубым») относятся древнейшие рыбы (рис. 179), соединяющие в своем строении признаки костных и хрящевых рыб. Они имели небольшое веретеновидное тело, покрытое плотной

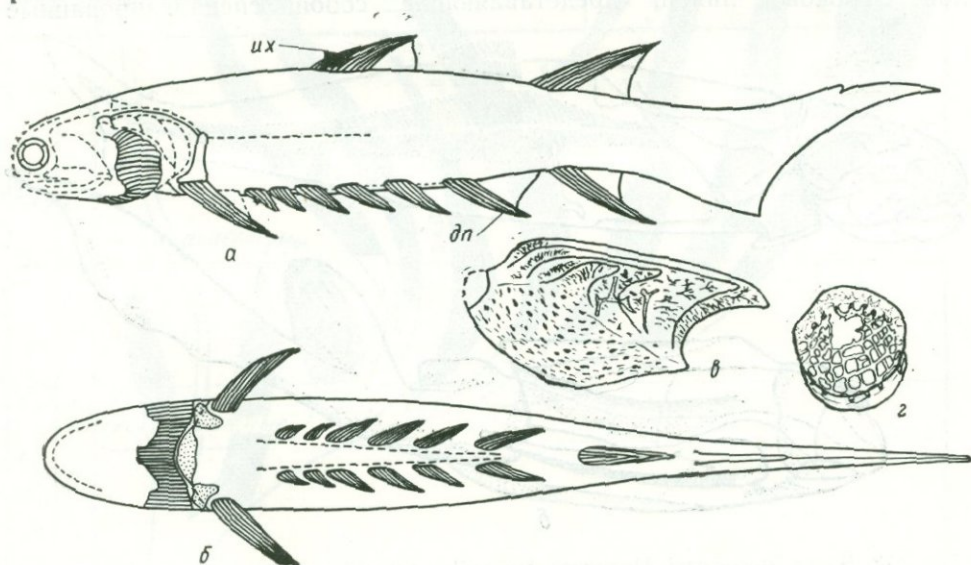


Рис. 179. Класс Acanthodii, *Euthacanthus* (девон): а — вид сбоку, б — вид с нижней стороны; в — г — чешуя акантод; дп — дополнительные пары плавников, их — ихтиодорулит

броней из мелких квадратных чешуй, близких к ганоидным. Голова была покрыта мелкими пластинками такого же строения, как и чешуя. Акантоды были снабжены одним анальным и одним или двумя спинными плавниками, парными грудными и брюшными плавниками с широким основанием. Перед каждым плавником, кроме хвостового, находился шип — ихтиодорулит. У древних родов между грудными и брюшными плавниками располагались по два ряда дополнительных

промежуточных плавников с ихтиодорулитами, что служит доказательством происхождения парных плавников из некогда существовавших непрерывных кожных складок. Челюсти состояли из нескольких частей, верхние челюсти соединялись непосредственно с черепной коробкой. Внутренний скелет был хрящевым. Большинство акантод были пресноводными формами, но из карбона известны ихтиодорулиты из морских отложений.

Акантоды появились в позднем силуре, были распространены в девоне, уменьшились в числе в карбоне и вымерли в начале перми.

За время своего существования акантоды претерпели изменения, выразившиеся в удлинении тела и в уменьшении количества плавников.

КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (CHONDRICHTHYES)

К хрящевым рыбам относятся акулы, скаты и химеры (рис. 180), которые характеризуются наличием хрящевого скелета, отсутствием наружного костного панциря, наличием в коже плакоидных чешуй. Осевой скелет состоит из двояковогнутых позвонков. Черепная коробка хрящевая, полностью охватывает головной мозг и органы чувств. Висцеральный скелет состоит из ряда первых дуг. Челюстная образована двумя парными хрящами: небноквадратным, соответствующим верхней челюсти, и меккелевым хрящом, соответствующим нижней

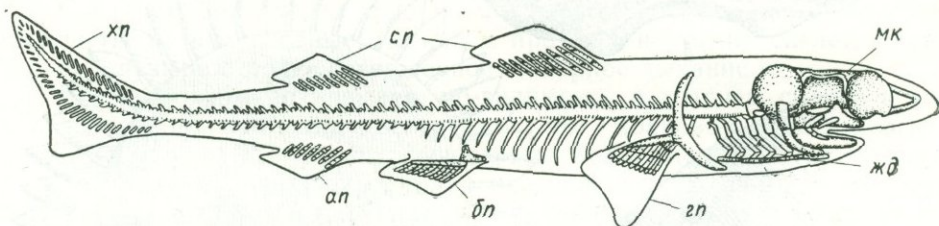


Рис. 180. Схема скелета акулы: ап — анальный плавник, бп — брюшной плавник, гп — грудной плавник, жд — жаберные дуги, мк — мозговая коробка, сп — спинные плавники, хп — хвостовой плавник

челюсти. За этими хрящами располагается подъязычная дуга, сочленяющаяся с черепной коробкой и челюстной дугой, и далее следуют жаберные (у акул их 5) дуги. Парные конечности устроены очень примитивно: плечевой пояс представлен цельной хрящевой дугой, охватывающей тело рыбы с боков и снизу, к которой прикрепляются парные хрящевые плавники, тазовый пояс представлен непарным палочковидным хрящом. Хрящевым свойственно внутреннее оплодотворение, есть живородящие формы.

Большинство ископаемых хрящевых известны по разрозненным остаткам зубов (рис. 181), кроме того, тела позвонков многих акул подвержены частичному обызвествлению. У акул зубы обычно колющие, режущие, различают у акуловых зубы «ортодентинные», состоящие в основном из дентина, и «остеодентинные», состоящие в основном из остеодентина (разновидность дентина). Смена зубов идет всю жизнь. У скатов, питающихся моллюсками, зубы дробящие, тупые. У палеозойских хрящевых рыб — брадиодонт, известных только по находкам зубов, также были тупые зубы. Своеобразные хрящевые рыбы перми (рис. 181, д) имели зубы, свернутые в плоскую спираль (*Helicoprion*), состоящую из двух-трех оборотов.

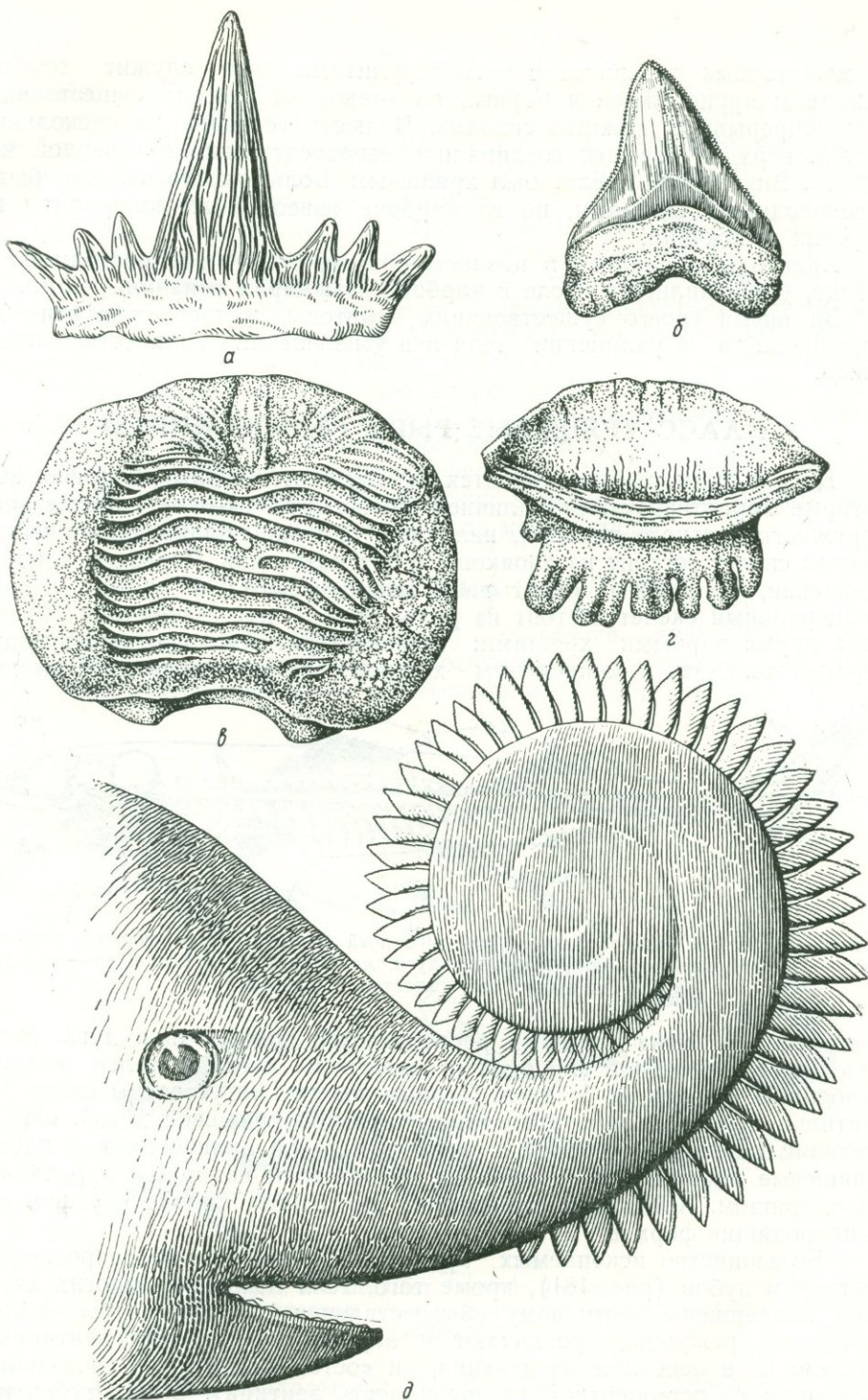


Рис. 181. Класс Chondrichthyes. Зубы акул (а—с): а — *Ctenacanthus* (ранний — средний карбон), б — *Carcharodon* (неоген), в — *Ptychodus* (мел), с — брадиодонт *Polyrhizodus* (ранний — средний карбон); д — реконструкция зубной спирали *Helicoprion* (ранняя пермь)

Хрящевые рыбы появились в среднем девоне, настоящие акулочные — в карбоне, скаты — в юре. Ныне хрящевые составляют небольшую часть современной ихтиофауны.

КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES)

Класс костных рыб объединяет многочисленных ископаемых и современных представителей, обитающих в пресных и морских водах.

Для всех костных рыб характерен окостеневший (в разной степени) внутренний скелет и наличие окостенений в наружном скелете: тело покрыто космоидной, ганоидной или костной (циклоидной или ктеноидной) чешуей и в области головы кожными костями, которые имеют покровную и защитную функцию. Плавники поддерживаются костными лучами. Череп и плечевой пояс состоят из хрящей или замещающих костей, частью из кожных костей. Также окостеневают верхние, нижние дуги и тела позвонков, лучи непарных плавников, скелет парных плавников и их поясов.

Жаберный аппарат костных рыб совершеннее, чем у других рыб, у них имеется костная жаберная крышка, покрывающая жаберные щели. Рыбы имеют плавательный пузырь или легкое (редко). В ископаемом состоянии встречаются обычно в виде отпечатков или скелетов, группы с малым развитием окостенений — в виде разрозненных костей, зубов, чешуи.

Следовательно, перед хрящевыми рыбами костные имели ряд преимуществ, из них главные: легкий и прочный костный скелет, плавательный пузырь и более совершенное жаберное дыхание.

Костные рыбы появляются, по-видимому, в позднем силуре и уже в девоне распадаются на две группы рыб: хоановых (кистеперых и двоякодышащих) и древних лучеперых. Хоановые рыбы приспособились к жизни в прибрежных зонах пресноводных водоемов; их тело было покрыто тяжелой космоидной или ганоидной чешуей; в крыше рта имелись внутренние носовые отверстия — хоаны, указывающие на приспособление к дыханию атмосферным воздухом при закрытом рте. Древние лучеперые рыбы существовали в открытых водоемах и явились родоначальной группой для всех поздних лучеперых рыб. К концу палеозоя костные рыбы становятся господствующей группой пресноводных позвоночных и заселяют моря. В современной ихтиофауне они составляют 96%.

Костные рыбы разделяются на три подкласса: кистеперых, двоякодышащих и лучеперых.

ПОДКЛАСС КИСТЕПЕРЫЕ (CROSSOPTERYGII)

К кистеперым относятся преимущественно палеозойские (девонские) костные рыбы, веретенообразное тело которых было покрыто большими толстыми округлыми космоидными чешуями — щитками, налегающими друг на друга (космоидная чешуя состоит из многих сросшихся дентиновых зубов, рис. 182, з). У поздних кистеперых чешуя костная, циклоидная. Череп состоял из многочисленных кожных костей и относительно небольшого числа замещающих костей. Все кистеперые — хищники. Вдоль краев челюстей и на небе располагались ряды зубов, имеющих своеобразное складчатое строение, связанное с впячиванием эмали внутрь зуба. Имелись хоаны. На спине расположено по два плавника. Особенного внимания заслуживают парные плавники, имеющие широкое мясистое основание, от которого отходили лучи, под-

держивающие плавательную перепонку. Внутренний скелет состоял из оси, к которой присоединялись лучи. При помощи этих плавников древние кистеперые рыбы опирались на дно. Из них, по-видимому, возникли конечности первых наземных позвоночных. Хвост у древних форм был неравнолопастной, у более поздних — равнолопастной. Кистеперые появились в раннем девоне и были самыми многочисленными из костных рыб в среднем и позднем девоне. Они обитали внача-

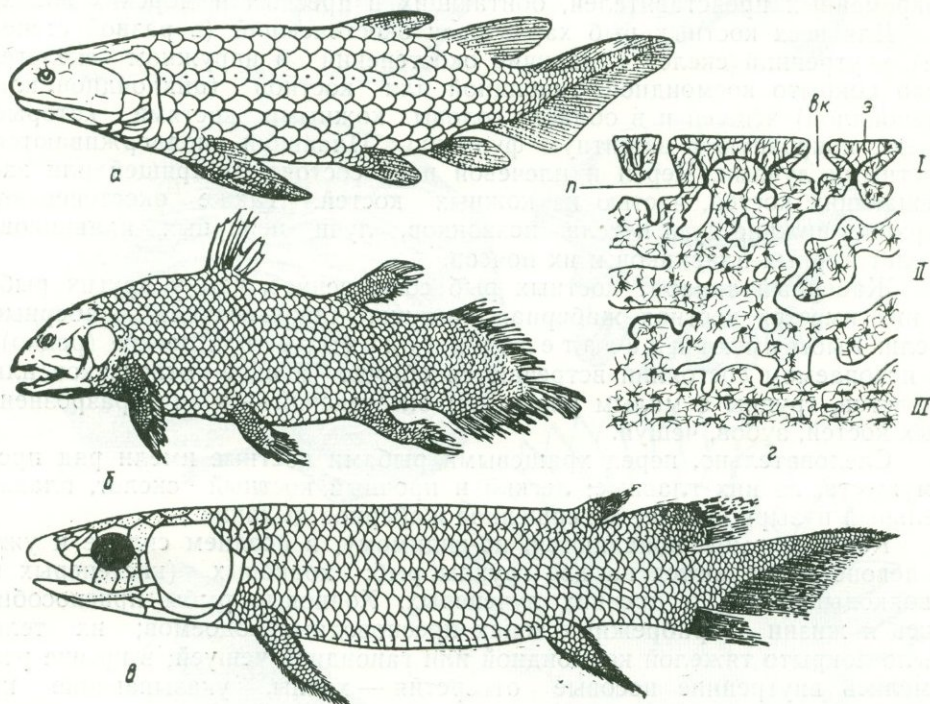


Рис. 182. Класс Osteichthyes. Подкласс Crossopterygii а — б: а — *Holoptychius* (поздний девон), б — *Latimeria* (совр.); в — подкласс Dipnoi: *Dipterus* (средний — поздний девон); з — космоидная чешуя *Osteolepis*; э — эмалеподобный слой (ганоин), п — полость пульпы, вк — вертикальный канал; I — пластинчатый слой, II — губчатый слой (космоидный), III — базальный слой (изопединовый)

ле в пресноводных, позднее в морских бассейнах; одна группа кистеперых рыб вымерла в перми, другая в виде реликтов дошла до наших дней и была обнаружена в Индийском океане вблизи юго-восточных берегов Африки (*Latimeria*, рис. 182, б).

Кистеперые — группа рыб, представляющая большой теоретический интерес: возможно, что раннедевонские кистеперые явились предками двоякодышащих рыб, а от позднедевонских форм возникли первые наземные позвоночные-ихтиостегиды, относимые к земноводным (стегоцефалам).

ПОДКЛАСС ДВОЯКОДЫШАЩИЕ (DIPNOI)

К этому подклассу относятся три современных вида двоякодышащих рыб, обитающих в пресных водах Африки, Австралии и Южной Америки, и большое количество вымерших видов (рис. 182, в). Удлиненное тело древних двоякодышащих было покрыто чешуей космоидного типа, у современных — циклоидной костной чешуей, расположен-

ной черепицеобразно и имеющей ровный задний край. Ранние двоякодышащие по строению мясистых плавников, сходному расположению покровных костей черепной коробки, наличию внутренних ноздрей и космоидной чешуи обнаруживают большое сходство с древними кистеперыми рыбами, но отличаются от них срастанием верхней челюсти с черепной коробкой и наличием зубных пластинок — небной на небной кости и нижнечелюстной на одной из костей внутренней стороны нижней челюсти, несущих на своей поверхности гребни, приспособленные для дробления и растирания скелетов ракообразных и моллюсков. В процессе эволюции, которая достаточно подробно изучена у двоякодышащих, произошло слияние спинного и анального плавников с хвостовым в единый непарный плавник, окаймляющий заднюю часть тела. В течение всей жизни у них сохраняется хорда и тела позвонков не развиваются. Весь скелет хрящевой.

Кроме жабр имеются легкие, сообщающиеся с брюшной стороной пищевода; плавательный пузырь отсутствует. Предсердие разделено неполной перегородкой на две половины.

Двоякодышащие появились в среднем девоне, в ископаемом состоянии от них сохраняются обычно отдельные зубные пластинки или отдельные чешуи.

ПОДКЛАСС ЛУЧЕПЕРЫЕ (ACTINOPTERYGII)

К этому подклассу (рис. 183) относится подавляющее большинство современных морских и пресноводных рыб, имеющих очень разнообразную форму тела. Плавники у лучеперых рыб поддерживались длинными кожными лучами (отсюда название подкласса). Палеозойские лучеперые (хрящекостные), обитавшие в пресноводных бассейнах, имели хрящевой, слабо окостеневший внутренний скелет, неравнолопастной хвостовой плавник и тело, покрытое тяжелой ганоидной чешуей. Ганоидная чешуя состоит из твердого наружного вещества — ганоина — и костной ткани в основании. Эволюционно она возникла путем срастания отдельных плакоидных чешуй с подстилающими их костными пластинками (рис. 183, б). В конце перми появляются и особенно широко распространяются в мезозое морские и пресноводные цельнокостные лучеперые. У них внутренний скелет окостеневал больше, чем у хрящекостных; появляются зачатки тел позвонков; они имели почти равнолопастной хвостовой плавник, тело, покрытое ганоидной чешуей и зубы различной формы, от острых до тупых. В среднем триасе появляются костистые лучеперые — процветающая ныне группа. У них внутренний скелет костный, прочный, представляющий хорошую опору для мускулатуры, хрящ сохраняется лишь местами, хвостовой плавник равнолопастной. Парные плавники имеют широкое основание, которое поддерживает длинные хрящевые или костные лучи. Челюсти несут острые конические зубы. Обычно хорошо развит плавательный пузырь, расположенный над пищеводом. Чешуя костная, циклоидная или ктеноидная (рис. 183, в, г).

Лучеперые появились в начале девона и позднее заселили все моря, океаны и пресноводные бассейны.

INCERTAE CLASSIS

ОТРЯД ПАЛЕОСПОНДИЛИДЫ (PALAEOSPONDYLIDA)

Палеоспондилиды представлены одним представителем — палеоспондилусом (*Palaeospondylus*) из среднедевонских отложений Шотландии.

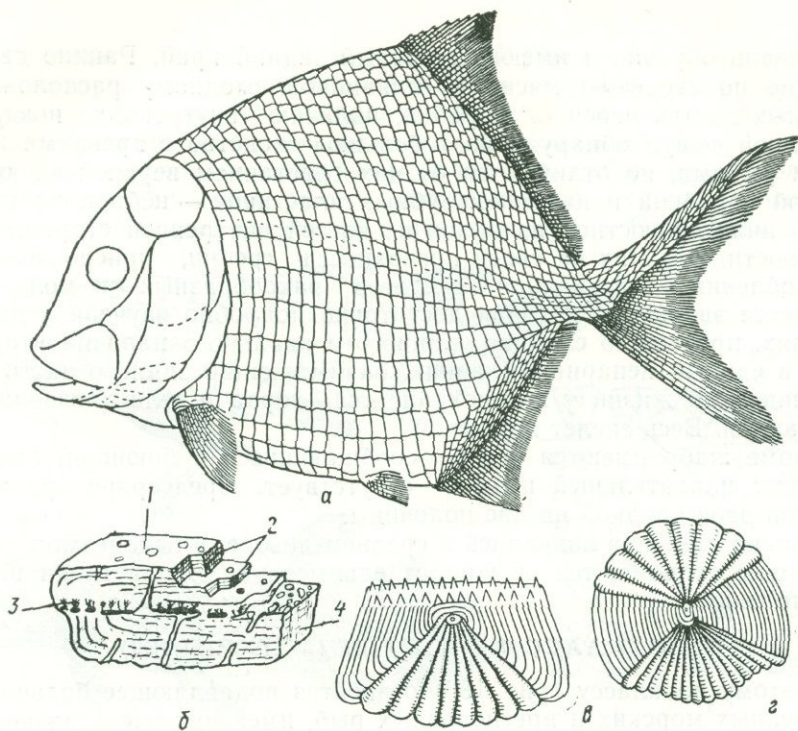


Рис. 183. Подкласс Actinopterygii: *a* — *Platyosomus* (поздняя пермь), покрыт ганоидной чешуей; *б* — ганоидная чешуя; 1 — наружная поверхность, 2 — слой ганоина, 3 — каналцы в слое космина, 4 — слой изопедина; *в* — *z* — схемы строения костных чешуй: *в* — ктеноидной, *z* — циклоидной

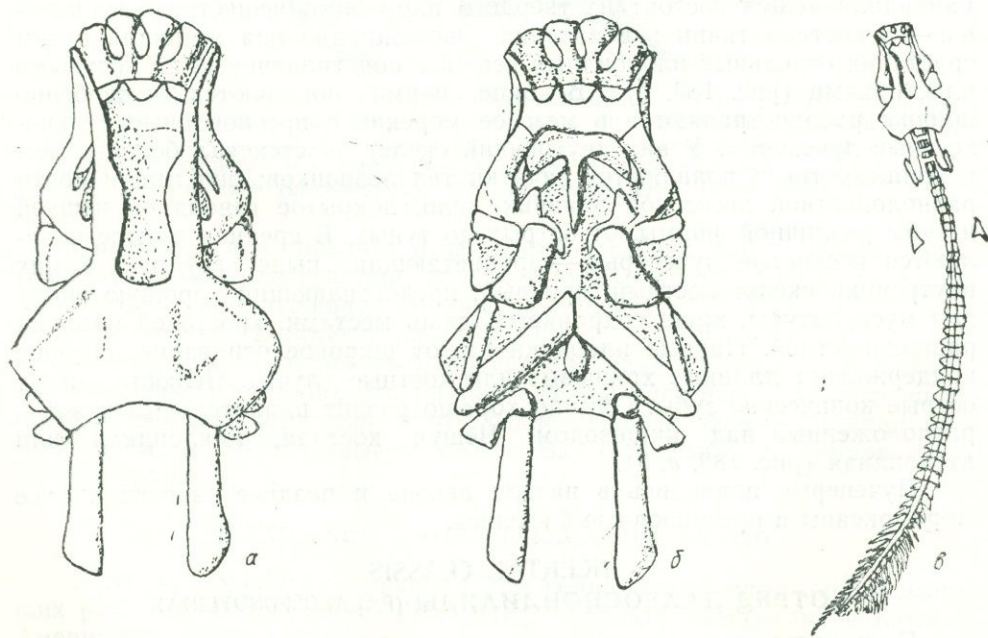


Рис. 184. Отряд Palaeospondylida. *Palaeospondylus* (средний девон): *a* — реконструкция головы сверху, *б* — реконструкция головы снизу; *в* — общий вид (реконструкция скелета)

По своему строению палеоспондилус не принадлежит ни к одному из известных классов ископаемых первичноводных животных, неясны его родственные отношения с другими организмами.

Палеоспондилус (рис. 184) — небольшое (длиной до 5 см) рыбообразное животное, лишенное наружного панциря, с сохранившимся внутренним скелетом в виде окостеневшего черепа и кольцевидных тел позвонков. Туловищные позвонки палеоспондилуса несли невральные дуги с отростками, хвостовые имели невральные и гемальные дуги и отростки. Хвостовой плавник гетероцеркный, присутствовали брюшные плавники и, вероятно, грудные. Мозговая коробка была хорошо развита, в ее задних углах имелись слуховые капсулы. Центральное углубление в передней части черепа образует конечное «коронобразное» круглое отверстие. Под мозговой коробкой находился ряд образований в виде «палочек», которые являлись видоизмененными жаберными дугами.

Некоторые авторы относят палеоспондилуса к круглоротым (*Syngnathiformes*), некоторые — к особому отряду пластинокожих (*Placodermi*), лишенных наружного скелета. Существует также предположение, что это — личинки какой-то рыбы. Вероятно, палеоспондилус является представителем одной из многочисленных боковых ветвей древнейших позвоночных животных, не оставивших потомков.

НАДКЛАСС ЧЕТВЕРОНОГИЕ (TETRAPODA)

К четвероногим относятся земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие — преимущественно наземные позвоночные, обитающие на суше. Первые четвероногие — земноводные — в своем развитии еще связаны с водой и вместе с рыбами объединяются в группу анамний; остальные четвероногие являются настоящими наземными животными, развитие которых не связано с водной средой, они перешли к размножению на суше (группа амниот). Птицы и большинство пресмыкающихся откладывают яйца с твердой известковой скорлупой, для млекопитающих характерно живорождение. Птицы и млекопитающие теплокровны. Четвероногие появились в позднем девоне, произошли от древних кистеперых рыб.

Переход к наземному образу жизни был связан с коренной перестройкой всего организма. В связи с изменением способа передвижения из парных плавников кистеперых рыб возникли пятипалые конечности наземных позвоночных (рис. 185), причем вместо прочного соединения скелетных элементов, образующих общий рычаг в плавнике у рыб, возникла система подвижно сочлененных друг с другом рычагов. Конечности получили прочную опору в туловище: плечевой пояс прикрепился к грудине, тазовый пояс — к позвоночнику в области крестца.

Основные кости плечевого пояса гомологичны костям тазового пояса: лопатка — подвздошной кости, коракоид — седалищной, прокоракоид — лобковой. В плечевом поясе сохраняется ключица. Плечевая кость соответствует бедру, локтевая и лучевая — большой и малой берцовым; в запястье и предплюсне имеется по десяти костных или хрящевых элементов, расположенных в три ряда; пять костей пясти соответствуют пяти костям плюсны; далее следует фаланги пальцев. С появлением грудины у амниот возникла замкнутая грудная клетка, защищающая внутренние органы. Развитие системы реберных мышц, поднимающих и опускающих грудную клетку, привело к появлению более активного легочного дыхания. Вместо неподвижного соединения

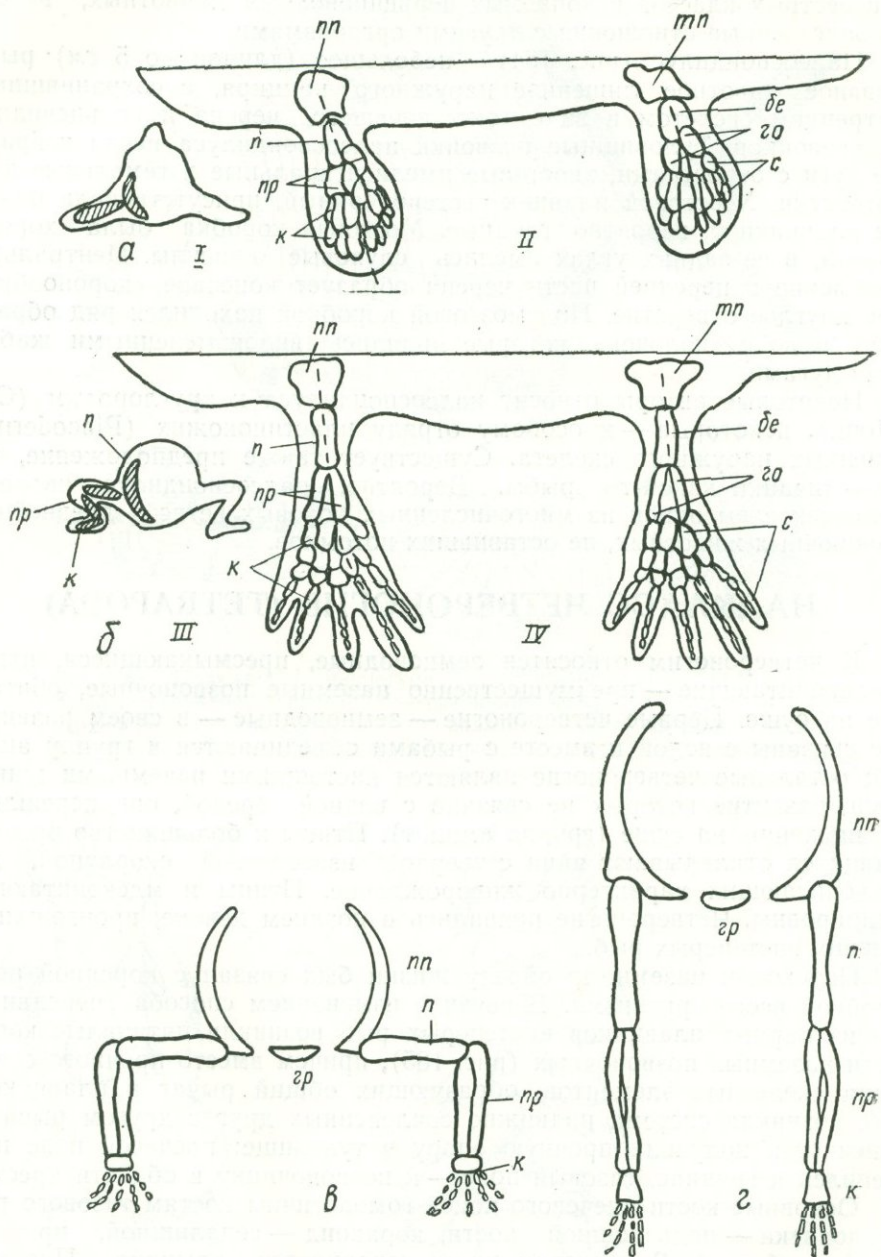


Рис. 185. Схема строения конечностей позвоночных: а—б—схема преобразования плавников рыбы в пятипалую конечность; в—г—положение туловища и конечностей; в—у земноводных, г—у млекопитающих; бе—бедро, го—голень, гр—грудина, к—кость, н—плечо, nn—плечевой пояс, np—предплечье, с—стопа, тп—тазовый пояс; I—II—схема строения плавников ископаемой кистеперой рыбы; III—IV—схема строения конечностей у примитивных наземных позвоночных

головы с туловищем, наблюдаемого у рыб, у четвероногих развилось подвижное сочленение черепа с позвоночником, что привело к обособлению в первую очередь шейного отдела в осевом скелете. Обособляется крестцовый отдел. Черепная коробка и висцеральный скелет у наземных форм образуют единый череп. Переход к дыханию легкими вызвал редукцию жаберного аппарата; для всех тетрапод характерно легочное дыхание. Обособливается среднее ухо, усовершенствуется звукопроводящий аппарат. Сердце трех- или четырехкамерное. По строению мускулатуры, кровеносной, нервной, пищеварительной и других систем четвероногие находятся на значительно более высокой ступени развития, чем рыбы. Экология тетрапод очень разнообразна. Четвероногих разделяют на четыре класса: земноводных, или амфибий, пресмыкающихся, или рептилий, птиц и млекопитающих.

КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, или АМФИБИИ (AMPHIBIA)

К земноводным относятся первые наземные позвоночные, развитие и размножение которых еще тесно связано с водной средой. Вместе с рыбами они относятся к низшим, первичноводным животным (анамниям). В строении земноводных совмещаются признаки, свойственные водным животным и настоящим наземным позвоночным. Из яиц, откладываемых амфибиями в воду, развиваются личинки, которые в процессе своего роста претерпевают метаморфоз, превращаясь из водных личинок, дышащих жабрами и лишенных конечностей, во взрослые формы, живущие вне воды. Зависимость размножения и развития от водной среды ограничивает распространение земноводных на суше. В современной фауне они представлены небольшим числом видов (около 2000), относящихся к трем отрядам: бесхвостым (лягушки, жабы), хвостатым (саламандры, тритоны) и безногим (червяги). Они являются узкоспециализированными потомками двух ветвей палеозойских земноводных.

Все земноводные — холоднокровные животные, их температура тела зависит от температуры окружающей среды. Влажная слизистая кожа отчасти выполняет функцию дыхания. В связи с легочным дыханием кровеносная система имеет два круга кровообращения и трехкамерное сердце, состоящее из одного желудочка и двух предсердий, занимая промежуточное положение между кровеносной системой рыб и пресмыкающихся. Орган слуха приспособлен к восприятию звука как в водной, так и в воздушной среде.

Позвоночник состоит из четырех отделов: шейного, туловищного, крестцового и хвостового. В шейный и крестцовый отделы входит по одному позвонку. Скелет содержит много хряща; череп соединяется с позвоночником при помощи одного или двух затылочных бугорков. Все позвонки несут ребра.

Земноводные, существовавшие с позднего девона до начала юры, получили название **стегоцефалов (Stegocephali)**, или **крышеголовых**. Они имели сплошную крышу черепа, состоящую из массивных кожных костей, покрывающую черепную коробку сверху и с боков и снабженную отверстиями для глаз, ноздрей и теменного глаза. В задней части черепа помещались слуховые вырезки; по скульптурированным костям черепа проходили каналы органов боковой линии (слизевые каналы) — кожные органы чувств. Нижняя челюсть состояла не менее чем из десяти костей. Зубы недифференцированные, конические, со складчатым дентином (лабиринтоподобные), как у кистеперых рыб (рис. 186, г). Небо несло отверстия для клыков нижней челюсти, внут-

ренные ноздри, или хоаны, небные и височные окна (рис. 186, б). У большинства стегоцефалов на брюшной поверхности развивался чешуйчатый покров, состоявший из костных чешуек, налегающих друг на друга, и защищавший их при ползании по неровной поверхности и при плавании в водоемах. Плечевой пояс иногда сохранял связь с черепом, но обычно отстоял от него на один шейный позвонок. В состав

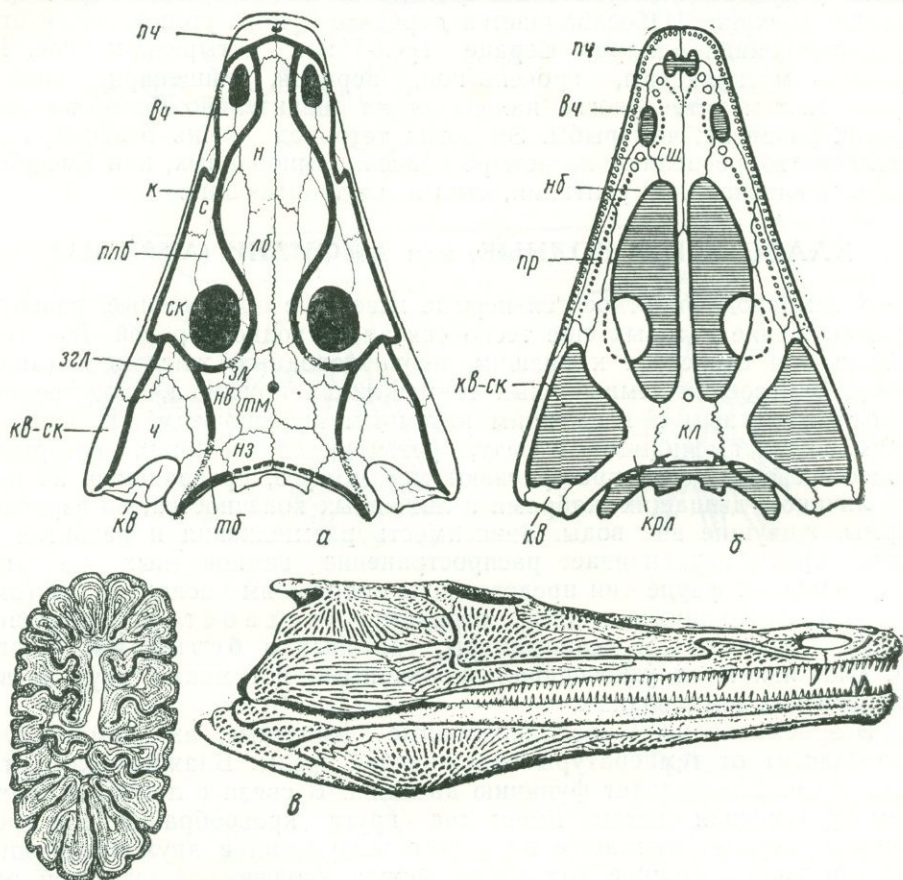


Рис. 186. Стегоцефалы. Череп *Benthosuchus sushkini* (ранний триас): а — вид сверху, б — вид снизу, в — вид сбоку; г — поперечный разрез лабиринтовидного зуба; кости: вч — верхнечелюстная, згл — заднеглазничная, зл — заднелобная, кв — квадратная, кв-ск — квадратно-скуловая, кл — клиновидная, крл — крыло-видная, лб — лобная, н — носовая, нб — небная, нв — надвисочная, нз — надзатылочная, плб — переднелобная, пр — поперечная, пч — предчелюстная, с — слезная, ск — скуловая, сш — сошниковая, тб — табулярная, тм — теменная, ч — чешуйчатая; к — каналы органов боковой линии

плечевого пояса входили: лопатка, ключица, межключица, коракоид, прокоракоид и клейтрум, обнаруживая сходство с плечевым поясом древнейших рептилий (см. рис. 191, а, б). Тазовый пояс иногда еще не сочленялся с позвоночником и состоял из подвздошной, седалищной и лобковой костей.

Плечевая и бедренная кости располагались горизонтально (см. рис. 185, в), а предплечье и голень — под прямым углом к ним. Такое положение конечностей не способствовало быстрому передвижению по суше.

Древнейшие стегоцефалы — *ихтиостегиды*, известные из верхнедевонских отложений Гренландии, были небольшими, неуклюжими животными со сжатым с боков телом, с высоким закругленным спереди черепом, как у некоторых кистеперых рыб (рис. 187, а). Передние конечности ихтиостегид были длиннее задних, с пятипалой кистью, ориентированной назад, тело и хвост покрыты чешуей.

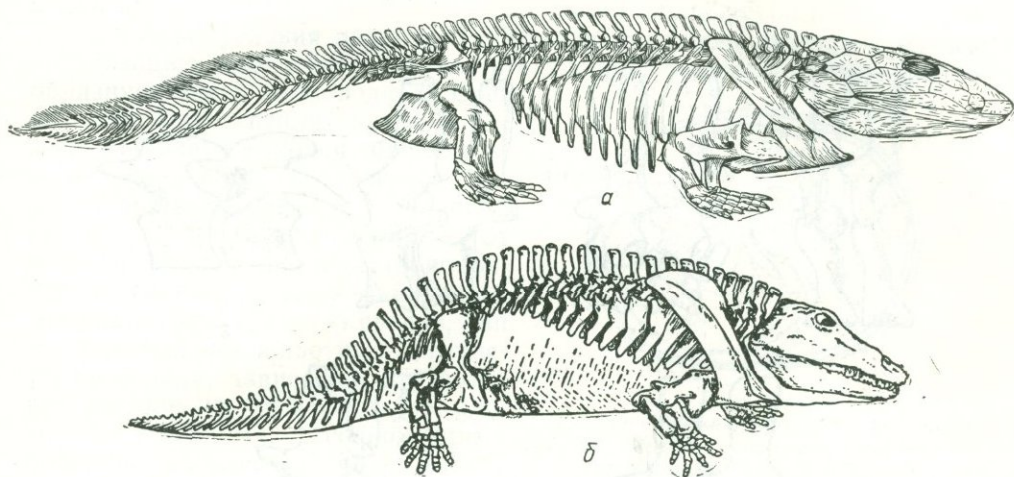


Рис. 187. Стегоцефалы: а — *Ichthyostega* (поздний девон); б — лабиринтодонт *Eryops* (ранняя пермь)

По некоторым признакам в строении тела ихтиостегиды близки к кистеперым рыбам: по сохранившимся в задних углах черепа остаткам небольших предкрышечных костей (остатки жаберной крышки рыбы), по положению каналов боковой линии, по строению носовой полости и хвоста, но нормальные пятипалые конечности позволяют считать их первыми четвероногими животными. Несмотря на родство с некоторыми группами лабиринтодонтов, ихтиостегиды не являются предками ни одной из них.

В карбоне и перми стегоцефалы становятся господствующей группой наземных позвоночных и приспосабливаются к самым разнообразным условиям обитания. В это время существовало несколько самостоятельных подклассов стегоцефалов, отличавшихся друг от друга строением позвоночного столба и рядом других признаков (рис. 188).

Наиболее многочисленной группой являются *лабиринтодонты* (рис. 187, б), существовавшие до позднего триаса. Тело позвонка у лабиринтодонтов состояло из нескольких отдельных окостеневших элементов; тела позвонков не срастались с верхней дугой. Зубы имели складчатый дентин. Длина тела достигала 3—4 м. В раннем триасе был широко распространен бентозухус (*Benthosuchus*, рис. 186), имевший уплощенный череп и слабые конечности, плохо приспособленные для передвижения по суше. В среднем и позднем триасе существовал мастодонзаврус (*Mastodonsaurus*), крупное, с длиной тела до 4 м, малоподвижное животное с плоской головой.

У лепоспондильных стегоцефалов (карбон — пермь) тело позвонка представлено единой полой костью, обычно срастающейся с верхней дугой. Это небольшие формы, из них многие имели длинные тела с рудиментарными конечностями, они населяли мелкие водоемы и болота.

Особое положение среди ископаемых земноводных занимают представители подкласса **батрахозавров** («лягушкоящеры»), известные из верхнекаменноугольных и пермских отложений. К ним относится несколько родов: сеймурия (*Seymouria*), котлассия (*Kotlassia*) и др. Они обладали рядом признаков, характерных для амфибий: шея не была обособлена, длинные острые зубы имели лабиринтное строение,

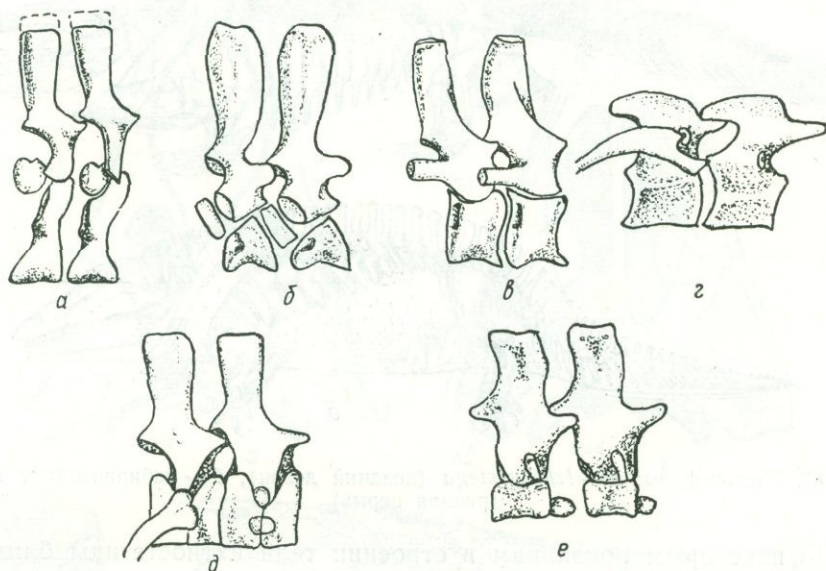


Рис. 188. Позвонки стегоцефалов (вид сбоку): а — *Ichthyostega* (поздний девон); б — рахитомные *Eryops* (ранняя пермь); в — стереоспондильные *Mastodonsaurus* (триас); г — лепоспондильные *Lysorophus*; д — эмболомерные *Cricotus* (поздний карбон — ранняя пермь); е — сеймуриаморфа *Vizulukia* (поздняя пермь) с позвонками котилозаврового типа

имелся один крестцовый позвонок, кости черепа были подобны костям черепа стегоцефалов. Вместе с тем позвоночник, пояса конечностей и сами конечности вместе с некоторыми особенностями строения черепа имели рептильный характер. По-видимому, от батрахозавров произошли пресмыкающиеся.

Стегоцефалы обитали в заболоченных лесах, болотах, лагунах; среди них известны животные, ведущие преимущественно водный или наземный образ жизни. Почти все известные земноводные — хищники, растительноядные формы среди них редки.

Появившись в позднем девоне, стегоцефалы достигли наибольшего разнообразия в карбоне и перми. Остатки стегоцефалов встречаются вместе со скелетами хрящевых и кистеперых рыб и остатками наземных растений. В конце перми основные группы стегоцефалов вымерли. Последние немногочисленные, крайне специализированные представители — лабиринтодонты, доживали свой век в триасе и ранней юре.

В юре появляются типичные бесхвостые амфибии, доживающие до наших дней. Они утратили брюшной и головной панцири, большинство покровных костей черепа и резко отличаются друг от друга.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, или РЕПТИЛИИ (REPTILIA)

Пресмыкающиеся вместе с птицами и млекопитающими принадлежат к первичноназемным животным и относятся к амниотам, образуя среди них низший класс. Современные пресмыкающиеся: гаттерии, ящерицы, змеи, хамелеоны, крокодилы и черепахи являются потомками широко распространенного, господствующего класса рептилий в мезозое.

Сложные условия наземного обитания наложили отпечаток на всю организацию этих животных, значительно более совершенную и разнообразную, чем у земноводных. Среди вымерших рептилий находим самые различные уровни биологической организации, от близкой к батрахозаврам арханческих анапсид до форм, почти неотличимых от млекопитающих—высших териодонтов. Большинство пресмыкающихся потеряли связь с водной средой, они холоднокровные животные с температурой тела, зависящей от температуры окружающей среды, размножаются яйцами, содержащими большое количество питательного вещества — желтка. Некоторые переходят к живорождению (ихтиозавры). Оплодотворение внутреннее, личиночная стадия в развитии выпадает, из яйца выходит молодое животное, отличающееся от взрослых главным образом меньшими размерами. Яйца рептилий защищены твердой пористой скорлупой, предохраняющей содержимое от высыхания. Зародыш окружен зародышевыми оболочками: амнионом и серозой, а аллантоис служит одновременно зародышевым мочевым пузырем и органом дыхания (рис. 189).

Пресмыкающиеся утратили кожные железы, тело от высыхания защищают роговые покровы обычно из роговых чешуй, роговых и костных пластин, поэтому они могут находиться в самых сухих биотопах. Развивается легочное дыхание под действием реберных мышц. Пресмыкающиеся имеют более совершенное кровообращение, чем земноводные. Сердце состоит из двух предсердий и желудочка, разделенного перегородкой на левую и правую стороны. Высшие пресмыкающиеся: архозавры и зверообразные — имели, вероятно, четырехкамерное сердце, артериальная кровь отделялась от венозной.

Череп современных и вымерших рептилий построен очень разнообразно (рис. 190) и дает большой материал для решения вопроса об эволюции не только пресмыкающихся, но и птиц, и млекопитающих. У древнейших рептилий — котилозавров — на окостеневшей мозговой коробке сохранилась сплошная крыша черепа (или панцирь), как у стегоцефалов. Этот тип черепа, состоящий из покровных окостенений без височных впадин, получил название анапсидного. Дальнейшая эволюция черепа была связана с частичной редукцией этого панциря, так как ограничивал развитие челюстной мускулатуры, расположенной между ним и черепной коробкой. Редукция панциря у разных групп рептилий шла различными путями. У одних в височной области возникла одна скуловая дуга и нижняя височная впадина, над которой соединялись чешуйчатая и заднеглазничная кости — синанпсидный тип. У других пресмыкающихся возникли две височ-

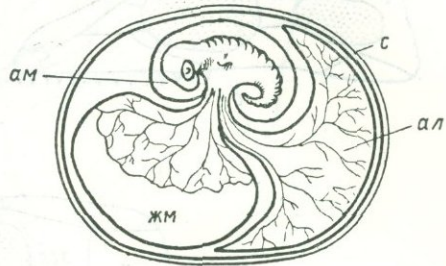


Рис. 189. Схема зародыша рептилий: ал — аллантоис; ам — амнион. жм — желточный мешок, с — сероза

ные дуги и две височные впадины, между которыми только смыкаются чешуйчатая и заднеглазничная кости — диапсидный тип. У третьих — водных рептилий — наблюдается эвриапсидный тип, при котором в черепе имелась одна верхняя височная впадина, расположенная над чешуйчатой и заднеглазничной костями. У четвертых, также водных рептилий, наблюдался парапсидный тип черепа с верхним положением височной впадины, под которой соединялись заднелобная и надвисочная кости.

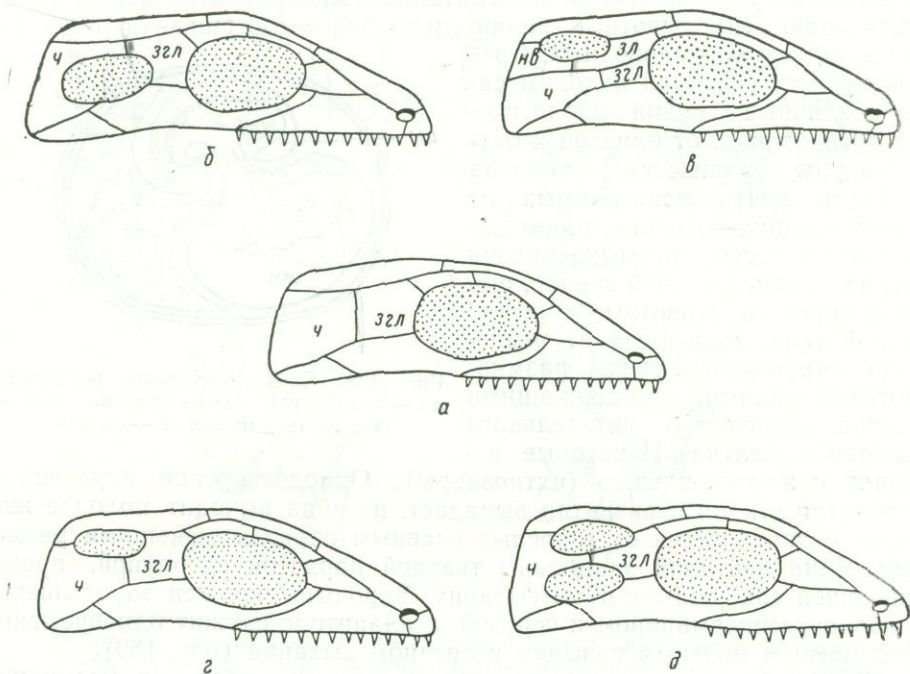


Рис. 190. Типы строения черепа пресмыкающихся: *а* — анапсидный (без височных впадин); *б* — синапсидный (заднеглазничная и чешуйчатая кости смыкаются над височной впадиной); *в* — парапсидный (заднелобная и надвисочная кости смыкаются над височной впадиной); *г* — эвриапсидный (заднеглазничная и чешуйчатая кости смыкаются под височной впадиной); *д* — диапсидный (заднеглазничная и чешуйчатая кости смыкаются, образуя две височные впадины); кости: згл — заднеглазничная, зл — заднелобная, нв — надвисочная, ч — чешуйчатая

Череп у большинства рептилий соединяется с шейным позвонком при помощи одного непарного затылочного бугра. Нижняя челюсть состоит из нескольких (обычно семи) костей. Укрепляется челюстное сочленение, ушная вырезка исчезает или перемещается на задний край квадратной кости, а задняя ушная кость заходит до чешуйчатой, укрепляя квадратную. Зубы разнообразные, чаще всего конические, лишены лабиринтного строения и располагаются на челюстях и на небе. Иногда они замещаются роговым клювом.

Осевой скелет разделен на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы. Тела позвонков первоначально были двояковогнутые (амфицельные), у более поздних — процельные (передняя поверхность тела вогнута, задняя выпуклая), опистоцельные (передняя поверхность выпуклая, задняя вогнутая) и платицельные (обе поверхности более или менее плоские). Обособленный

шейный отдел состоит из 5—8 позвонков. Первый позвонок — атлант, имеющий форму кольца, и второй эпистрофей, несущий зубовидный отросток, отличаются от всех остальных; они создают большую свободу движения голове. Плечевой пояс состоит из лопатки, одного коракоида (реже двух), ключицы и межключицы; у некоторых имеется клейтрум (рис. 191, а, б). Тазовый пояс состоит из трех костей и имеет трехлучевое или четырехлучевое строение (рис. 191, в, г).

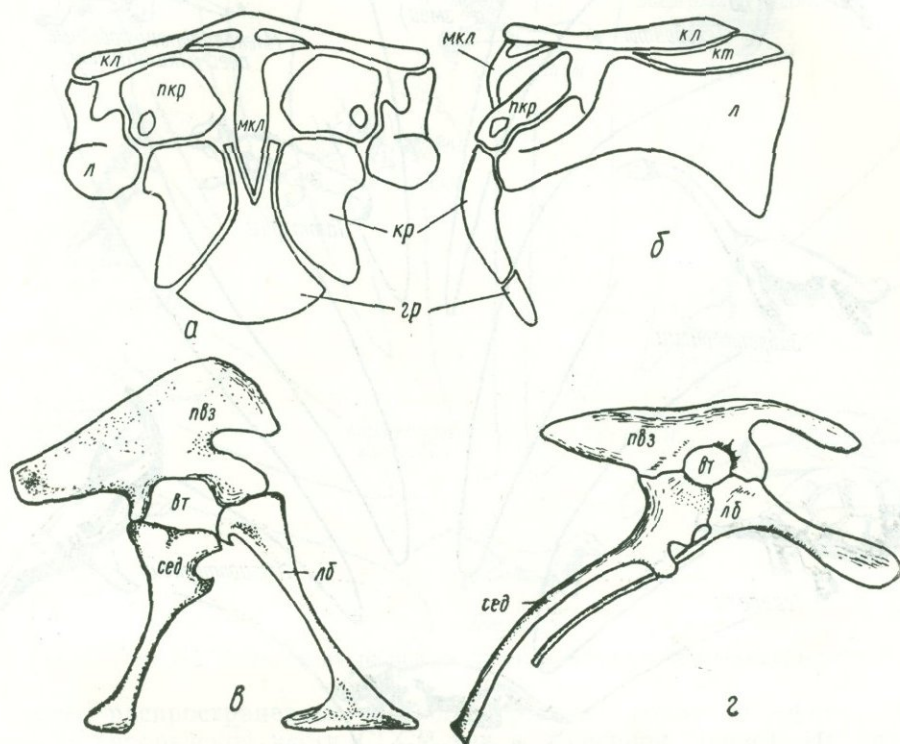


Рис. 191. Схемы строения плечевого и тазового поясов рептилий: а — б — схема строения плечевого пояса синапсидных рептилий (*Dicynodon*, поздняя пермь); кости: гр — грудина, кл — ключица, кт — клейтрум, кр — коракоид, л — лопатка, мкл — межключица, пкр — прокоракоид; в — г — схема строения тазового пояса динозавров: а — ящеротазового, б — птицетазового; вт — вертлужная впадина; кости: лб — лобковая, пвз — подвздошная, сед — седалищная

Рептилии возникли в раннем карбоне, отделившись от батрахозавров, к позднему карбону и ранней перми достигают большого разнообразия и, будучи более высоко организованными, чем амфибии, расселяются в глубь суши, ранее заселенной земноводными только вдоль берегов различных водоемов. Они приспособляются к самым разнообразным условиям обитания (широкая адаптивная радиация) и в мезозое занимают «господствующее» положение на всем земном шаре (рис. 192, 193).

К концу мезозоя основная масса рептилий, обитавшая на суше, в воздухе и в воде, вымирает, уступая свои биотопы двум новым классам: птицам и млекопитающим. До настоящего времени доживает сравнительно небольшое число видов рептилий (около 5000), из которых находятся в полном расцвете только чешуйчатые: ящерицы, змеи и хамелеоны (до 4000 видов).

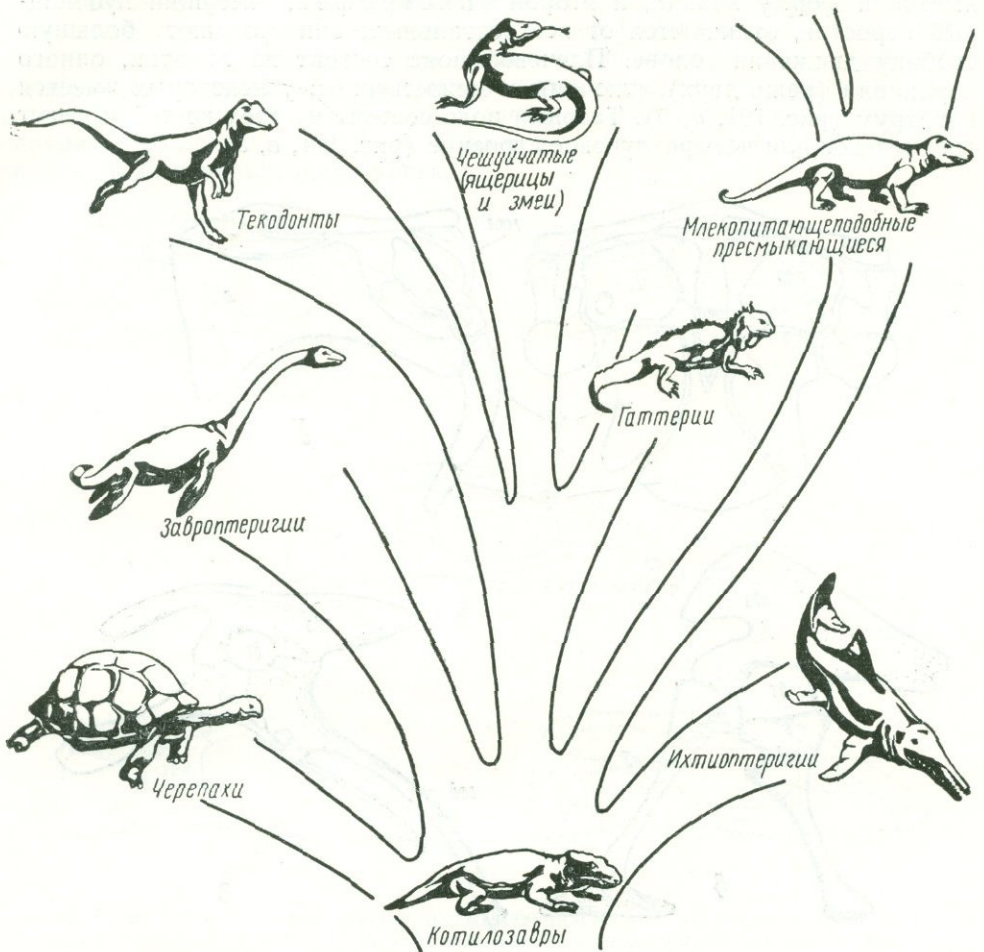


Рис. 192. Адаптивная радиация пресмыкающихся (от котилозавров)

По характерным особенностям строения черепа, скелета, формы тела животных, образу жизни и ряду других признаков все пресмыкающиеся разделяются на 6 подклассов: котилозавров, завроптеригий, ихтиоптеригий, лепидозавров, архозавров и зверообразных.

ПОДКЛАСС КОТИЛОЗАВРЫ (COTYLOSAURIA)

К этому подклассу относятся наиболее примитивные пресмыкающиеся, не имеющие височных впадин в черепе — котилозавры и черепахи.

Котилозавры (Cotylosauria), появившиеся в позднем карбоне, по строению своего черепа еще близки к батрахозаврам (амфибиям). Они достигли большого разнообразия, приспособившись к различному образу жизни в позднем карбоне и перми и вымирают в начале триаса. Среди них были хищники, растительноядные и насекомоядные.

Самыми крупными представителями котилозавров были неуклюжие, растительноядные *парейазавры* (Pareiasaurus) или *щекастые*

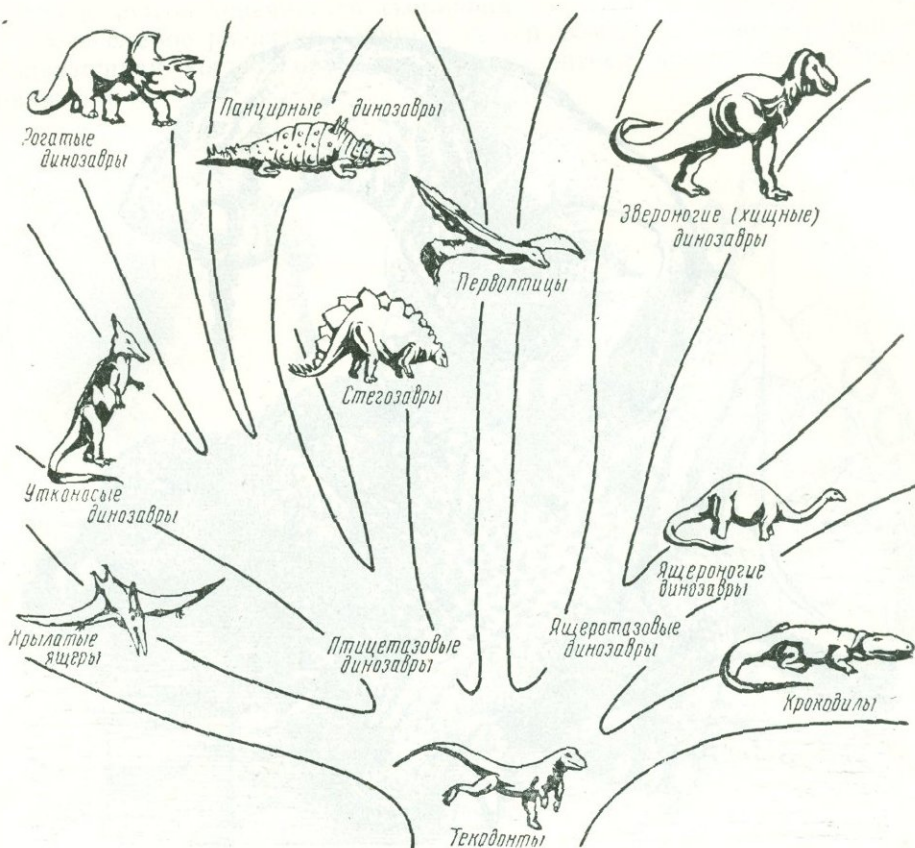


Рис. 193. Адаптивная радиация пресмыкающихся (от текодонтов)

ящеры, распространенные в позднепермское время в Африке и на севере европейской части СССР (на р. Северной Двине). Их крупное туловище, длиной до 3 м, было приподнято над землей (рис. 194); большой широкий череп имел сильно разросшиеся скуловые выросты («щеки»); мелкие зубы, приспособленные к растительной пище, располагались в челюстях и на небе. В коже были развиты окостенения в виде плоских бляшек и щитков.

Черепашки (Chelonia), также имеющие анапсидный черепной панцирь, по-видимому, отделились от котилозавров еще в перми. Первые черепахи, известные из триаса, были наземными и, возможно, роющими животными. Они дожили до настоящего времени, почти не изменившись, благодаря своей крайней специализации. Туловище черепах заключено в костный панцирь, который состоит из верхнего щита, или карапакса, и нижнего, или пластрона. Карапакс образован костными пластинками кожного происхождения, сросшимися с расширенными ребрами и с отростками позвонков. Пластрон состоит из костных пластинок, гомологичных ключицам, надгрудиннику и, возможно, брюшным ребрам. Костный панцирь покрыт роговыми щитками или мягкой кожей. В ископаемом состоянии от черепах чаще всего сохраняется костный панцирь. Черепахи ведут различный образ жизни (водный и наземный). Котилозавры, по-видимому, были исходной группой, от которой в конце палеозоя возникли все остальные подклассы пресмыкающихся.



Рис. 194. Пресмыкающиеся поздней перми с р. Северной Двины: анапсидный щекастый ящер (*Pareiasaurus*) внизу и синапсидный хищник (*Inostrancevia*) сверху. Реконструкция

ПОДКЛАСС ЗАВРОПТЕРИГИИ (SAUROPTERYGIA)

К подклассу завроптеригий относятся исключительно морские пресмыкающиеся. Они имели крупное, широкое, обычно боченковидное туловище с голой кожей, две пары сильных конечностей, превращенных в ласты, и короткий хвост. Череп был построен по эвриапсидному типу и имел одну височную впадину, ограниченную чешуйчатой и заднеглазничной костями.

Наиболее примитивные завроптеригии — *нотозавры* — рыбаодные небольшие животные с длинной шеей, могли передвигаться по суше.

К завроптеригиям принадлежат также *плезиозавры* — животные с маленькой головой, сидевшей на длинной гибкой шее, *плиозавры* имевшие короткую шею и очень крупную голову с черепом, достигавшим 4 м в длину. Третья группа завроптеригий — *плакодонты* (рис. 195, з) — внешне напоминала морских черепах и была приспособлена к питанию моллюсками, в связи с чем их зубы превратились в широкие пластины, расположенные на челюстях и на небе. Передние острые, выступавшие вперед зубы, вероятно, служили для отрывания от дна и схватывания бентосных моллюсков.

Размеры тела завроптеригий варьировали от полуметра до 15 м. В скелете наблюдалось сильное развитие брюшных ребер, брюшных

отделов поясов конечностей (коракоид, лобковая и седалищная кости) и очень слабое развитие спинных частей поясов конечностей (лопатка, подвздошная кость), обусловленное развитием мышц, приводящих в движение лапы.

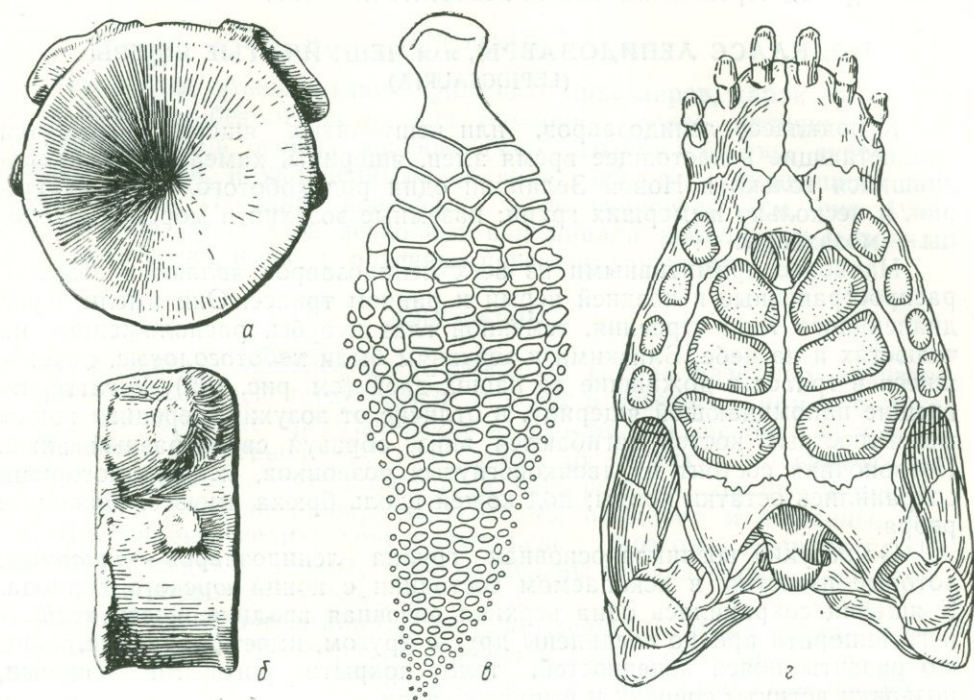


Рис. 195. Водные пресмыкающиеся мезозоя. Подкласс Ichthyopterygia, *Ichthyosaurus*: а — позвонок спереди, б — сбоку; в — скелет правой передней конечности; з — подкласс Sauropterygia, череп *Placodus* (отряд плакодонты)

Завроптеригии, возникшие от котилозавров, появились в триасе, достигли расцвета в юре и раннем мелу и в конце мелового периода вымерли, не оставив после себя потомков.

ПОДКЛАСС ИХТИОПТЕРИГИИ (ИХТНУОПТЕРЫГИА)

Ихтиоптеригии объединяют морских пресмыкающихся — *ихтиозавров*, конвергентно сходных с рыбами и дельфинами. Ихтиозавры имели рыбообразное туловище, удлинённую голову без ясно выраженной шеи и парные конечности в виде ласт. Передние лапы были развиты значительно лучше задних, они состояли из большего, чем обычно, числа пальцев (до семи), содержавших увеличенное количество фаланг (рис. 195, в). Укорочены все кости конечностей. Спинной плавник не поддерживался костными образованиями. Хвост с большим неравнолопастным плавником, у которого позвоночник заворачивал в нижнюю лопасть. Череп имел парапсидный тип строения. Глаза были окружены костными пластинками (кольцами склеры), челюсти несли многочисленные острые зубы, приспособленные к хватанию рыбы. Тазовый пояс был редуцирован. В ископаемом состоянии чаще всего сохраняются короткие двояковогнутые тела позвонков (рис. 195, а, б). Ихтиозавры были живородящими, о чем свидетельствуют находки погибших самок

с детенышами внутри тела. Живорождение избавило ихтиоптеригий от необходимости выходить на берег для откладывания яиц, как это делают морские черепахи. Большинство ихтиозавров были морскими хищниками, рыбающими животными. Первые ихтиоптеригии появились в триасе, достигли расцвета в юре и вымерли в первую половину мелового периода. Происхождение их недостаточно ясно.

ПОДКЛАСС ЛЕПИДОЗАВРЫ, или ЧЕШУЙЧАТЫЕ ЯЩЕРЫ (LEPIDOSAURIA)

К подклассу лепидозавров, или чешуйчатых ящеров, относятся процветающие в настоящее время змеи, ящерицы, хамелеоны и сохранившийся только в Новой Зеландии один род хоботоголовых — гаттерия, и несколько вымерших групп: наземные эозухии и морские ящерицы — мозазавры.

Наиболее примитивными из всех лепидозавров являются *эозухии*, распространенные в поздней перми и раннем триасе. Они имели череп диапсидного типа строения, теменной глаз и зубы, расположенные на челюстях и на небе. Близкими к эозухиям были *хоботоголовые*, появившиеся в триасе и дожившие до наших дней (см. рис. 192). У гаттерии, внешне напоминающей ящерицу, в отличие от эозухий, передние концы межчелюстных костей загибаются вниз, образуя своеобразный клюв. Позвоночник состоит из двояковогнутых позвонков, между которыми сохранились остатки хорды; под кожей вдоль брюха имеются брюшные ребра.

От эозухий возникла основная группа лепидозавров — *ящерицы*, которые известны в ископаемом состоянии с конца юрского периода. У ящериц сохранилась одна верхняя височная впадина, кости челюстного аппарата прочно соединены друг с другом, имеется грудина, хорошо развиты пояса конечностей, тело покрыто роговыми чешуями, позвонки вогнуты спереди и выпуклы сзади.

В начале мела от наземных ящериц возникла небольшая, но своеобразная группа морских ящериц — *мозазавров*, имевших длинное змеевидное тело (до 15 м), снабженное двумя парами пятипалых конечностей — ласт с увеличенным числом фаланг. Главным органом движения у них служил хвост. Мозазавры, просуществовав сравнительно недолго, вымерли в конце мелового периода.

В конце мела от ящериц отделились *змеи*, которые приспособились к ползанию на брюхе и к заглатыванию крупной добычи. В связи с этим у них атрофировались свободные конечности, пояса конечностей и грудина; позвонки приобрели своеобразное строение. Позвоночник разделен только на два отдела: туловищный и хвостовой. Туловищные позвонки несут подвижные ребра, которые упираются в брюшные щитки. В ископаемом состоянии остатки змей встречаются в отложениях кайнозоя.

Лепидозавры, или чешуйчатые ящеры, таким образом, состоят из нескольких хорошо обособленных отрядов, из которых эозухии существовали с поздней перми до раннего триаса, хоботоголовые — с триаса до наших дней (гаттерия), мозазавры — только в меловом периоде, ящерицы и змеи — с поздней юры доныне.

ПОДКЛАСС АРХОЗАВРЫ (ARCHOSAURIA)

Архозавры — наиболее многочисленная группа пресмыкающихся мезозоя, которая характеризуется наличием черепа с двумя височными отверстиями и двумя скуловыми дугами (диапсидный тип строения

череп, рис. 190, д). Архозавры произошли в начале триаса от эозухий. Наиболее древними архозаврами являются текодонты (рис. 193), от которых возникли три основные ветви: наземная (динозавры), воздушная (крылатые ящеры) и водная (крокодилы). Из всех этих групп только крокодилы дожили до наших дней.

ТЕКОДОНТЫ

Текодонты, объединяющие триасовых архозавров, характеризуются узким черепом без отверстия для теменного глаза, наличием зубов, расположенных в особых ячейках (текодонтный тип зубов) по краям челюстей, и удлиненными задними ногами, служившими для передвижения. Передние конечности были укорочены (см. рис. 193). Одна группа текодонтов несколько напоминала крокодилов и ходила на четырех ногах, имея укороченные передние конечности.

ДИНОЗАВРЫ

Динозавры — наиболее многочисленная группа наземных архозавров, занимавшая господствующее положение в мезозое. К ним относятся очень разнообразные пресмыкающиеся — от мелких, не больше кошки, до гигантов, достигавших 30 м в длину, от легких и подвижных до массивных и неуклюжих, двуногие и четвероногие, хищные и растительноядные животные, покрытые костным панцирем и лишенные чешуй. Динозавры имели голову с небольшой мозговой коробкой. По строению таза (см. рис. 191, в, г) разделены на два отряда: ящеротазовых и птицетазовых динозавров.

Отряд ящеротазовые динозавры (Saurischia). К этому отряду относятся динозавры с трехлучевым строением таза, состоявшего из подвздошной, лобковой и седалищной костей. Большинство ящеротазовых (подотряд *звероногие*) — двуногие хищные формы, достигавшие крупных (до 12 м) размеров (*Tarbosaurus*, поздний мел, рис. 196, в), имели сравнительно легкий скелет, большой высокий и узкий череп, острые кинжаловидные зубы. Они передвигались на задних ногах, опираясь на сильный хвост. Передние конечности были сильно уменьшены и служили, по-видимому, только для держания пищи.

Вторая группа — подотряд *ящероногие* динозавры, в противоположность хищным звероногим, передвигалась на обеих парах конечностей, достигавших почти равной длины и заканчивающихся пятью пальцами, покрытыми роговыми образованиями. Они были самыми крупными из всех известных нам животных, когда-либо населявших земной шар (рис. 196). Например, *диплодок (Diplodocus)* и *бронтозавр (Brontosaurus)* достигали до 25 м в длину и весили около 30 т. Вряд ли, имея такое неуклюжее туловище, они могли свободно передвигаться по суше. По-видимому, ящероногие динозавры вели полуназемный образ жизни и, подобно бегемотам, часть своей жизни проводили в воде. Об этом свидетельствуют облегченные шейные позвонки, полые кости скелета, тонкие слабые зубы, пригодные для поедания мягкой водной растительности, отодвинутые далеко назад носовые отверстия и глаза.

Ящеротазовые динозавры появляются в триасе, достигают расцвета в юре и раннем меле и вымирают в конце позднего мела.

Отряд птицетазовые динозавры (Ornithischia). Все птицетазовые динозавры были исключительно растительноядными формами, имевшими четырехлучевой тазовый пояс, похожий на птичий, состоявший

из седалищной, уплощенной подвздошной костей и двуветвистой лобковой кости, передняя ветвь которой (более толстая) была направлена вперед, а задняя (тонкая) направлена вниз и назад (см. рис. 191, б). Передние конечности были относительно сильно развиты. Птицетазовые динозавры были более разнообразны по форме, чем ящеротазовые.

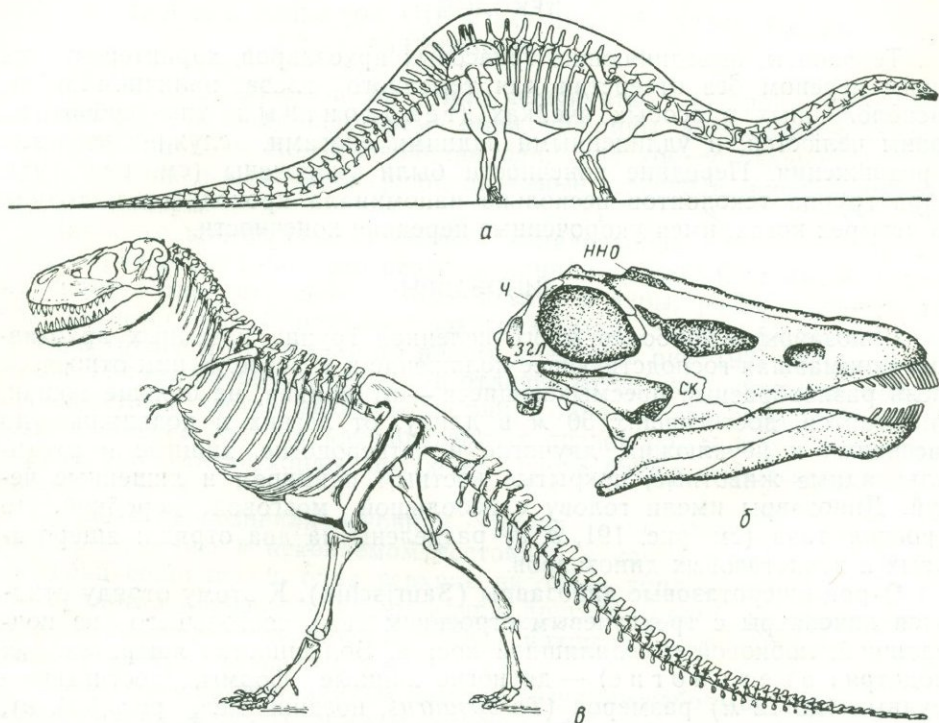


Рис. 196. Класс Reptilia. Динозавры. *Diplodocus* (поздняя юра): а — скелет, б — череп; в — *Tarbosaurus* (поздний мел), скелет; згл — заднеглазничная кость, нно — наружные носовые отверстия, ск — скуловая, ч — чешуйчатая кости

Многие из них имели панцирь и различного рода защитные приспособления в виде рогов, шипов и т. д. Большинство из них сохранило только тонкие, плоские, тесно сидящие и мелко зазубренные задние зубы; передняя часть челюстей была покрыта роговым клювом.

Птицетазовые динозавры появляются значительно позднее ящеротазовых. В юрский период они, по-видимому, были немногочисленны и только в меловом периоде делятся на четыре основные группы: птиценогих динозавров, стегозавров, панцирных динозавров и рогатых динозавров, которые полностью вымирают к концу мелового периода.

Птиценогие динозавры. К ним относятся игуанодоны, известные из нижнемеловых отложений Западной Европы и Монголии, и траходоны (*Saurolophus*, рис. 197, б—г), распространенные в позднем мелу. Птиценогие динозавры по способу хождения были двуногими, длиной до 10 м, приспособлены к жизни на суше и в неглубоких континентальных водоемах.

Игуанодоны — животные от 2 до 5 м длины, с черепом, напоминающим лошадиный. «Батарей» зубов была похожа на ряды коренных зубов копытных млекопитающих. Передние части челюстей лишены зубов и были покрыты роговым чехлом; передние конечности меньше

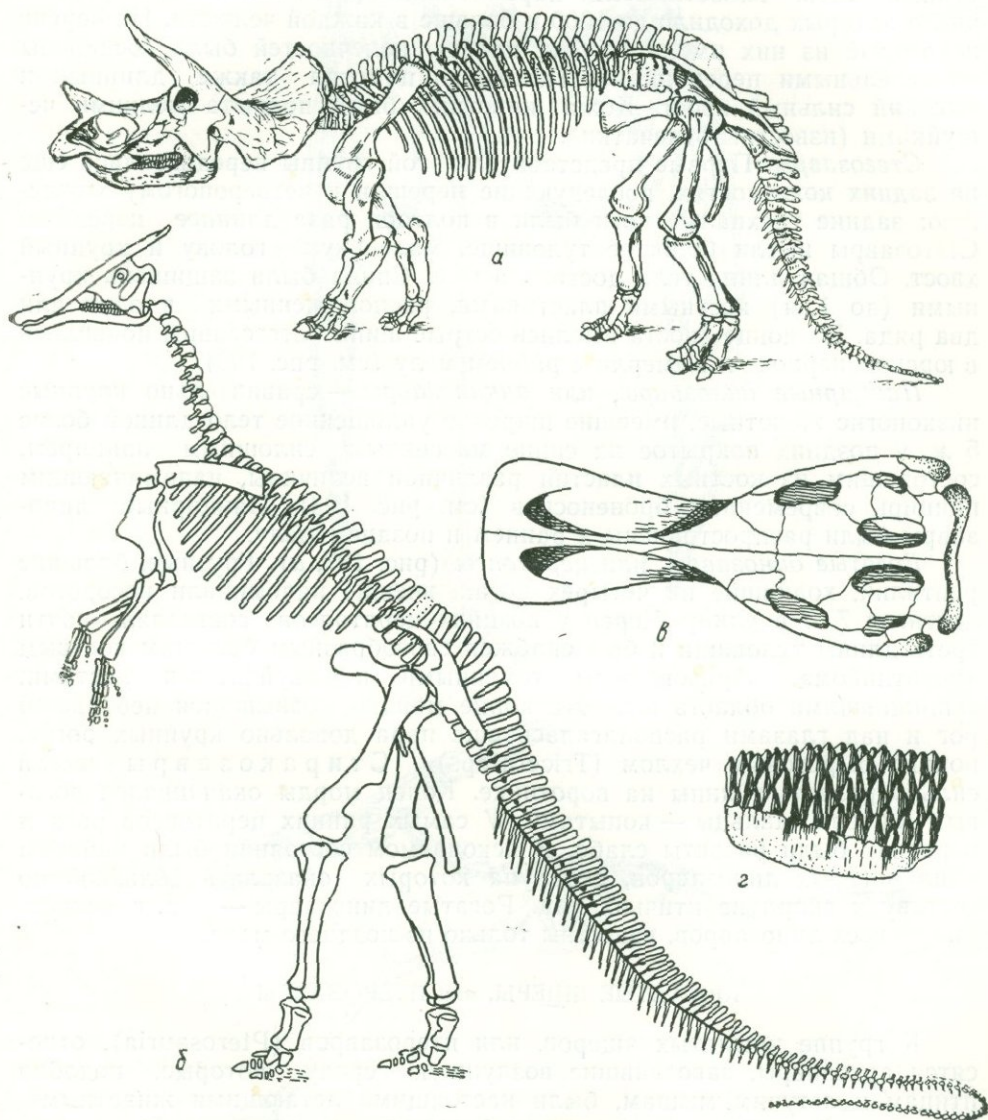


Рис. 197. Класс Reptilia. Динозавры: а — *Triceratops*, рогатый динозавр (поздний мел); б — г — *Saurolophus*, птицетазовый утконосый динозавр (поздний мел): б — скелет, в — череп, г — зубы

задних и несли по пяти пальцев, из них первый имел толстую конечную фалангу с заостренным концом. Задние ноги трехпалые; конечные фаланги несли копыта.

Траходонты, или утконосые динозавры,— передние концы челюстей были одеты роговым чехлом и внешне напоминали утиный клюв. Челюсти несли параллельные ряды листовидных зубов, число которых доходило до 1000 и больше в каждой челюсти. На черепе некоторые из них имели гребни, пальцы конечностей были соединены плавательными перепонками. Плаванию помогал также длинный и высокий сильный хвост. Кожа животных была покрыта мелкими чешуйками (известны отпечатки).

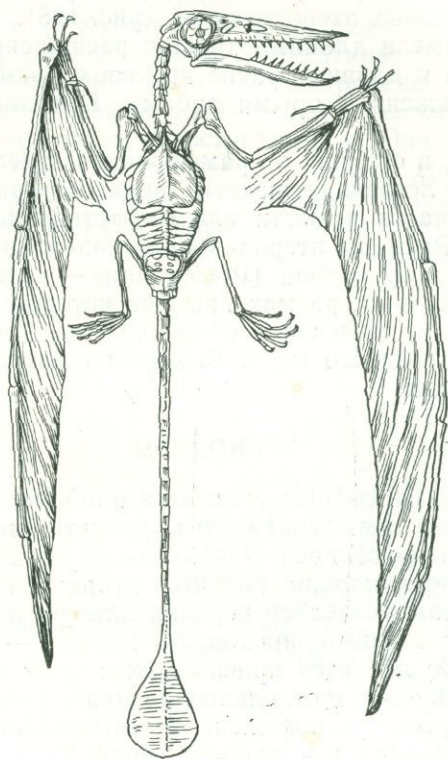
Стегозавры. Первые представители этой группы передвигались еще на задних конечностях, последующие перешли к четвероногому хождению; задние трехпалые ноги были в полтора раза длиннее передних. Стегозавры имели большое туловище, маленькую голову и крупный хвост. Общая длина тела достигала 6 м. Спина была защищена крупными (до 1 м) костными пластинами, расположенными в один или два ряда. На конце хвоста имелись острые шипы. Стегозавры появились в юрском периоде и вымерли в раннем мелу (см. рис. 193).

Панцирные динозавры, или анкилозавры,— сравнительно крупные низконогие животные, имевшие широкое уплощенное тело длиной более 5 м, у поздних покрытое на спине массивным сплошным панцирем, состоявшим из костных пластин различной величины, напоминающим панцирь современных броненосцев (см. рис. 193). Панцирные динозавры были распространены в раннем и позднем мелу.

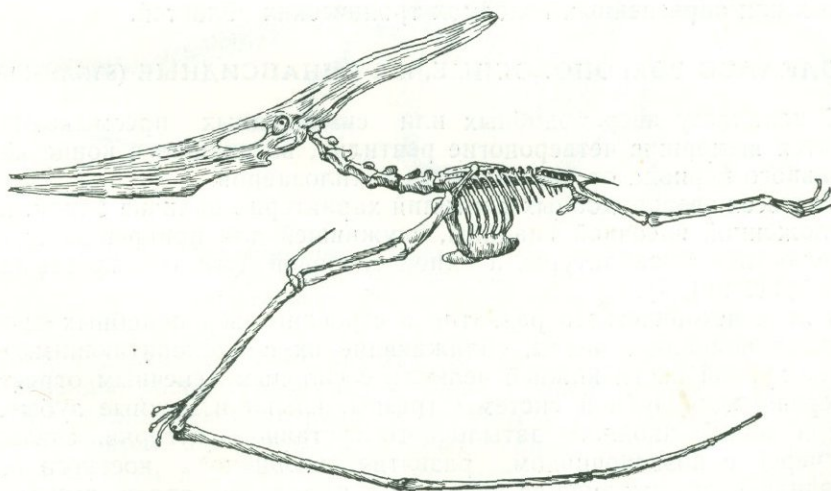
Рогатые динозавры, или цератопсы (рис. 197, а). Грузные, большие рептилии, ходившие на четырех ногах, внешне напоминали носорогов, достигая 7 м в длину. Череп у поздних цератопсов составлял почти треть длины туловища и был снабжен своеобразным большим костным «воротником», образованным теменными и чешуйчатыми костями; защищавшими область шеи. На конце морды возвышался небольшой рог и над глазами располагалась еще пара довольно крупных рогов, покрытых роговым чехлом (Triceratops). *Стиракозавры* имели сильно развитые шипы на воротнике. Конец морды оканчивался роговым клювом, пальцы — копытами. У самых ранних цератопсов рога и воротник были развиты слабо. В ископаемом состоянии были найдены яйца рогатых динозавров, скорлупа которых оказалась близкой по составу к скорлупе птичьих яиц. Рогатые динозавры — самые последние из всех динозавров, известны только из позднего мела.

КРЫЛАТЫЕ ЯЩЕРЫ, или ПТЕРОЗАВРЫ

К группе крылатых ящеров, или птерозавров (Pterosauria), относятся архозавры, завоевавшие воздушную среду, которые, подобно птицам и летучим мышам, были настоящими летающими животными. Их передние конечности были преобразованы в своеобразные крылья: кости предплечья и пястные кости были удлинены, три пальца имели обычные размеры и несли на концах когти, пятый отсутствовал, а четвертый палец был чрезвычайно удлиннен. Между ним и боками тела была натянута тонкая летательная перепонка, лишенная каких-либо опорных элементов и поэтому, видимо, недостаточно прочная. Челюсти были вытянуты, у юрских форм снабженные зубами, у меловых иногда лишенные зубов и имевшие форму беззубого клюва. Длина хвоста варьировала. Между крылатыми ящерами и птицами наблюдается много конвергентных черт: полые кости, сращенные грудные позвонки, боль-



а



б

Рис. 198. Крылатые ящеры, или птерозавры: а — *Rhamphorhynchus* (длиннохвостый юрский птерозавр); б — *Pteranodon* (гигантский короткохвостый меловой птерозавр)

шая грудина с килем, сложный крестец, черепная коробка, лишенная швов, и большие глаза. Остатки птерозавров известны из прибрежных и морских отложений юры и мела. Птерозавры объединяют юрских рамфоринхов и меловых птеродактилей (рис. 198).

Рамфоринхи имели длинный хвост с расширением на конце, пятипалые задние ноги и длинные узкие крылья с размахом от 0,4 до 1 м. Челюсти были усажены острыми зубами. Питались рамфоринхи, по-видимому, рыбой.

Птеродактили, в отличие от рамфоринхов, имели лишь зачаточный хвост (бесхвостые летающие ящеры), широкие крылья. Зубы имелись лишь в передней части челюсти или отсутствовали совсем, заменяясь роговым клювом. Размеры птеродактилей колебались от величины галки до гигантского птеранодона (*Pteranodon*) — крупнейшего из известных летающих животных, размах крыльев которого достигал 8 м.

Крылатые ящеры произошли от текодонтов (см. рис. 193), существовали от юры до позднего мела. Вымирание птерозавров зависело от распространения птиц.

КРОКОДИЛЫ

К крокодилам (*Crocodylia*) относятся наиболее высокоорганизованные из современных пресмыкающихся, реликты многообразного мезозойского подкласса архозавров. У крокодилов сердце четырехкамерное, в полости рта имеется хорошо развитое вторичное небо (т. е. костная перегородка, которая разделяет первоначальную полость рта на верхний отдел — носоглоточный проход, и нижний — вторичную полость рта; вторичное небо является приспособлением к дыханию при закрытом рте) и зубы, сидящие в отдельных ячейках. Тело покрыто роговыми щитками, под которыми расположены костные пластинки.

Крокодилы появляются в позднем триасе, из юры и позднего мела известны морские крокодилы. Современные представители живут в пресных или опресненных водоемах тропических областей.

ПОДКЛАСС ЗВЕРОПОДОБНЫЕ, или СИНАПСИДНЫЕ (SYNAPSIDA)

К подклассу звероподобных или синапсидных пресмыкающихся относятся вымершие четвероногие рептилии, возникшие в конце каменноугольного периода от примитивных котилозавров.

Для всех звероподобных рептилий характерно наличие одной, низко расположенной височной впадины, служившей для прикрепления сильной челюстной мускулатуры, и одной скуловой дуги (синапсидный тип черепа, рис. 190, б).

В ходе исторического развития в строении звероподобных пресмыкающихся появились черты, сближающие их с млекопитающими: увеличение зубной кости нижней челюсти с сильным венечным отростком, дифференциация зубной системы (резцы, клыки и щечные зубы), наличие в черепе двойного затылочного суставного бугорка, связывающего череп с позвоночником, развитие вторичного костного неба, обеспечивающего дыхание во время еды, и, наконец, положение первого отдела конечностей (плечевой и бедренной костей), направленного от туловища вниз, а не в стороны, как у всех амфибий и многих рептилий. Изменение положения конечностей вызвало соответствующие изменения в поясах конечностей: плечевом и тазовом, которые приобрели черты сходства с поясами конечностей млекопитающих. Большинство звероподобных были хищниками, некоторые всеядными или растительнояд-

ными животными. Многие вели «полуводный» образ жизни. По особенностям строения скелета и зубной системы звероподобные делятся на два отряда: пеликозавров и терапсидных.

Отряд пеликозавры (Pelycosauria). К пеликозаврам относятся наиболее примитивные формы подкласса синапсидных, имеющие много общего с котилозаврами. Они были распространены от позднего карбона до поздней перми. Первые пеликозавры («секироящеры») были маленькими животными, поздние достигали 3 м. Они имели узкий, высокий череп с отверстием для теменного глаза и одним затылочным суставным бугорком, зубы острые, однородные. У поздних пеликозавров зубы были частично дифференцированы, остистые отростки спинных позвонков удлинены до 1 м. Между ними при жизни животного, по видимому, была натянута кожная перепонка (*Dimetrodon*, ранняя пермь, рис. 199, а), образующая «парус».

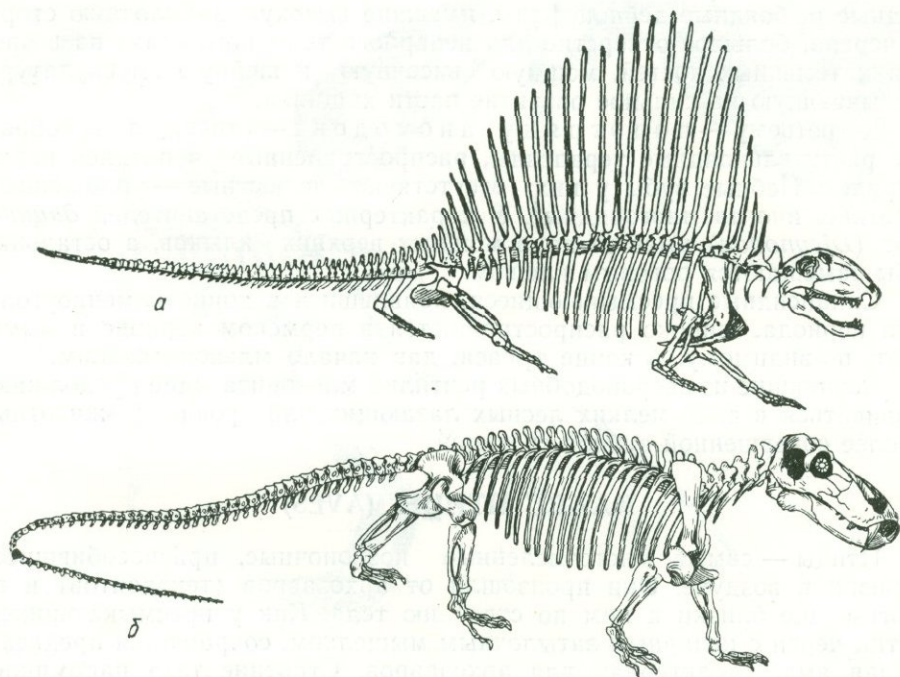


Рис. 199. Подкласс Звероподобные. Synapsida: а — отряд пеликозавры, реконструкция диметродона (*Dimetrodon*, поздняя пермь); б — отряд терапсиды, дейноцефал титанофонеус (*Titanophoneus*, поздняя пермь)

Отряд терапсидных (Therapsida). К терапсидным относятся хищные синапсиды, распространенные с конца ранней перми до раннего триаса. Выделяют три подотряда. К первому — подотряд териодонт — относятся терапсиды, у которых зубная система была дифференцирована на передние зубы, большие клыки и щечные зубы; конечности постепенно принимали выпрямленное, вертикальное положение, но мозг остался маленьким, как у других пресмыкающихся. У *иностранцевии* (*Inostrancevia*, рис. 194) — хищника ранней перми, в верхней челюсти имелись мощные клыки, на пальцах были большие когти; животное достигало длины 3 м. У *цинодонтов* (собакозубые, *Synognathus*) — активных, подвижных хищников — передние зубы были резцеобразны, клыки хорошо развиты, коронки задних щечных

зубов имеют сложную форму, как у коренных зубов млекопитающих, имелись два затылочных мыщелка и вторичное небо. Все эти признаки сближают цинодонтов с млекопитающими. *Иктидозавры* (поздний триас) объединяют высших териодонт, которые по строению скелета и зубной системы наиболее близко стояли к млекопитающим. Не исключена возможность, что иктидозавры были теплокровными и живородящими животными.

Ко второму — подотряду дейноцефалов («странноголовых») — относится группа крупных примитивных терапсидных, распространенных в поздней перми. Они характеризуются массивным скелетом (длиной до 5 м), сжатым и высоким черепом с куполовидным утолщением в теменной части, сходным по ряду признаков с черепом пеликозавров (один затылочный бугорок, отсутствие вторичного неба). Среди дейноцефалов известны растительноядные (*Ulemosaurus*) и всеядные представители, и титанофонеусы (*Titanophoneus*, рис. 199, б) — хищные рыбающие дейноцефалы, имевшие высокую затылочную сторону черепа, большое отверстие для непарного теменного глаза на возвышении теменных костей, мощную височную и шейную мускулатуру, указывающую на сильное развитие пасти хищника.

К третьему — подотряду аномодонт — относятся своеобразные растительноядные терапсиды, распространенные в поздней перми и триасе. Небные зубы у них отсутствуют, челюстные — уплощенные, короткие, иногда многорядные. У характерных представителей *дицинодонт* (*Dicynodon*) имеется пара мощных верхних клыков, а остальные зубы замещаются роговым клювом.

Синапсидные пресмыкающиеся, появившись в конце каменноугольного периода, широко распространяются в пермском периоде и вымирают, по-видимому, в конце триаса, дав начало млекопитающим.

Возникшие из звероподобных рептилий млекопитающие продолжают развиваться в виде мелких лесных лазающих или роющих животных с более совершенной зубной системой.

КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

Птицы — самые многочисленные позвоночные, приспособившиеся к жизни в воздухе. Они произошли от архозавров (текодонт) и во многом еще близки к ним по строению тела. Как у пресмыкающихся, у птиц череп с непарным затылочным мыщелком, сохраняется предглазничная яма, характерная для архозавров. Строение таза напоминает птицетазовых динозавров; почти тождественно с пресмыкающимися развивается зародыш. Иногда птиц называют «возвеличенными пресмыкающимися», так как морфологически они близки к рептилиям, но их биологическое своеобразие делает возможным выделить их в особый класс. Основные признаки, отличающие птиц от пресмыкающихся, связаны с приспособлением к полету. Передние конечности птиц преобразованы в крылья. В крыле кроме плечевой, локтевой и лучевой костей имеется единая пястно-запястная кость. Плечевой пояс состоит из ключицы, тонкой лопатки и коракоидов, сочленяющихся с грудиной. Скелет птиц прочный и легкий, многие кости скелета полые, воздухоносные; кости черепа, как и спинные позвонки, плотно срастаются между собой. Тазовый пояс и задние конечности имеют ряд особенностей, связанных с хождением птиц на задних конечностях (напоминающих конечности динозавров), на которые переносится вся тяжесть тела. Птицы имеют сложный крестец, состоящий из 8—24 позвонков, в который кроме крестцовых входят несколько туловищных и хвостовых

позвонков. Все эти кости срастаются между собой, образуя так называемый открытый таз, приспособленный для кладки яиц. Птицы теплокровны, тело покрыто перьями, сохраняющими тепло. Перья гомологичны роговым чешуям пресмыкающихся.

У птиц более совершенно, чем у пресмыкающихся, устроены кровеносная система, нервная система и органы чувств. Сердце четырех-

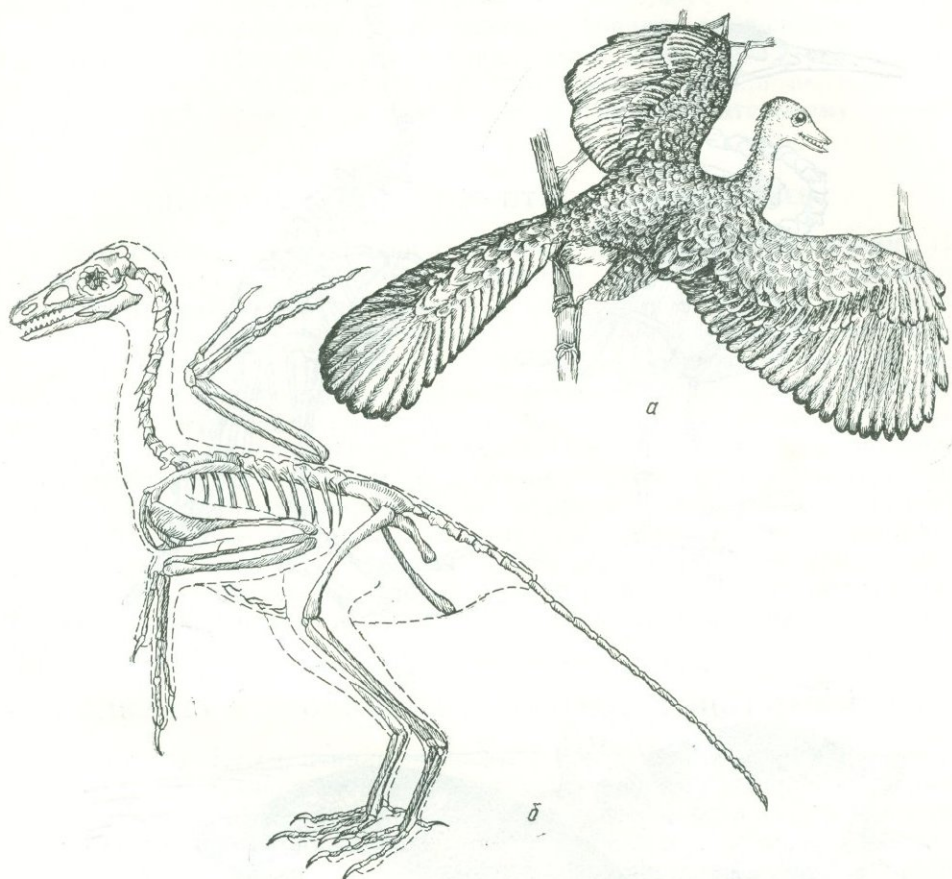


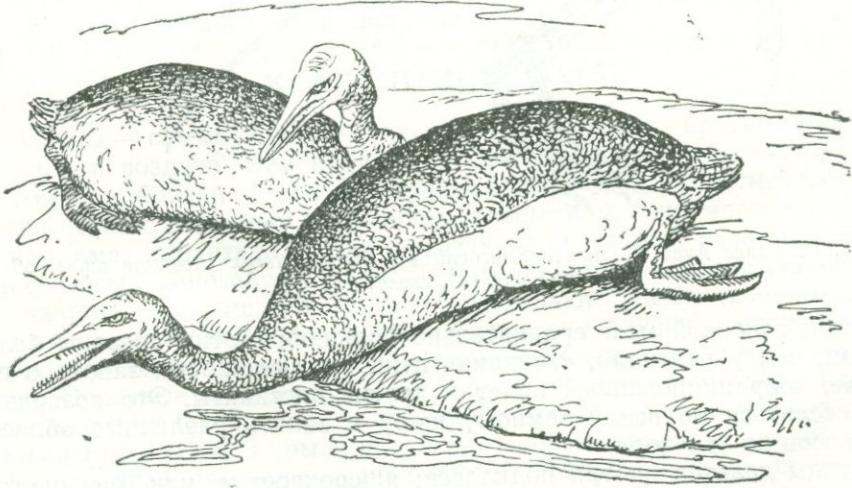
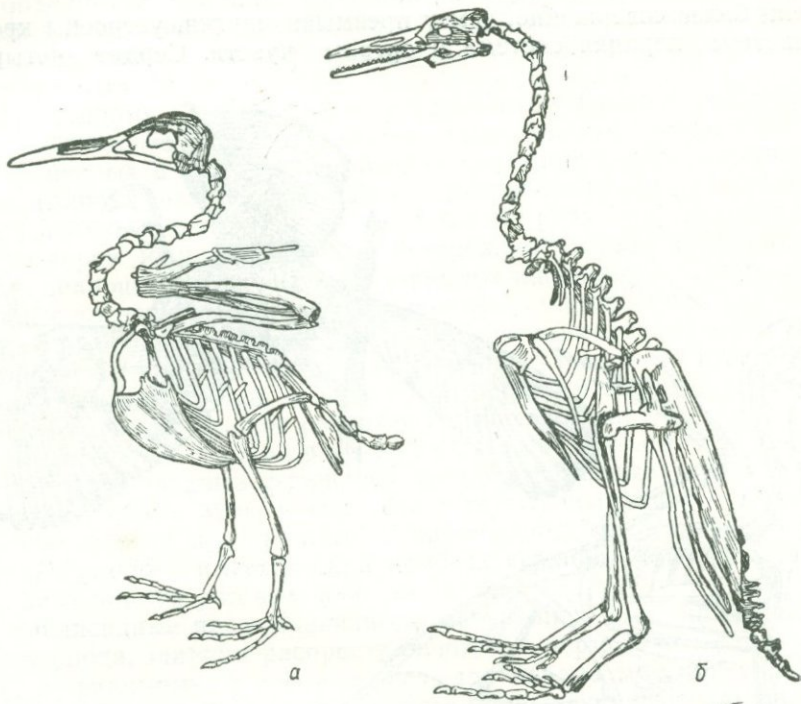
Рис. 200. Класс Aves. Подкласс Saurornithes: *Archaeopteryx* (поздняя юра), общий вид (а), скелет (б)

камерное; головной мозг сравнительно большой; с этим связаны более высокая, чем у рептилий, «психика» птиц, их активность, забота о потомстве, координированный полет и другие инстинкты. Это позволило им расселиться по всему земному шару и занять различные области от полюсов до экватора.

Птицы делятся на три подкласса: ящерохвостые, или древние, зубастые и веерохвостые, или новые.

ПОДКЛАСС ЯЩЕРОХВОСТЫЕ, или ДРЕВНИЕ ПТИЦЫ (SAURURAE)

Известны всего четыре находки древних птиц из литографских сланцев верхнеюрских отложений Западной Германии, относящихся к одному роду археоптерикс (*Archaeopteryx*, рис. 200), который по своему строению тела занимает как бы переходное положение между пресмы-



в

Рис. 201. Подкласс Odontornithes: а — *Hesperornis* (поздний мел); б — в — *Ichthyornis* (поздний мел): б — скелет, в — реконструкция

кающимися и современными птицами. Археоптерикс был небольшой птицей, величиной с ворону. Тело было покрыто перьями. Кости черепа были сращены, челюсти несли небольшие конические зубы, сидящие в ячейках. Позвонки и многие кости скелета еще не были сращены между собой и не были полыми, как у новых птиц, киль отсутствовал. Передние конечности были превращены в короткие крылья с тремя свободными пальцами, сохранившими острые когти. Хвост был длинный и состоял из свободных 20—21 позвонков с попарно расположенными на них перьями. Вероятно, археоптерикс летал очень плохо, так как поверхность крыла была небольшая. Это были обитатели лесов, карабкавшиеся по деревьям и способные к непродолжительному планирующему полету.

ПОДКЛАСС ЗУБАСТЫЕ ПТИЦЫ (ODONTORNITHES)

Это группа меловых птиц с неясным положением в системе. По строению черепа с большой мозговой коробкой и по строению хвостового отдела, они примыкают к современным птицам, но у большинства зубастых птиц сохранились зубы и роговой клюв покрывал лишь переднюю часть челюстей. У некоторых птиц отсутствовала способность к полету, большинство было связано с водной средой. Наиболее хорошо изучены два рода рыбадных зубастых птиц: *ихтиорнис* (*Ichthyornis*) и *гесперорнис* (*Hesperornis*, рис. 201). Ихтиорнисы по внешнему облику были сходны с чайками, имели килеватую грудину, двоякоогнутые позвонки, были, по-видимому, хорошими летунами. Гесперорнисы были крупными птицами — до 180 см в длину, своеобразно приспособленными к водному образу жизни: плавали при помощи ног, которые работали, как весла. Способность к полету они утратили. Остатки гесперорнисов найдены вместе с остатками крылатых ящеров — птеранодонтов.

ПОДКЛАСС ВЕЕРОХВОСТЫЕ, или НОВЫЕ, ПТИЦЫ (NEORNITHES)

К веерохвостым птицам относятся бегающие, или бескилевые, плавающие и летающие, или килевые, птицы. Они характеризуются большой мозговой коробкой, наличием рогового клюва и рядом других специализированных признаков.

К *бегающим*, или *бескилевым*, птицам принадлежат страусоподобные нелетающие птицы (страусы, козуары, киви). У них редуцированы крылья и хвост и значительно усилены ноги. Остатки этих птиц (скелеты, яйца) встречаются преимущественно в неогеновых и антропогеновых отложениях. *Aepyornis* из плейстоцена Мадагаскара был самой гигантской формой из всех ископаемых птиц, его яйца достигали веса 12 кг. Близкие к эпиорнисам, крупные бескрылые новозеландские страусы *моа* (*Dinornis*) были истреблены 250—300 лет тому назад.

Пингвины — плавающие птицы, отличаются от остальных птиц передними конечностями, видоизмененными в лапы, тяжелыми костями без воздушных полостей, содержащими костный мозг, и своеобразным оперением. Они живут только в Антарктиде. В ископаемом состоянии известны начиная с олигоцена.

Летающие, или *килевые*, — наиболее многочисленный надотряд птиц, известны в ископаемом состоянии с позднего мела. Расцвет летающих птиц в неогене был связан с широким распространением насекомых и цветковых растений. Они приспособились к различным условиям существования (широкая адаптивная радиация) и расселились по

всему земному шару. Для них характерно наличие крыльев, служащих для полета, и грудина, снабженная килем. Некоторые птицы вновь приспособились к жизни на земле. К ним относится гигантская бегающая, хищная птица *Diatryma* из эоцена Северной Америки высотой более 2 м, с редуцированными крыльями, массивным клювом и сильными четырехпальными ногами. Исчезновение крупных наземных птиц связывают с распространением хищных млекопитающих.

Летающие птицы разделены на 40 отрядов, в ископаемом состоянии известен 31 отряд.

Птицы относительно редко сохраняются в ископаемом состоянии, так как их хрупкие полые или сильногубчатые кости быстро разрушаются на дневной поверхности. Большинство находок птиц известно из болотных, пещерных и морских отложений. Иногда сохраняются в ископаемом состоянии скорлупа яиц и перья.

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (МАММАЛИА)

К классу млекопитающих, занимающих в настоящее время господствующее положение среди позвоночных, относятся наиболее высоко развитые амниоты (рис. 202). Интенсивный обмен веществ, чему способствует дифференцированная зубная система, усовершенствованные органы чувств, в частности органы центральной нервной системы, наличие у большинства животных плаценты и ряд других прогрессивных признаков в строении тела поставили млекопитающих в особое положение среди позвоночных животных.

Повышенная общая жизнедеятельность млекопитающих обусловила меньшую их зависимость от климатических условий по сравнению с пресмыкающимися. Очень разнообразный внешний облик млекопитающих находится в прямой связи с условиями обитания и образом жизни животных. Они обитают по всему земному шару и занимают всевозможные жизненные ниши. Большинство млекопитающих ведет наземный образ жизни, но известны также подземные формы, проводящие жизнь в земле (ряд грызунов, кроты, некоторые сумчатые), древесные, живущие на деревьях (ряд грызунов и сумчатых, полуобезьяны и обезьяны). Часть млекопитающих приспособилась к полетам (рукокрылые), многие стали обитателями водной среды, причем здесь наблюдается ряд переходов от полуводных (утконос, водяная крыса, белый медведь) до полностью водных (киты, дельфины).

По характеру питания млекопитающих разделяют на плотоядных, всеядных и растительноядных. Плотоядные питаются или преимущественно насекомыми (насекомоядные), или поедают крупную добычу, главным образом позвоночных (хищные), или приспособились к питанию только рыбой (дельфины, ластоногие). Растительноядные питаются травой (лошади, носороги, большинство парнокопытных), тонкими ветвями и листьями деревьев (слоны, жирафы), плодами (полуобезьяны, обезьяны), зерном (грызуны). К всеядным относятся млекопитающие, питающиеся животным и растительным кормом (медведи, свинообразные).

Млекопитающие обычно имеют удлиненное туловище, высоко поднятое на четырех пятипалых конечностях (рис. 185, 2), голову, пропорциональную туловищу, сидящую на хорошо выраженной шее, и обособленный от туловища хвост. От этого типа отличаются летучие мыши с передними конечностями, измененными в крылья, приспособленные к полету, и китообразные, имеющие рыбообразную форму тела.

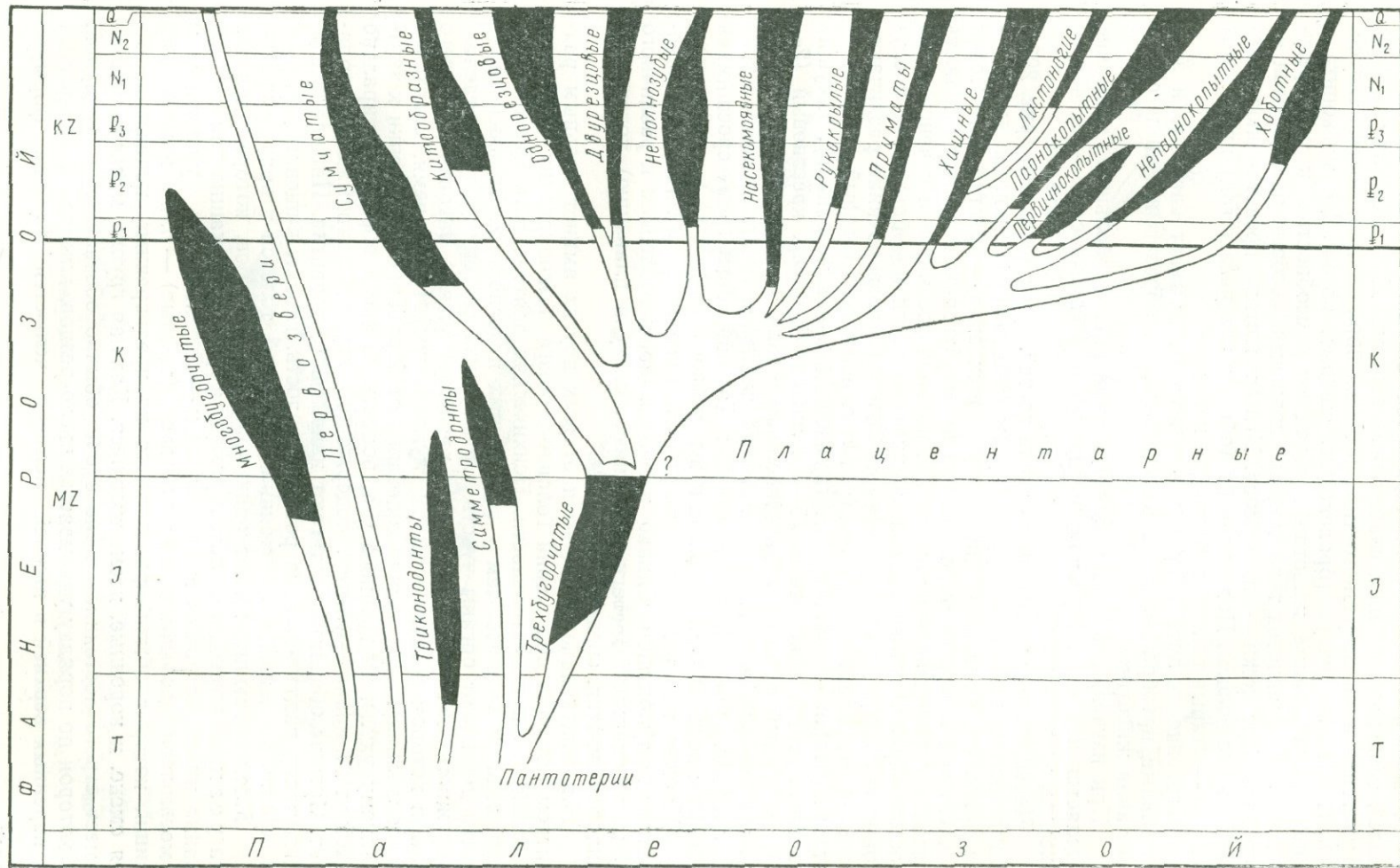


Рис. 202. Схема геохронологического распространения подклассов млекопитающих и основных отрядов плацентарных

Кожа млекопитающих характеризуется обилием различных кожных желез, особенно млечных, снабженных сосками. Для внешних покровов характерно наличие разного типа роговых образований: ногтей, когтей, копыт, роговых чешуй (броненосцы, ящеры), рогов. Все млекопитающие — теплокровные животные, обладают способностью к терморегуляции. У большинства тело покрыто волосами, которые развиваются из верхнего слоя кожи — эпидермиса. Иглы и щетина представляют видоизмененные волосы. Периодически (обычно два раза в год) происходит линька — старые волосы заменяются новыми.

Строение скелета в пределах класса испытывает сложные и значительные преобразования в зависимости от образа жизни и среды обитания животного.

При изучении ископаемых млекопитающих наибольшее внимание уделяется изучению строения черепа, зубов и конечностей — тех частей скелета, на которых прежде всего сказывается среда обитания.

Череп состоит из меньшего числа костей, чем у рептилий (рис. 203). Одни кости соединяются друг с другом неподвижными швами, другие — на довольно поздней стадии после рождения — срастаются. Череп сочленяется с позвоночным столбом двумя бугорками. Нижняя челюсть представлена одной зубной костью, которая соединяется с чешуйчатой костью черепа, сочленовная и квадратная кости преобразуются в слуховые косточки (молоточек и наковальня). В позвоночнике различают: шейный отдел, всегда состоящий из семи позвонков (первый позвонок — атлант, второй — эпистрофей), грудной (12—14 позвонков), несущий грудные ребра, поясничный (5—7), лишенный ребер, крестцовый (2—5), связанный с тазом, и хвостовой, состоящий из различного числа позвонков (от 2 до 46). Плечевой пояс, сильно редуцированный, состоит из лопатки, реже лопатки и ключицы. Таз образован тремя сросшимися костями: подвздошной, седалищной и лобковой.

Парные конечности у большинства пятипалые, удлинненные, находятся под туловищем. Однако в связи с приспособлением к различного рода передвижению (бегу, прыганию, полету и плаванию) конечности видоизменяются, специализируются.

Млекопитающие отличаются от всех других амниот сильным развитием больших полушарий головного мозга, выполняющих функцию высшей нервной деятельности. Психическая деятельность млекопитающих выше и сложнее, чем у всех других позвоночных. Большей сложности достигают органы чувств. Орган слуха состоит из трех отделов: наружного уха, обычно имеющего хрящевую ушную раковину, среднего уха, в котором помещаются три слуховые косточки (стремя, молоточек и наковальня), передающие колебания от барабанной перепонки к внутреннему уху, и внутреннего уха, полость которого образует спирально свернутый канал — улитку, содержащую звуковоспринимающий аппарат. Органы обоняния достигают наивысшего развития. Пищеварительный тракт разделяется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и собственно кишечник, состоящий из тонкой, толстой и прямой кишок.

Млекопитающие имеют один краевой ряд зубов, которые делятся на резцы, имеющие долотообразную форму и служащие для откусывания пищи, остроконические клыки — для хватания, удержания и умерщвления добычи и коренные (щечные) — для измельчения пищи, которые обычно разделяются на предкоренные, подвергающиеся смене, и коренные, несменяющиеся. Каждая группа млекопитающих имеет строго постоянное число зубов, обычно обозначаемое формулой, в которой по порядку указывается число резцов, клыков, предкоренных и коренных верхней и нижней половин челюстей (зубная формула

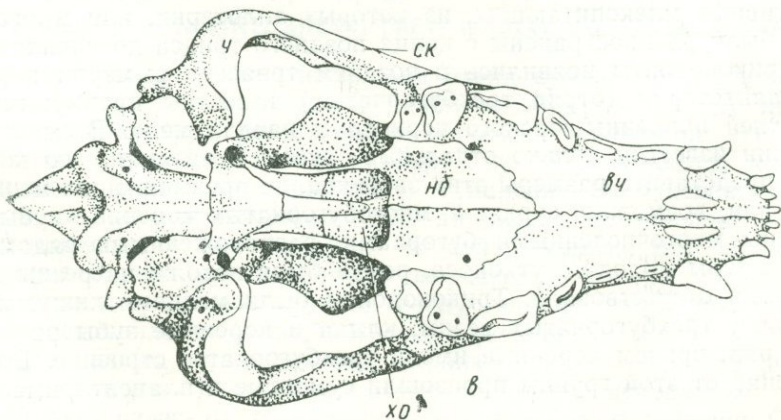
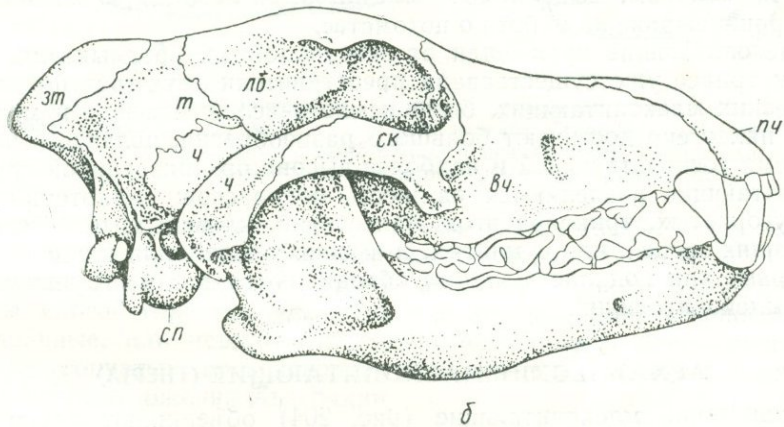
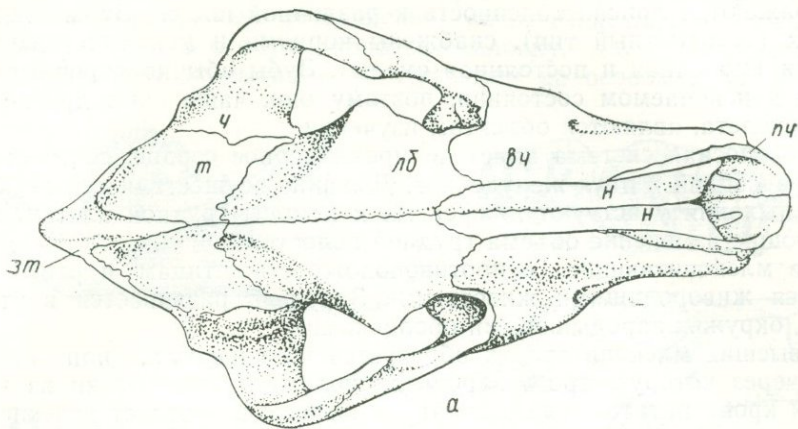


Рис. 203. Череп ископаемого волка *Canis dirus* (плейстоцен): а — вид сверху; б — сбоку; в — снизу; кости: вч — верхнечелюстная, зт — затылочная, лб — лобная, н — носовая, нб — небная, пч — предчелюстная, ск — скуловая, т — теменная, ч — чешуйчатая; хо — внутреннее носовое отверстие (хоана); сп — слуховой пузырь

у взрослого человека $\frac{2\ 123}{2\ 123}$). На строении зубов млекопитающих хорошо отражаются приспособленность к различной пище. Зубы сидят в ячейках (текодонтный тип), снабжены корнями и меняются два раза в жизни (молочная и постоянная смены). Зубы обычно хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому они, чаще чем другие элементы скелета, являются объектом изучения.

Кровеносная система имеет четырехкамерное сердце, состоящее из двух предсердий и двух желудочков. Дыхание осуществляется легкими; в акте дыхания участвуют диафрагма и мышцы грудной клетки, обеспечивающие изменение объема грудной полости.

Все млекопитающие, в противоположность птицам и рептилиям, являются живородящими животными. Зародыш развивается в утробе матери, окружен зародышевыми оболочками.

У высших млекопитающих образуется плацента, или детское место, через которую кровь зародыша получает осмотически из материнской крови питательные вещества и кислород, а отдает углекислоту и другие продукты обмена. При рождении детенышей плацента у многих млекопитающих выбрасывается наружу. После рождения детеныши питаются молоком, выделяемым млечными железами. У млекопитающих хорошо выражена работа о потомстве.

Млекопитающие произошли от звероподобных пресмыкающихся, в позднем триасе уже существовали представители двух-трех подклассов архаических млекопитающих, были немногочисленны в юре и мелу и с начала палеогена достигают большого разнообразия, являясь в настоящее время господствующей и наиболее высоко организованной группой. Млекопитающие разделяются на шесть подклассов: аллотерий, или многобугорчатых, триконодентов, пантотерий, клоачных, или первозверей, низших зверей, или сумчатых, и высших зверей, или плацентарных.

Первые три подкласса иногда объединяются в одну группу архаических млекопитающих.

АРХАИЧЕСКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (THERIA)

Архаические млекопитающие (рис. 204) объединяют древнейших примитивных млекопитающих, из которых аллотерии, или многобугорчатые, были распространены с конца позднего триаса до начала палеогена, триконоденты появились в позднем триасе и вымерли в раннем мелу, пантотерии (отряд трехбугорчатых) известны преимущественно из верхней половины юрского периода и начала мела. В ископаемом состоянии известны только отдельные зубы и челюсти, по которым можно представить размеры этих зверьков, не превышающих мышь или крысу, или, возможно, сурка. У многобугорчатых коренные зубы были снабжены многочисленными бугорками, расположенными рядами, напоминая зубы молодого утконоса, резцы были похожи на резцы грызунов, клыки отсутствовали. Триконоденты были мелкими хищными животными, у трехбугорчатых резцы, клыки и коренные зубы располагались в ряд, причем коренные имели трехбугорчатое строение. Возможно, именно от этой группы произошли сумчатые и плацентарные.

ПОДКЛАСС КЛОАЧНЫЕ, или ПЕРВОЗВЕРИ (PROTOTHERIA)

К клоачным, или первозверям, относятся примитивные, сохраняющие некоторые признаки рептилий, специализированные животные, объединенные в отряд однопроходных (Monotremata), представленный

тремя родами: утконос, ехидна, проехидна (Австралия). Первозвери размножаются яйцами с пергаментобразной оболочкой, через которую проникают питательные материнские соки. Кишечник и мочеполовые протоки впадают в особую полость — клоаку. Соски отсутствуют, и млечные железы открываются отверстиями на особом поле. Плечевой

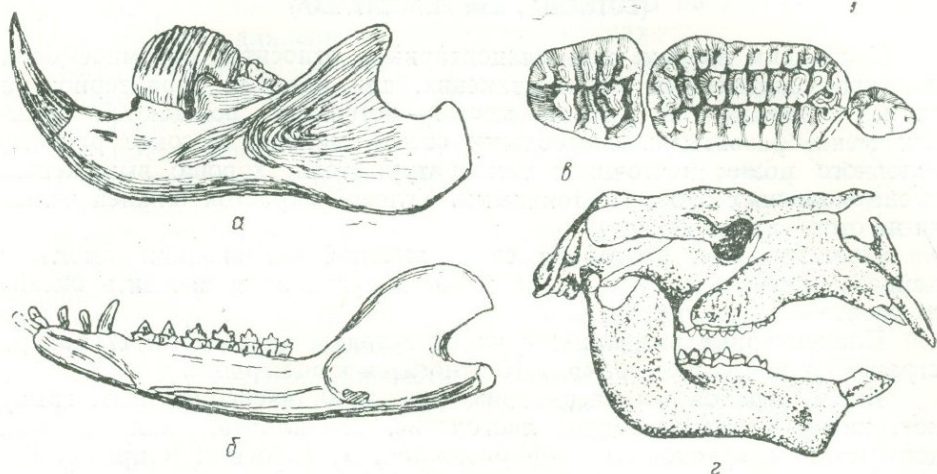


Рис. 204. Арханческие млекопитающие. Подкласс Многобугорчатые (а, б): а — нижняя челюсть *Ptilodus* (палеоцен), б — нижняя челюсть *Taeniolabis* (палеоцен); в — подкласс Триконодонты: зубы *Phascolotherium* (средняя юра); г — подкласс Метатерии: череп двурезцового сумчатого *Diprotodon* (плейстоцен)

пояс построен по сходному типу с пресмыкающимися. В тазу имеются сумчатые кости. Температура тела колеблется между 26 и 34°. Своеобразно устроенные челюсти покрыты роговым клювом. Зубы, похожие на зубы многобугорчатых, имеются только у молодых утконосов.

Клоачные, или первозвери, по-видимому, очень рано ответвились от многобугорчатых, но в ископаемом состоянии известны только из четвертичных отложений Австралии.

ПОДКЛАСС НИЗШИЕ ЗВЕРИ (METATHERIA), или СУМЧАТЫЕ

К этому подклассу относится один **отряд сумчатых**, для которого характерны: отсутствие плаценты и рождение недоразвитых детенышей (у гигантского кенгуру родившийся детеныш не больше грецкого ореха), слабое развитие мозга, наличие сумчатых костей, которые поддерживают брюшную стенку тела, и наличие выводковой сумки, в которой на соске беспомощно висят детеныши, получающие молоко вырсыкиванием в рот при помощи особой мышцы. Все зубы, за исключением одного предкоренного, вырастают только один раз. Угловой отросток нижней челюсти загнут внутрь, температура тела не строго постоянная, но выше, чем у однопроходных.

Низшие звери, по-видимому, произошли от трехбугорчатых (пантотериев) в начале мелового периода. Первые ископаемые остатки их, однако, известны только из верхнемеловых отложений Северной Америки. Это были мелкие зверьки, обладавшие многими резцами, крупными клыками и бугорчато-режущими коренными. В начале кайнозойской эры низшие звери распространились по всему земному шару, но к середине кайнозоя их стали вытеснять плацентарные. В настоящее время сумчатые сохранились в Австралии, Южной и

Центральной Америке (всего 180 видов) и среди них много форм, конвергентно сходных с плацентарными млекопитающими (сумчатые волки, сумчатые куницы, сумчатый крот и т. д.) (рис. 204, з).

ПОДКЛАСС ВЫСШИЕ ЗВЕРИ, или ПЛАЦЕНТАРНЫЕ (EUTHERIA, или PLACENTALIA)

К высшим зверям, или плацентарным, относится огромное большинство современных млекопитающих, для которых характерно: наличие плаценты, или детского места,— детеныши рождаются более или менее развитыми, способными сосать молоко; высокое развитие головного мозга; постоянная температура тела; хорошо выраженная смена молочных зубов постоянными. Угловой отросток нижней челюсти не отогнут внутрь.

Плацентарные, благодаря своей высокой организации смогли в кайнозое не только расселиться по всей суше, но и заселить океаны и освоить воздушную среду.

Плацентарные разделяются на 27 отрядов, из которых 17 распространены в настоящее время, а 10 относятся к вымершим.

Из 27 отрядов мы рассмотрим только 10: насекомоядных, грызунов, китообразных, хищных, ластоногих, кондилартр, или древних копытных, непарнокопытных, парнокопытных, хоботных и приматов.

Отряд насекомоядные (Insectivora). К этому отряду относятся наиболее примитивные плацентарные, имеющие слабо дифференцированные, заостренные зубы, как правило, пятипалые конечности, вооруженные когтями, небольшой, лишенный извилин, передний мозг. Насекомоядные возникли в позднем мелу и явились, по-видимому, исходной группой, от которой произошли все остальные отряды плацентарных. В настоящее время к этому отряду относятся весьма специализированные формы, ведущие различный образ жизни (ежи, кроты, землеройки).

Отряд грызуны (Rodentia). Грызуны образуют наиболее многочисленный отряд среди современных плацентарных, составляя около $\frac{1}{3}$ всех млекопитающих. Они характеризуются своеобразным строением зубной системы: резцы, которых бывает по одному на каждой половине челюсти, лишены корней и непрерывно растут в течение всей жизни. Клыков нет, и коренные зубы, служащие для перетирания пищи, имеют широкую жевательную поверхность и отделены от резцов широким беззубым промежутком — диастемой (рис. 207, д). Череп низкий и с открытыми сзади глазницами. Полушария переднего мозга лишены извилин.

Грызуны ведут различный образ жизни и отличаются большой плодовитостью. Их скелет хорошо отражает приспособительные особенности к различным способам передвижения и добыванию пищи, и поэтому остатки их скелетов могут быть использованы при изучении континентальных отложений и при выяснении условий среды обитания.

В ископаемом состоянии разрозненные остатки грызунов встречаются с низов палеогена, однако более полно они сохраняются в отложениях неогена и антропогена. В настоящее время к грызунам относятся двупарнорезцовые — зайцы и пищухи и парнорезцовые — беличьи, бобры, дикобразы, мышинные и др.

Отряд китообразные (Cetacea). К отряду китообразных относятся млекопитающие, полностью приспособленные к жизни в воде, потерявшие способность выхода на сушу и конвергентно сходные с рыбами и ихтиозаврами.

Тело рыбообразное, без шейного перехвата, передние конечности видоизменены в ласты, задние атрофированы, хвост с большим горизонтальным плавником на конце. Кожа без волосяного покрова с большим подкожным слоем жира, согревающим тело и уменьшающим его удельный вес. Очень сильно видоизменен череп: носовые отверстия вследствие редукции носовых костей, отодвинуты на верхнюю сторону черепа, челюсти удлинены и заострены на концах.

Китообразные разделяются на древних, зубатых и беззубых китов. *Древние киты* отделились, по-видимому, от основного ствола плацентарных очень рано. Их древнейшие остатки, найденные в эоцене, уже имеют ясные признаки китообразных и, вместе с тем, напоминают еще наземных млекопитающих. Носовые отверстия у них менее отодвинуты назад, челюсти несут резцы и коренные зубы, передняя конечность подвижна в локтевом суставе. Древние киты были развиты преимущественно в палеогене и вымерли в начале неогена. От них возникли две ветви китообразных: зубатые и беззубые киты. К *зубатым китам* относятся кашалоты, дельфины и белухи, у которых челюсти несут большое количество однообразных конических зубов. В ископаемом состоянии известны начиная с эоцена. У *беззубых китов*, питающихся преимущественно мелкими морскими животными (крылоногие моллюски, мелкие рыбы), зубы исчезают и вместо них развивается своеобразный цедильный аппарат, состоящий из многочисленных роговых пластин, свешивающихся с крыши неба. Эти пластины известны под названием китового уса. К беззубым китам относится синий кит, самое крупное из когда-либо живших на Земле животных, длина которого достигает 33 м, а вес — 120 т. В ископаемом состоянии беззубые киты известны с олигоцена.

Отряд хищные (Carnivora). Некоторые из древних насекомоядных переходят к питанию животной пищей, становятся плотоядными, у них формируются плотоядные, или хищнические зубы, занимающие в челюсти различное положение. Хищные объединяют плацентарных животных, имеющих слабые резцы, большие острые клыки, бугорчатые с острыми краями коренные зубы. С каждой стороны имеется пара крупных плотоядных зубов. Конечности от коротких до длинных, четырех- или пятипалые, стопо- или пальцеходящие. Когти хорошо развиты, иногда втяжные. Известны бегающие, прыгающие, плавающие, лазающие формы.

Первые *древние хищники*, или *креодонты* (Creodonta), появившиеся в палеоцене, существовали до миоцена и сохранили в своем строении архаические признаки: небольшую мозговую коробку и слабо развитые полушария переднего мозга, короткие пятипалые конечности, последние фаланги которых большей частью были расщеплены надвое, развитую ключицу. Зубы режущие, плотоядные, коренные зубы у первых креодонт отсутствовали. Креодонты были различны по строению и образу жизни, вымирают в связи с вымиранием примитивных копытных, на которых они охотились, и распространением более совершенных хищников.

В конце эоцена от древних хищников возникли *настоящие хищники* (Fissipedia), которые обладали крупной мозговой коробкой, мозгом с многочисленными извилинами, хорошо развитыми органами чувств — зрения, слуха, обоняния. Сохраняется одна пара плотоядных зубов (верхний четвертый предкоренной и нижний первый коренной). Конечности более приспособлены к погоне за добычей, очень разнообразны по форме, расщепленные фаланги отсутствуют.

Этих хищников делят на две группы: собакообразных (собаки,

лисы, волки, куницы, медведи, еноты) с хорошо развитыми плотоядными зубами и приспособленных к быстрому бегу, и кошкообразных (саблезубые кошки, львы, кошки, гиены, виверы). Кошкообразные имеют укороченную, округлую голову, хорошо развитые клыки и плотоядные зубы, коренные зубы редуцированы. Саблезубые кошки (олигоцен — плейстоцен) имели длинные саблевидные клыки, режущие плотоядные зубы, челюсти их широко раскрывались (рис. 205).

Они нападали на растительноядных толстокожих млекопитающих (мастодонтов).

Отряд ластоногие (Pinnipedia).

Ластоногие являются своеобразными хищными водными млекопитающими. К ним относятся тюлени, морские котики. Известны с миоцена.

Отряд кондилартры, или древние копытные (Condylarthra).

От примитивных меловых насекомоядных развиваются различные группы копытных травоядных животных. Древние копытные (кондилартры) близки к примитивным древним хищникам. Кондилартры объединяют мелких (размером от куницы до волка) всеядных животных (рис. 206) с маленькой мозговой полостью черепа, живших в первой половине палеогена. Они имели небольшие резцы, умеренно длинные клыки, низкоронковые коренные зубы с низкими тульями бугорками, которые иногда соединялись гребнями; пятипалые конечности с несколько усиленным средним и слегка укороченными первым и пятым пальцами.

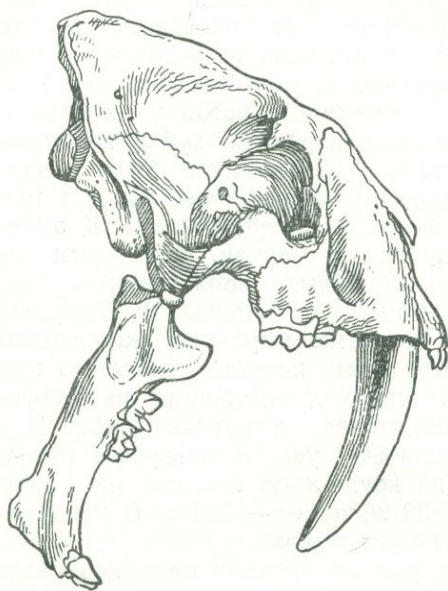


Рис. 205. Отряд Carnivora. Череп *Machairodus* (плиоцен)

рые иногда соединялись гребнями; пятипалые конечности с несколько усиленным средним и слегка укороченными первым и пятым пальцами.

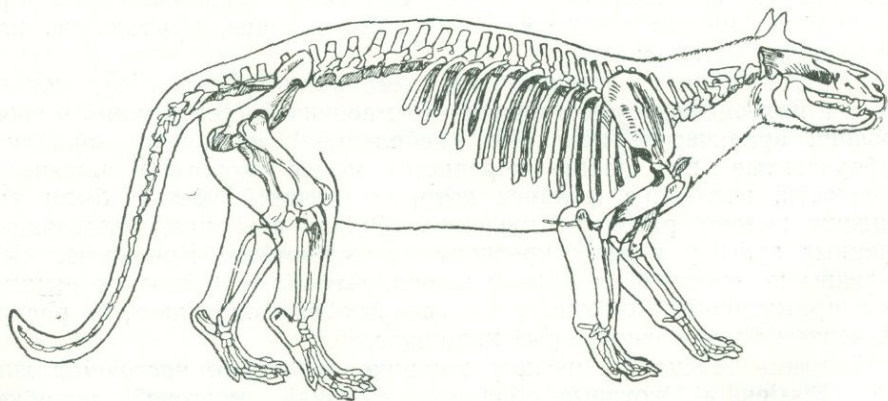


Рис. 206. Отряд Condylarthra (древние копытные). *Phenacodus* (нижний эоцен)

По-видимому, древние копытные дали начало двум ветвям копытных: непарнокопытным и парнокопытным.

Кости первого сегмента конечностей копытных — плечевая и бедренная — короче костей второго сегмента, причем локтевая и

малая берцовая кости сильно редуцируются. Конечности почти утратили способность к вращательным движениям и движутся главным образом в одной, переднезадней плоскости. Нога у копытных касается земли пальцами, на которых развиваются копыта (роговые образования). Боковые, менее длинные пальцы, постепенно редуцируются. При непарнопалом типе редукции пальцев преобладающее развитие получает третий палец, при парнопалом — третий и четвертый.

Основатель эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевский, на основании изучения эволюции копытных, установил закон об адаптивной и индaптивной редукции конечностей парнопалых, который распространяется и на другие группы животных.

Зубная система копытных приспособлена к растительной пище. Из зубов бугорчато-режущего типа развиваются зубы бунодонтные (бугорчатые) с четырехугольной жевательной поверхностью, у многих копытных из бунодонтных зубов развиваются соленодонтные (лунчатые) или лофодонтные (рис. 207, а — в). Из низкокоронковых зубов развиваются высококоронковые.

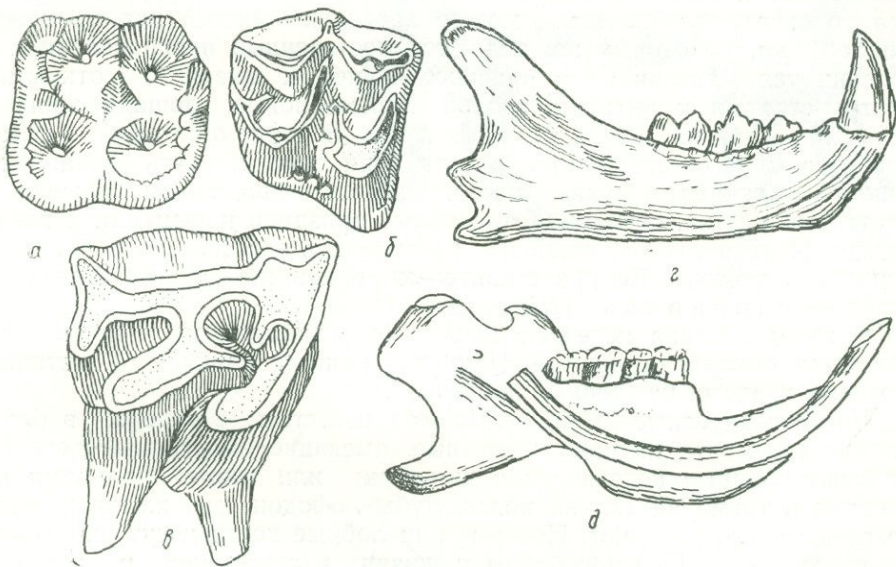


Рис. 207. Типы строения зубов млекопитающих: а — в — правые верхние коренные зубы копытных: а — бугорчатый (бунодонтный), б — лунчатый (селенодонтный), в — гребенчатый (лофодонтный); г — челюсть хищника; д — челюсть грызуна

Отряд непарнокопытные (Perissodactyla). К непарнокопытным или непарнопалым, относятся растительноядные млекопитающие: лошади, тапиры, носороги и вымершие титанотерии, халикотерии, у которых наибольшего развития достигает третий палец, через него проходит ось конечности; остальные пальцы развиты слабее (тапиры, носороги) или совсем отсутствуют (лошади). Резцы всегда хорошо развиты, клыки чаще всего отсутствуют, коренные зубы никогда не бывают режущими; они первоначально бугорчатые, затем гребенчатые.

Древнейшие непарнокопытные были небольшими, легкими животными с довольно длинными конечностями, приспособленными к бегу, и ослабленными боковыми пальцами. В ходе эволюции происходит

общее увеличение размеров тела. Первые непарнокопытные в начале палеогена дали начало нескольким ветвям, из которых рассмотрим лошадиных и носорогообразных.

Лошадиные (Equidae) — наиболее хорошо изученная группа среди непарнопалых — появились в эоцене и существуют до настоящего времени. Эволюция этой группы шла по пути приспособления к быстрому бегу на открытых пространствах и к питанию все более жесткой растительной пищей. В связи с этим конечности удлинялись, выпрямлялись в суставах, средний палец усиливался, боковые редуцировались. Одновременно с изменением конечностей претерпевали изменения и зубы. Предкоренные приобрели облик коренных, у первых представителей они были вначале низкие и бугорчатые, напоминающие зубы кондилартр, у последующих зубы приобрели высокую коронку и стали лофодонтными, т. е. имеющими сложную гребенчатую жевательную поверхность. Древнейший представитель лошадиных, известный из эоцена, — *Эогиппус* (*Eohippus*), был маленьким животным величиной с лисицу, с четырехпалой передней конечностью и коренными зубами типа зубов кондилартр. От эогиппуса до современной лошади можно проследить целый ряд промежуточных форм, у которых наблюдаются постепенные преобразования в строении тела, связанные с приспособлением к жизни на открытых пространствах и к питанию травой. Палеогеновые лошади жили в лесных зарослях или среди влажных лугов. В конце олигоцена, в связи с развитием лесостепных пространств типа саванн, часть лошадиных заняла эти открытые сухие места, другая, продолжая обитать в болотистых местах, сохранила архаичные признаки и вымерла в конце неогена. Первая группа, напротив, развивалась регрессивно и достигла расцвета в неогене. Ее представителем в неогене была трехпалая лошадь — гиппарион (*Hipparion*).

В конце неогена исчезают последние гиппарионы и появляется настоящая однопалая лошадь (*Equus*), приспособленная к питанию жесткими травами на степных просторах.

Носорогообразные (Rhinocerotidae) известны с эоцена, в большинстве своем это крупные животные, имеющие массивный скелет, умеренно длинные конечности с четырьмя или тремя пальцами на передних и тремя на задних ногах. Зубы лофодонтные, клыки и верхние резцы часто исчезают. Носовые или лобные кости несут по одному или по два рога. Приспособлены к жизни в лесостепях и открытых просторах, или вблизи водоемов в зарослях. Ранние представители имели легкие стройные конечности, приспособленные к бегу, у более поздних они становятся массивными и относительно короткими. Специализированную группу носорогообразных представляют безрогие гигантские носороги — *индрикотери* (*Indricotherium*, рис. 208, а), которые достигали 7 м длины, имели необычайно удлиненные трехпалые конечности и длинную шею. Были распространены в олигоцене и начале неогена. Приспособились к питанию листьями и тонкими ветвями деревьев.

Настоящие носороги, распространенные с эоцена до настоящего времени, прошли сложный и длительный путь развития и были особенно разнообразны в олигоцене — миоцене; большинство их вымерло в конце неогена. В антропогене, особенно в плейстоцене, был распространен шерстистый, или волосатый, носорог (*Coelodonta*, рис. 208, б), живший в условиях ледникового климата. Он имел длинный череп, высококоронковые коренные зубы лофодонтного типа, укороченные массивные конечности; тело было покрыто длинной

шерстью. Остатки шерстистого носорога и его изображения встречаются в стоянках доисторического человека.

К носорогообразным относятся тапиры (эоцен — ныне) — обитатели тропических болотных лесов. Они имеют укороченные носовые кости, короткий хобот, четырехпалые передние и трехпалые задние конечности.

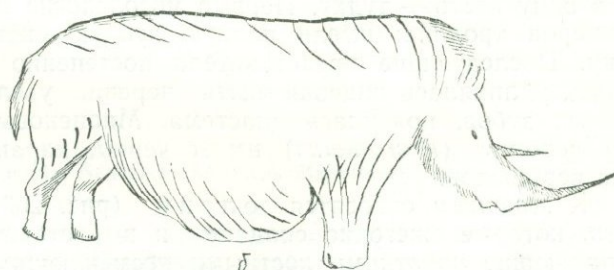
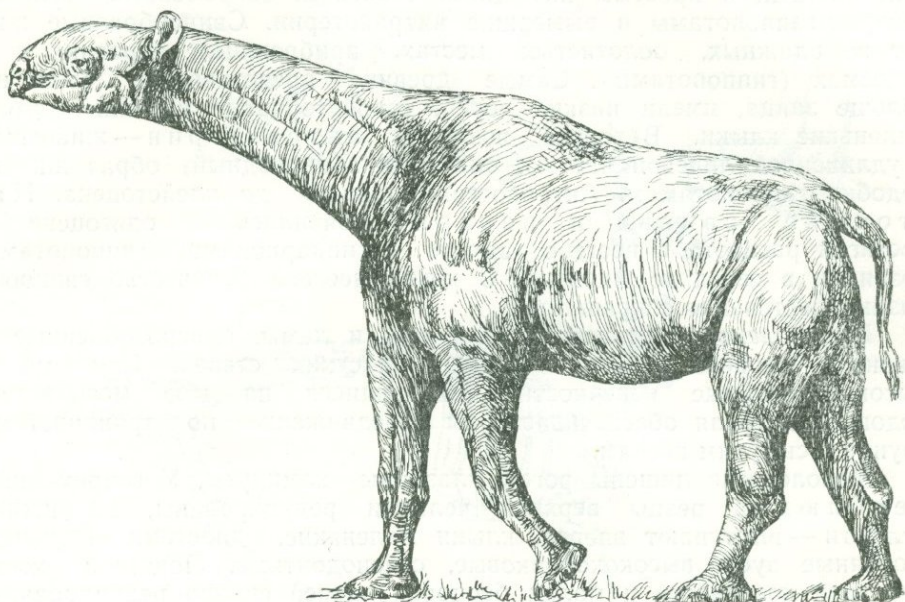


Рис. 208. Отряд Perissodactyla. Ископаемые носороги: а — *Indricotherium* (олигоцен), реконструкция К. К. Флерова; б — *Coelodonta antiquitatis* (плейстоцен) в изображении доисторического человека

Отряд парнокопытные (Artiodactyla). К парнокопытным (или парнопалым) относятся растительноядные или всеядные копытные, у которых преимущественного развития достигают третий и четвертый пальцы; через них проходит ось конечности. Их пястные и плюсневые кости чаще всего сращены в одну кость («дудку»); конечности двух- или четырехпалые, несут на концах пальцев копыта. Многие из них имеют рога. У большинства парнопалых зубная система полная, у некоторых резцы и клыки редуцированы, развивается диастема. Коренные зубы бугорчатые (бунодонтные) или состоящие из полулуний, образующих лунчатые, или селенодонтные зубы (рис. 206, б). Парнокопытные появились в эоцене, отделившись от

каких-то древних кандилартр, и сразу же разделились на три крупные ветви: свинообразных, мозолоногих (верблюды) и жвачных, развитие которых пошло разными путями.

К свинообразным, которые характеризуются бугорчатыми или слаболюнчатыми дробящими зубами, наличием увеличенных клыков и верхних резцов, удлинённым лицевым черепом, четырехпальными конечностями и простым желудком, относятся современные свиньи, пекари, гиппопотамы и вымершие антракотерии. Свинообразные живут во влажных, болотистых местах, прибрежных зарослях и в водоемах (гиппопотамы). Самые древние представители были не больше зайца, имели низкий череп, тупобугорчатые коренные зубы, маленькие клыки. В эоцене возникли антракотерии — животные с удлинённой лицевой частью; они вели земноводный образ жизни, подобно гиппопотамам. Антракотерии дожили до плейстоцена. Настоящие свиньи и пекари появились в олигоцене и достигли расцвета в неогене вместе с гиппарионами, гиппопотамы возникли в середине миоцена. С конца неогена количество свинообразных постепенно сокращается.

К мозолоногим относятся верблюды и ламы, приспособленные к жизни в условиях песчаных пустынь и сухих степей. Они имеют высокие стройные конечности, опирающиеся на всю мозолистую подошву, которая обеспечивает им передвижение по травянистому грунту и сыпучим пескам.

Мозолоногие лишены рогов, глазницы замкнуты. У современных верблюдов резцы верхней челюсти редуцированы, на нижней челюсти — выступают вперед, клыки маленькие, диастема большая. Коренные зубы высококоронковые, селенодонтные. Локтевая кость передней конечности и малая берцовая задней сильно редуцированы. Каждая конечность имеет по два пальца (третий и четвертый), а две пястные и плюсневые кости, соответствующие этим пальцам, сливаются в одну кость — дудку. Первые мозолоногие в эоцене не превышали размеров кролика; имели полную зубную систему, открытую глазницу. Последующие представители постепенно увеличивались в размерах, удлинялась лицевая часть черепа, увеличивалась высота коренных зубов, появилась диастема. Миоценовый (дожил до плиоцена) верблюд (*Procamelus*) имеет черты, характерные для современных верблюдов.

К жвачным относятся олени (рис. 209), имеющие костные рога, которые ежегодно спадают и вырастают заново, жирафы, обладающие короткими костными несменяющимися рогами, и полорогие (антилопы, туры, быки, овцы), у которых рога представляют собой роговые чехлы, сидящие на костных полых пеньках, вырастающих один раз в жизни. Жвачные характеризуются отсутствием верхних резцов и клыков, долотообразной формой нижних клыков и сложно устроенным желудком. Первые представители, известные с эоцена, были величиной с крысу и несколько напоминали свинообразных.

Основное направление эволюции жвачных было обусловлено приспособлением к жизни на лесостепных и степных территориях, к быстрому бегу и питанию жесткими травами. Жвачные, сравнительно немногочисленные в палеогене, широко распространились в неогене и процветают в настоящее время.

Отряд хоботные (Proboscidea). Хоботные — большая разнообразная группа млекопитающих, которая характеризуется своеобразным мускулистым хоботом, представляющим удлинённые и сросшиеся

вместе нос и верхнюю губу, верхними резцами, видоизмененными в бивни, массивными столбообразными конечностями, в кисти и стопе которых развивается опорная эластичная подушка, и толстой кожей, почти лишенной волос (толстокожие).

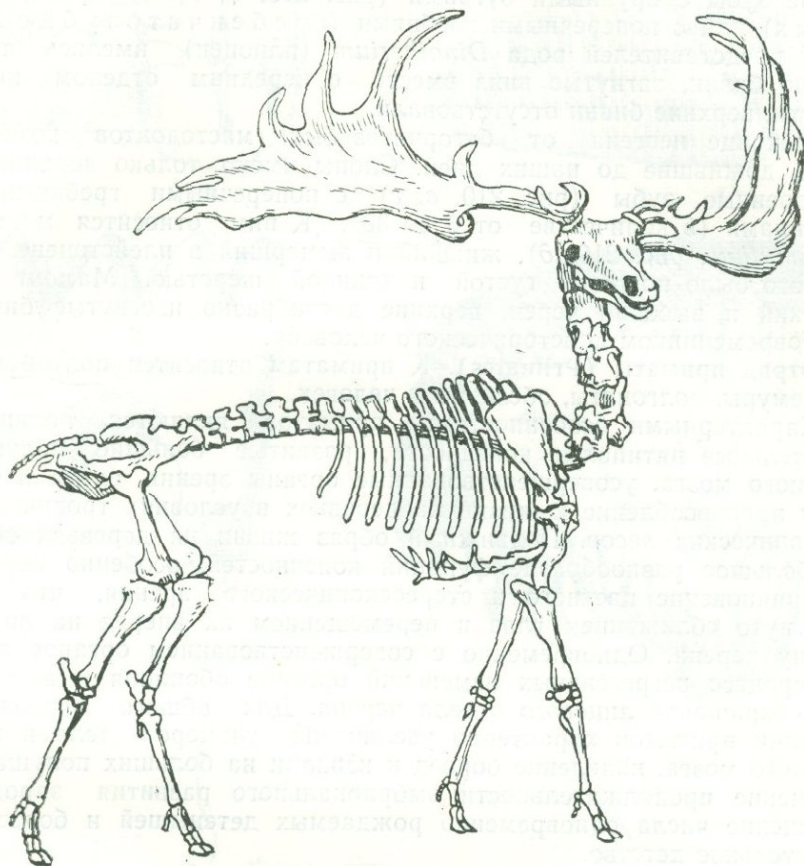


Рис. 209. Отряд Artiodactyla. Большерогий олень *Megaloceras* (плейстоцен)

Эволюция хоботных, которые появились в эоцене, шла по пути увеличения общих размеров животного, развития хобота и бивней и связанного с этим усиления шейных мускулов, а также появления воздушных полостей в костях, покрывающих мозговую коробку, и соответственно с этим увеличение общей высоты черепа. Коренные зубы устроены очень своеобразно: наблюдаются все переходы от бугорчатых зубов у мастодонтов к зубам с поперечными гребнями и к пластинчатым зубам у слонов. У слонов с каждой стороны нижней и верхней челюстей имеется только по одному действующему зубу, состоящему из пластин дентина, покрытых эмалью, узкие желобки между которыми заполнены цементом. Чередование гребней и желобков на жевательной поверхности зуба важно для перетирания пищи. По мере снашивания коренные зубы замещаются новыми (новый зуб постепенно вытесняет сношенный зуб).

Первые хоботные из эоцена имели небольшие размеры, низкий череп, почти все передние зубы, несколько увеличенные вторые резцы, низкоронковые четырехбугорчатые коренные. У олигоценовых хо-

ботных (*Palaeomastodon*) увеличена высота черепа за счет воздушных полостей и обособлены верхние и нижние бивни. В неогене господствуют мастодонты — хоботные, имевшие увеличенные верхние и нижние бивни (последние иногда отсутствуют) и низкоронковые коренные зубы с крупными буграми (рис. 210, а, б) (у бугорчатозубых) или с поперечными гребнями (гребенчатозубые).

У представителей рода *Dinotherium* (плиоцен) имелись только нижние бивни, загнутые вниз вместе с передним отделом нижней челюсти, верхние бивни отсутствовали.

В конце неогена от бугорчатозубых мастодонтов возникают слоны, дожившие до наших дней. Слоны имеют только верхние бивни, коренные зубы (рис. 210, в, г) с поперечными гребнями или пластинами (в количестве от 6 до 30). К ним относится мамонт (*Mammuthus*, рис. 210, д), живший и вымерший в плейстоцене, тело которого было покрыто густой и длинной шерстью. Мамонт имел короткий и высокий череп, верхние дугообразно изогнутые бивни и был современником доисторического человека.

Отряд приматы (Primates). К приматам относятся полуобезьяны, или лемуры, долгопяты, обезьяны и человек.

Характерными особенностями приматов являются подвижные, хватательные пятипалые конечности, развитые большие полушария головного мозга, усовершенствованные органы зрения, слуха и осязания и приспособление к жизни на деревьях в условиях тропических и субтропических лесов. Подвижный образ жизни на деревьях обусловил большое разнообразие функций конечностей, особенно передних, и возникновение цветного и стереоскопического зрения, что было достигнуто сближением глаз и перемещением их вперед на лицевую сторону черепа. Одновременно с совершенствованием органов зрения шел процесс регрессивных изменений органов обоняния и в связи с этим сокращение лицевого отдела черепа. Для общего направления эволюции приматов характерно увеличение размеров тела и массы головного мозга, появление борозд и извилин на больших полушариях, увеличение продолжительности эмбрионального развития зародыша, сокращение числа одновременно рождаемых детенышей и более продолжительное детство.

Первые приматы известны с палеоцена, но от общего ствола плацентарных, по-видимому, отделились еще в допалеогеновое время. Они обнаруживают сходство с такими низкоорганизованными млекопитающими, как насекомоядные. Уже в палеоцене среди приматов обособились две группы: лемуриподобных и долгопятоподобных; несколько позднее (эоцен) возникли обезьяны.

К лемуриподобным относятся наиболее примитивные приматы, обитающие в тропических лесах. Для них характерны: маленькая мозговая коробка, гладкая кора больших полушарий, вытянутая морда, глазницы, направленные в стороны и лишь слегка вперед, длинный хвост и неотпадающая плацента. Лемуры известны с палеоцена доныне.

Долгопятоподобные объединяют очень своеобразных небольших животных ростом с крупную крысу, имеющих огромные глаза, обращенные вперед, длинные задние ноги и отпадающую плаценту. Долгопятоподобные существуют от палеоцена доныне.

Среди обезьян различают широконосых и узконосых. Широконосые (Южная Америка) обезьяны обладают длинным цепким хвостом и широко раздвинутыми в стороны ноздрями. Узконосые обезьяны (Старый Свет) имеют большой и сложный мозг, нецепкий хвост (мо-

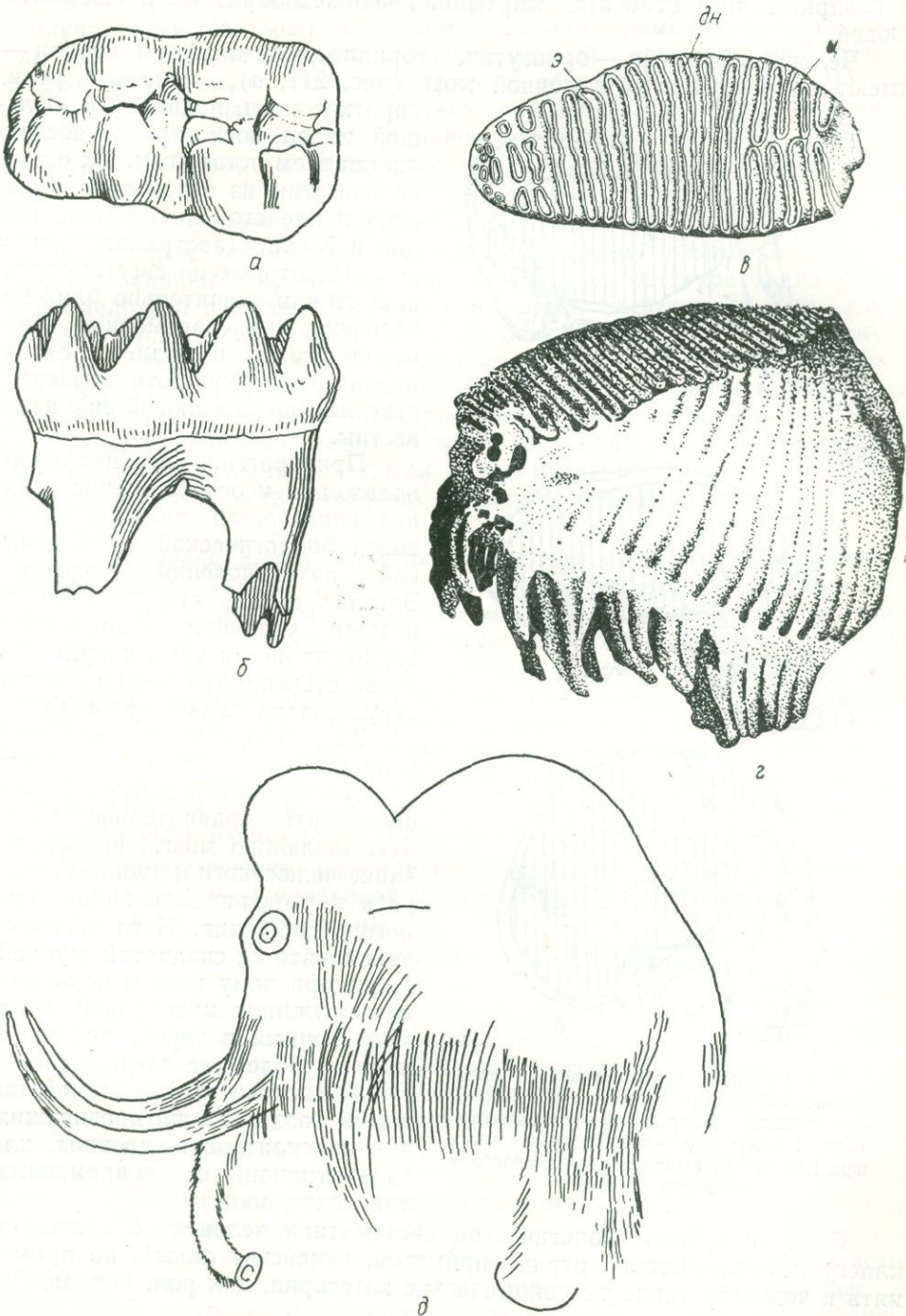


Рис. 210. Отряд Proboscidea. Коренные зубы: мастодонта (а—б) и мамонта (в—г): а, в — со стороны жевательной поверхности, б, г — сбоку; д — изображение мамонта (*Mammuthus primigenius*, плейстоцен) доисторическим человеком; дн — дентин, ц — цемент, э — эмаль

жет отсутствовать), узко расставленные и направленные вперед глаза и ноздри. К ним относятся мартышки, человекообразные и семейство людей.

Человекообразные — орангутан, горилла, шимпанзе и гиббон — имеют высокоразвитый головной мозг (рис. 211, а), длинные руки, короткие ноги, подвижный большой палец ноги противопоставляется всем остальным. Их остатки известны из отложений плиоцена и плейстоцена Африки, Индии и Китая (австралопитеки и др.). Некоторые по своему строению стояли значительно ближе к человеку, чем современные человекообразные, и дали, вероятно, начало человеку, хотя непосредственные предки людей еще неизвестны.

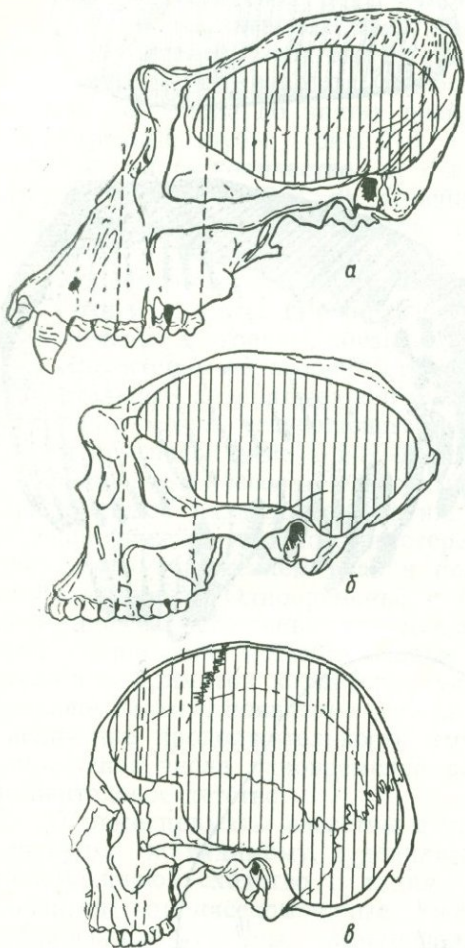


Рис. 211. Схемы строения черепа представителей отряда приматов (Primates): а — горилла (совр.); б — питекантроп (плейстоцен); в — современный человек. Штрихами выделен объем мозговой полости черепа

С точки зрения зоологической систематики человек относится к классу млекопитающих, отряду приматов, семейству людей, но применять к человеку такие таксономические категории, как род, вид, можно лишь условно.

Древнейшие люди, или питекантропы (рис. 211, б), занимали промежуточное положение между древними человекообразными обезьянами и человеком (*Ното*) и в начале плейстоцена уже заселяли Южную Азию. Общеизвестны остатки древнейших людей: питекантропа с о. Ява, синантропа из Китая, гейдельбергского человека из ФРГ.

Приобретение вертикального положения и освобождение верхних конечностей явились решающей биологической предпосылкой возникновения человека. Энгельс писал, что первым основным условием человеческой жизни является труд и притом в такой степени, что можно сказать «труд создал самого человека».

За относительно короткий срок развития, от питекантропа до современного человека, можно проследить сравнительно быструю эволюцию мозга, преобразование челюстного и зубного аппарата и усовершенствование двуногого хождения. Нога человека заканчивается сводчатой ступней, благодаря чему ноги и позвоночник пружинят и головной мозг, заключенный в череп, воспринимает ослабленные сотрясения.

Представителей семейства людей разделяют на древнейших, или питекантропов, древних, или палеантропов, и современных, или неантропов.

Вместе с ними найдены остатки примитивных орудий и золы. Следовательно, древнейшие люди умели изготавливать орудия и знали употребление огня. Их мозг по объему занимал промежуточное положение между мозгом крупной человекообразной обезьяны (600 см³) и мозгом современного человека (средний объем 1500 см³, рис. 211, в); строение бедренных костей и таза указывает на прямохождение. Вместе с тем у них еще сохранились некоторые черты их предков: сильные надбровные валики, слабо выраженный подбородок, большие клыки.

В середине плейстоцена появились *древние люди*, или *палеантропы*, к которым относятся неандертальцы (*Homo neanderthalensis*) — предшественники современных людей. Находки остатков неандертальского человека известны из отложений конца плейстоцена Азии, Европы, Африки. На территории СССР их остатки встречены в Крыму и Южном Узбекистане. От современных людей неандертальцы отличались короткими, несколько согнутыми ногами, длинными руками, покатым лбом, присутствием надбровного валика, недоразвитым подбородком, удлинённым лицом и менее развитым головным мозгом. Вместе со скелетными остатками неандертальцев были встречены каменные орудия, кости пещерных медведей, львов, гиен, мамонтов, носорогов.

Новые люди, или *неантропы*, к которым относится современный человек (*Homo sapiens* L.), появляются в послеледниковое время. Непосредственным предком современного человека является кроманьонский человек, остатки которого впервые найдены во Франции в пещере Кро-Маньон на р. Везер. По анатомическим особенностям кроманьонский человек ничем существенно не отличался от современных людей, объем его мозга был равен объему мозга современного человека. Кроманьонцы обладали достаточно высокой культурой, были способны к абстрактному мышлению, изготавливали кремневые и костяные изделия. В пещерах сохранились художественно выполненные кроманьонцами изображения различных животных и людей.

Антропологические исследования показали, что все новые люди произошли от одной предковой группы и все расы современного человека биологически равноценны.

Геологическая история млекопитающих. Плацентарные млекопитающие, по-видимому, так же как и сумчатые, произошли от пантотериев (отряд бугорчатозубых) в начале мелового периода. Самые ранние формы, относимые к насекомоядным, известны из поздне меловых отложений Монголии. В мелу произошло разделение плацентарных на четыре основные группы: коготных, грызунов, китообразных и хищнокопытных. Китообразные и грызуны дали боковые специализированные ветви; насекомоядные из коготных, наоборот, явились исходной группой для многих отрядов; от них произошли летучие мыши, неполнозубые, приматы и др.; хищнокопытные образовали единый ствол, который довольно рано разделился на две ветви: древних хищных и древних копытных. От древних хищных, или креодонт, возникли ластоногие; от древних копытных — непарнокопытные, парнокопытные и, возможно, хоботные. Во вторую половину кайнозойской эры плацентарные стали господствующей группой на земном шаре. В конце неогена где-то в Юго-Восточной Азии от обезьяноподобного предка произошел человек, который в четвертичном периоде занял свое исключительное положение, вследствие чего этот период получил название — антропогеновый.

ОТРЯД КОНОДОНТЫ (CONODONTI)

Конодонты представляют собой зубоподобные образования неизвестных организмов размером от долей миллиметра до 2—3 мм, они почти прозрачные или матовые, цвет колеблется от янтарного до темно-коричневого. Скелет конодонтов состоит из фосфорно-кислого кальция, подобен по составу кости и зубам позвоночных. По внешнему виду конодонты разнообразны, их можно разделить на три основные

группы: простые — конусовидные, сложенные в виде изогнутых стержней, и плоские — низкие с широким плоским основанием (рис. 212).

В настоящее время не выяснены функции конодонтов, ничего неизвестно об организмах, которые являлись их носителями, были ли они позвоночными или беспозвоночными животными.

Большинство ученых связывают конодонтов с рыбами, так как их химический состав одинаков с составом скелета позвоночных; другие палеонтологи сравнивают конодонтов с челюстями полихет, некоторые — с вымершими моллюсками.

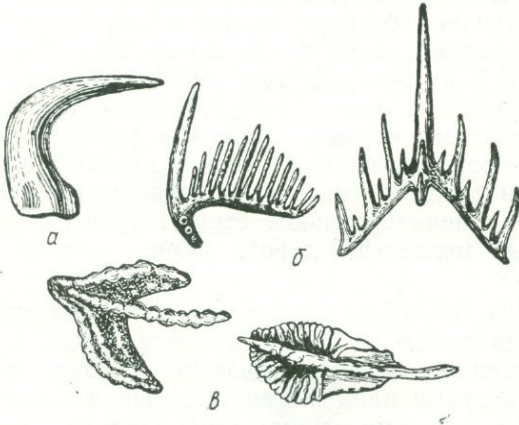


Рис. 212. Отряд Conodonti (средний кембрий — поздний мел?). Морфологические группы конодонтов: а — простые конусовидные; б — сложные стержнеобразные; в — плоские

Вероятнее всего, конодонты были связаны с организмами, еще не известными палеонтологам.

Первые остатки конодонтов известны из среднего кембрия, в ордовике наблюдается расцвет простых форм и появляются сложные, стержнеобразные.

В девоне наибольшего развития достигают стержнеобразные и плоские формы. Наибольший расцвет конодонтов наблюдается в триасе, они не найдены в юре и раннем мелу, но описаны из позднего мела.

Большая часть конодонтов встречается в породах, образовавшихся в морских условиях, реже — в отложениях лагунных и пресноводных.

Конодонты широко используются при изучении стратиграфии палеозойских отложений.

Часть четвертая

ПАЛЕОБОТАНИКА

Палеоботаника, являясь частью науки об ископаемых организмах — палеонтологии, изучает историю развития растительного мира прошлых эпох.

Палеоботаника, или, как ее часто называют, палеофитология, тесно связана с ботаникой, имеет с ней общие задачи в изучении растений, но отличается от последней особенностями изучаемых объектов. Ботаника изучает современные растения, палеоботаника — по фрагментарным остаткам растений далекого геологического прошлого восстанавливает историю возникновения, развития и вымирания древних растений. Неполнота материала и разрозненность частей растений, находимых в ископаемом состоянии, разнообразие способов fossilization создают большие трудности в их изучении. Наиболее трудной задачей является точное установление принадлежности частей растений к одному и тому же виду и реконструкция растений в целом. Эта принадлежность устанавливается по сходству строения вегетативных органов, по особенностям строения спор, пыльцы, семян, находимых на побегах, и по другим разнообразным признакам.

Основная задача палеоботаники — восстановление истории развития растительности земного шара — решается несколькими путями; к ним относятся:

1. Тщательные сборы и изучение растительных остатков из отложений разных стратиграфических подразделений (систем, отделов, ярусов). При этом необходимо составление подробной палеоботанической характеристики этих подразделений и установление возраста пород, заключающих растительные остатки.

2. Изучение по собранным материалам всех анатомических и морфологических признаков отдельных частей растений: листа, стебля, ствола, сосудисто-проводящего пучка (стелы), спорангия и т. д.; в дальнейшем на этом основании — изучение возникновения и путей развития частей от первых наиболее примитивных к последующим более высокоорганизованным или специализированным формам.

3. Изучение систематики и филогении растений, т. е. выяснение родственных связей и взаимоотношений между отдельными группами растений и внутри этих групп.

4. Изучение географического распределения растений в течение геологических периодов, установление ботанико-географических областей и особенностей развития растительности в этих областях.

Палеоботаника, как и палеонтология в целом, тесно связана с исторической геологией и стратиграфией. Стратиграфия континентальных отложений, занимающих огромные пространства в Азии, Северной Америке и других материках, базируется в основном на изучении растительных остатков и остатков разнообразных сухопутных животных (в значительной степени позвоночных).

В связи с этим среди ископаемых растений, как и среди животных различают наиболее быстро эволюционирующие виды, имевшие широкое географическое распространение и существовавшие короткий отрезок времени, и виды более консервативные, медленно изменявшиеся.

При сопоставлении континентальных и морских отложений существенную роль играет спорово-пыльцевой анализ, так как споры и пыльца легко переносятся на огромные расстояния и в большом количестве содержатся не только в континентальных, но и в морских отложениях.



Рис. 213. Адольф Броньяр (1801—1876)

С палеоботаникой тесно связано учение о каустобиолитах (kaustikos — горючий, bios — жизнь, lithos — камень) — науке о горючих полезных ископаемых. Палеоботаника помогает в определении возраста и в решении вопросов о происхождении горючих ископаемых — каменного и бурого углей, торфа, нефти, горючих сланцев.

Не меньшую роль играют ископаемые растения при выяснении палеоклиматических условий геологических эпох, так как растения довольно быстро реагируют на изменение климата. Это выражается в изменении состава флоры, внешнего облика и анатомического строения растений.

Палеоботаника как наука была основана французским ботаником **Адольфом Броньяром (1801—1876)**. Броньяр сравнивал вымершие формы растений с ныне живущими и группировал ископаемые растения

сообразно с классификационной системой современного растительного мира. Броньяр изучал не только морфологию, но и внутреннее анатомическое строение ископаемых растений. В его трудах были заложены основы изучения и описания крупных растительных остатков и основы микроскопического исследования анатомического строения растений. Последнее необходимо при выяснении происхождения и путей развития органов размножения, тканей, сосудисто-проводящих пучков и т. д.

Большое влияние на развитие палеоботаники, как и всей биологии, оказали работы Дарвина. Вторая половина XIX в. характеризовалась накоплением обширного фактического материала с описанием новых ископаемых растений.

Заслуживают упоминания работы отечественных исследователей: Г. И. Фишера, Э. И. Эйхвальда, С. С. Куторги, И. Ф. Шмальгаузена и К. Мерклина, немало сделавших в изучении ископаемых растений.

Начало XX в. в палеоботанике ознаменовалось рядом важных событий.

1. В 1905 г. Д. Скотт и Ф. Оливер выделили семенные папоротники, занимающие промежуточное положение между настоящими папоротниками (бессеменными) и голосеменными растениями.

2. В 1906—1916 гг. Г. Виланд открыл особый порядок голосеменных — беннеттитовые, — которые рассматриваются как предковая группа для покрытосеменных.

3. В 1917 г. Р. Кидстон и В. Лэнг описали из девонских отложений Шотландии простейшие стеблевые растения — псилофитовидные, рассматриваемые в настоящее время как первенцы наземной флоры и предковая группа всех остальных стеблевых растений.

4. В 1909 г. П. Бертран подробно изучил прапапоротники — исходную группу для всех папоротниковидных, связанную своим происхождением с псилофитовидными.

5. В первые годы XX в. было начато и затем получило широкое развитие изучение спор и пыльцы ископаемых растений — спорово-пыльцевой анализ, или палинологический метод, изучение семян и плодов — палеокарпологический метод, а также исследование кутикулы и эпидермиса — эпидермальнo-кутикулярный метод.

В самом начале XX в. начались работы М. Д. Залесского, И. В. Палибина и А. Н. Криштофовича — наших крупнейших отечественных палеоботаников. М. Д. Залесский (1877—1946) проводил фундаментальное изучение каменноугольных и пермских флор, И. В. Палибин (1879—1949) — третичной флоры нашей страны.

А. Н. Криштофович (1885—1953) изучал юрские, меловые и третичные флоры нашей Родины, особенно Дальнего Востока. Он много сделал для освещения истории растительности всего земного шара, для выяснения палеогеографического распределения растений и для стратиграфии континентальных отложений. А. Н. Криштофович установил существование на земном шаре пяти крупных полихронных флор псилофитовидной, археоптерисовой, антракофитовой, мезофитовой и кайнофитовой. Каждая из этих флор характеризуется продолжительным существованием, обширностью занимаемой территории, сравнительным однообразием систематического состава, лесным характером (не выраженным у первых двух) и максимумом процессов углекислотного накопления в период развития трех последних флор (поздней

карбон — пермь, юра, палеоген — неоген). А. Н. Криштофович был одним из ведущих палеоботаников Советского Союза.

Все известные в настоящее время растения, современные и ископаемые, насчитывают около 300 000 видов и разделяются на отдельные, сравнительно хорошо обособленные группы, объединенные между



Рис. 214. Африкан Николаевич Криштофович (1885—1953)

собой родственными связями. Эти связи — не всегда достоверные, часто предполагаемые — позволяют рассматривать выделенные группы растений в ранге типов. Типы, как и в палеозоологии, разделяются на классы, классы — на порядки (соответствуют отрядам в палеозоологии). В принятой в палеоботанике системе все растения расположены последовательно от наиболее архаических примитивных, просто устроенных, до наиболее высокоорганизованных.

Все растения, несколько условно, разделены на две группы: низшие растения и высшие растения. Такое противопоставление принимается в связи с различиями в общей организации этих двух больших групп растений, но им не придается, однако, значения систематических рангов.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ (THALLOPHYTA)

К низшим, или слоевцовым, растениям относятся бактерии, водоросли, грибы, миксомицеты и лишайники. Тело низших растений не дифференцировано на корень, стебель, лист, не имеет тканей, носит название слоевище, или таллом. Строение слоевища очень разнообразно: от просто устроенного, представленного одной клеткой (бактерии), часто не имеющей отчетливо обособленного ядра, до сложно дифференцированного многоклеточного таллома (бурые водоросли), в котором различают ответвления, напоминающие стебель, листья, корни и другие органы высших растений.

ТИП БАКТЕРИИ (BACTERIOPHYTA)

К бактериям относятся организмы, занимающие обособленное положение в растительном мире; родственные связи бактерий с другими группами растений неясны.

Тело бактерий состоит из одной клетки и имеет форму шарика, палочки, спирали, размеры которых не превышают нескольких микрон. Обычно у них нет обособленного ядра и хлорофилла, лишь немногие содержат особый бактериохлорофилл. Ядерное вещество обычно расположено в клетке диффузно, иногда в виде отдельных компактных образований. Некоторые бактерии имеют жгутики и способны активно передвигаться. При неблагоприятных условиях многие образуют споры: при этом клетка теряет воду, содержимое клетки несколько сжимается и окружается более плотным покровом, чем обычная клеточная оболочка. Споры легко переносятся ветром и водой. Размножаются бактерии делением: через каждые 25—30 мин возникает новое поколение. Если они не отделяются друг от друга, то образуются колониальные формы.

Бактерии встречаются всюду: в воздухе, воде, почве, в горячих источниках и в вечномерзлых почвах, во льдах и сыпучих песках пустыни. Одни бактерии развиваются и питаются за счет готовых органических соединений, другие относятся к сапротифам, многие к паразитам, некоторые синтезируют пищу из свободных элементов или неорганических соединений за счет солнечной или химической энергии, получающейся при некоторых окислительных процессах (хемосинтез). Бактерии участвуют в круговороте многих элементов, из которых строится живая материя: углерода, азота, водорода, кислорода, фосфора, серы и др.

Трупы животных и остатки растений разлагаются и уничтожаются бактериями полностью вплоть до образования углекислого газа, воды и минерального остатка, т. е. до полной минерализации. Бактерии изменяют, разрушают и уничтожают самые разнообразные горные породы: от гранитов до каустобиолитов. Вероятно, не одно местонахождение нефти или угля было ими «съедено» полностью. Но бактерии являются не только разрушителями, но и созидателями, образуя различные горные породы: бурые железняки, известняки, серу и др. Большую пользу бактерии оказывают многим растениям, поселяясь и развиваясь вокруг корней, фиксируя атмосферный азот и переводя его в соединения, усвояемые растениями. Роль бактерий в жизни растений и животных, таким образом, огромна, но в ископаемом состоянии бактерии встречаются крайне редко. Об их геологическом прошлом можно судить главным образом по продуктам их жизнедеятельности. Известняки и железные руды бактериального происхождения известны начиная с архейской эры.

ВОДОРОСЛИ (ALGAE)

Водоросли представляют экологическую, а не систематическую группу растений, объединяющую 10 самостоятельных типов низших растений, общей чертой для которых является преимущественное обитание в водных бассейнах — морских или пресноводных.

Лишь небольшая часть водорослей живет во влажной почве или в сухих местах. Находясь в водной среде, водоросли входят в состав планктона или бентоса, образуя фитопланктон и фитобентос. Водоросли, в отличие от бактерий, грибов и миксомицетов, являются автотрофными организмами. В клетках водорослей присутствуют пластиды, или хроматофоры (носители окраски), существование которых связано с питанием растений. Пластиды имеют разнообразную форму и содержат различно окрашенные пигменты: хлорофилл — зеленый, фикоциан — синий, каротин — желтый и фикоэритрин — красный, обуславливающие окраску водорослей.

Водоросли размножаются простым делением клетки, вегетативным путем (восстановлением всего организма из какой-либо его части), бесполом и половым путем. При бесполом размножении в слоевище водоросли возникают особые вместилища — спорангии, в которых развиваются одноклеточные образования — споры. Различают два типа спор: простые споры — без жгутиков, и так называемые зооспоры — подвижные споры, снабженные жгутиками. Из спор развиваются новые растения.

При половом размножении в особых вместилищах, называемых гаметангиями, развиваются половые клетки, или гаметы; мужские и женские. Гаметы могут быть равной величины — изогамия, или разной величины — гетерогамия; в последнем случае крупные гаметы являются женскими, а мелкие — мужскими. У высших водорослей женская гамета превращается в крупное малоподвижное яйцо, а мужская становится подвижной, снабженной жгутиками — оогамия. У водорослей наблюдается чередование поколений: бесполого и полового (рис. 215). У бесполого поколения — спорофита — образуются споры или зооспоры (последние характерны преимущественно для водных растений); прорастая, они дают новое растение — гаметофит. На гаметофите развиваются гаметангии, заключающие половые клетки. Гаметангии, в которых образуются мужские гаметы, называются антеридии, в которых развивается

яйцеклетка — оогоний. В результате слияния мужской и женской гамет образуется зигота, из которой развивается новое растение — спорофит, и цикл развития начинается снова. Чередование поколений имело огромное значение в эволюции растений, так как обеспечивало обильное и разнообразное потомство. Это чередование характерно для бурых и красных водорослей и всех высших растений.

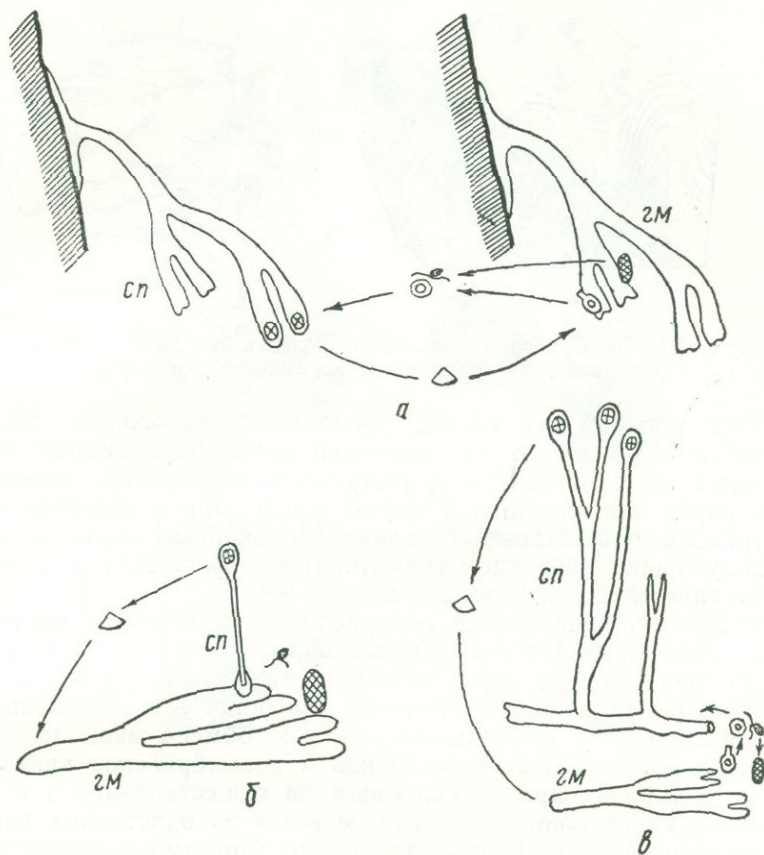


Рис. 215. Схема чередования поколений: а — спорофит (сп) и гаметофит (гм) равных размеров; б — гаметофит больше спорозита; в — спорозит больше гаметофита

Водоросли, как и бактерии, наиболее древние растения. Их представители известны из раннего протерозоя или позднего архея. Они произошли, по-видимому, от каких-то первичных бесцветных гетеротрофных организмов. Из всех известных типов водорослей мы рассмотрим синезеленые, красные, или багряные, диатомовые, золотистые, пиррофитовые, или перидиней, бурые и зеленые.

Тип синезеленые водоросли (Cyanophyta). Синезеленые водоросли — одноклеточные и многоклеточные, растения микроскопических размеров, часто колониальные (рис. 216). Колонии имеют вид лепешек, шаров, пластинок, неразветвленных или ветвящихся нитей, окруженных слизистой оболочкой. Клетки синезеленых водорослей лишены морфологически оформленного ядра и хроматофор. Различная окраска водорослей обуславливается комбинацией различных пигментов: преобладающего фикоциана, хлорофилла, фикоэритрина и каротина.

Синезеленые водоросли размножаются вегетативным, реже бесполом способом, распространены преимущественно в пресных водах; реже в морях, но известны и на суше. Некоторые представители синезеленых водорослей живут во льдах Арктики и Антарктики, в горных ледниках, встречаются в горячих источниках, переносят значительное повышение солености, развиваются в загрязненных водах.

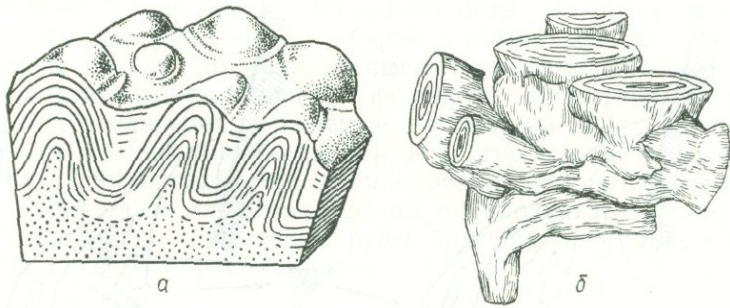


Рис. 216. Тип Cyanophyta; а — схема продольного разреза через строматолит; б — строматолит из позднего докембрия

В слизи колоний вне клеток происходит отложение извести в виде известковой корочки, окутывающей нити. Дерновидные колонии разрастаются по субстрату и формируют водорослевые известковые слоистые корки или желваки. В протерозое и раннем палеозое широко распространены известковые и доломитизированные слоистые образования, получившие название строматолитов (рис. 216) и онколитов, созданные синезелеными водорослями.

По-видимому, синезеленые водоросли были первыми растениями, у которых появились пигменты и возникла способность использовать солнечную энергию при образовании органических питательных веществ. Одновременно с этим возникла способность к отложению карбонатов, являющихся побочным продуктом обмена веществ.

Наличие водорослевых известняков в докембрийское время (протерозой и, возможно, архей) указывает на существование в то время фотосинтезирующих водорослей, скорее всего одноклеточных синезеленых. В кембрии наряду с одноклеточными формами распространены также многоклеточные. В силуре синезеленые водоросли принимали участие в образовании горючих сланцев (кукерсит Эстонии).

Однако в настоящее время оспаривается предположение М. Д. Залесского, что кукерсит создан скоплениями оболочек клеток водоросли *Gloeocapsomorpha*. Принятые ранее за клетки водорослей тельца оказались пустотами, заполненными газом. В современных озерах остатки синезеленых водорослей входят в состав сапропелей, образующихся на дне.

Тип красные, или багряные, водоросли (Rhodophyta). Красные водоросли — многоклеточные сложно устроенные растения, в клетках которых имеются дифференцированное, обособленное ядро и хроматофоры с преобладанием красных и желтых пигментов. Слоевидность красных водорослей имеет разнообразную форму — от простой неветвящейся нити или листовидной и лентовидной пластинки до многочисленных сложно расчлененных ветвей, у которых в результате срастания нитей образуются так называемые ложные ткани, и слоевище оказывается как бы расчлененным на «стебель» и «корни» (рис. 217).

Красные водоросли размножаются вегетативным, бесполом и половым путем; для них характерно чередование поколений. Половой процесс носит ясно выраженный оогамный характер: яйцеклетка неподвижна, а мелкие мужские гаметы — подвижны.

Красные водоросли обитают в морях различных широт и на разной глубине; реже они встречаются в пресных водоемах. Некото-

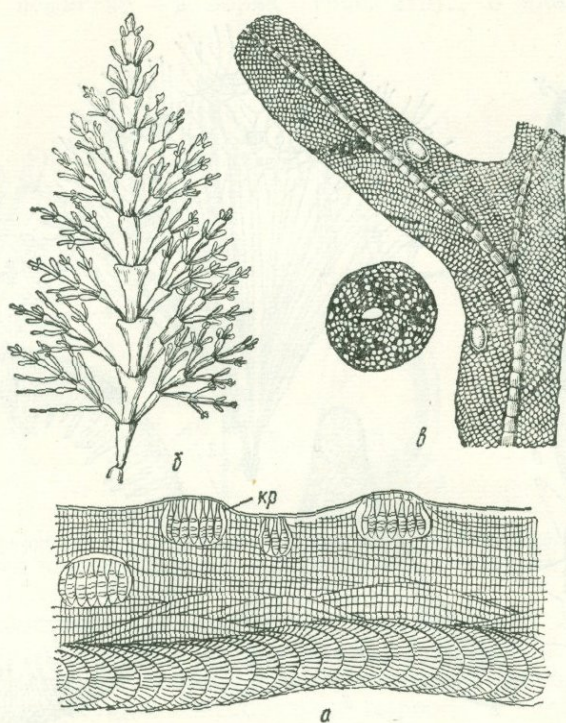


Рис. 217. Тип Rhodophyta: а — современный *Lithothamnium*, поперечный разрез таллома, органы размножения (карпогоны, *kp*) в капсулах; б — *Corallina* (совр.); в — *Ungdarella* (карбон), продольный и поперечный разрезы

рые из них обладают способностью отлагать в стенках клеток карбонат кальция и магния. Слоевище таких водорослей имеет вид известковых корок на раковинах и камнях, шаровидных желваков или кустистых наростов. Известковые скелеты красных водорослей достоверно известны из кембрия.

Некоторые водорослевые остатки из протерозоя предположительно относятся к красным водорослям. Наиболее часты находки красных водорослей в отложениях мезозоя и особенно кайнозоя. Кайнозойские и современные известковые водоросли, обитающие в тропических морях, принимают участие в постройке коралловых рифов.

Тип диатомовые водоросли (Bacillariophyta, или Diatomeae). Диатомовые водоросли — мельчайшие одноклеточные растения, живущие обычно одиночно, реже соединенные в микроскопические колонии, имеющие вид цепочек, нитей, шаров, кустиков. Внутри клетки находятся обособленное ядро и различные пигменты: хлорофилл, ка-

ротин и золотисто-желтый диатомин. Клетка имеет пектиновую оболочку, тесно прилегающую к наружному панцирю, который состоит из кремнезема; он тонкий, легкий, пронизан порами. Панцирь слагается из двух половинок — створок, прикрывающих одна другую. Створки диатомовых могут иметь радиальное строение (округлое, треугольное, звездчатое) или двустороннесимметричное (удлиненноовальное, игло-видное) (рис. 218).

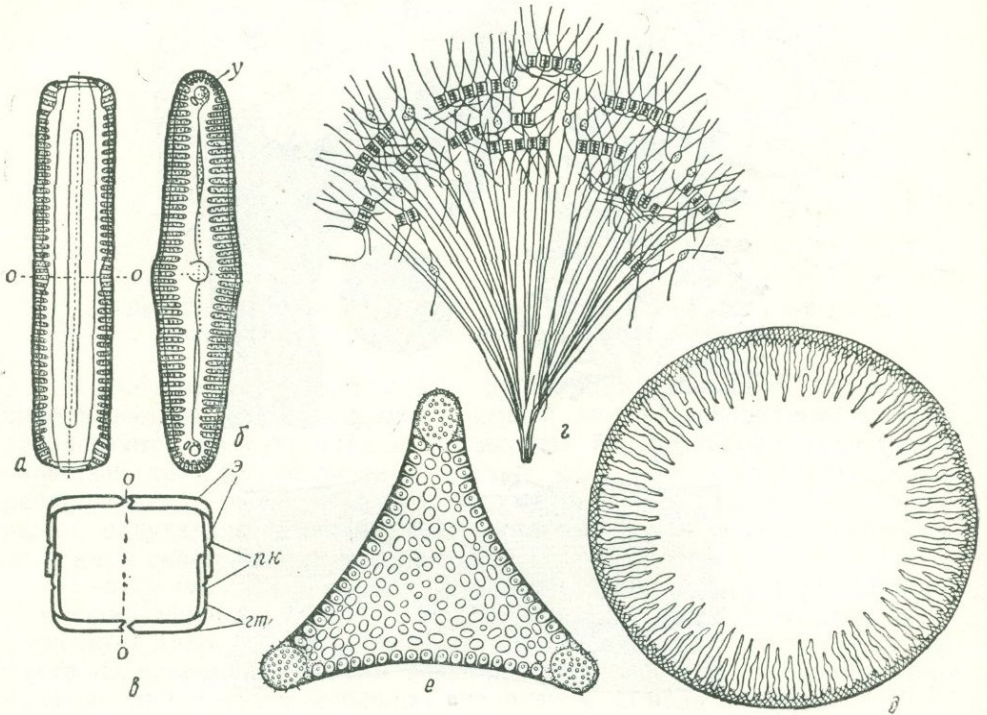


Рис. 218. Тип Diatomeae. Схема строения скелета *Pinnularia* (совр.) *а*—*в*: *а*—вид с пояса, *б*—вид со створки, *в*—в поперечном разрезе; *г*—сложная пучковидная колония *Chaetoceras* (совр.); *д*—*Melosira* (неоген); *е*—*Arachnodiscus* (палеоген); *ст*—гипотека, *нк*—поясковое кольцо, *оо*—морфологическая ось клетки (направление роста), *у*—узелок, *э*—эпитека

Диатомовые водоросли размножаются бесполом и половым путем. При бесполом размножении протопласт диатомовых делится пополам, створки раздвигаются, и из каждой половинки возникает новая особь. Первоначальные размеры клеток восстанавливаются образованием особых спор роста. Диатомеи населяют пресные, солоноватые и морские водоемы различных широт. Большинство из них ведет планктонный образ жизни (фитопланктон), часть (особенно колонияльные формы) входит в состав бентоса. В настоящее время морские диатомовые водоросли распространены главным образом в приполярной и умеренной зонах обоих полушарий, их многочисленные панцири встречаются в пресноводных и морских отложениях, иногда нацело составляют некоторые типы пород: диатомиты, трепелы, опоки.

Диатомовые водоросли появляются в юрском периоде и существуют до настоящего времени. В мезозое и палеогене преобладают формы радиального, в неогене и антропогене — двустороннесимметричного строения. Диатомеи широко используются при стратиграфических исследованиях кайнозоя (диатомовый анализ). Они чувствительны к

степени солености воды, являются хорошими показателями физико-химического режима водоемов и могут быть использованы при выяснении вопросов происхождения и возраста осадков.

Тип золотистые водоросли (Chrysophyta). К золотистым водорослям относятся преимущественно одноклеточные колониальные растения, обитающие главным образом в пресных континентальных водоемах и лишь немногие — в морях (рис. 219). В пластидах кроме

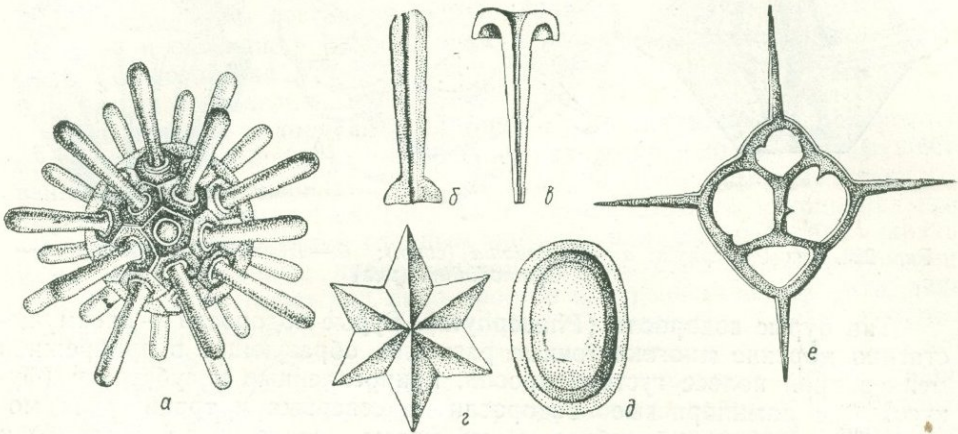


Рис. 219. Тип Chrysophyta; а — д — кокколитовые: а — *Umbilicosphaera* (совр.), б — д — формы известковых пластинок панциря; е — кремневые жгутиковые, *Dictyocha* (совр.)

хлорофилла присутствует золотисто-желтый пигмент. У представителей золотистых водорослей — кокколитофорид оболочка состоит из множества известковых пластинок — кокколитов, имеющих разнообразную форму и несущих своеобразные выросты в виде игл, бокалов, столбиков и т. д. У других представителей: кремневых жгутиковых, обитающих только в морях, — имеется кремневый скелет в виде либо прямой или изогнутой иглы, либо одного или двух колец, соединенных перекладинами.

Золотистые водоросли несут один-два жгутика и размножаются обычно бесполом путем.

В современных морях кокколитофоры принимают участие в накоплении известкового ила, кремневые вместе с диатомовыми — диатомового ила.

В ископаемом состоянии известны с мелового периода.

Тип пиропитовые водоросли (Pyrophyta), или перидиней. К пиропитовым водорослям относятся преимущественно морские, планктонные одноклеточные водоросли овальной или округлой формы (рис. 220). Клетки их покрыты оболочкой, которая состоит из двух неравных половинок, составленных из многочисленных целлюлозных пластинок, образующих панцирь. (Целлюлоза, или клетчатка, принадлежит к углеводам, имеет общий с крахмалом химический состав, но отличается от него более сложным молекулярным строением, большей прочностью и стойкостью.) Пластины могут нести шиповидные выросты. Клетки водорослей содержат хлорофилл и желто-бурый пигмент (пиропитин). Два жгутика выходят наружу через продольную и поперечную борозды, имеющиеся в панцире. Пиропитовые размножаются главным образом бесполом путем — деление надвое.

В ископаемом состоянии пиррофитовые водоросли известны начиная с юрского периода и особенно широко они были распространены в меловом периоде.

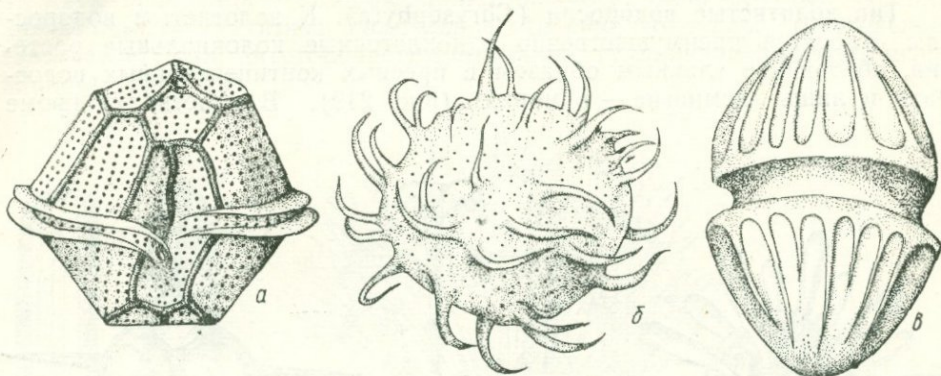


Рис. 220. Тип Pyrophyta: а — *Goniodonia* (совр.); б — *Histrichodium* (мел); в — *Gymnodinium* (мел)

Тип бурые водоросли (Phaeophyta). Бурые водоросли — преимущественно морские многоклеточные растения, образующие в прибрежной мелководной полосе густые заросли, прикрепленные к субстрату (фукусовые и ламинариевые водоросли в северных и тропических морях). Они весьма разнообразны по форме, строению и величине и достигают иногда нескольких десятков метров в длину (рис. 221).



Рис. 221. Тип Phaeophyta; а — *Fucus* (совр.); плп — плавательные пузыри, ск — скафидии — органы размножения; б — *Cystoseira*, остатки таллома из неогена

Слоевище некоторых водорослей многократно дихотомически разветвлено и напоминает высшие растения, обладая своеобразными «корнями», «стеблями», «листьями». В центре слоевища расположены группы клеток, выполняющих функцию проводящих тканей. Окраска

водорослей от оливково-зеленой до коричневой обусловлена наличием бурого, зеленого, красного и других пигментов.

Бурые водоросли размножаются вегетативным, половым и бесполом путем. При бесполом размножении образуются зооспоры, снабженные двумя неравными жгутиками. При половом размножении в гаметангиях возникают гаметы равной или разной величины.

У высших представителей бурых водорослей наблюдается оогамия. При чередовании поколений бесполое и половое поколения живут самостоятельно и могут походить или отличаться друг от друга.

В ископаемом состоянии бурые водоросли встречаются в виде отпечатков и слоевищ в палеогеновых и особенно в неогеновых отложениях. Палеозойские и мезозойские находки бурых водорослей редки и не всегда достоверны.

Тип зеленые водоросли (Chlorophyta). К типу зеленых водорослей относятся разнообразные водоросли, распространенные преимущественно в пресных водоемах, реже в морях и лишь немногие приспособились к наземной жизни (рис. 222). Одноклеточные и колониальные зеленые водоросли ведут главным образом планктонный образ жизни, а их многоклеточные представители — преимущественно прикрепленный. Последние имеют вид либо простой или разветвленной нити, либо более сложно устроенного многослойного слоевища. Среди зеленых водорослей есть представители, у которых слоевище состоит из одной клетки, не разделенной перегородками и содержащей много ядер. Подобное строение наблюдается у сифоновых водорослей, образующих самостоятельный класс в типе зеленых водорослей. Сифоновые

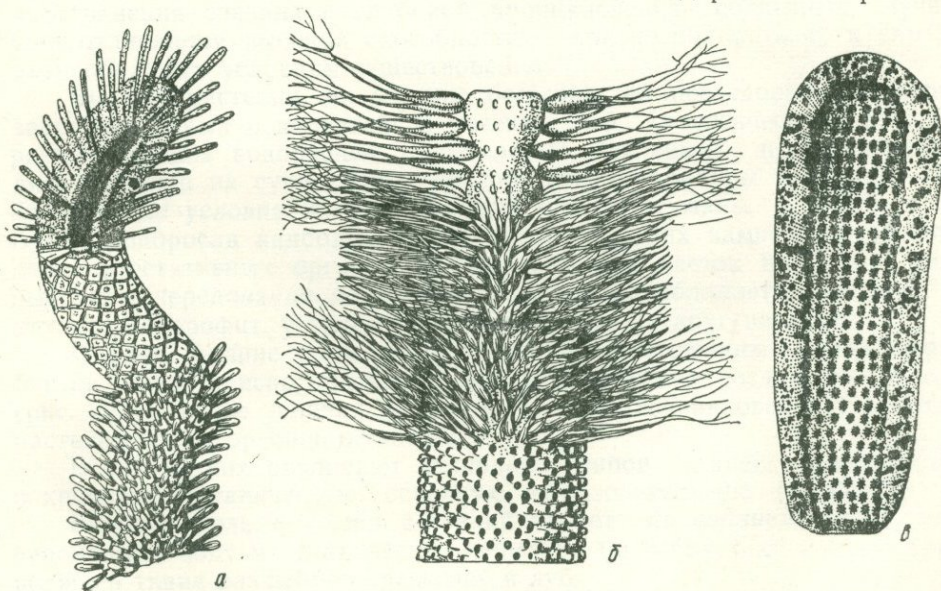


Рис. 222. Тип Chlorophyta; а — *Amgaella* (кембрий); б — *Diplopora* (триас), в — *Dactylopora* (палеоген)

водоросли обладают известковым скелетом, имеющим форму цилиндра, и хорошо сохраняются в ископаемом состоянии.

Хроматофоры клеток зеленых водорослей содержат хлорофилл, каротин и др. Хлорофилл не маскируется другими пигментами, поэтому водоросли окрашены преимущественно в зеленый цвет.

Зеленые водоросли размножаются бесполом, половым, реже вегетативным способом. При бесполом размножении развиваются либо подвижные споры — зооспоры с 1—4 равными жгутиками, либо неподвижные споры. Половой процесс осуществляется различно — чаще изогамно, реже гетерогамно и еще реже оогамно.

Разнообразные остатки зеленых водорослей, обнаруженные в раннем кембрии, позволяют предполагать, что эта группа водорослей возникла в протерозое.

ГРИБЫ, МИКСОМИЦЕТЫ И ЛИШАЙНИКИ

Тип грибы (Fungi). Грибы являются гетеротрофными организмами, использующими для своего питания готовые органические вещества. Они лишены хлорофилла и ведут паразитический или сапрофитный образ жизни. Слоевище грибов состоит из гиф и тонких ветвящихся нитей, совокупность которых носит название мицелий, или грибница.

В ископаемом состоянии встречаются редко и большей частью в виде гиф, плодовых тел, спор или спорангиев.

Тип миксомицеты (Mycetozoa). К этому типу относятся слизистые грибы, представляющие собой голые протоплазматические образования; в ископаемом состоянии практически не известны.

Лишайники (Lichenes) возникли в результате симбиоза грибов и водорослей, в ископаемом состоянии известны только из янтаря палеогена Прибалтики.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (СОРМОРНУТА)

Высшие растения — широко распространенные и наиболее высоко организованные многоклеточные растения. От низших растений они отличаются наличием стебля, листьев и корня, наличием дифференцированных тканей, особого сосудисто-проводящего пучка — стелы и многоклеточного органа размножения — архегония, в толще ткани которого скрыта яйцеклетка.

Высшие растения обитают преимущественно на суше, небольшая их часть живет в пресных водах и в морях, причем глубина их распространения связана с глубиной проникновения солнечных лучей. Они отличаются высокой способностью приспосабливаться к самым разнообразным условиям существования.

Высшие растения, по мнению большинства исследователей, произошли от бурых водорослей. В течение всей геологической истории разные группы водорослей (синезеленые, зеленые) приспосабливались к жизни на суше. Этому способствовали приливы и отливы, амфибиальные условия жизни, влажный климат, туманы, дожди и т. д. Бурые водоросли наиболее организованные, у них намечается обособление вегетативных органов, дифференциация клеток на ткани, разные типы чередования поколений: у одних преобладает гаметофит, у других — спорофит, у третьих поколения похожи друг на друга.

Первые высшие растения в процессе естественного отбора выработали новые приспособления к жизни в условиях воздушной среды (рис. 223). Новые условия жизни обусловили возникновение у высших растений новых органов и тканей.

В теле у них различают несколько типов тканей: проводящую, покровную, механическую, основную, образовательную (камбий).

Важную роль в жизни растений играет *проводящая ткань*: она перемещает воду и органические вещества по всему растению. В проводящей ткани различают древесину и луб.

Древесина, или ксилема, состоит из сильно вытянутых клеток — трахеид или из сосудов — особых трубок, образованных слиянием нескольких трахеид (сосуды развиты только у покрытосеменных). Стенки трахеид и сосудов для увеличения прочности пропитываются особым древесным веществом — лигнином, вследствие чего они теряют свою эластичность. В отдельных местах стенки трахеид утолщены; эти утолщения расположены кольцами или по спирали. Вода с растворенными в ней минеральными солями (восходящий ток) подается из корней к листьям по трахеидам или сосудам.

В трахеидах она поступает из одной клетки в другую между утолщениями или через особые поры.

Луб, или флоэма, состоит из вытянутых трубок, разделенных ситовидными пластинками. Последние могут быть расположены горизонтально или наклонно. По этим трубкам из клетки в клетку, от листьев в разные части растения передвигаются органические растворы (нисходящий ток).

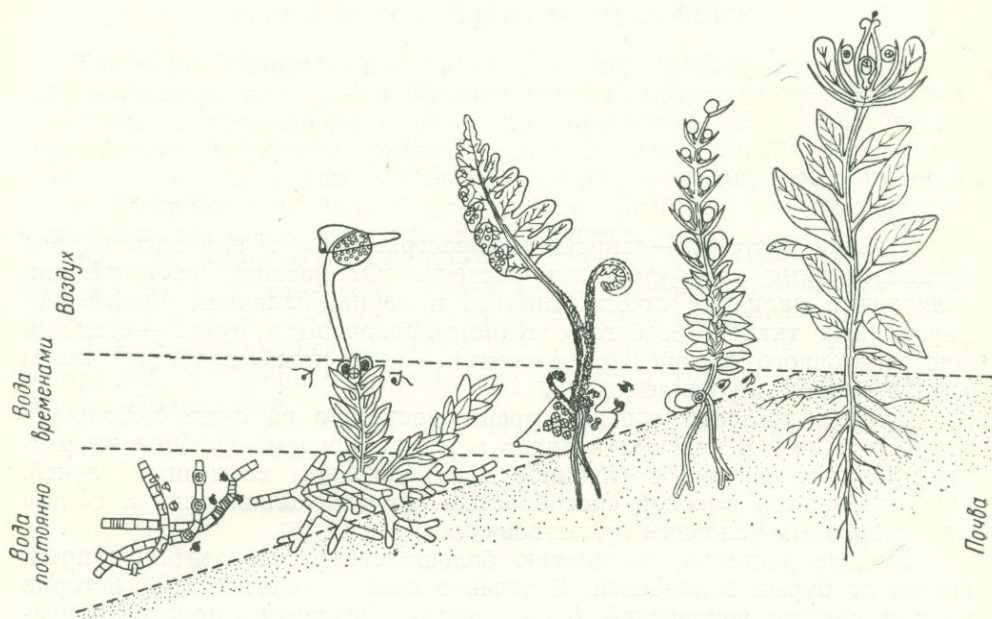


Рис. 223. Выход растений на сушу (предполагаемая схема)

В осевых органах высших растений древесина и луб расположены в виде одного или нескольких тяжей, окруженных внутренней корой, образующих сосудисто-проводящий пучок, или стелу (рис. 224). Различают несколько типов стел: протостела, сифоностела, эвстела, атактостела, артростела и диктиостела.

Наиболее древним примитивным типом стелы является протостела, состоящая из ксилемы, окруженной флоэмой (у псилофитовидных). Сифоностела отличается от протостелы наличием в центре ксилемы центральной сердцевины (у плауновидных). Если кольцо ксилемы и флоэмы, которое наблюдается у сифоностелы, не остается сплошным, а разделяется на отдельные сегменты, то стела оказывается разбитой на ряд отдельных пучков, расположенных по кругу и окруженных кольцом внутренней коры. Такая стела называется эвстелой. Она характерна для хвойных и двудольных покрытосеменных. Если проводящие пучки располагаются не по кругу, а рассеянно в сердцевине и коре по всему стеблю — возникает атактостела (а — отрицание, тактос — порядок). Атактостела содержит закрытые пучки (см. ниже) и характерна для многих однодольных покрытосеменных. У членистостебельных каждый проводящий пучок окружен собственной внутренней корой и внешне несколько напоминает эвстелу. Такую стелу называют артростелой. У папоротников стела состоит из отдельных пучков, расположенных по

кругу, с ксилемой, окруженной флоэмой и внутренней корой. Такая стела получила название диктиостела. В ней пучки никогда не сливаются в сплошной цилиндр, а образуют сеть с пучками, отходящими в ветви и листья.

Покровная ткань защищает растение от влияния неблагоприятных внешних воздействий — излишнего испарения, колебания температуры,

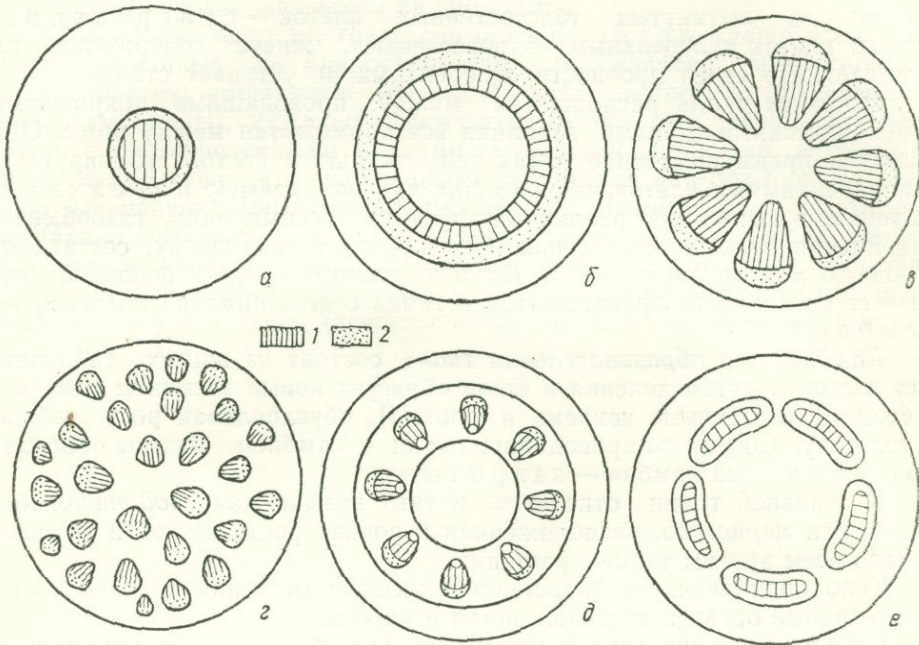


Рис. 224. Строение стелы: а — протостела, б — сифоностела, в — эвстела, г — атактостела, д — арктостела, е — диктиостела; 1 — ксилема, 2 — флоэма

механических повреждений и т. д. К покровным тканям относятся кожица и пробка. Кожица, или эпидермис, состоит из одного или нескольких слоев живых, способных к делению клеток, покрывающих растения снаружи. Наружные стенки клеток утолщены и очень часто несут разнообразные выросты, волоски и обычно покрыты кутикулой, или надкожицей, непроницаемой для воды и газов и защищающей растение от испарения. Кожица может выделять восковой налет толщиной до 5 мм (у некоторых пальм). Среди клеток эпидермиса расположены устьица — щелевидные отверстия, окаймленные замыкающими клетками, способными изменять размеры щели. Устьица служат для регулирования газообмена и испарения воды. Кутикула обладает большой прочностью и хорошо сохраняется в ископаемом состоянии. Изучение строения кутикулы, формы устьиц, типов выростов и волосков используется при определении ископаемых остатков растений.

Пробка является очень распространенной покровной тканью и на молодых стеблях очень быстро замещает кожицу. Только на листьях кожица сохраняется в течение всего их существования. Пробка образуется в результате деятельности особой образовательной ткани — пробкового камбия, откладывающего внутрь обыкновенные округленные клетки с хлорофилловыми зернами, а наружу — таблитчатые клетки, плотно прилегающие друг к другу. Оболочка этих клеток

пропитывается особым веществом, близким к воску, и непроницаема для воды и газов. Клетки пробки состоят из мертвой ткани. Пробка, как и кутикула, хорошо сохраняется в ископаемом состоянии.

Механическая ткань в растении играет огромную роль, сообщая ему прочность и способность сопротивляться изгибу и разрыву, противодействовать ветру, дождю, снегу, а также тяжести ветвей, листьев, плодов. Механическая ткань расположена в коре или древесине и состоит из вытянутых толстостенных клеток — склеренхимы. Стенки клеток склеренхимы одревесневают, живое содержимое их отмирает. По своей прочности склеренхима не уступает стали.

Основная ткань расположена между проводящими, покровными и механическими тканями, заполняя все промежутки между ними. Она является преимущественно питающей тканью и состоит из округлых или паренхимных клеток, образующих так называемую паренхиму. Паренхима выполняет различные функции: ассимиляции, газообмена, накопления запасов, выделения. Она образует сердцевину, составляет основную мякоть листа и т. д. Одно из важных свойств основной ткани — ее способность превращаться в ткань с делящимися клетками — камбий.

Камбий, или *образовательная ткань*, состоит из живых таблитчатых клеток и путем деления в стеле образует новые элементы ксилемы и флоэмы (вторичные ксилема и флоэма), обуславливая рост стеблей в толщину. Сосудисто-проводящие пучки с камбием называются открытыми, без камбия — закрытыми.

К основной ткани относится и так называемая *родоначальная ткань*, или *меристела*, расположенная в почках роста ветвей и дающая начало всем другим тканям растения.

Тело подавляющего большинства высших растений расчленено на вегетативные органы: стебель, листья и корень.

Стебель, как осевой орган, морфологически и функционально связывает между собой основные органы растения — корень и листья. Он имеет радиальное строение, способен к ветвлению и обладает верхушечным ростом. В зависимости от величины и особенностей строения стебля различают деревья, кустарники и травы. Деревья — крупные растения с развитыми многочисленными стеблями и главным стволом, несущим крону листьев. Обычно наблюдается вторичный рост в толщину. У кустарников главный ствол отсутствует или слабо выражен, ветвление начинается у поверхности земли; высота обычно не превышает 4—6 м. У трав наземные стебли отмирают в конце вегетативного периода.

Листья служат специальными органами фотосинтеза, газообмена и испарения, а также хранилищем запасных веществ.

Корень развился из корневищеподобных веточек и принял на себя функции прикрепления растения, поглощения и доставки растению воды и растворенных в ней минеральных солей; он являетсяместилищем запасных питательных веществ и т. д. Корни, развивающиеся из стеблей и листьев, называются придаточными.

Высшие растения, так же как и низшие, размножаются вегетативным, бесполом и половым путем. Вегетативное размножение заключается в развитии нового растения из какой-либо его части; в основе этого процесса лежит способность растения к регенерации, или возрождению. Растение может размножаться корневищами, луковицами, клубнями, придаточными почками или путем отделения молодых побегов (побег — часть стебля с листьями).

Для высших растений характерно чередование поколений: полово-

го — гаметофита и бесполого — спорофита, причем у всех растений, за исключением моховидных, спорофит преобладает над гаметофитом (см. рис. 215).

Спорофиты являются самостоятельными крупными растениями, которые мы привыкли видеть вокруг себя (ель, сосна, дуб, осока, пальмы); гаметофиты, наоборот, редуцированы до маленького невзрачного растеньица (до 2 см) или потерявшего самостоятельность образования, развивающегося на спорофите.

Спорофиты несут многоклеточные спорангии, чаще всего дифференцированные на микроспорангии, заключающие микроспоры, и мегаспорангии, вмещающие мегаспоры. Из микроспор развиваются микрогаметофиты, мужские гаметофиты, на которых возникают антеридии с многочисленными мелкими мужскими гаметами, лишенными питательных веществ и снабженными жгутиками или без них. Из мегаспор развиваются мегagamетофиты, женские гаметофиты, на которых возникают архегонии с женской гаметой (яйцеклеткой). После слияния мужской и женской гамет развивается бесполое поколение спорофит.

Высшие растения разделены на пять типов: псилофитовидные, моховидные, плауновидные, членистостебельные и папоротниковидные.

ТИП ПСИЛОФИТОВИДНЫЕ (PSILOPSIDA)

Псилофитовидные — первые известные в геологической истории наземные растения (рис. 225). Росли они преимущественно в болотистых местах. Некоторые представители псилофитовидных частично были погружены в воду, причем спорангии располагались над водой. От горизонтального подземного стебля (корневища) отходили вертикальные или стелющиеся побеги. У всех псилофитовидных побеги многократно дважды (дихотомически) ветвились. Дихотомическое ветвление является наиболее примитивным способом ветвления и особенно характерно для псилофитовидных. У одних псилофитовидных побеги были голые, у других покрыты зачаточными «листьями», или шипами, представляющими собой выросты поверхностных тканей побегов. От корневища отходили одноклеточные образования — ризоиды, выполнявшие функцию корней. Внутри побегов находилась сравнительно слабо развитая проводящая система, представленная протостелой. В центре протостелы располагалась ксилема, состоящая из трахейд, по периферии она была окружена флоэмой, построенной из тонкостенных удлинённых клеток. У некоторых псилофитовидных в нижней части стебля имела сердцевина (сифоностела). Стела была окружена корой. Снаружи стебель был покрыт плотной кожицей, на которой находились устьица.

На концах воздушных побегов помещались одиночные спорангии, состоявшие из нескольких слоев тонкостенных клеток. Споры были собраны в тетрады (по четыре). У одного из представителей псилофитовидных спорангии напоминали строение спорангия сфагновых мхов. В его осевой части находилась колонка, представляющая собой продолжение флоэмы. Гаметофит псилофитовидных неизвестен. Они произошли, по-видимому, от бурых водорослей и по своей организации еще во многом напоминают их. Псилофитовидные появились в силуре, были широко распространены в раннем и среднем девоне и, по-видимому, полностью вымерли к началу позднего девона. Они встречаются довольно широко и известны на всех материках. В отдельных местах (Кузбасс) известны листовые угли, образованные кутикулами, стеблей

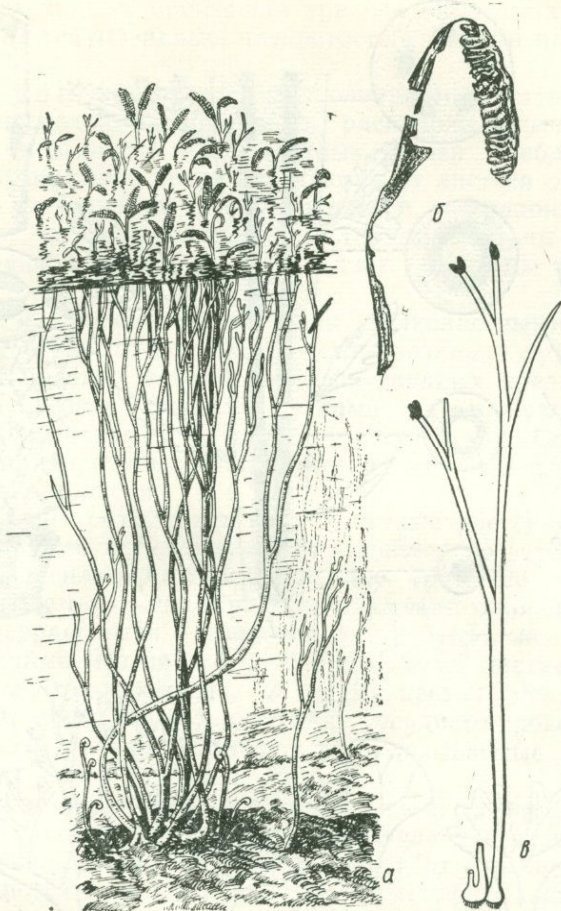


Рис. 225. Тип Psilopsida; а — б — *Protobarinophyton* (девон): а — реконструкция, б — споросный «колосок»; в — *Horneophyton* (ранний и средний девон)

псилофитовидных. Широкой известностью пользуется среднедевонский торфяник в Шотландии, в котором были найдены окремнелые остатки псилофитовидных. Стебли растений находились в вертикальном положении и поднимались на 15—20 см над поверхностью древнего торфяника. Псилофитовидные росли пучками, подобно современному вереску. Все части растений вплоть до спор были пропитаны кремнеземом и оказались доступными для детального изучения. Характерные роды: *Cooksonia* (поздний силур — ранний девон), *Rhynia* (средний девон), *Protobarinophyton* (девон).

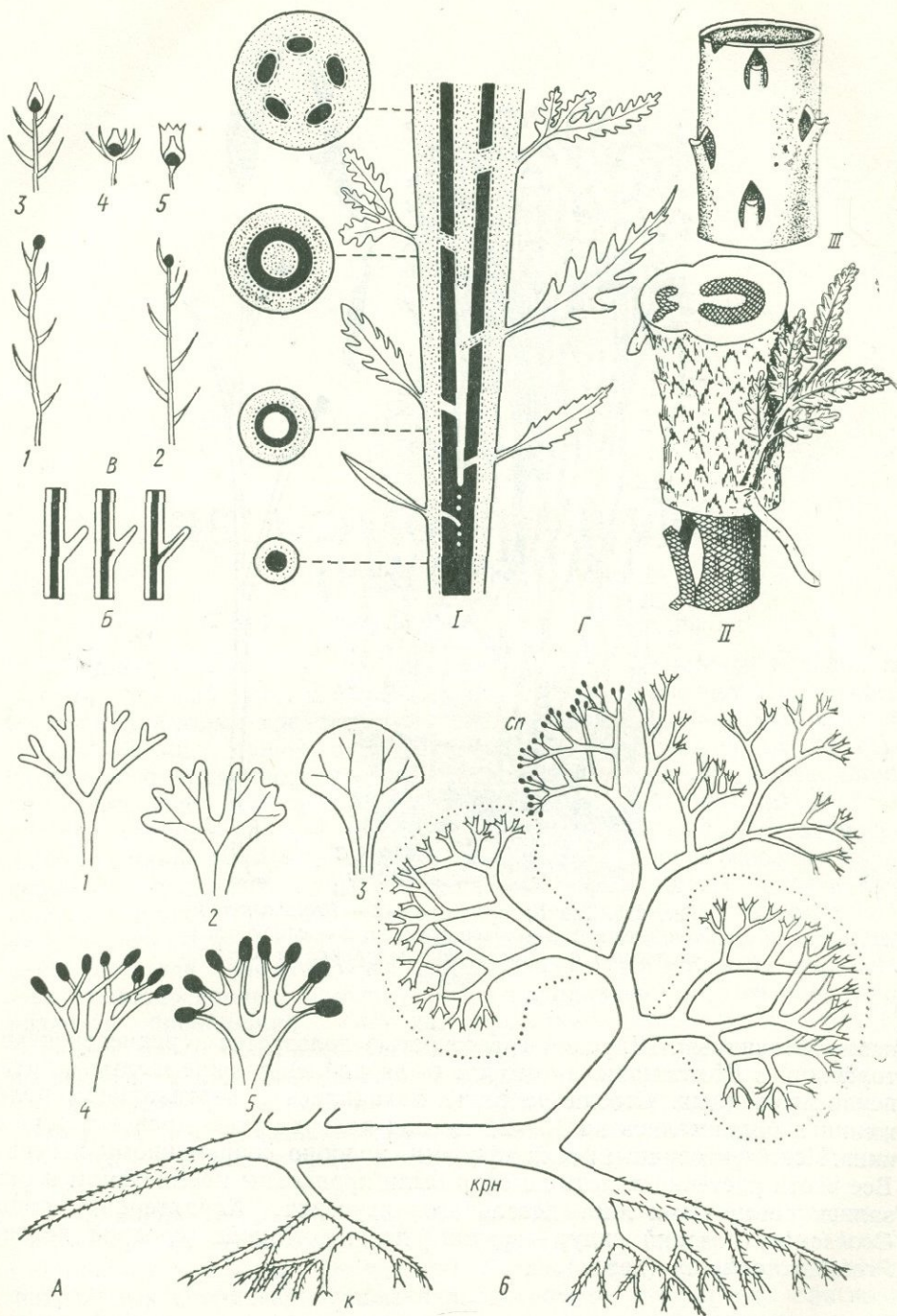


Рис. 226. А — схема строения примитивного папоротника; 1—3 — происхождение пластинки дольки вайи, 4—5 — происхождение спорофиллов, 6 — общий вид папоротника: к — части, из которых возникают корни, крн — первичное корневище, сп — верхушечный спорангий; Б — филлоиды у высших растений; В — происхождение и гомологи семязчатка у голосеменных; Г — строение стелы у современных папоротников: I — продольный и поперечный разрезы через стебель (черным обозначена ксилема, флоэма расположена между пунктиром и ксилемой); II — схема строения стебля папоротника с корнем и вайей; внизу виден листовый прорыв в стеле, III — схема сифоностелы с листовыми прорывами у основания отходящих листьев

От псилофитовидных произошли три основных типа высших сосудистых растений: плауновидные, членистостебельные и папоротниковидные.

Первый тип представлен мелколистными растениями, которые характеризуются мелкими спирально расположенными «листьями», представляющими выросты поверхностных тканей стебля. Эти листья по своему происхождению резко отличаются от листьев остальных высших растений и их называют филоидами. Филлоиды выполняют функцию листьев, но не гомологичны настоящим листьям (рис. 226, Б). Спорангии собраны в шишки (стробилы). От стелы только в ветки отходят сосудисто-проводящие пучки.

Второй тип также представлен мелколистными растениями, но, в отличие от первого типа, листья у них возникли путем своеобразного уплощения боковых веточек псилофитовидных предков и ограничения их роста. Стебель разделен узлами на межузлия, и листья кольцеобразно (мутовками) расположены на узлах. Спорангии расположены на видоизмененных листьях, так называемых споролистиках, и собраны в колоски.

Третий тип объединяет крупнолистные растения с большими листьями, возникшими в результате уплощения не веточек, а целых систем ветвления псилофитовидных предков (рис. 226, А). Спорангии расположены на листьях, но в процессе эволюции одни листья видоизменяются и превращаются в спороносные, другие не изменяются и остаются питающими. Из побега со спороносными листьями возникает вначале шишка голосеменных, а затем цветок покрытосеменных (рис. 226, В). От стелы в листья отходят сосудисто-проводящие пучки и вследствие этого в стеле возникают так называемые листовые прорывы, или лакуны (рис. 226, Г).

Несколько особняком стоят моховидные, которые отличаются от трех вышеперечисленных групп растений слабым развитием проводящей ткани, разнообразием внешнего облика, от слоевища до настоящих стеблей с листьями, и преобладанием гаметофита над спорофитом.

ТИП МОХОВИДНЫЕ (BRYOPSIDA)

Моховидные — мелкие травянистые наземные, реже водные растения (рис. 227). Гаметофит представляет собой либо невысокий стебель, покрытый листьями (собственно мхи), либо дихотомически разветвленное слоевище (печеночники). Моховидные лишены корней и прикрепляются к субстрату ризоидами. Проводящая система в стебле

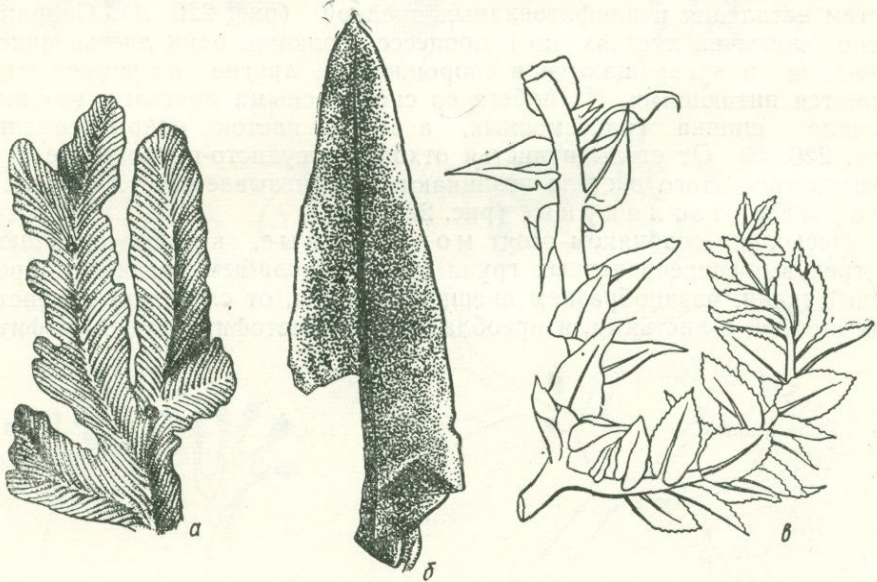


Рис. 227. Тип Bryopsida; а — *Marchantites*, часть таллома печеночного мха (палеоген); б — *Intia* (пермь), лист; в — *Eurhynchium* (неоген), часть стебля листостебельного мха

у собственно мхов развита слабо, у печеночников отсутствует совсем. На стеблях моховидных развиваются архегонии и антеридии. После оплодотворения из яйцеклетки развивается спорофит, представляющий одиночный спорангий на ножке, сидящий на гаметофите. Спорангий имеет сложные приспособления для раскрытия и рассеивания спор.

Моховидные произошли, по-видимому, от псилофитовидных и в своем развитии достигли высокой степени специализации. К высшим растениям они относятся несколько условно.

В ископаемом состоянии остатки моховидных встречаются сравнительно редко. Первые находки известны из отложений карбона.

ТИП ПЛАУНОВИДНЫЕ (LYCOPSIDA)

К плауновидным относятся современные травянистые растения, плаун и селлагинелла, а также многочисленные крупные древовидные растения, господствовавшие в каменноугольном и пермском периодах. Плауновидные — растения с простыми, обычно мелкими филлоидами. Спорангии плауновидных собраны в спороносные шишки, на центральной оси которых расположены споролистки, или спорофиллы. Каждый споролисток состоит из двух частей: горизонтальной, несущей по одному спорангию, и вертикальной, прикрывающей спорангий.

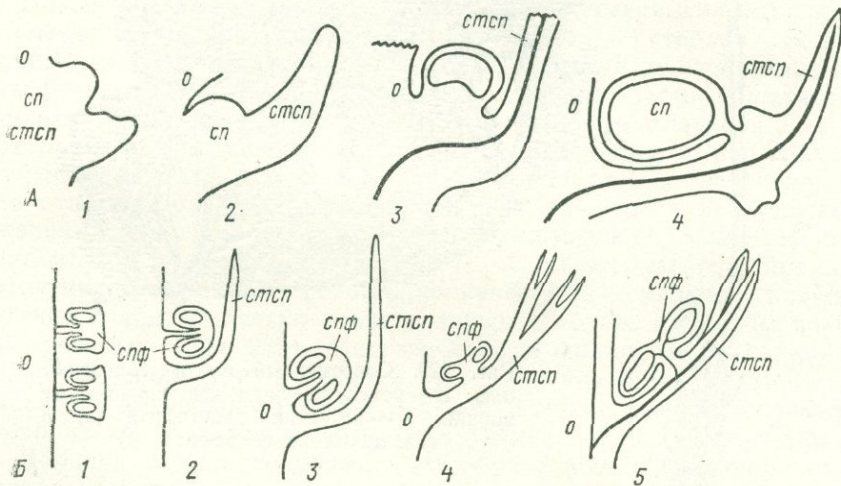


Рис. 228. Схема предполагаемого происхождения спорангиеносных образований у плауновидных *А* и членистостебельных *Б*: *о* — ось спороносного колоска, *сп* — спорангий, *стсп* — стерильный спорангий, *спф* — спорангиефор. Цифры соответствуют последовательным стадиям развития

В процессе развития плауновидных положение спорангия изменялось от бокового (стеблевого) через пазушное к положению спорангия на верхней стороне споролистка (рис. 228).

У всех плауновидных имеются сосудисто-проводящие пучки, построенные по типу протостелы или сифоностелы. Несмотря на общую примитивную организацию проводящей системы, у некоторых (палеозойских) плауновидных был камбий, который обуславливал вторичный

рост стеблей в толщину. Поэтому многие палеозойские плауновидные были крупными деревьями, достигавшими 30—40 м в высоту.

От стелы, образуя в ней веточные прорывы, отходят сосудисто-проводящие пучки в ветви, а не в филлоиды. Настоящие корни отсутствуют, но от подземных частей стеблей, часто дихотомически разветвленных, отходят корневые волоски — ризоиды, выполняющие функцию корней.

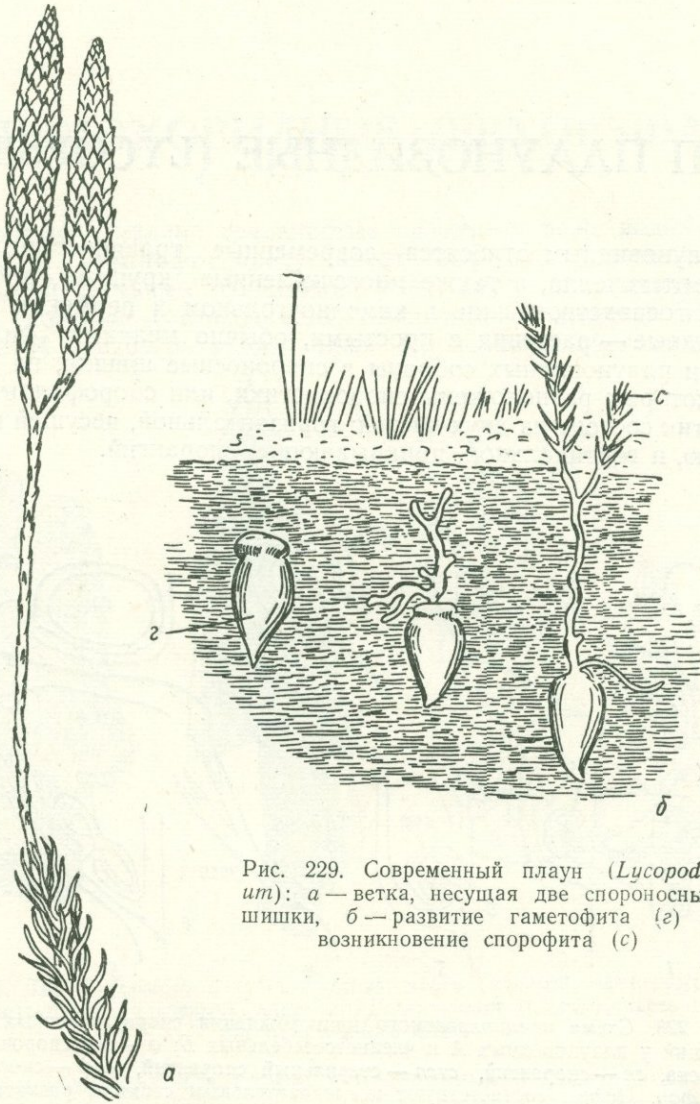


Рис. 229. Современный плаун (*Lycopodium*): а — ветка, несущая две спороносные шишки, б — развитие гаметофита (г) и возникновение спорофита (с)

Для размножения плауновидных характерно чередование полового и бесполого поколений. Рассмотрим это явление на примере современного плауна (рис. 229). Современный плаун — небольшое травянистое растение без вторичного утолщения стебля, с тонкими придаточными корнями. Воздушные побеги покрыты многочисленными простыми, тесно, обычно по спирали расположенными филлоидами с одной жилкой. Спорангии развиваются из группы поверхностных клеток и содержат мелкие споры (около 0,03 мм в диаметре). Они собраны в шишки

и расположены на верхушках главных стеблей или боковых ветвей. Спорангии могут занимать на споролистиках все три вышеотмеченных положения: на оси шишки, в пазухе листа или на его верхней поверхности. После созревания споры высыпаются из спорангия и попадают в почву, где, прорастая, образуют гаметофит. Гаметофит плауна имеет форму клубня или моркови размером 1—2 см. У северных представителей плауна гаметофиты растут медленно и процесс их созревания длится от 6 до 15 лет, у южных, наоборот, растут быстро и созревают в течение одного сезона. Гаметофиты, погруженные целиком в почву, бесцветны, несколько выдающиеся над поверхностью, окрашены в зеленый цвет. На гаметофитах развиваются архегонии, содержащие по одной яйцеклетке, и антеридии, в которых образуются многочисленные мужские половые клетки — гаметы, снабженные двумя жгутиками. После слияния мужских гамет с яйцеклеткой из зиготы развивается зародыш. На первых стадиях развития он питается за счет гаметофита, затем переходит к самостоятельному питанию и развивается в травянистое растение — спорофит с наземными побегами, от основания которых отходят ризоиды. На стеблях спорофита развиваются спорангии, и цикл развития повторяется. У селлагинеллы, в отличие от плауна, спороносные шишки содержат споры двух сортов: крупные, из которых развивается мегагаметофит с архегониями, и мелкие, из которых возникает микрогаметофит с антеридиями. Поэтому селлагинелла относится к разноспоровым растениям.

Плауновидные, по-видимому, произошли от псилофитовидных. Их первые представители были некрупными кустарниковыми растениями (менее 1 м) с дихотомически разветвленным стеблем, покрытым мелкими спирально расположенными филлоидами, и очень напоминали псилофитовых. У основания некоторых листьев к стеблю прикреплялись спорангии, содержащие споры. Эти примитивные плауновидные образуют порядок **барагванатиевых (Baragwanathiales, рис. 230, в—г)**, известный с силура до девона. К барагванатиевым, вероятно, могут быть отнесены растения, остатки которых найдены в кембрийских отложениях Сибири, описанные А. Н. Криштофовичем под названием *Aldanophyton* («алданское растение»). В начале девона появляются **протолепидодендровые (Protolpidodendrales)** — мелкие травянистые растения с дихотомически разветвленным стеблем, имеющим трехлучевую древесину (рис. 230). Многочисленные филлоиды на концах были раздвоены; спорангии, в отличие от спорангиев барагванатиевых, располагались на верхней стороне листьев. В конце девона получают распространение лепидодендровые, образующие очень важный порядок.

Порядок лепидодендровые (Lepidodendrales). Этот порядок объединяет древесные растения разных размеров, от мелких до очень крупных (рис. 231). У большинства деревьев ствол вверху дихотомически разветвлен и покрыт рубцами от оснований опавших филлоидов или шишек; реже ствол гладкий.

В отличие от многих растений, ствол лепидодендровых имел очень тонкий сосудисто-проводящий цилиндр, построенный по типу простелы или сифоностелы, и очень толстый слой коры, что, возможно, явилось причиной их гибели в конце палеозоя. Стела составляет 10—15% поперечного сечения ствола и выполняет только проводящую функцию. Между древесиной и лубом расположен камбий. Кора имеет сложное строение и состоит из нескольких слоев. Она выполняла в основном опорную функцию. Между корой и сосудисто-проводящим пучком расположена воздухоносная полость, выполненная нежной паренхимной тканью. В целом ствол лепидодендровых напо-

минает систему нескольких вставленных друг в друга полых труб; за стелой следует воздухоносная полость и затем несколько слоев коры, укрепленных механической тканью. Прочность таких стволов, достигавших в высоту 30—40 м, была очень велика. На вершине ствола

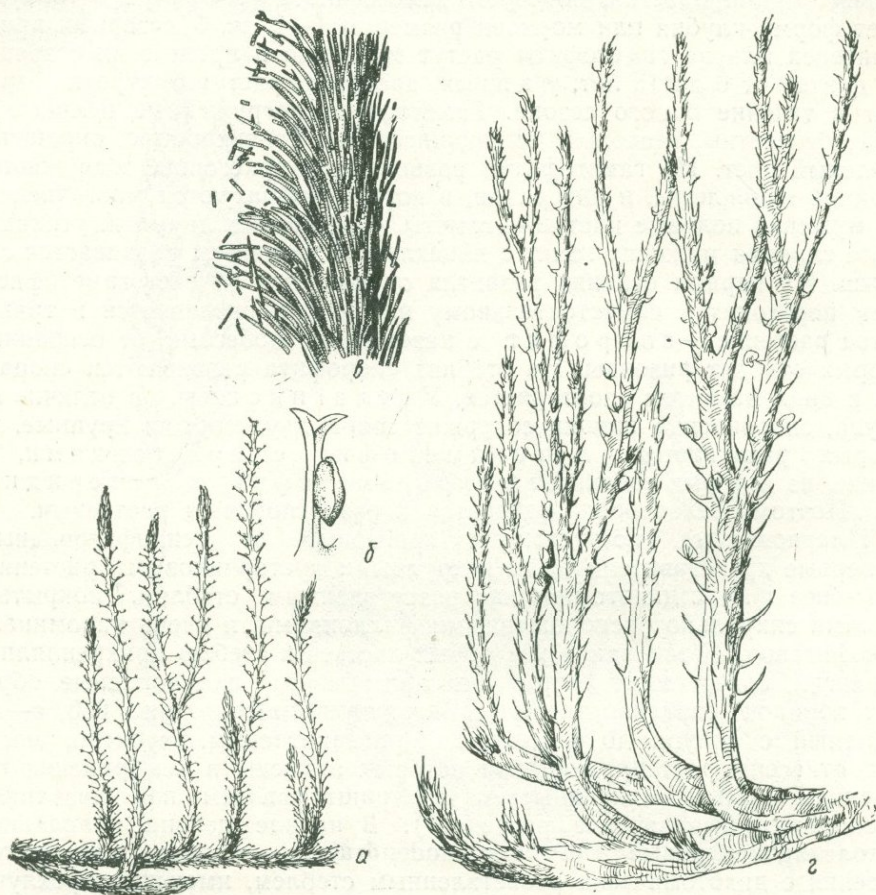


Рис. 230. Порядки Protolipododendrales (а—б) и Varagwanathiales (в—г): а — *Protolipododendron* (ранний и средний девон), реконструкция; б — положение спорангия; в — *Varagwanathia* (поздний силур); г — *Drepanophycus* (девон), реконструкция

располагалась крона филлоидов, сидящих на дихотомически расходящихся ветвях. Филлоиды располагались по спирали на наружном слое коры. По форме они были линейными, мечевидными или шиловидными (от 1 до 50 см в длину) с одной продольной жилкой, с устьицами на нижней стороне. После отпадения филлоидов на коре оставались листовые рубцы разнообразной формы: круглой, ромбической, многоугольной. У лепидодендронов (*Lepidodendron*) листовые рубцы расположены на небольших возвышениях, так называемых листовых подушках, у сигиллярии (*Sigillaria*) — прямо на гладкой коре или на ее продольных ребрах. Листовые подушки имеют ромбическую форму и вытянуты по вертикали или по горизонтали. Листовой рубец располагается на верхней или на нижней части листовой подушки. В середине листового рубца находится след сосудисто-проводящего пучка, по бокам

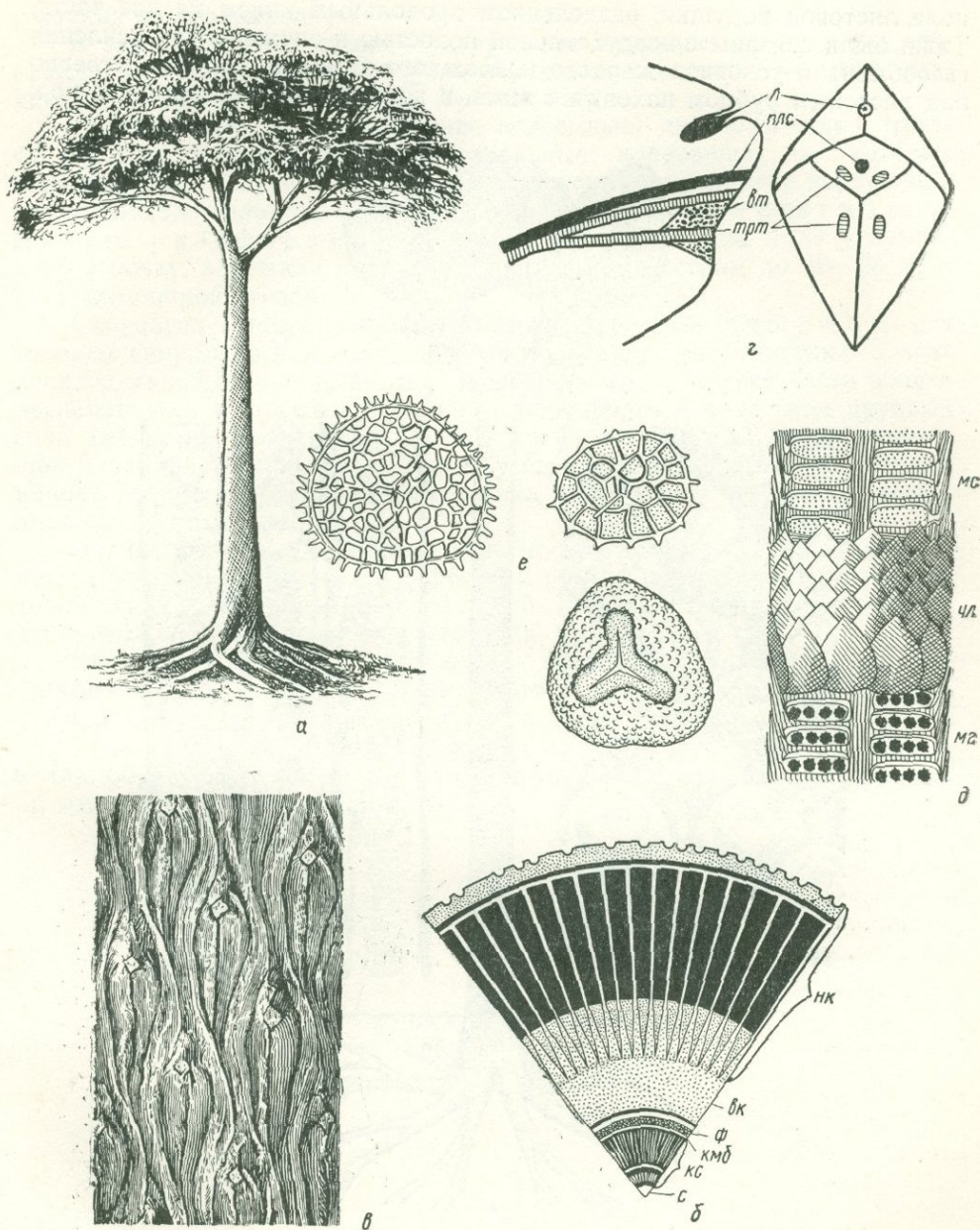


Рис. 231. Порядок Lepidodendrales; *Lepidodendron* (карбон): а — реконструкция, б — строение стебля, в — отпечаток коры, г — строение листовой подушки, д — продольный разрез через шишку, е — споры: вк — внутренняя кора, вт — воздухоносная ткань, мс — мегаспоры, мк — камбий, кс — ксилема, л — ямка с язычком, мг — мегаспоры, нк — наружная кора, пмс — пучок листового следа, с — сердцевина, трт — тяжи транспирационной ткани, ф — флоэма, чл — чешуйчатые листья — спорофиллоиды

которого расположены два следа тяжей воздухоносной ткани, идущих в лист; два следа других таких же тяжей расположены на нижнем поле листовой подушки, разделенном продольным килем на две части. Тяжи были связаны с воздухоносной полостью и служили для усиления газообмена в условиях жаркого и влажного климата. Непосредственно над листовым рубцом находится ямка, в которой помещается язычок

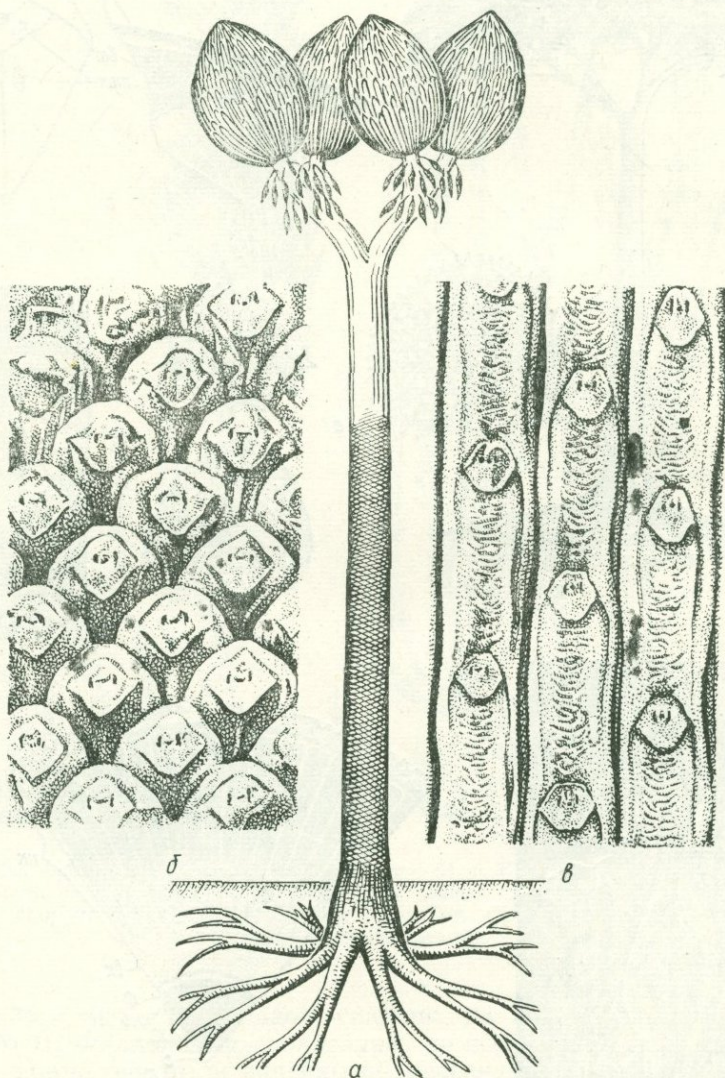


Рис. 232. Порядок Lepidodendrales; *Sigillaria* (карбон — ранняя пермь): *а* — реконструкция, *б* — *в* — отпечатки коры с листовыми рубцами

(лигула). Функциональное значение язычка недостаточно ясно. Одни исследователи считают, что он играл некоторую роль в сохранении запаса влаги и ее накопления во время дождей; другие, — что язычок являлся особым секреторным органом, способствовавшим росту молодого листа.

Вместе с ростом ствола в толщину увеличивались в размерах и листовые подушки. Наружные слои коры у лепидодендровых с ростом растения не сбрасывались.

В зависимости от степени разрушения наружных слоев коры возникали различные формы сохранности стволов, описываемые под различными названиями (*Bergeria*, *Knorria* и др.).

Нижние части стволов (обычно подземные) дихотомически ветвятся, образуя толстые, почти горизонтальные корневища, от которых вниз отходили мелкие спирально расположенные корни. Эти корневища, выполняющие роль подставок для корней, называют стигмариями, или ризофорами (корненосцами). Стигмарию мало углублялись в почву, занимали большую площадь, диаметром до 20—25 м, и служили опорой ствола.

Спорангии лепидодендровых были собраны в шишки, на оси которых спирально или мутовками располагались споролистики. У всех лепидодендровых шишки были разноспоровыми. В нижней части шишек располагались мегаспорангии с небольшим количеством крупных спор (мегаспор), в верхней части — микроспорангии, содержащие множество микроспор. По своему строению эти шишки напоминали шишки современных селлагинелл и цикл чередования поколений, по-видимому, был сходным.

Лепидодендровые появились в позднем девоне, играли большую роль в растительном покрове карбона и ранней перми, особенно в лесах тропических и субтропических областей. В конце перми все лепидодендровые, за исключением одного рода, вымирают.

Характерные роды: *Lepidodendron* (карбон), *Sigillaria*, рис. 232 (карбон — ранняя пермь), *Lepidophloios* (карбон — пермь), *Ulodendron* (карбон), *Bothrodendron* (карбон), *Pleuromeia* (триас).

В мезозое и кайнозое продолжали существовать плаун и селлагинелла, образующие порядки *Lycopodiales* и *Selaginellales*, представители которых дожили до наших дней.

ТИП ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ (SPHENOPSIDA)

Членистостебельные — травянистые (современный хвощ) и древесные растения, палеозойские представители которых достигали в высоту 20—30 м и внешне напоминали современные хвощи. Характерной особенностью всех членистостебельных является разделение стебля узлами на отдельные части: междоузлия и мутовчатое расположение листьев, развитых на узлах. Листья членистостебельных возникли из небольших боковых веточек псилофитовидных и являются настоящими листьями. Они бывают простые, однонервные, ланцетные, клиновидные, у древних представителей дихотомически разветвленные. Листья в мутовках сростаются своими основаниями полностью или частично. Травянистые стебли и крупные стволы членистостебельных отходят от подземного горизонтального корневища. Кора стеблей гладкая или ребристая, причем ребра соседних междоузлий у большинства представителей чередуются. Внутри стебля хорошо развита сердцевина; обычно она с возрастом разрушается и стебель становится полым.

Спорангии собраны в небольшие колоски или шишки, расположенные на особых спороносных ветках.

Членистостебельные произошли от псилофитовидных в начале девона. Наиболее примитивные первые членистостебельные объединяются в **порядок гиениевых (Hueniales)**, рис. 233. Они были небольшими растениями с дихотомически разветвленным побегом, слабочленистым или закономерно расчлененным на узлы и междоузлия. Листья располагались мутовками и представляли собой промежуточные образования между боковыми дихотомически разветвленными веточками псилофитовидных и типичными листьями остальных членистостебельных. В верхней части стеблей располагались листья, на концах которых сидели по 2—3 спорангия, образуя рыхлый колосок. Характерные роды: *Huenia* (средний девон), *Calamophyton* (средний девон). От гиениевых в позднем девоне произошли клинолистниковые и каламитовые.

Порядок клинолистниковые (Sphenophyllales). Клинolistниковые — небольшие травянистые растения типа лиан с тонким длинным, обычно ветвистым стеблем, опиравшимся, по-видимому, на разные древовидные растения (см. рис. 233). Стебель членистый, продольноребристый, с ребрами, противопоставленными в соседних междоузлиях. Листья

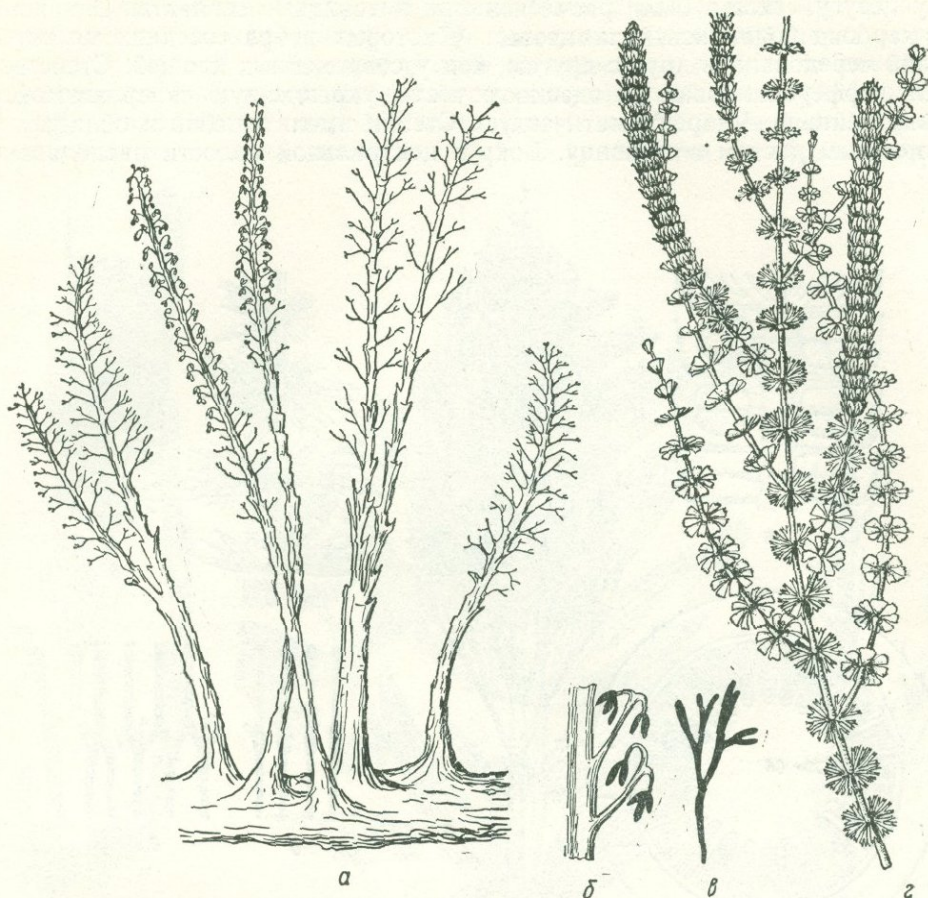


Рис. 233. Порядок Huetiales (а—в) и Sphenophyllales (г): а — реконструкция *Huetia* (средний девон); б — часть стебля со спорангиями; в — стерильные листья; г — *Sphenophyllum* (карбон — пермь), реконструкция

клиновидной формы, цельные или дихотомически разветвленные, располагались мутовками в числе, обычно кратном трем. Проводящая система имела в центре стебля трехлучевую древесину (ксилему), между лучами которой располагались участки дуба (флоэмы). Вокруг этого пучка находился камбий, обуславливавший вторичный рост стебля в толщину. Стробилы достигали 10 см в длину и имели вид колосков, на членистой оси которых сидели мутовки споролистиков и мутовки стерильных листиков, причем спорангии иногда оказывались сидящими на верхней стороне или у основания споролистика. Строение колосков клинолистников гораздо разнообразнее их вегетативных органов (рис. 233).

Клинолистниковые появились в позднем девоне, достигли расцвета в позднем карбоне и ранней перми и вымерли в триасе.

Характерный род: *Sphenophyllum* (карбон — пермь).

Порядок каламитовые (Calamitales). Каламитовые — крупные древовидные растения, напоминающие гигантские хвощи (рис. 234). У ранних представителей каламитовых (поздний девон — ранний карбон) ребра не чередовались в междоузлиях, а служили продолжением

друг другу. Листья были расчленены на нитевидные сегменты. В начале карбона появились каламитовые, у которых ребра соседних междоузлий чередовались друг с другом, как у современных хвощей. Стебель был дифференцирован на внешнюю часть, укрепленную склеренхимой, и внутреннюю — паренхиматическую. Стебли имели камбий и обладали вторичным ростом в толщину. Вокруг центральной полости располага-

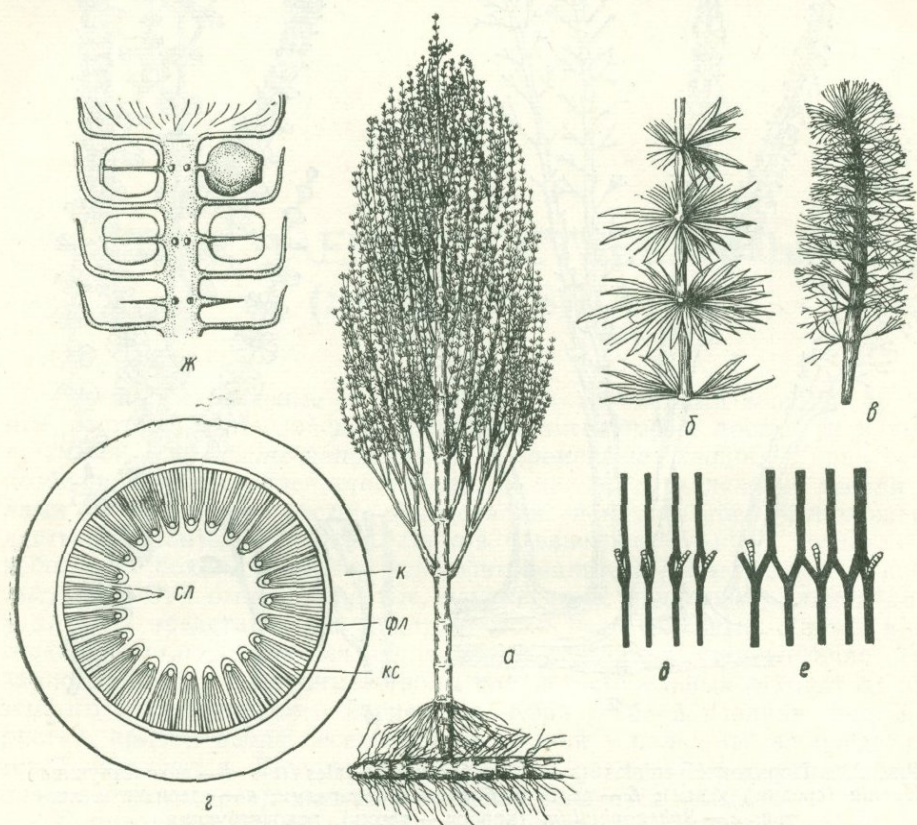


Рис. 234. Порядок Calamitales; а — *Calamites* (карбон), реконструкция; б — побег каламита с листьями типа *Annularia*; в — *Asterocalamites* (поздний девон — ранний карбон); г — строение ствола каламита: к — кора, кс — ксилема, сл — сердцевинные лучи, фл — флоэма; д — е — схема происхождения проводящих пучков у *Asterocalamites* (д) и *Calamites* (е); ж — строение шишки (*Calamostachys*)

лись пучки первичной древесины; от них к периферии нарастала вторичная древесина, имевшая вид клиньев, разделенных сердцевидными лучами. Древесина состояла из трахеид. Каламиты имели мелкие ланцетные цельные однонервные листья, собранные в мутовки, известные под названием *Annularia*. Стробилы каламитовых, так же как у клинолистниковых, достигали большого разнообразия и имели вид колосков или шишек. Мувочки споролистиков, несущие спорангии, чередовались с мутовками кроющих стерильных листьев. Каламитовые были равно- и разноспорными растениями. Они появились в позднем девоне, были широко распространены в карбоне и вымерли в перми. Характерные роды: *Calamites* (карбон), *Asterophyllites* (карбон), *Asterocalamites* (поздний девон — ранний карбон).

Порядок хвощовые (*Equisetales*). Хвощовые — травянистые расте-

ния, имеющие неразветвленный или мутовчато разветвленный стебель, с ребристыми междоузлиями. Ребра соседних междоузлий чередуются. Строение стеблей в основном сходно со строением стеблей каламитов, но отличается от них более развитой воздухоносной системой, сложно дифференцированной корой и отсутствием камбия. Листья мелкие, чешуевидные, изредка линейные, обычно срastaются с образованием

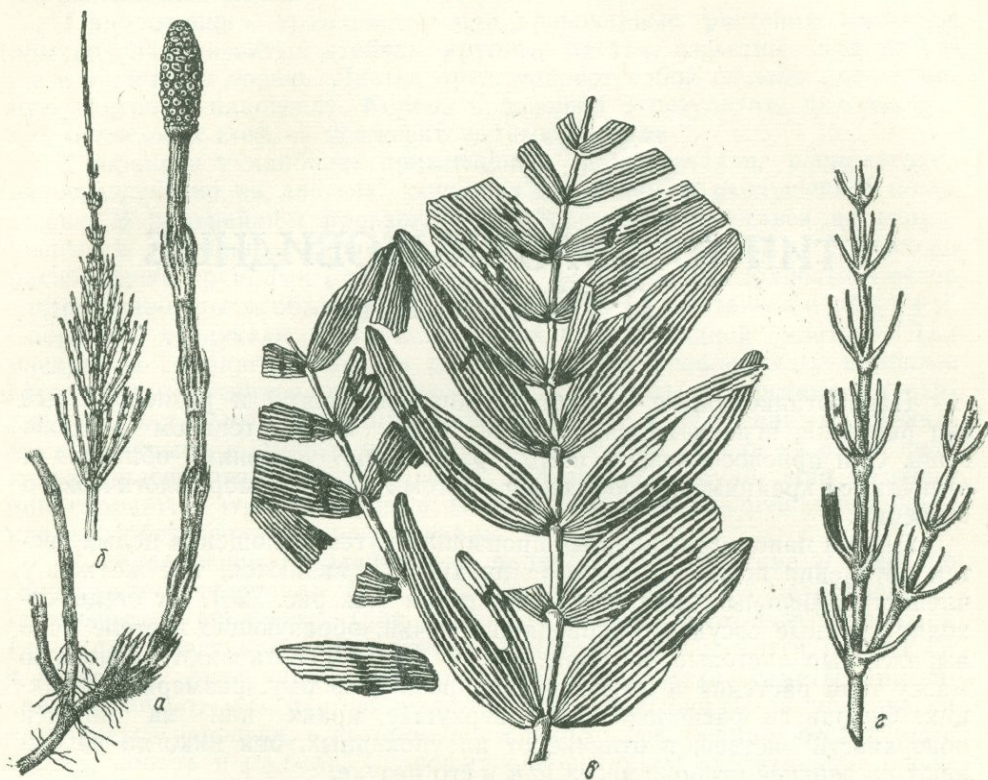


Рис. 235. Порядок Equisetales: а — б — современный хвощ (*Equisetum*), спороносный (а) и вегетативный (б) стебли; в — *Schizoneura* (пермь — юра); г — *Phyllotheca* (пермь — ранний мел)

трубчатого влагалища, иногда расщепленного на две или более частей (*Schizoneura*); у некоторых форм листья либо срastaются только основаниями (*Phyllotheca*), либо остаются свободными (рис. 235).

Стробилы находятся на верхушках главных ветвей и состоят из толстой оси, на которой мутовками расположены споролисточки, имеющие вид щитков, несущие каждый по 5—10 спорангиев. Стерильные листья у многих отсутствуют. Из спор развиваются мелкие гаметофиты (до 1 см), растущие обычно на глинистой почве или по берегам водоемов в течение нескольких месяцев. На гаметофитах образуются архегонии и антеридии (иногда на одних только архегонии, на других только антеридии). Из зиготы развивается зародыш, дающий спорофит.

Хвощовые, по-видимому, происходят от каламитов. Они появляются в конце карбона, сравнительно широко распространены в мезозое, резко сокращаются в кайнозое. До настоящего времени доживает только род *Equisetum*, хвощ, растущий во влажных местах тропиков и умеренных областей. Характерные роды: *Equisetum* (триас — ныне), *Schizoneura* (пермь — юра), *Phyllotheca* (пермь — ранний мел).

ТИП ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ (PTEROPSIDA)

Папоротниковидные — наиболее многочисленный и разнообразный тип растений, играющий наибольшую роль в растительном покрове суши. Они приспособлены к самым различным условиям обитания и отличаются крайним разнообразием анатомического и морфологического строения.

Листья папоротниковидных произошли путем уплощения целых систем ветвления псилофитовидных предков и являются, так же как у членистостебельных, настоящими листьями (см. рис. 226). От стелы отходят крупные сосудисто-проводящие пучки, образующие в стеле ясно выраженные листовые прорывы. Часто листья составляют основную массу тела растения и имеют разнообразную форму, размеры и функции. Спорангии расположены на верхушке, краях или на нижней поверхности листьев; в отличие от плауновидных, они никогда не бывают на верхней стороне листа или в его пазухе.

Папоротниковидные произошли от псилофитовидных и известны начиная с девона. Они разделены на три класса, которые соответствуют трем эволюционным ступеням развития бессеменных, голосеменных и покрытосеменных.

Класс *бессеменные*, или *папоротники*, представляющий первую ступень эволюции папоротниковидных, объединяет растения с отдельным существованием спорофита и гаметофита, не имеющие семян (последнее обстоятельство служило основанием для искусственного объединения их с остальными вышерассмотренными типами высших растений: плауновидными, членистостебельными).

Класс *голосеменные* является следующей ступенью эволюции папоротниковидных. Его представители характеризуются отсутствием цветка и наличием семян, развивающихся из семязачатка, лежащего открыто на споролистиках. Гаметофит, не отделяясь, развивается на спорофите, вследствие чего его строение еще более упрощается.

Класс *покрытосеменные*, или *цветковые*, представляет третью ступень эволюции папоротниковидных и объединяет растения, у которых органом полового размножения является цветок. Гаметофит еще больше редуцируется. Семена растения развиваются внутри замкнутого плода.

КЛАСС БЕССЕМЕННЫЕ (ASPERMAE), или ПАПОРОТНИКИ (FILICINAE)

Класс бессеменных, или папоротников, объединяет обширную группу растений, насчитывающую более 10 000 современных и почти столько же ископаемых видов.

Папоротники — травянистые или древовидные растения, имеющие обычно слаборазвитый стебель, крупные листья, известные под названием вайи, и корень. Листья представляют собой сложно расчлененную листовую пластинку. Корень произошел в результате видоизменения подземных стеблей псилофитовидных предков.

Спорангии у наиболее примитивных папоротников, располагаясь непосредственно на листьях, занимали одиночное и верхушечное положение. В дальнейшем произошла дифференциация листьев на спороносные и стерильные сегменты. На спороносных сегментах спорангии расположены группами (сорусами) на нижней поверхности и очень часто защищены особым выростом поверхности листа — индусием. Спорангии возникают из группы клеток или из одной клетки. Для раскрытия спорангия имелись различные приспособления: у наиболее древних папоротников они представлены простым отверстием на верхушке; у остальных — специальными клетками с утолщенными стенками, собранными в виде группы клеток у верхушки спорангия или в виде кольца, расположенного по-разному у отдельных групп. При созревании спорангия эти утолщенные клетки, создавая различное напряжение, способствовали его раскрытию.

У подавляющего большинства папоротников мужские и женские споры разной величины. Для всех характерно чередование поколений: гаметофита и спорофита (рис. 236). Гаметофит имеет вид небольшой (до 2 см) пластинки с ризоидами, на которой развиваются антеридии и архегонии. Антеридии содержат подвижные мужские гаметы, архегонии заключают женскую яйцеклетку. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, в котором постепенно дифференцируются первые листья, корень и стебель. Спорофит папоротников представляет собой крупное и часто долговечное растение. Некоторые тропические древовидные папоротники живут несколько тысяч лет.

На основании положения спорангиев, последовательности и способа их развития папоротники в настоящее время разделяются на два подкласса: прапапоротники и папоротники, которые, в свою очередь, подразделяются на ряд порядков, рассмотрение которых не входит в нашу задачу (некоторые исследователи разделяют последние на 5 подклассов).

Первые папоротники появляются в девоне, достигают широкого распространения в карбоне и перми; они довольно разнообразны в мезозое и кайнозое и в настоящее время приспособлены к разным экологическим условиям: травянистые формы растут в умеренных широтах, древовидные формы и эпифиты распространены в тропиках; небольшая часть разноспоровых папоротников живет в воде (сальвиния).

ПОДКЛАСС ПРАПАПОРОТНИКИ (PRIMOFILICES)

К прапапоротникам относятся вымершие примитивные палеозойские папоротники, занимавшие промежуточное положение между псилофитами и настоящими папоротниками (рис. 237). У древних представителей прапапоротников прямой стебель и мелкие вильчатые листья напоминали ветви псилофитов. Спорангии, имевшие многослой-

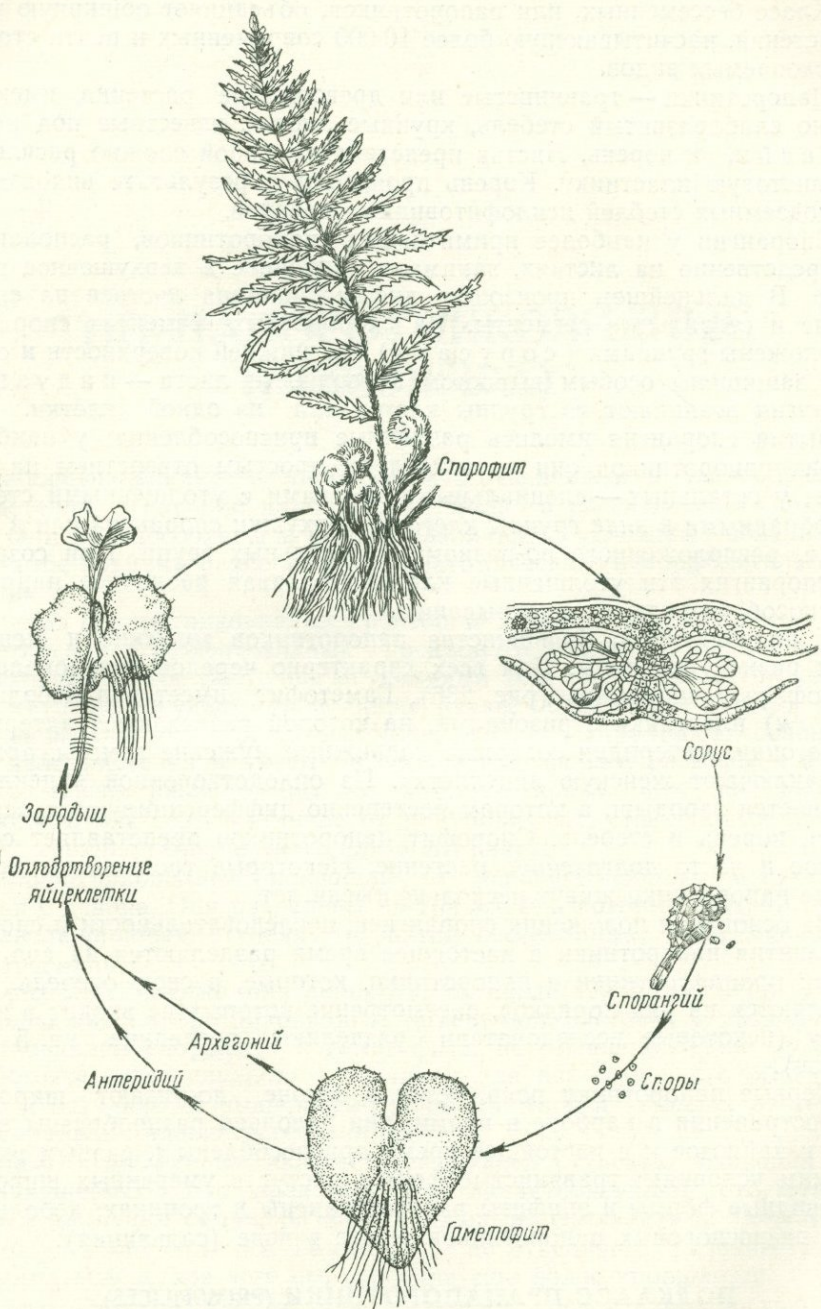


Рис. 236. Жизненный цикл обыкновенного папоротника. Схема смены поколений гаметофита и спорофита

ные стенки, размещались одиночно на верхушках сегментов спороносных листьев. Они открывались посредством верхушечной поры или при помощи простого кольца, состоявшего из двух или более клеток. Более поздние представители имели травянистый или древесный, вьющийся или стелющийся стебель и сравнительно сложные крупные листья. Проводящая система прапапоротников имела характер протостелы и

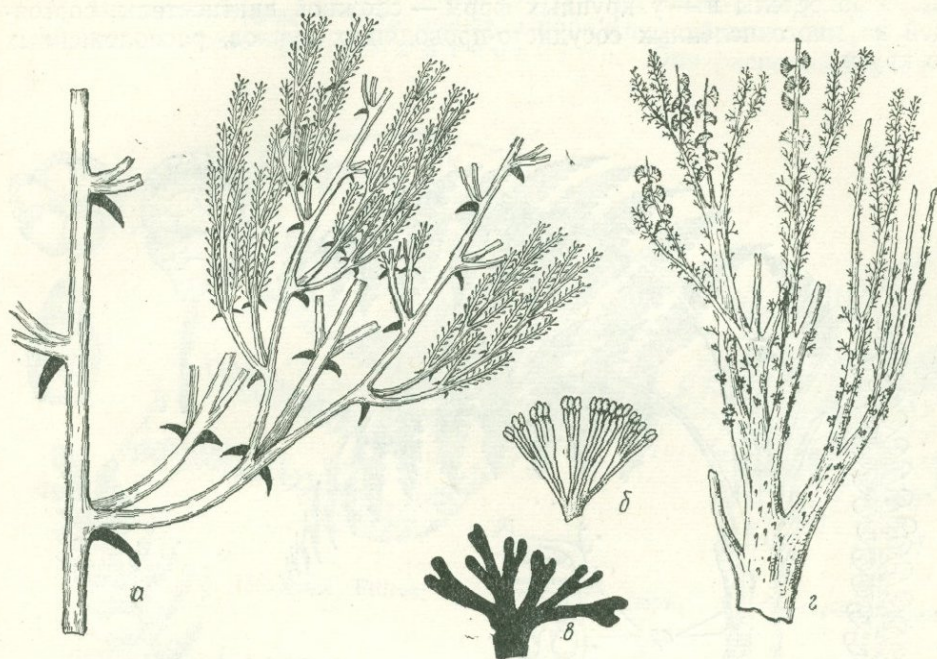


Рис. 237. Подкласс Primofilices; а — *Stavropteris* (карбон), реконструкция части побега, у основания ветвления — афлебии; б — г — *Cladoxylon* (средний девон): б — спороносные ветви, в — вегетативные ветви, г — реконструкция

значительно реже сифоностелы; в стержень листа входит сосудисто-волокнуистый пучок сложной формы. Прапапоротники появляются в среднем девоне, где они представлены мелкими формами с дихотомически разветвленными стеблями (*Cladoxylon*, *Protopteridium*).

В карбоне и перми прапапоротники были представлены мелкими и крупными древовидными формами, по внешнему виду напоминавшими псилофитовидных и сильно отличавшихся от типичных прапапоротников. Лист у них еще слабо отличается от стебля; листовидные органы представляли собой сильно разветвленные боковые ветви, имевшие радиально-симметричное строение. Только у поздних форм развиваются уплощенные листья. В конце перми прапапоротники окончательно вымирают.

ПОДКЛАСС ПАПОРОТНИКИ (FICICES)

К папоротникам относятся разнообразные растения, от очень мелких и невзрачных форм, напоминающих некоторые мхи, до крупных древовидных папоротников, стволы которых достигают 15—20 м в высоту (рис. 238). Большинство папоротников распространено в тропических и субтропических областях, в которых известны кроме древовидных форм также лианы и эпифиты, живущие на других растениях.

В умеренных областях папоротники растут преимущественно во влажных местах — на болотах, в тенистых лесах, глубоких ущельях. Часть папоротников приспособилась к жизни в воде (гидрофиты). Стебли большинства папоротников представляют собой простые или слабоветвистые корневища, обычно мясистые, с небольшим количеством механической ткани. Проводящая система устроена по типу протостелы, сифоностелы и — у крупных форм — сложной диктиостелы, состоящей из многочисленных сосудисто-проводящих пучков, расположенных по кругу.

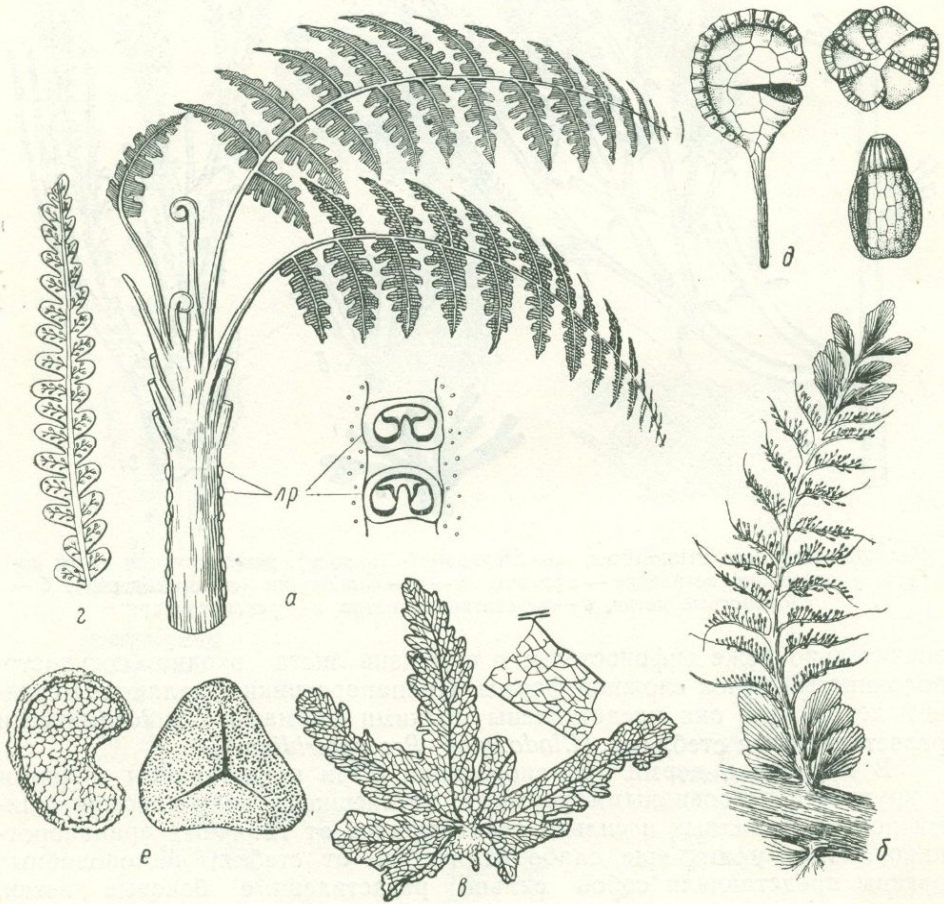


Рис. 238. Подкласс Filices; а — *Megaphyton* (карбон), реконструкция древовидного папоротника с двурядно расположенными листовыми рубцами (лр) на стволе; б — *Archaeopteris* (поздний девон), спороносное перо; в — *Clathropteris* (триас), лист и часть листа с жилкованием; г — *Gleichenia* (триас — ныне), спороносное перо; д — спорангии различных папоротников; е — споры

У большинства папоротников от стелы в листья отходят многочисленные сосудисто-проводящие пучки, и в ней образуются листовые прорывы. Стела поэтому имеет вид сетчатого цилиндра (см. рис. 226). Стебель у большинства папоротников не имеет вторичных ксилемы и флоэмы (без камбия).

Листья папоротников отличаются исключительным разнообразием форм, размеров, характера жилкования. Длина листьев колеблется от нескольких миллиметров до 30 м. У примитивных форм папоротников жилкование было дихотомическим без ясно выраженной главной жилки; позднее появляется главная жилка, от которой отходят боковые дихотомически разветвленные жилки, и, наконец, возникает наиболее совершенное сетчатое жилкование. Листья обычно не дифференцированы на спороносные и стерильные. Спорангии собраны в кучки, или сорусы, или срастаются в синангии. Они расположены на нижней

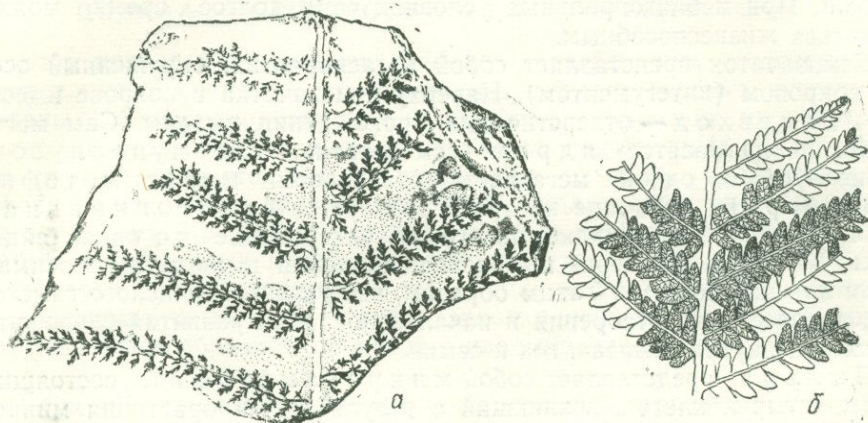


Рис. 239. Подкласс Filices; а — *Coniopteris* (юра); б — *Cladophlebis* (юра)

поверхности листа и покрыты индузием (у ранних форм индузий отсутствовал). Спорангии имеют одно- или многослойную стенку. Приспособления для раскрывания спорангия имеют вид поры или щели, или разнообразно расположенных колец утолщенных клеток. Споры располагаются в спорангиях тетрадами и покрыты двухслойной оболочкой, состоящей из внутреннего тонкого слоя — интины, и наружного плотного кутинизированного слоя — экзины. В спорах имеются особые щели разверзания, через которые происходит прорастание споры. При прорастании споры образуются зеленые гаметофиты, на которых развиваются архегонии и антеридии.

В ископаемом состоянии от папоротников сохраняются в первую очередь листья и споры. Окаменелые стволы древовидных папоротников палеозоя известны под названием *Psaronius*.

Папоротники произошли от прапапоротников в позднем девоне. Для этой эпохи особенно характерен разноспоровый папоротник *Archaeopteris* — небольшое растение с крупными дважды перистыми листьями и спороносными перышками, несущими спорангии, лишенные кольца; в одних спорангиях (микроспорангиях) находились многочисленные очень мелкие споры (микроспоры), в других (от 8 до 16) — более крупные мегаспоры.

В карбоне и перми папоротники играли значительную роль в растительном покрове Земли. Не менее разнообразны они были в мезозое (рис. 239). Из меловых отложений известны первые водяные разноспоровые папоротники. В палеогене и неогене были распространены папоротники, родовой состав которых близок к современному.

КЛАСС ГОЛОСЕМЕННЫЕ (GYMNOSPERMAE)

В отличие от споровых растений, голосеменные характеризуются наличием семени, развивающегося из незащищенного семязачатка. Появление растений, размножающихся семенами, является важным этапом в эволюции наземных растений. Семя, покрытое защитной оболочкой, содержит значительное количество питательных веществ, которые обеспечивают пищей молодое растение на ранних стадиях развития. Это давало семенным растениям важное преимущество в борьбе за существование перед растениями, размножавшимися спорами. При неблагоприятных условиях семя долгое время может оставаться жизнеспособным.

Семязачаток представляет собой мегаспорангий, окруженный особым покровом (интегументом). Наверху семязачатка в покрове имеется пыльцевход — отверстие для прохождения пыльцы. Сам мегаспорангий называется ядром семязачатка, или нуцеллусом. В нуцеллусе из одной мегаспоры развивается мегагаметофит (эндосперм), на конце которого образуется архегонияльная камера. В ней возникают архегонии, содержащие по одной яйцеклетке. К яйцеклетке через пыльцевход попадает пыльца, переносимая ветром или насекомыми. Таким образом, все развитие женского гаметофита, процесс оплодотворения и начальные стадии развития спорофита происходят внутри семязачатка и семян.

Пыльца представляет собой микрогаметофит, состоящий из трех-четырех клеток, возникший в результате прорастания микроспоры в спорангии. Например, у современных цикадовых микроспора делится на три клетки: заростковую, генеративную и клетку трубки, превращаясь в микрогаметофит. Полученное в результате такого деления образование называется пыльцевым зерном, или просто пыльцой.

Дальнейшее развитие микрогаметофита происходит после попадания пыльцы на семязачаток. Попав на семязачаток, пыльцевое зерно прорастает, причем клетка трубки, образуя длинную пыльцевую трубку, врастает в его ядро; генеративная клетка дает начало двум мужским половым клеткам, которые проникают к яйцеклетке и ее оплодотворяют, образуя многоклеточный зародыш. Таким путем возникает семя, которое состоит из зародыша и питательного вещества. Семя при благоприятных условиях прорастает. Молодое растение на первых стадиях своей жизни питается за счет эндосперма. При достижении зрелости на растении развиваются микроспорангии и мегаспорангии, собранные, как правило, в однополые шишки. Иногда собрание спорангиев у голосеменных называют цветками, подчеркивая такие отличия от цветков покрытосеменных, как отсутствие околоцветника, пестика и открытое положение семязачатка и семени на плодолистиках (в отличие от споролистиков у споровых растений). Однако более распространен термин «шишка».

Голосеменные растения представлены деревьями, реже кустарниками или лианами, с четко дифференцированными на стебель и листья побегами; травянистые формы среди них неизвестны.

Все голосеменные имеют вторичную древесину, но лишены настоящих сосудов. Древесина состоит из различно устроенных трахеид. К голосеменным относятся хвойные, цикадовые, гинкговые и многие другие растения. В современной флоре насчитывается около 600 видов голосеменных.

В ископаемом состоянии голосеменные известны начиная с девона. В позднем палеозое голосеменные наряду с плауновидными, членисто-стебельными и папоротниками играли значительную роль в растительных сообществах древних континентов. В мезозое голосеменные становятся господствующим классом, распространенным почти повсеместно. Поэтому мезозойская эра является эрой господства голосеменных (мезофитная эра).

Голосеменные разделяются на 4 подкласса, из которых рассмотрим только три: птеридоспермиды, стахиоспермиды и филлоспермиды.

ПОДКЛАСС ПТЕРИДОСПЕРМИДЫ (PTERIDOSPERMIDAE)

Этот подкласс объединяет наиболее примитивных голосеменных папоротникообразного облика. Среди них имеются деревья, кустарники и лианы. Внешнее сходство их с настоящими папоротниками настолько велико, что при отсутствии семян листья птеридоспермид трудно отличить от листьев настоящих папоротников. Стебель птеридоспермид состоял из отдельных проводящих пучков, обладавших вторичным ростом в толщину. Каждый пучок ксилемы был окружен флоэмой и имел камбий. У некоторых представителей диаметр ствола достигал 0,6 м. Микроспорангии располагались на концах видоизмененных перистых листьев, семязачатки — на слабо видоизмененных листьях и были окружены листообразной оберткой, напоминающей плюску лесного ореха.

Строение семян птеридоспермид напоминает строение семян цикадовых (см. ниже), состоящих из толстого мясистого внешнего покрова, окружающего косточку. До сих пор неизвестны семена птеридоспермид с развитым зародышем. В пыльцевой камере находят пыльцу, но оплодотворение и развитие зародыша, по-видимому, происходило после отделения семязачатка от листообразной обертки, непосредственно перед прорастанием.

Таким образом, у птеридоспермид еще не была достигнута фаза настоящего семени, имеющаяся у других подклассов.

Птеридоспермиды появились в позднем девоне, были широко распространены в карбоне и в перми. Последние представители вымерли в меловом периоде. В настоящее время среди них выделяют три порядка (рис. 240): семенные папоротники, глоссоптеридовые и кейтониевые.

Семенные папоротники (порядок *Sycadofilicales*) имели крупные папоротниковидные листья с семязачатками. Они появились в девоне, были широко распространены в карбоне и перми и вымерли в мезозое.

Глоссоптеридовые (порядок *Glossopteridales*) обладали относительно крупными линейными или ланцетными листьями с сетчатым жилкованием и были распространены в позднем палеозое Индии и стран южного полушария.

Кейтониевые (порядок *Caytoniales*), по-видимому, были прибрежными травянистыми растениями, несущими листья, состоящие из 4—5 ланцетных листочков с сетчатым жилкованием. Кейтониевые встречаются в мезозойских отложениях Европы.

Искусственные таксоны папоротниковидных листьев. В верхнепалеозойских и отчасти мезозойских отложениях часто встречаются остатки разрозненных папоротниковидных листьев, не имеющих органов размножения. Систематическое положение этих листьев в связи с этим остается неясным, и они не всегда поддаются естественной классификации. По таким признакам, как форма листьев (вайи), форма и ха-

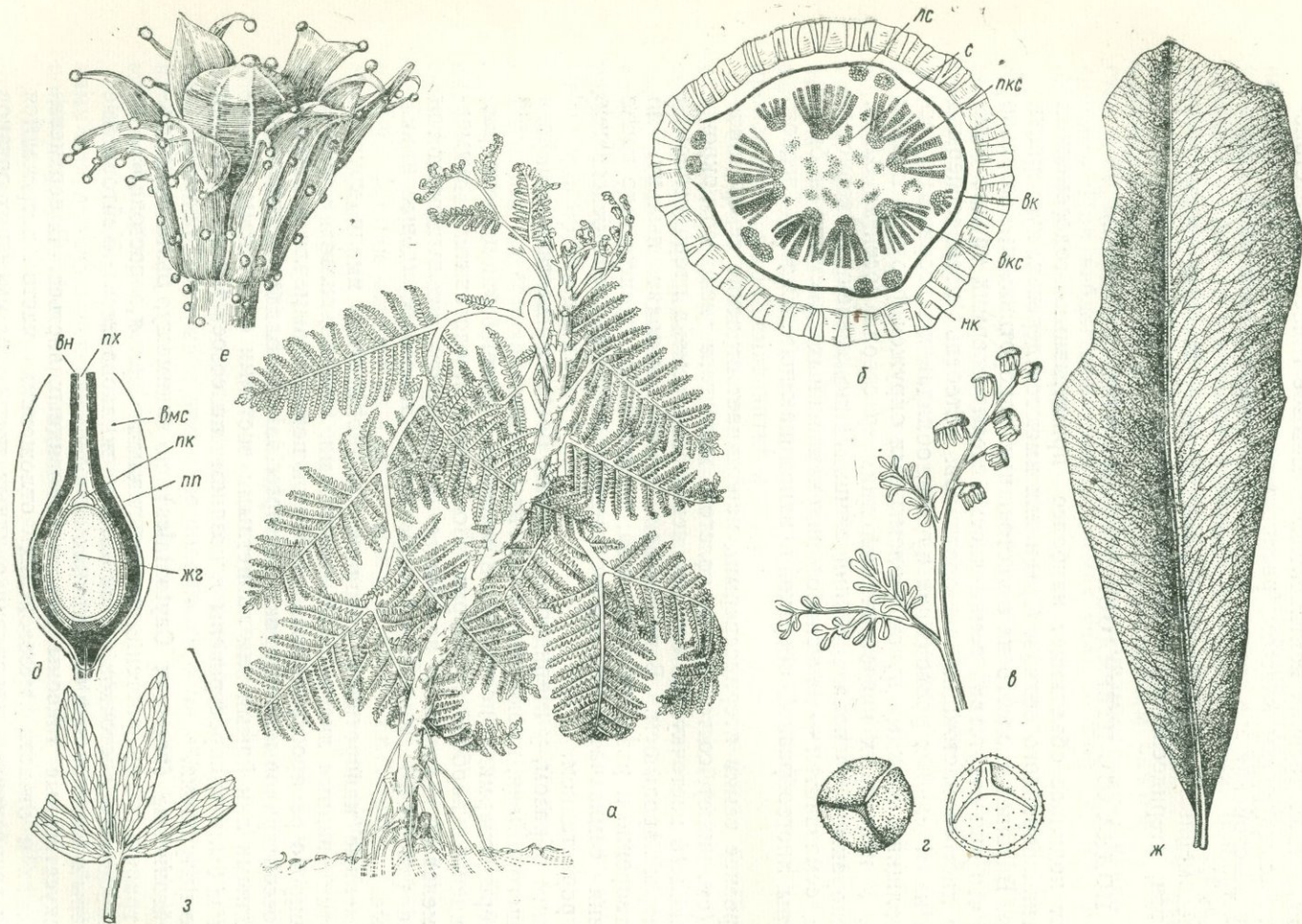


Рис. 240. Подкласс Pteridospermidae; а — *Medullosa* (карбон — пермь), реконструкция; б — поперечный разрез молодого ствола (*Lyginodendron*); с — сердцевина, пкс — первичная ксилема, вкс — вторичная ксилема, лс — двойной листовой след, вк — внутренняя кора, нк — наружная кора с элементами механической ткани; в — ветвь с микроспорангиями вверху; г — пыльца; д — продольный разрез семязачатка; вмс — внешний мясистый слой, вн — внутренний мясистый слой, жг — женский гамефит, пк — пыльцевая камера, пп — проводящий пучок, пх — пыльцевод; е — семя *Lagenostoma*; ж — проводящий лист *Glossopteris* (карбон — пермь); з — лист *Sagenopteris* (юра)

рактер жилкования отдельных сегментов или перышек, наличие афлебиев, или прилистников, папоротникообразные листья объединяются в искусственные группы (рис. 241), среди которых выделяются условные роды (*Pecopteris*, *Neuropteris*, *Sphenopteris* и т. д.). Исследования последних лет показали, что часть листьев принадлежит настоящим папоротникам, а часть — птеридоспермидам (семенным папоротникам).

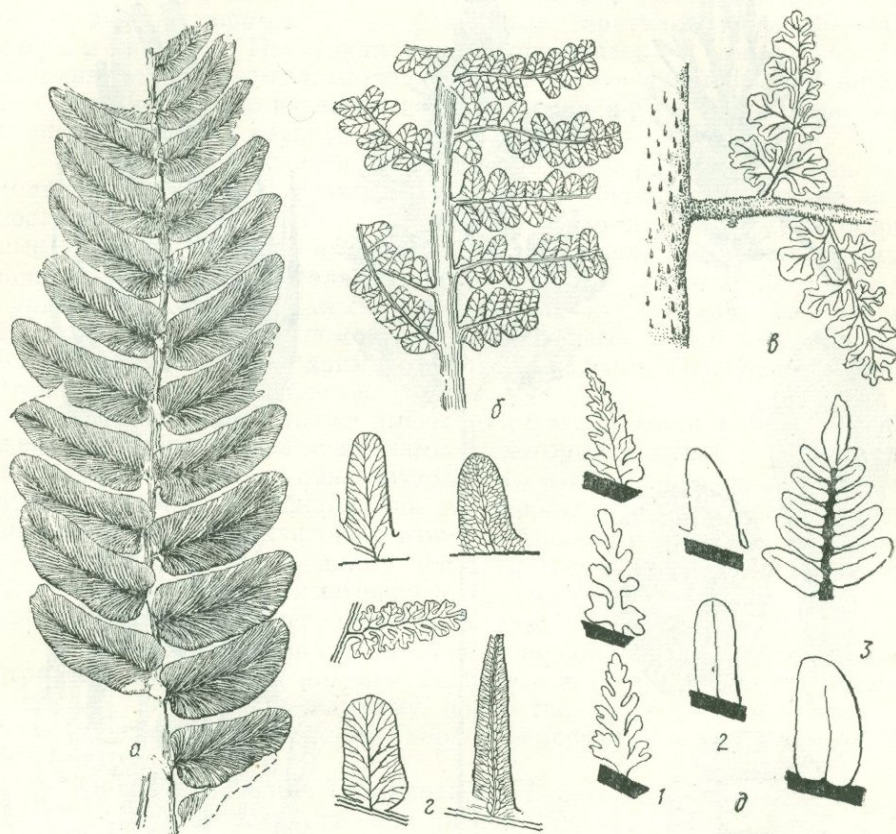


Рис. 241. Папоротниковые листья, классифицируемые искусственно; а — *Neuropteris* (карбон); б — *Pecopteris* (карбон — пермь); в — *Sphenopteris* (карбон); 2 — формы и типы жилкования, д — формы перышек: 1 — сфеноптеридная, 2 — пекоптеридная, 3 — невроптеридная

Однако систематическое положение многих форм остается еще до сих пор не ясным и поэтому на данном этапе еще нельзя полностью отказаться от искусственной классификации папоротниковидных листьев, тем более, что они имеют большое стратиграфическое значение и используются при разработке стратиграфии верхнепалеозойских континентальных толщ.

ПОДКЛАСС СТАХИОСПЕРМИДЫ (STACHYOSPERMIDAE)

К подклассу стахиоспермид относятся хвойные, гинкговые и полностью вымершие кордаитовые. В большинстве своем они представлены деревьями или кустарниками. В стволе стахиоспермид ксилема, состоящая из трахеид, снабженных окаймленными порами, об-

разует мощное кольцо, окруженное тонким слоем флоэмы и коры. Листья разнообразной формы, от крупных с хорошо развитой листовой пластинкой (кордаитовые, гинкговые) до мелких игл и чешуй (хвойные). Листья расположены спиралью или пучками на укороченных побегах. Органы размножения имеют вид рыхлых образований или компактных, обычно однополых шишек.

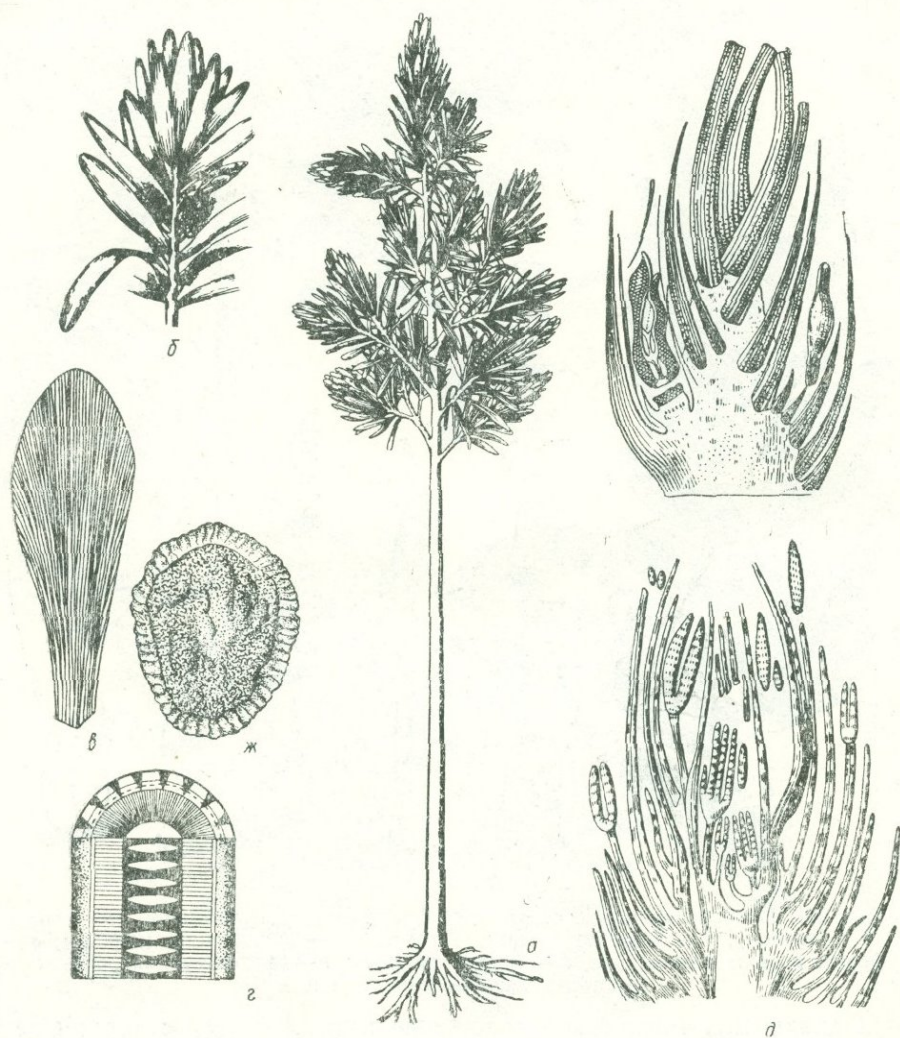


Рис. 242. Порядок Cordaitales; а — *Cordaites* (карбон — пермь) реконструкция; б — ветка, несущая шишки; в — лист *Noeggerathiopsis* (карбон — пермь); е — схема строения ствола (сердцевина окружена ксилемой и флоэмой, снаружи кора); д — продольный разрез через мужскую шишку; е — через женскую шишку; ж — пыльца *Cordaitina* (пермь)

Стахиоспермиды произошли от птеридоспермид и появились впервые в раннем карбоне. В среднем и позднем карбоне и в перми преобладали кордаитовые, в мезозое господствовали гинкговые, в кайнозое и в настоящее время преобладают хвойные.

Подкласс стахиоспермид объединяет три порядка: кордаитовые, гинкговые и хвойные.

Порядок кордаитовые (Cordaitales). Кордаитовые — вымершие, преимущественно палеозойские растения, во многом близкие к птеридоспермидам (рис. 242). Это, как правило, крупные деревья, достигавшие 20—30 м в высоту, при диаметре ствола до 1 м. Листья от мелких до очень крупных (0,5—1 м), от линейных до ланцетных с параллельными жилками. Стебель состоит из гладкой коры, несущей на старых ветвях листовые поперечные рубцы, хорошо развитой древесины, состоящей из трахеид с тесно расположенными окаймленными порами шестигранной формы (как у хвойных араукарий), и объемистой сердцевины. Последняя рано разрушалась и при захоронении заполнялась осадком. Возникшие в результате фоссилизации внутренние ядра кордаитов известны под названием артизий (напоминают стопку сложенных крупных и мелких монет).

Мужские и женские шишки однополые и развиваются на одном (однодомные) или на разных (двудомные) растениях. Мужские шишки состоят из короткой оси, на которой по спирали расположены стерильные чешуйки. Между ними прикреплены спороносные чешуйки, имеющие вид нити с 4—5 пальцевыми мешочками (длина 2,5—3 мм) на конце. Все чешуйки снабжены проводящими сосудистыми пучками. В пыльцевых мешках помещались пыльцевые зерна (длина 0,05—0,1 мм), снабженные одним воздушным мешком. Пыльцевое зерно состояло из нескольких клеток.

Женские шишки также имеют толстую ось со спирально расположенными стерильными чешуйками. Некоторые чешуйки несут от одного до четырех висячих семязачатков. Но в семязачатках, так же как у птеридоспермид, не обнаружены ни зародыш, ни пыльцевая трубка. По-видимому, у кордаитовых тоже не было покоящегося зародыша и оплодотворение происходило непосредственно перед прорастанием. Семена двустороннесимметричные, снабженные широким или узким крылом (крылатка), переносились ветром.

Кордаитовые появились в начале карбона, были широко распространены в среднем и позднем карбоне и в перми, резко сокращаются в начале триаса и, по-видимому, полностью вымирают к началу юры. Характерные роды: *Cordaites* (карбон — пермь), *Noeggerathiopsis* (карбон — пермь).

Порядок гинкговые (Ginkgoales). Гинкговые — довольно крупные деревья с сильно разветвленной кроной (рис. 243). Листья имеют форму веерообразной пластинки, цельной или глубоко рассеченной на узкие доли с веерным или дихотомическим жилкованием без перемычек.

В черешке листа проходят два сосудистых пучка. Вторичная древесина по строению напоминает хвойных и состоит из трахеид с редкими, как у сосны, порами. В древесине наблюдаются годовые кольца. Шишки однополые, мужские или женские, расположены на разных деревьях (двудомные). Мужские шишки имеют вид рыхлых сережек, состоящих из нескольких (2—6) микроспорангиев. Женские шишки несут на оси один или несколько семязачатков. У современного гинкго микроспорофиллы несут два микроспорангия, мегастробил — два семязачатка. Наружный покров (интегумент) семязачатка, подобно цикадовым, состоит из внешнего слоя, среднего — каменистого и внутреннего — тонкого, мягкого. После слияния мужской подвижной гаметы, снабженной жгутиком, с яйцеклеткой развивается зародыш и происходит образование настоящего семени. Таким образом, у гинкговых, в отличие от кордаитовых, образуется семя, содержащее зародыш.

Гинкговые произошли, по-видимому, от птеридоспермид и развивались параллельно с кордаитовыми. Они появились в конце карбона,

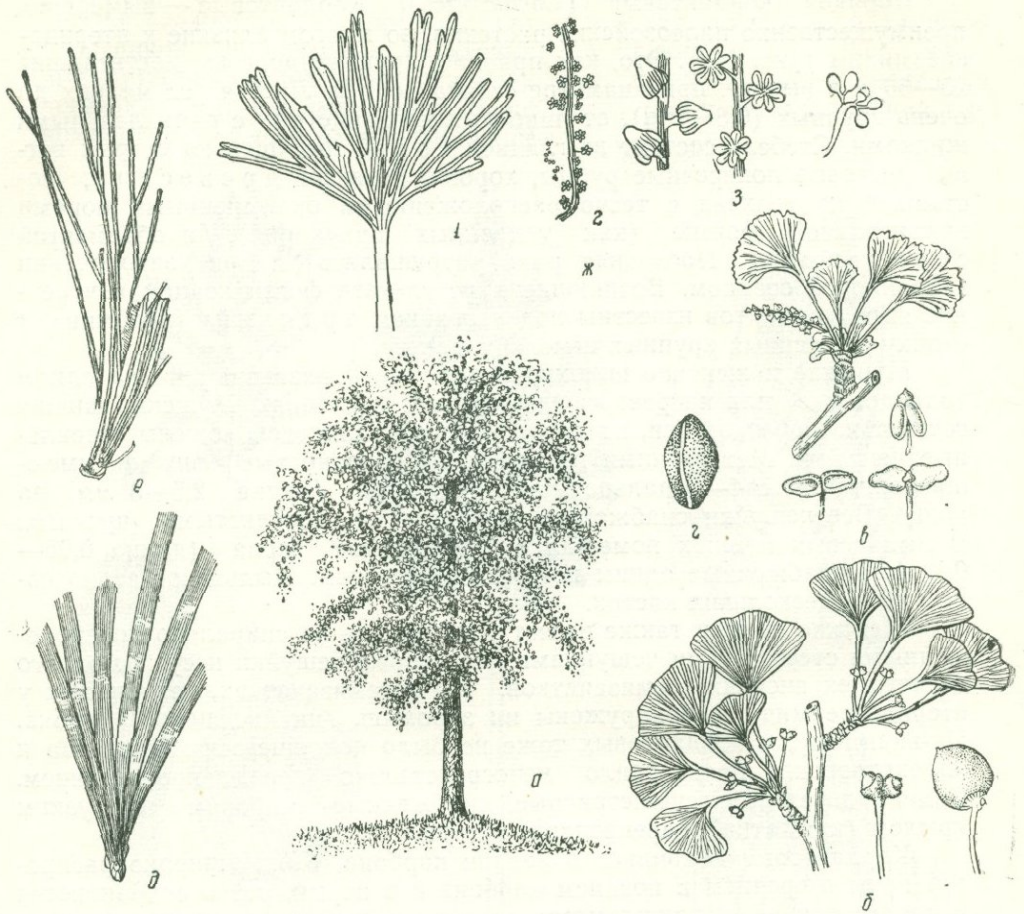


Рис. 243. Порядок Ginkgoales; а — г — *Ginkgo biloba* (совр.): а — общий вид дерева; б — побег, несущий женские шишки, в — побег, несущий мужские шишки, г — микро-спора (пыльца), д — *Phoenicopsis* (триас — мел), побег с листьями, е — *Czekanowskia* (юра — мел), побег с листьями, ж — *Baiera* (поздний триас — мел), лист (1), мужские шишки (2), женские шишки (3)

достигли расцвета в юре, резко сокращаются в конце мелового периода. До наших дней дожил только один вид (*Ginkgo biloba* L.), известный только в культурном состоянии. Характерные роды: *Ginkgo* (мезозой — ныне), *Baiera* (поздний триас — мел), *Czekanowskia* (юра — мел), *Phoenicopsis* (триас — мел).

Порядок хвойные (Coniferales). Хвойные в настоящее время являются господствующим порядком среди голосеменных (известно до 600 видов). Представлены деревьями или кустарниками с сильно разветвленным стволом (рис. 244). Среди хвойных известны деревья-гиганты (мамонтово дерево, или секвойя), достигающие 150 м в высоту и живущие до 5000 лет. В настоящее время хвойные распространены в странах холодного и умеренного климата. Листья плотные, линейные, игловидные, реже с хорошо развитой листовой пластинкой, от мелких до крупных, ксероморфные и чаще вечнозеленые.

В стебле хорошо развита древесина (ксилема) с годичными кольцами. Сердцевина и кора развиты слабо. У древних хвойных и совре-

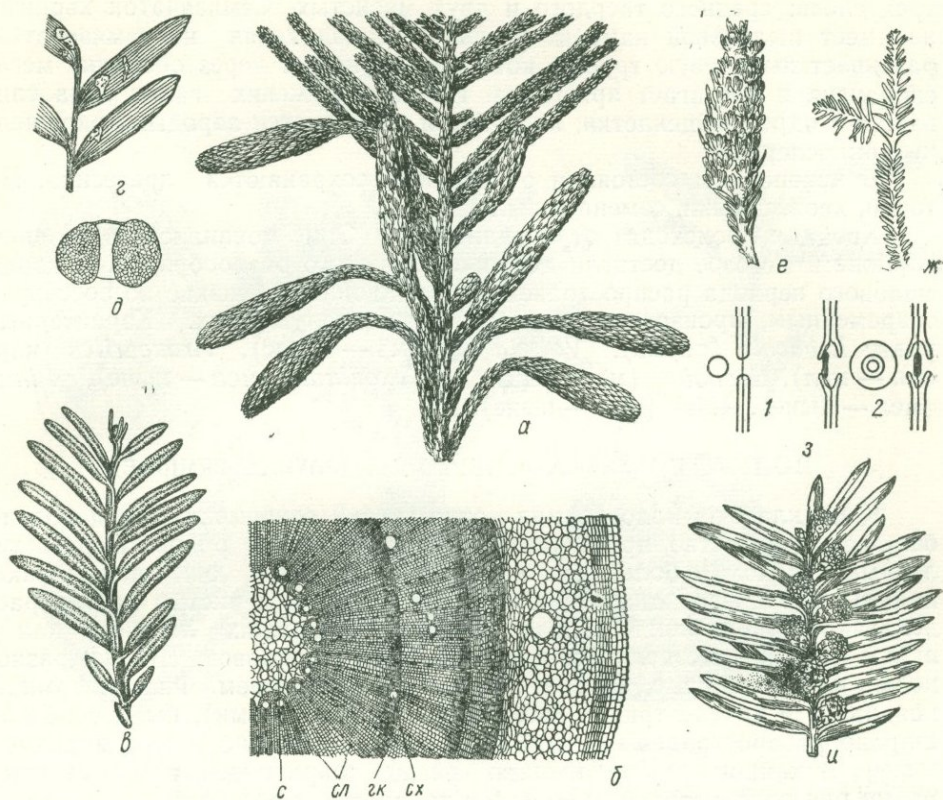


Рис. 244. Порядок Coniferales; а — *Lebachia* (пермь), свисают мужские шишки, вертикально расположены — женские; б — поперечный разрез ветви сосны (*Pinus*): жк — граница двух годовичных колец, с — сердцевина, сл — сердцевинные лучи, сж — смоляные ходы; в — *Sequoia* (мел — ныне); г — *Podozamites* (юра — ранний мел); д — пыльцевое зерно, *Ulmannia* (пермь); е — ж — *Voltzia* (пермь — триас): е — шишка, ж — разнолиственный побег, з — строение простой (1) и окаймленной поры (2); и — *Taxus* (совр.), ветвь с мужскими шишками

менных араукариевых окаймленные поры в трахеидах тесно сближены и многорядны, как у кордаитов. У большинства современных хвойных окаймленные поры расположены в один ряд и не соприкасаются друг с другом. Внутри их находятся особые пластинки (торусы), регулирующие в трахеидах движение воды. В древесине имеются сердцевинные лучи и смоляные ходы. Остатки ископаемой смолы хвойных из палеогеновых отложений известны под названием янтаря. Шишки однополые. Растения, как правило, однодомные, реже двудомные. Шишки некоторых примитивных хвойных напоминают сережки кордаитовых, но у большинства они компактные. Мужские шишки состоят из центральной оси, на которой тесными рядами расположены многочисленные чешуйки (микроспорофиллы), несущие на нижней стороне два продолговатых микроспорангия. Пыльца хвойных состоит из двух клеток, генеративной и заростковой, и снабжена обычно воздушными мешками, обеспечивающими ее перенос ветром.

Женские шишки образованы центральной осью и расположенными на ней рыхло или тесно сближенными кроющими и семенными чешуйками, несущими на верхней стороне семязачатки. Семенная и кроющая чешуя иногда срастаются вместе. Интегумент семязачатка состоит из

трех слоев: среднего твердого и двух мясистых. Семязачаток хвойных не имеет пыльцевой камеры. Пыльца, попадающая на семязачаток, развивает пыльцевую трубку, которая прорастает через оболочку мегаспорангия и достигает архегония. Из двух мужских гамет одна сливается с ядром яйцеклетки, из которой развивается зародыш, окруженный эндоспермом.

В ископаемом состоянии от хвойных сохраняются древесина, веточки, хвоя, шишки, семена и пыльца.

Хвойные происходят от кордаитовых. Они появились в позднем карбоне и мезозое достигли довольно большого разнообразия. С конца мелового периода распространены роды хвойных, близкие по составу к современным, произрастающим в обоих полушариях. Характерные роды: *Lebachia* (пермь), *Voltzia* (пермь — триас), *Araucarites* (карбон — мел), *Sequoia* (мел — ныне), *Taxodium* (мел — ныне), *Pinus* (мел — ныне), *Abies* (мел — ныне).

ПОДКЛАСС ФИЛЛОСПЕРМИДЫ (PHYLLOSPERMIDAE)

К подклассу филлоспермид относятся 9 современных и довольно большое количество преимущественно мезозойских родов. Неразветвленным стволом и большими перистыми листьями они напоминают пальмы или древовидные папоротники. Крупные перистые листья располагаются на вершине ствола; основания опавших листьев, как у пальм, окружают ствол плотным чешуйчатым покровом. Шишки разнополюе или обоополье, семена с развитым зародышем. Филлоспермиды появились в начале триаса (возможно, в конце перми), были особенно широко распространены в мезозое (преимущественно в юре и раннем мелу). В кайнозое их количество резко сократилось, и в настоящее время они распространены только в тропических областях.

Филлоспермиды разделяются на три порядка, из которых будут рассмотрены два наиболее распространенных: беннеттитовые и цикадовые, или саговые.

Порядок беннеттитовые (Bennettitales). К беннеттитовым относятся мезозойские филлоспермиды, по строению ствола и листьев близкие к цикадовым, но отличающиеся от них только органами размножения (рис. 245). Стебель беннеттитовых клубковидный, шаровидный или прямой, иногда слабо разветвленный. Листья перистые или цельные, снабженные сложными устьицами. Разнополюе или двуполье шишки располагались на стебле между листьями. Это единственный порядок голосеменных, у которых известны обоополье шишки. Шишка беннеттитовых внешне несколько напоминает цветок покрытосеменных; она сидела на толстой оси в пазухе листа. У основания шишки располагались кроющие листья. За ними в обоополой шишке следовал круг перистых споролистиков, напоминающих лист папоротника, на видоизмененных сегментах которых располагались микроспорангии. В центре шишки на расширенной оси («цветоложе») на длинных или коротких ножках находились семязачатки. Между семязачатками, чередуясь с ними, сидели межсеменные чешуи, которые заканчивались вздутиями. Вздутия создавали своеобразный панцирь, защищавший семязачатки. От последних отходили вверх тонкие трубки, по которым пыльца попадала внутрь семязачатка.

От беннеттитовых в ископаемом состоянии сохраняются листья, стебли и шишки. Беннеттитовые появились в начале триаса (или в конце перми) и особенно широко были распространены в юрском и первой половине мелового периодов. В конце мела беннеттитовые полностью

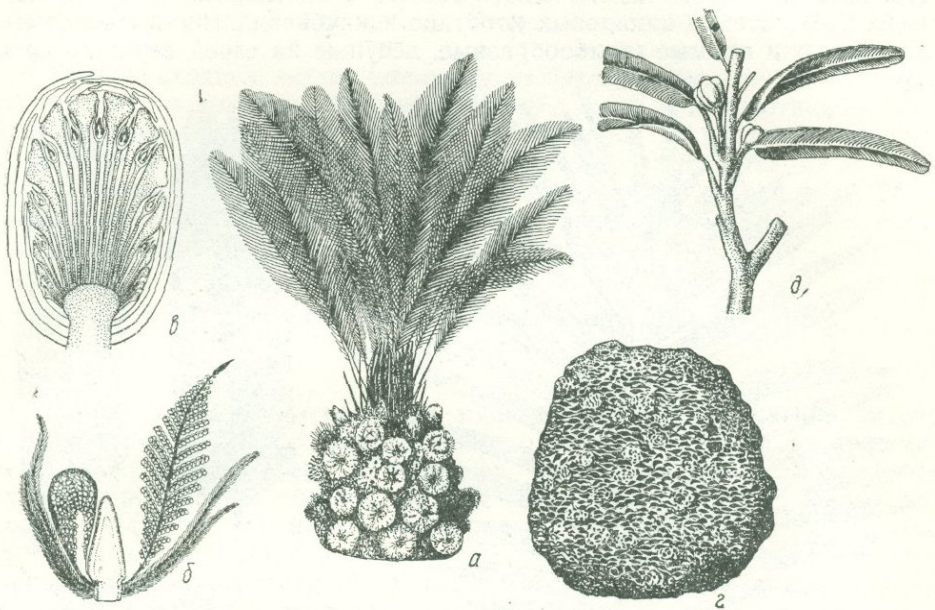


Рис. 245. Порядок Bennettitales; а — *Cusadæoidea* (ранний мел), реконструкция; б — схема строения шишки (один микроспорофилл, несущий микроспорангий, развернут); в — схема строения женской шишки; г — окаменелый ствол; д — *Williamsonia* (юра), реконструкция части растения с листьями типа *Taeniopteris*

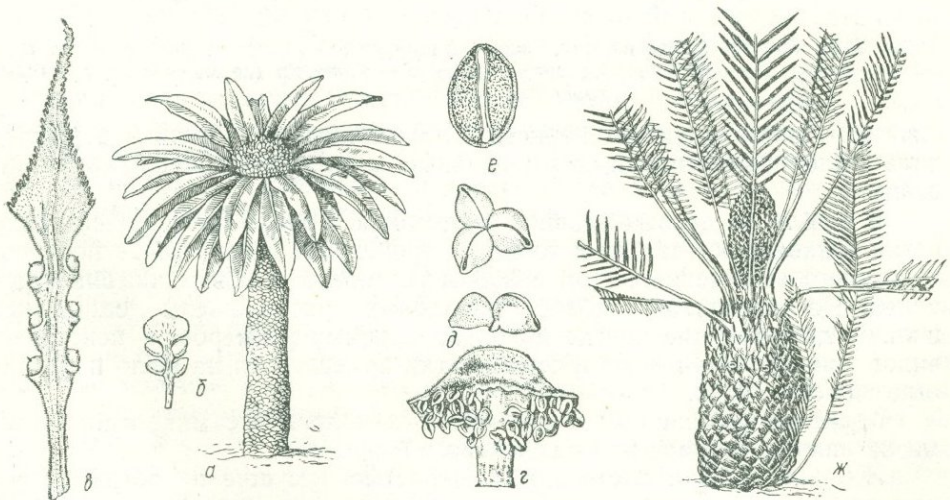


Рис. 246. Порядок Cycadales; а — *Vŕuvia* (юра), реконструкция, на верхушке женская шишка, рядом 4 семязачатка (б); в — женская шишка современного *Cycas*; г — д — мужская шишка (г) и сорусы (д) современной *Zamia*; е — пыльцевое зерно; ж — *Dioon* (совр.) с женской шишкой

вымирают. Характерные роды: *Cycadeoidea* (юра — ранний мел), *Williamsonia* (юра), *Wielandiella* (юра).

Порядок цикадовые (Cycadales), или саговые. По своему облику и строению цикадовые имеют много общего с семенными папоротниками (рис. 246). Стебли цикадовых короткие и клубневидные, часто скрытые в земле, или прямые столбообразные, несущие на своей вершине крону

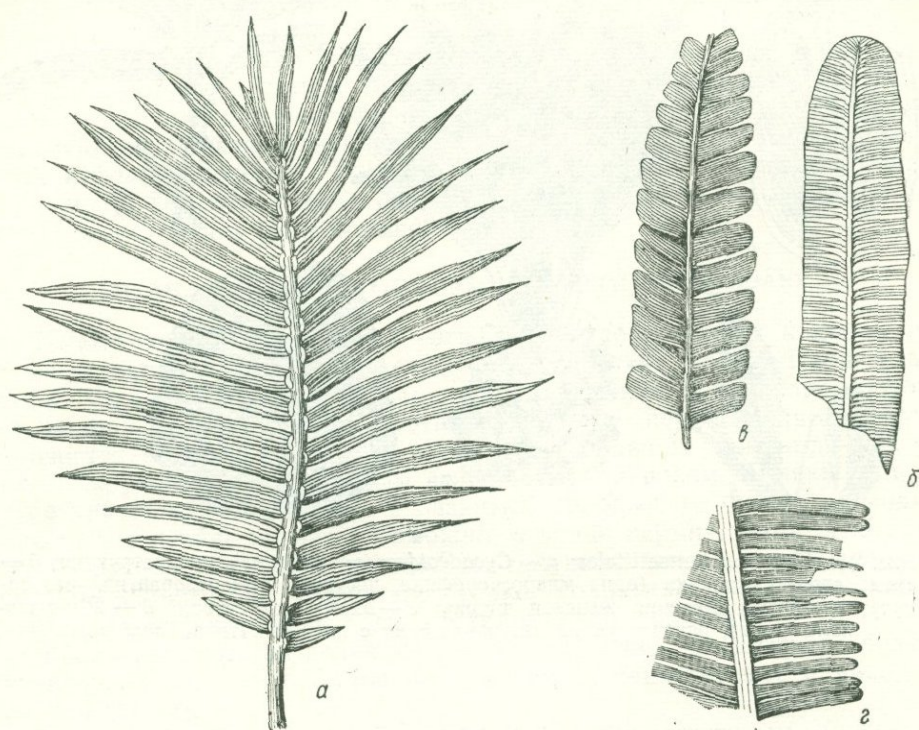


Рис. 247. Листья филлоспермид, классифицируемые искусственно; а — *Zamites* (юра — мел); б — *Taeniopteris* (пермь — мел), в — *Nilsonnia* (пермь — мел); г — *Pterophyllum* (карбон — мел)

листьев. Листья крупные, перистые, напоминающие листья перистых пальм или папоротников, реже цельные, с просто устроенными устьицами.

В стебле цикадовых развита сердцевина. Кольцо проводящей ткани очень тонкое. Рост стебля в толщину происходит в результате последовательного заложения рядом с лубом все новых и новых камбиальных колец. На верхушках стеблей цикадовых расположены однополые шишки, достигающие иногда довольно крупных размеров. У некоторых видов шишки отсутствуют и семязачатки помещаются на мало измененных споролистиках.

Мужские шишки имеют вид простых колосков с микроспорангиями на нижней стороне плоских микроспорофиллов.

Женские шишки листовидные, перистые, несущие по обеим сторонам несколько пар семязачатков, или компактные шишки, на оси которых расположены своеобразные щитки на ножке с двумя крупными семязачатками. Семена заключают крупный зародыш с двумя семядолями и корешком, погруженным в питательную ткань. Они не имеют стадии покоя, и молодое растение (спорофит) начинает развиваться сразу же с момента оплодотворения яйцеклетки.

Цикадовые известны с триаса до настоящего времени. Они были особенно широко распространены в юрском периоде. Не менее часто встречаются в мелу и палеогене. В современной флоре цикадовые (9 родов) — обитатели преимущественно влажных тропиков и субтропиков обоих полушарий. Характерные роды: *Palaeocycas* (юра), *Cycas* (юра — ныне).

Внешне сходные листья цикадовых и беннетитовых, широко распространенных в мезозое, классифицируют, как и папоротниковидные листья палеозоя, искусственно. Их объединяют в условную группу цикадофитов. Анатомически листья цикадовых отличаются от листьев беннетитовых строением клеток эпидермиса и типом устьиц (рис. 247). Характерные роды: *Zamites* (юра — мел), *Taeniopteris* (пермь — мел), *Nilssonia* (пермь — мел), *Pterohpyllum* (карбон — мел).

КЛАСС ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, или ЦВЕТКОВЫЕ (ANGIOSPERMAE)

Покрытосеменные — наиболее многочисленный (до 200 000 видов) и разнообразный класс среди современных растений. Они распространены от Крайнего Севера до тропиков, от высокогорных альпийских лугов до побережий океанов. Многие цветковые живут в пресных водоемах. Одни из них имеют плавающие листья (кувшинка), другие свободно плавают на поверхности воды (ряска), третьи совсем погружены в воду (роголистник). У водных цветковых строение растения очень упрощено, и у некоторых исчезает всякое различие между стеблем и листом — все тело превращается в слоевище. Во многих местах в пресных водах цветковые успешно соперничают с водорослями. Покрытосеменные завоевали также мелководные зоны морей (*Zostera*). Ни один тип или класс высших растений, кроме цветковых, не известен в современных морях.

На суше цветковые растения достигают бесконечного разнообразия — от растений размером в несколько сантиметров до гигантских деревьев высотой до 150 м (эвкалипты). Пластичность и приспособляемость цветковых растений необычайно велики. Это — деревья, кустарники, полукустарник, лианы, многолетние и однолетние травы, эпифиты и растения, ведущие паразитический образ жизни. Например, раффлезия паразитирует на корнях лиан на о. Суматра; у нее нет стебля, листьев, корни проникают в древесину хозяина и питают крупнейший в мире цветок, достигающий 1 м в диаметре.

Проводящая система покрытосеменных достигает высокого совершенства. В ксилеме развиты настоящие сосуды, образованные срастанием ряда клеток. Во флоэме развиваются настоящие ситовидные трубки. С развитием сосудистых и механических тканей связано развитие листьев. Листья достигают большого разнообразия: сложные и простые, цельные и рассеченные, с простым жилкованием или сетчатым и т. д. Органы размножения собраны в цветок. Цветок состоит из цветоложа, на котором по спирали или кольцами расположены пестик, околоцветник и тычинки (рис. 248, А). Пестик состоит из расширенной нижней части — завязи, столбика и рыльца. Внутри завязи находится семязачаток. По происхождению пестик — это мегаспорофилл, сросшийся краями, внутри которого расположен мегаспорангий с покровом, представляющий семязачаток. В пределах одного цветка могут быть один или несколько пестиков. Околоцветник образован обычно ярко окрашенными лепестками

и зелеными чашелистиками. Тычинки — микроспорофиллы, которые состоят из нити и четырех пыльцевых мешков, соединенных попарно, содержащих пыльцевые зерна.

Таким образом, у покрытосеменных растений семязачаток находится в завязи и пыльца не может попасть непосредственно на него, как это имеет место у голосеменных. У пестика развивается приспособление для улавливания пыльцы, представляющее собой рыльце с пушистой или липкой поверхностью, помещенное на конце столбика.

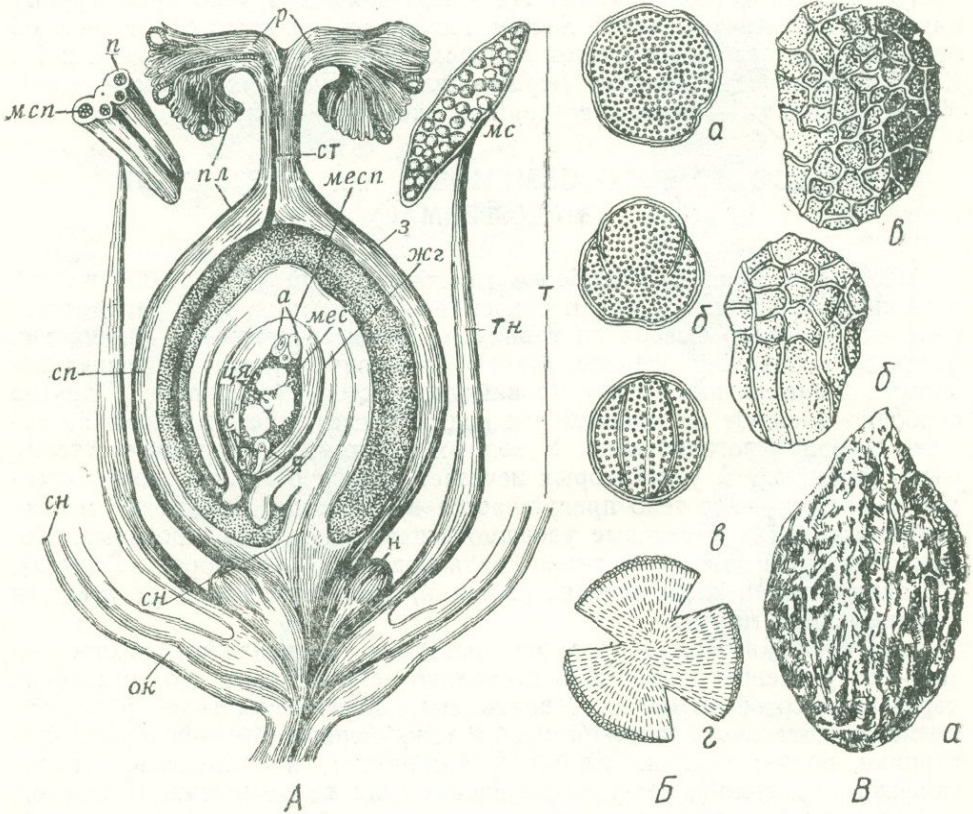


Рис. 248. Класс Angiospermae; А — схема строения цветка (продольный разрез): а — антиподы, жг — женский гаметофит, з — завязь, мс — микроспора, мсп — микроспорангий, месп — мегаспорангий, или нуцеллус, мес — мегаспора, н — нектарник, ок — околоцветник, п — пыльник, пл — плодник, или мегаспорофилл, р — рыльце, ст — столбик, сп — семяножка, с — синергиды, т — тычинка, или микроспорофилл, тн — тычиночная нить, ця — центральное ядро зародышевого мешка, я — яйцеклетка; Б — пыльцевые зерна дуба (а — б) и клена (z); В — плоды: а — *Juglans* (неоген), б — *Teucrium* (неоген), в — *Ajuga* (неоген)

Пыльца, переносимая ветром или насекомыми, попадает на рыльце и прорастает, образуя длинную нитевидную трубку, достаточную, чтобы спуститься вниз по столбику в завязь и достичь семязачатка. У лилии это расстояние может достигать 15 см. По трубке к семязачатку проникают две мужские гаметы. В семязачатке развивается одна мегаспора (называемая зародышевым мешком). Из мегаспоры возникает мегагаметофит, который на определенной стадии развития состоит из большой центральной клетки с двумя ядрами, трех клеток у конца, ближайшего к пыльцевходу, и трех клеток, расположенных

на противоположном конце. Одна из клеток, лежащая у пыльцевхода, является яйцеклеткой. Достигнув семязачатка, пыльцевая трубка проходит сквозь пыльцевход к его ядру. Одна микрогамета сливается с яйцеклеткой, из которой развивается зародыш. Другая микрогамета направляется к центральной клетке и сливается с двумя ядрами этой клетки. Весь этот процесс слияния двух мужских гамет с тремя клетками мегagamетофита получил название двойного оплодотворения.

После двойного оплодотворения из семязачатка развивается эндосперм и семя с зародышем. Завязь превращается в плод, свойственный только покрытосеменным и представляющий важное приспособление для защиты и распространения семян. Плоды очень разнообразны по форме, строению, размерам и приспособлениям для переноса. Они распространяются водой, ветром, животными, птицами и т. д.

Покрытосеменные появились в конце юрского — начале мелового периодов и в середине мелового периода заняли господствующее положение среди всех растений. Наличие цветка, органа полового размножения, приспособление к скрещиванию с помощью насекомых, а также необычайная пластичность всех вегетативных органов, и в первую очередь листьев, явились главным условием, определявшим широкое распространение покрытосеменных в кайнозой. Поэтому кайнозой считается эрой господства покрытосеменных, или кайнофитом.

В ископаемом состоянии от покрытосеменных встречаются листья, остатки древесины, семена, плоды и пыльца. В палеогене и неогене за счет остатков покрытосеменных шло образование бурых и, реже, каменных углей. Из антропогена известны ископаемые торфяники, в образовании которых участвовали также покрытосеменные.

Класс покрытосеменных разделен на два подкласса: двудольные и однодольные.

ПОДКЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ (DICOTYLEDONES)

К подклассу двудольных относится преобладающее количество покрытосеменных (до 150 000 видов), среди которых можно назвать широко известные: магнолия, дуб, клен, береза, лавр, эвкалипт, орех, миндаль, кактус, капуста, морковь, картофель и многие другие.

Для всех двудольных характерно наличие зародыша, состоящего из двух семядоль (отсюда название подкласса), корешка и почки. Стебель характеризуется концентрическим расположением сосудистых пучков (эвстела) и присутствием камбия, который обуславливает вторичный рост стебля в толщину. Корень стержневой, главный. Лист дифференцирован на черешок и пластинку, с перистонервным или пальчатонервным жилкованием и зазубренными краями; обычно имеются прилистники. Части цветка расположены пятерками (имеется 5 чашелистиков, 5 лепестков, 5 тычинок и т. д.), реже четверками. У более древних представителей цветковых части цветка расположены спирально. Из завязи развивается плод, содержащий семена.

В ископаемом состоянии первые двудольные известны с начала мелового периода, но уже в позднемеловую эпоху достигают большого развития и широкого распространения (рис. 249). Некоторые характерные роды: *Credneria* (мел), *Liquidambar* (мел — ныне), *Dewalquea* (мел — палеоген), *Castanea* (мел — ныне), *Quercus* (мел — ныне), *Betula* (мел — ныне).

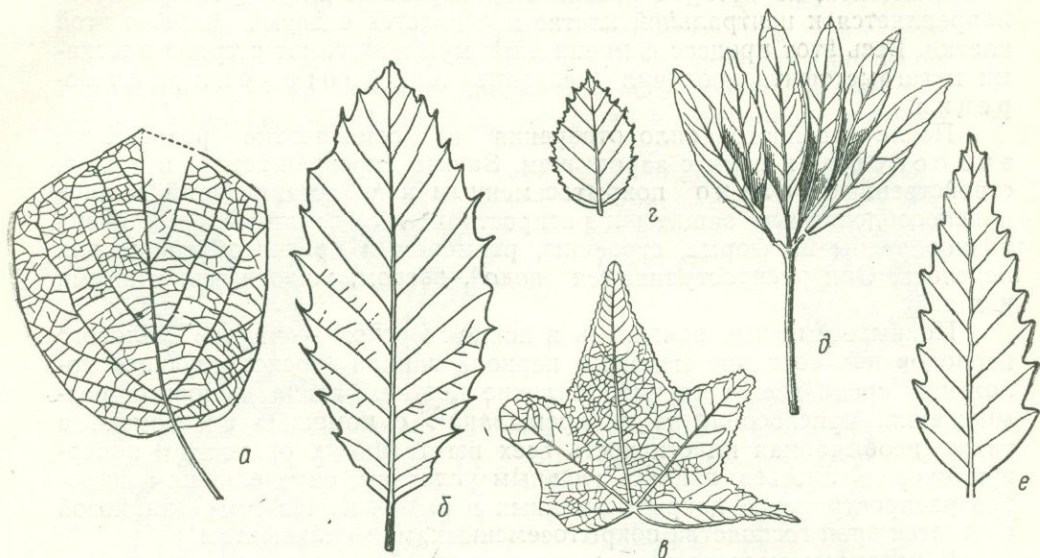


Рис. 249. Подкласс Dicotyledones; листья: а — *Credneria* (мел); б — *Castanea* (мел — ныне); в — *Liquidambar* (мел — ныне); г — *Betula* (мел — ныне); д — *Dewalquea* (мел — палеоген); е — *Quercus* (мел — ныне)

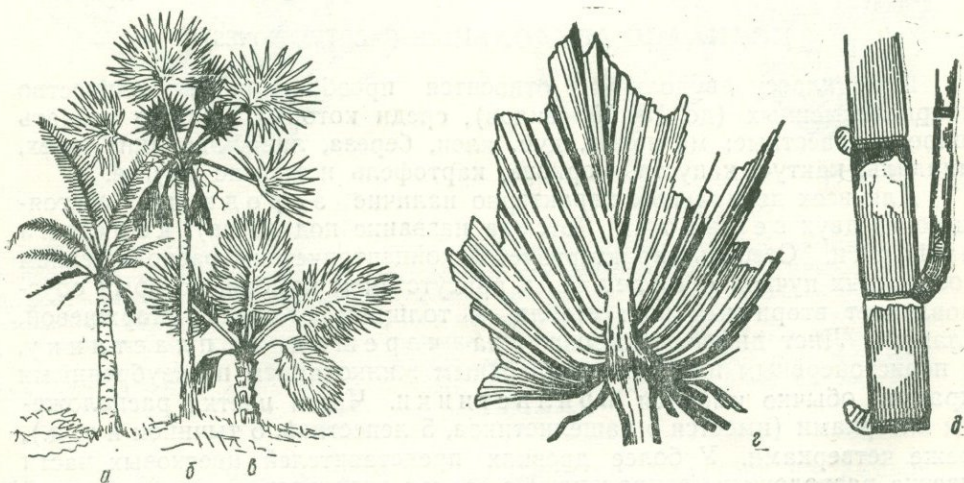
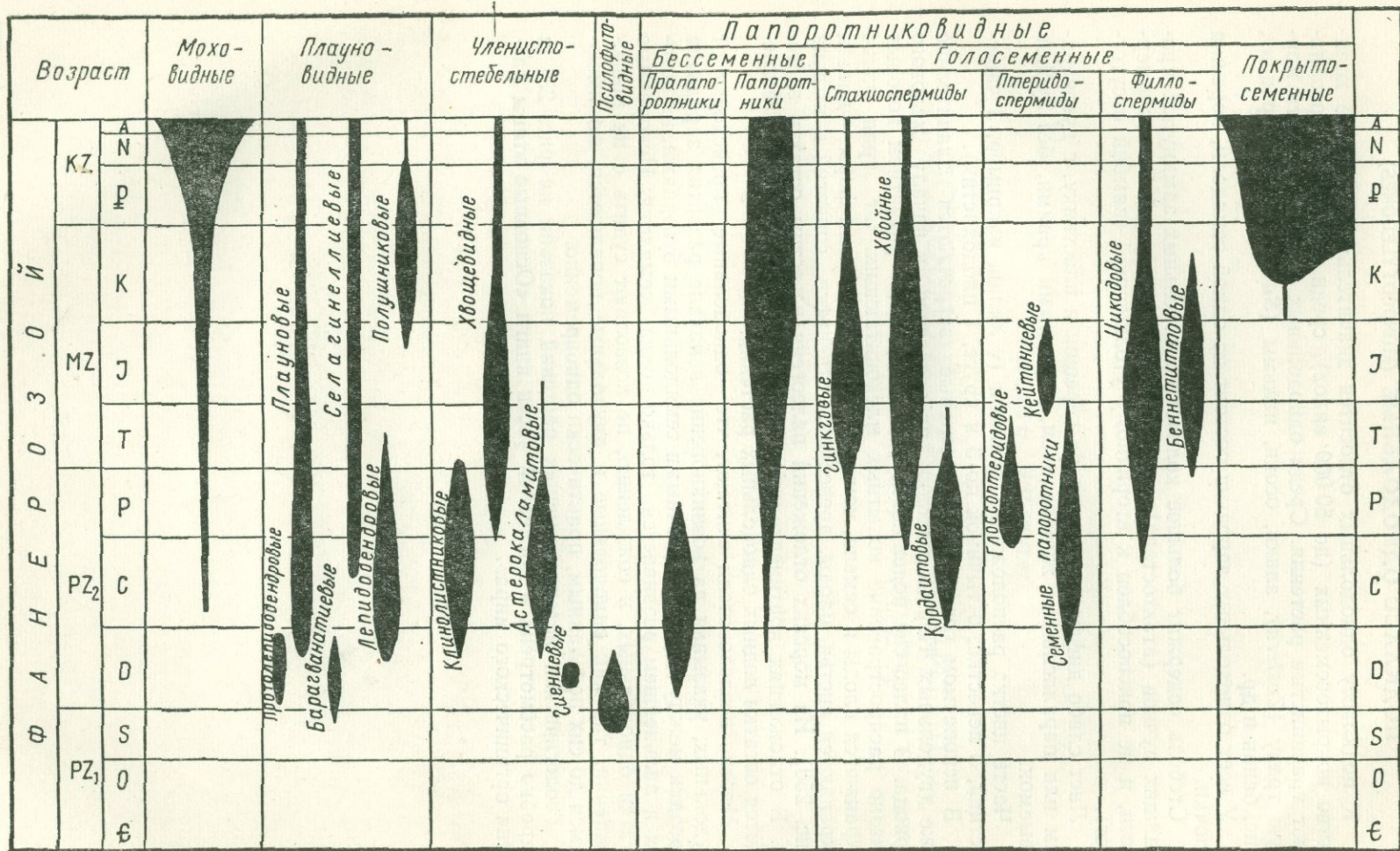


Рис. 250. Подкласс Monocotyledones; а — в — реконструкция олигоценовых пальм: а — *Phoenicites*, б — *Flabellaria*, в — *Sabalites*; г — лист *Sabal* (палеоген — ныне); д — корневище *Phragmites* из миоцена



ПОДКЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ (MONOCOTYLEDONES)

К подклассу однодольных относится значительно меньшее количество покрытосеменных (до 50 000 видов), среди которых преобладают травянистые растения. Среди однодольных можно назвать морскую траву (*Zostera*), злаки, осоки, пальмы (*Sabal*), ряску, драцену, ирис, банан и др.

У всех однодольных зародыш состоит из одной семядоли, корешка и почки.

Стебель содержит большое количество отдельных замкнутых проводящих пучков (атакостела), расположенных без особой закономерности, и не приспособлен к вторичному утолщению (камбий отсутствует).

Лист слабо дифференцирован на черешок и пластинку, с дугонервным или параллельным жилкованием, с ровными краями, без зубцов и выемок.

Части цветка расположены тройками (у лилии, например, 3 чашелистика, 3 лепестка, 6 тычинок по 3 в круге, 1 плодolistик).

В ископаемом состоянии однодольные встречаются значительно реже двудольных. Первые находки их относятся к началу мелового периода. В палеогене появляются первые травы, с развитием которых связано распространение копытных млекопитающих. От трав чаще сохраняются плоды и семена, чем стебли. От древесных форм — пальм, сохраняются листья, плоды, древесина, отпечатки соцветий и пыльца (рис. 250). Из морских отложений палеогена известны остатки зостеры. В отложениях континентальных пресноводных бассейнов встречаются остатки водных однодольных растений.

Многие исследователи считают, что однодольные происходят от двудольных, указывая на возникновение в начале развития зародыша бороздки между двумя зачаточными семядольными бугорками, из которых в дальнейшем развивается только одна семядоля. Ископаемые остатки однодольных, к сожалению, не позволяют судить о их происхождении, так как однодольные и двудольные появляются, по имеющимся до сих пор данным, практически одновременно.

Геологическая история высших растений показана на рис. 251 и подробно рассмотрена в последней части книги «Основные этапы развития органического мира».

Часть пятая

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ
ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

По палеонтологическим данным история жизни на Земле может быть разделена на два неравных этапа: очень длительный по времени докембрийский, или криптозой, этап скрытой жизни (свыше 3 млрд. лет), и относительно короткий — фанерозой — этап явной жизни (570—600 млн. лет), объединяющий, по предложению В. В. Друщица и В. Н. Шиманского (1962), четыре эры: палеозойскую, метазойскую, мезозойскую и кайнозойскую. Однако, впредь до утверждения подобного деления, в настоящей книге первые две эры рассматриваются в качестве двух подэр палеозоя.

КРИПТОЗОЙ

АРХЕЙСКАЯ ЭРА

Палеонтологические документы архейской эры крайне скудны и не всегда достоверны. Однако в ряде мест Южной Африки, Северной Америки и Австралии в железорудных формациях, кремнистых сланцах обнаружены шаровидные или палочковидные тела, обладающие микроструктурами биологического происхождения. Они являются, по-видимому, остатками бактерий или синезеленых водорослей. Абсолютный возраст этих отложений исчисляется от 2,7 до 3,1 млрд. лет. Органические остатки были извлечены из пород и изучены как с помощью электронного микроскопа, так и при помощи химических и изотопных анализов.

Можно предполагать, что в морях архейской эры господствовали простейшие одноклеточные организмы: водоросли, бактерии, грибы и какие-то простейшие животные. Приспособление первых организмов к различным способам питания (автотрофному и гетеротрофному) привело в течение архейской эры к обособлению царства растений и царства животных. Растения синтезировали в процессе фотосинтеза необходимые для них питательные вещества из воды, углекислоты и неорганических солей (автотрофные организмы); животные жили либо за счет автотрофов (гетеротрофные), либо питались разлагающимися органическими остатками (сапрофаги).

ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ ЭРА

Эта эра охватывает огромный отрезок времени почти в 2 млрд. лет (от 2600 до 570—600 млн. лет) и разделяется на ранний и средний протерозой (2600—1600 млн. лет) и поздний протерозой.

зой, или рифей (1600—570—600 млн. лет). Органические остатки в протерозое более разнообразны, чем в архее. Наиболее известны продукты жизнедеятельности синезеленых водорослей — строматолиты, прикрепленные к субстрату известковые скелеты, онколиты, имевшие шаровидные скелеты с концентрически-слоистым строением, и катаграфии, или узорчатые известковые тела. Последние два типа скелегов И. К. Королюк (1966) назвала микрофитолитами. В рифейских породах наиболее разнообразными были строматолиты и микрофитолиты, указывающие на массовое распространение в это время водорослей. Не исключена возможность, что активная жизнедеятельность водорослей привела к изменению состава атмосферы — уменьшению содержания углекислого газа и увеличению количества кислорода; последнее, в свою очередь, явилось толчком для возникновения многоклеточных, исходной группой для которых следует рассматривать жгутиконосцев. В начале протерозоя, по-видимому, возникли первые многоклеточные, среди которых наиболее примитивными являются пориферы без четко дифференцированных тканей. Позднее возникли настоящие многоклеточные — кишечнополостные, обладавшие двумя зародышевыми листками: эктодермой и энтодермой, производные которых дали начало различным тканям. Однако достоверные остатки животных известны только из отложений венда, или эдиакария (680—570 млн. лет). Последнее название связано с именем известного местонахождения остатков бесскелетных животных в Эдиакаре (Южная Австралия). В настоящее время найдено свыше 1500 экземпляров слепков или отпечатков, относимых к медузам (13 видов), восьмилучевым кораллам (4 вида), червям (5 видов) и к организмам неясного систематического положения, из которых одни напоминают моллюсков, другие — примитивных иглокожих, третьи не похожи ни на одну из известных групп. Эдиакарий, по мнению Глесснера, было временем господства медуз. Все известные находки относятся к мягкотелым бесскелетным организмам или следам их жизнедеятельности. Остатки эдиакарской фауны известны также из ряда мест Советского Союза, Англии, Южной Африки. Кроме того, в отложениях протерозоя найдены трубочки червей-трубкожилов, сегментированные трубочки сабеллитид (погонофор) и двусторчатые раковины каких-то ракообразных. Значительный интерес представляют находки сферических скелетов органического происхождения, известных под названиями сфероморфид, гистросферид и акритарх. Систематическая принадлежность этих форм до сих пор остается неясной: одна часть из них, по-видимому, относится к микроскопическим телам одноклеточных водорослей, другая — к спорам каких-то растений, третья — к яичевым оболочкам различных организмов, четвертая — к фораминиферам (?) с органическим скелетом.

Таким образом, в конце протерозоя существовали представители почти всех типов животных, но все они не имели скелетных образований. В начале фанерозоя появляются разнообразные группы скелетообразующих организмов. Для объяснения этого удивительного события было высказано очень много различных гипотез. Предполагается, что организмы прошли длительную фазу докембрийской эволюции, не имея скелетных образований, но на границе между криптозоом и фанерозоем, по-видимому, изменился химический состав морской воды, повысилась ее соленость, увеличилось содержание кислорода в атмосфере при одновременном уменьшении количества углекислого газа. Все это привело к созданию «озонового» щита и уменьшению ультрафиолетовой радиации.

В последние годы биогеохимии обнаружили в докембрийских породах остатки различных аминокислот, входившие в состав белковых тел древних организмов. Эти остатки были названы «chemical fossils», для русского обозначения Н. Б. Вассоевич предложил термин «хемифоссилии».

В протерозое, по-видимому, господствовали многочисленные и разнообразные бактерии, не имеющие обособленного ядра, но обладавшие огромной биохимической энергией. Вместе с ними были распространены разнообразные грибы. Бактерии и грибы играли большую роль в разрушении горных пород и способствовали созданию условий для освоения суши другими организмами.

ФАНЕРОЗОЙ

Фанерозой палеонтологически документирован значительно полнее криптозою. Граница между фанерозоем и криптозоем проводится по появлению у самых разнообразных организмов, как ранее известных, так и вновь возникших, способностей строить минеральный скелет. Фанерозой принято сейчас разделять на три эры: палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую.

ПАЛЕОЗОЙСКАЯ ЭРА

Палеозойскую эру предлагается разделить на две подэры: раннепалеозойскую, или собственно палеозойскую, охватывающую кембрий, ордовик, силур, и позднепалеозойскую, или метазойскую, в составе девона, карбона и перми.

РАННЕПАЛЕОЗОЙСКАЯ ПОДЭРА

КЕМБРИЙСКИЙ ПЕРИОД

В отложениях, относимых к самому началу кембрия, встречены скелетные остатки губок, археоциат, брахиопод, хиолитов, брюхоногих моллюсков и нескольких групп неясного систематического состава. Несколько позднее появляются кораллы, двустворки, трилобиты и остракоды. Еще позднее появляются примитивные фораминиферы с органическим скелетом (аллогромииды) и прочной агглютинированной раковиной (астроризиды), радиолярии со сферическим кремневым скелетом и шестилучевые кремневые губки.

В раннем кембрии особенно широко были распространены археоциаты, среди которых известны формы с одностенными коническими или трубчатыми кубками, одиночные и колониальные формы с двойной стенкой, у которых интерваллюм разделен либо прямыми пористыми перегородками, либо пористыми тениями. Археоциаты жили в мелководных теплых морях обычно крупными поселениями, нередко приобретавшими рифовый характер; вместе с археоциатами обитали синезеленые водоросли, строматопоры и брахиоподы. В морях были распространены сифонофоры и медузы, разнообразные кольчатые черви, от которых сохранились отпечатки, слепки внутренней полости (в дальнейшем изложении черви нами не рассматриваются, так как об их эволюции известно мало и находки их очень редки).

Особенного развития в кембрии достигают трилобиты, составляющие до 60% всей известной кембрийской фауны (см. рис. 81). Среди

трилобитов были распространены малочленистые трилобиты (миомеры), имевшие малое число туловищных сегментов (2—5) и почти одинаковые размеры головного и хвостового щитов; часть из них отличалась полным отсутствием глаз и лицевых швов. Более разнообразны были многочисленистые трилобиты (полимеры); среди них характерны: оленелиды с длинным многочисленным туловищем, метапариевым лицевым швом; редлихииды с крупными глазами, заднещечными лицевыми швами; коринексохиды с малым числом туловищных сегментов (5—12), заднещечными лицевыми швами, относительно большими размерами хвостового щита. В кембрии были распространены также птихопарииды, имевшие большое число туловищных сегментов (до 24), маленький хвостовой щит, расчлененную 3—4 бороздами глабель, опистопариевые лицевые швы. В конце кембрия появились два подотряда птихопариид: азафины и харпины.

В кембрии известны представители беззамковых и замковых брахиопод, причем особенно разнообразны первые.

Двустворчатые моллюски характеризовались мелкими размерами, тонкостенной раковиной и таксодонтным замком. Первые наутилоидеи — фольбортеллиды — имели прямые раковины длиной до 10 мм.

В конце кембрия появляются первые аулопориды (инкоммуникатные табуляты), имевшие стелющиеся колонии с мелкими коническими кораллитами; остракоды с тонкими известково-хитиновыми раковинами размером до 10 мм; высшие ракообразные (филлокариды), у которых грудь и первые сегменты брюшка были покрыты большим одно- или двустворчатым щитом.

Появляются прикрепленные иглокожие — текоидеи (эдриоастероидеи) с шаровидной чашечкой. В конце кембрия возникают стереостолонатные граптолиты, образовавшие кустистые колонии, на которых располагались автотеки, битеки и столотеки. Они вели прикрепленный образ жизни — бентосный или псевдопланктонный.

Кембрий характеризуется гораздо большим, чем в протерозое, числом находок скелетов водорослей (главным образом синезеленых, в меньшей степени красных), разнообразных спор.

ОРДОВИКСКИЙ ПЕРИОД

В морях ордовикского периода были по-прежнему распространены фораминиферы с агглютинированной раковиной (астроризиды), шестилучевые и четырехлучевые (каменистые) губки; появляются загадочные рецептакулиты, имевшие известковые шаровидные и грушевидные скелеты; появляются первые эндотириды, стенка которых состоит из известковых гранул.

Среди кишечнополостных (см. рис. 66) значительную роль играют строматопоры; в начале среднего ордовика появляются первые ругозы. Их мелкие рогообразно изогнутые скелеты лишены дниц и снабжены шиповидными септами. Несколько позднее появляются ругозы с клиновидными и пластинчатыми септами, так называемые однозонные четырехлучевые кораллы; возникают гелиолиты; среди табулят преобладали инкоммуникатные аулопориды, хализитиды (цепочечные кораллы) и появляются древнейшие представители коммуникатных форм.

По-прежнему очень разнообразны трилобиты, среди них известны новые группы многочисленистых трилобитов: дикелоцефалиды с крупным хвостовым щитом, узкими неподвижными щеками, заднещечными лицевыми швами; факопиды с шизохроническими глазами, туловищем из 8—19 сегментов, цельнокрайним хвостовым щитом; хейруриды имели

относительно крупную глабель, иногда вздутую шаровидную, маленькие голохроицеские глаза, туловище из 10—19 сегментов. Довольно широко были развиты птихопарииды, среди которых продолжали существовать подотряды птихопариин, азафин и харпин. Кроме того, в начале ордовика появились новые подотряды илленин и тринукленн. У илленин и азафин головные и хвостовые отделы были почти равных размеров, при небольшом числе туловищных сегментов; в случае опасности эти трилобиты могли сворачиваться, защищая свое брюшко. В конце ордовика птихопариины и азафины вымирают.

Кроме трилобитов в ордовике были распространены остракоды. Некоторые имели равносторчатую раковину (длиной до 10 мм) с прямым спинным краем и слабо намеченным глазным бугорком — лепердитиды, а другие — обычно резко и разнообразно расчлененную раковину с лопастями, буграми, ребрами — бейрихииды. Хелицеровые были представлены мечехвостовыми и эвриптеридами; остатки последних никогда не встречаются совместно с остатками настоящих морских организмов: по-видимому, эвриптериды были обитателями пресных или солоноватых водоемов.

Моллюски представлены всеми классами, но наиболее широко распространены головоногие: наутилоидеи с прямой раковиной, эндоцератиты и актиноцератиты, имевшие крупную раковину (длиной до 2—3 м) и сложно построенный сифон. В конце периода эндоцератиты угасают. Число групп двусторчатых моллюсков по сравнению с кембрием увеличивается: кроме рядозубых появляются неравномускульные (беззубые) и связкозубые. Среди переднежаберных брюхоногих известны новые группы, характеризующиеся редукцией органов правой стороны, сохранением только левой жабры, почки и предсердия; их раковина утратила анальную щель и перламутровый слой; продолжают существовать и брюхоногие с анальной вырезкой на раковине. Следует отметить распространение в ордовике хиолитов, имевших двустороннесимметричную раковину с обособленной брюшной и спинной сторонами. В начале ордовика появляются голоротые мшанки (см. рис. 133), среди которых наиболее широко распространены трепостоматы с ветвистыми, массивными, листообразными или обрастающими колониями. В меньшем количестве встречаются криптостоматы, имевшие сетчатые, ветвистые и листовидные колонии. Среди беззамковых брахиопод многочисленны оболиды (отряд лингулид), обладавшие мелкими округлыми хитиново-фосфатными раковинами с краевыми макушками. Особенно широко распространены замковые брахиоподы: ортиды с известковой раковиной, прямым смычным краем, хорошо развитыми зубами; пентамериды с двояковыпуклой, непористой раковиной и открытым дельтирием; строфомениды с вогнуто-выпуклой раковиной, имевшей на обеих створках ареи с треугольными отверстиями для ножки. Появляются также представители других отрядов брахиопод (ринхонеллиды, атрипиды, спирифериды). Общее число родов ордовикских брахиопод достигает 200.

Среди иглокожих преобладают прикрепленные формы — в первую очередь цистоидеи, которые имели довольно правильную чашечку и парные или ромбовые поры, выполнявшие, по-видимому, функцию газообмена. В ордовике появляются первые бластоидеи с чашечкой обладавшей недоразвитыми гидроспирами; чашечка, в отличие от более поздних представителей, состояла из большого числа табличек.

С середины ордовика возникают морские лилии, имевшие моноили дициклическую чашечку, от которой отходили руки, приспособленные для сбора пищи лучше, чем у бластоидей. У первых морских

лилий были однорядные руки и многорядный стебель. Из ордовика известны также первые морские ежи, морские звезды, офиуры и голотурии, но их остатки в ископаемом состоянии в палеозое встречаются крайне редко и не дают данных для выяснения их эволюции. Наиболее любопытны ботриоцидароиды, своеобразные морские ежи с панцирем, имеющим в интерамбулакральном поле один ряд табличек.

Среди граптолитов распространены стереостолонаты, имевшие кустистые или сетчатые колонии, их ветви несли автотеки, битеки и столотеки; колония у тубоидей состояла из двух частей: горизонтальной, образованной теками, и свободной трубчатой, возвышавшейся над этим основанием. Особенно широко были распространены бесосные граптолиты (аксонолипты) с разветвленными дихотомирующими рабдосомами. Появляются первые двурядные осеносные граптолиты (аксонофоры); они вели планктонный образ жизни и были снабжены пневматофором или поплавком.

Из отложений прибрежно-морских бассейнов ордовика известны остатки древнейших позвоночных — бесчелюстных рыбообразных животных. Они были лишены челюстей, имели парное или непарное носовое отверстие, непарные плавники (из парных плавников иногда присутствовали грудные), внутренний скелет был хрящевым. Туловище бесчелюстных было покрыто шагренью из кожных зубов или костным панцирем, состоявшим из отдельных пластинок, покрывавших голову и переднюю часть туловища; задняя часть туловища и хвост были покрыты чешуей. Их потомки, миноги и миксины, живущие в настоящее время, утратили наружный скелет и ведут паразитический образ жизни.

Из среднего ордовика известны конодонты — маленькие зубоподобные образования, принадлежащие неизвестно каким организмам.

Из ордовика известны остатки низших растений — водорослей и грибов; из высших — мхи и, возможно, плауновидные.

СИЛУРИЙСКИЙ ПЕРИОД

В силурийских морях продолжали свое развитие почти все те группы животных, которые были характерны для ордовика. Среди фораминифер по-прежнему распространены астроризиды и аммодисциды, первые представители которых имели агглютинированную раковину с клубкообразным навиванием, с обособленной только начальной камерой и лишенной перегородок всей остальной трубчатой частью (двухкамерные раковины). Среди низших многоклеточных широко распространены каменистые (четырёхлучевые) губки и рецептакулиты. Среди кишечнополостных развиты строматопоры, принимавшие участие в образовании рифов, коммуникатные табуляты, настоящие гелиолиты и двузонные четырёхлучевые кораллы, отличавшиеся от однозонных наличием пузырчатой ткани.

В конце силура встречены известковые скелеты, отнесенные к афросальпингоидам, группе неясного систематического положения.

В силуре резко сокращается количество трилобитов — продолжают свое существование факопиды и хейруриды, но более характерны лихиды, харпины, тринуклеины и илленины. У лихид — от средних до крупных размеров трилобитов — глабель чаще всего выпуклая и расчленена бороздами на лопасти, глаза небольшие, лицевые швы заднещечные, туловище состоит из 9—10 сегментов, хвостовой щит с тремя парами плевр. У харпин — маленьких или средних размеров трилобитов — глаза были развиты слабо или отсутствовали, но обычно головной щит был снабжен лимбом и щечными шипами.

Становятся известными лимулиды и скорпионы (хелицеровые), первые представители которых обитали в воде.

Среди моллюсков известны моноплакофоры, увеличивается количество переднежаберных брюхоногих, к известным из ордовика отрядам двустворчатых моллюсков прибавляются разнозубые. Значительную роль в морской фауне силура продолжают играть многие отряды наутилоидей с прямой раковиной (ортоцератиды и онкоцератиды) и актиноцератиты. Среди мшанок несколько сокращается количество трепостомат и, наоборот, увеличивается число криптостомат и циклостомат. Число родов брахиопод уменьшается до 180 и среди них наиболее широко распространены пентамериды, строфомениды, атрипиды (см. рис. 146). Появляются новые роды и семейства спириферид и атрипид. В конце силура возникают теребратулиды.

Среди прикрепленных иглокожих уменьшается количество цистоидей; появляются настоящие бластоидеи, у которых чашечка состоит из 13 табличек, расположенных в три пояса, и хорошо развиты гидроспиры; значительно увеличивается число морских лилий.

Среди полухордовых по-прежнему очень широко распространены граптолиты. На смену бесосным граптолитам, вымершим в конце ордовика, в раннем силуре приходят осеносные граптолиты вначале с двурядными, а позднее с однорядными колониями, имеющими вид прямой или свернутой ветви, и колониями в форме башенковидной или неправильной конусовидной спирали или в форме сетки. В конце раннего силура исчезают двурядные и сетчатые граптолиты и в позднем силуре господствующее положение занимают граптолиты с однорядными колониями. В конце силура или начале девона собственно граптолиты вымирают.

В позднем силуре появляются первые настоящие рыбы, снабженные челюстями, парными плавниками и более совершенным внутренним скелетом. Они были представлены акантодами — рыбами, соединившими в себе признаки хрящевых и костных рыб. Тело акантод было покрыто чешуей, между грудными и брюшными плавниками имела серия дополнительных плавников, снабженных впереди колючками — ихтиодорулитами, внутренний скелет был хрящевым. Акантоды существовали до конца палеозоя.

В силуре продолжают развиваться бактерии, грибы, водоросли — синезеленые, багряные и зеленые.

Из силурийских отложений известны гигантские растения — немаатофиты с дифференцированной тканью и кутинизированными спорами. Конец силура и начало девона ознаменовались крупными горообразовательными процессами, которые привели к расширению суши, созданию новых горных цепей и регрессии моря. В конце силура появляются первые наземные растения — псилофитовидные и примитивные плауновидные (барагванатиевые). Выход растений на сушу и завоевание ими в девоне огромных наземных пространств явилось важнейшим этапом развития наземного органического мира.

В морях произошло существенное изменение состава позвоночных, в девоне появились новые классы рыб. Состав морских беспозвоночных также существенно изменился: вымерли настоящие граптолиты, многие семейства и отряды брахиопод, мшанок, головоногих и других групп. В девоне появились новые группы, в том числе аммоноидеи, бактеритоидеи и др. Конец силура и начало девона, таким образом, представляют собой естественный рубеж в геологической истории Земли и эволюции растительного и животного мира. Поэтому развитие органического мира в палеозое можно разделить на два этапа: древнепалео-

зойский, или собственно палеозойский, и позднепалеозойский, или метазойский. Такое деление палеозоя на два этапа вполне естественно, и в дальнейшем крайне желательно, чтобы была принята метазойская подэра.

ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКАЯ, или МЕТАЗОЙСКАЯ, ПОДЭРА

ДЕВОНСКИЙ ПЕРИОД

Начало девона характеризуется широким развитием континентальных условий, обширными участками суши с расчлененным рельефом; трансгрессия моря начинается в среднем девоне и максимума достигает в позднем девоне.

Среди фораминифер широко распространены аммодисциды, имевшие двукамерную раковину.

Появляются первые известковые губки и достигают расцвета респектакулиты, вымирающие в начале карбона.

Строматопоры, коммуникатные табуляты, однозонные и двузонные четырехлучевые кораллы принимают участие в образовании рифовых построек.

Значительно сокращается количество трилобитов, к концу периода исчезают почти все группы трилобитов, за исключением птихопарид, доживающих до перми.

Среди остракод вымирает большинство лепердитид и наиболее распространены бейрихииды, имевшие сложную расчлененную раковину.

На суше появляются первые пауки, клещи; в континентально-лагунных бассейнах господствуют эвриптериды.

Двустворчатые и брюхоногие моллюски по-прежнему не играют существенной роли в фауне морей.

Уменьшается количество наутилоидей с прямой раковиной; появляются первые представители со спирально-плоскостной раковиной, в дальнейшем полностью вытесняющие первых. Многочисленны и разнообразно акциноцератиты, имевшие крупную раковину и сложную сифонную систему.

В начале девона появляются бактритоидеи, имевшие прямую раковину, внутренняя полость которой была разделена перегородками на камеры; вдоль брюшного края через отверстия в перегородках проходил сифон. Вместе с бактритоидеями появляются первые аммоноидеи, имевшие спирально-плоскостную раковину, разделенную на гидростатические камеры перегородками, прикреплявшимися изнутри к раковине по агониатитовой или гониатитовой лопастной линии. Тело аммоноидей было относительно крупнее тела наутилоидей и занимало от половины до полутора-двух оборотов. Сифон, как у бактритоидей, проходил вдоль брюшного края, занимая краевое положение. В начале позднего девона появляется и в конце периода вымирает очень своеобразный отряд аммоноидей — климениды, имевшие раковину разнообразной формы, вплоть до треугольного завивания оборотов, гониатитовую лопастную линию и краевое, но, в отличие от всех других представителей, дорсальное положение сифона.

Разнообразны и многочисленны тентакулиты, систематическое положение которых недостаточно ясно.

Среди мшанок сокращается число трепостомат и увеличивается количество криптостомат, достигающих максимума своего развития. Последние принимают участие в образовании рифовых построек.

Брахиоподы в девоне достигают максимума своего развития — известно свыше 320 родов замковых брахиопод. В первую очередь следует отметить спириферид и атрипид, имевших спиральный известковый ручной аппарат; у первых, по-видимому более совершенных форм (они дожили до юры); вершины конусов были направлены в стороны, у вторых — менее совершенных (вымерших в начале карбона) — вершины конусов были направлены в сторону спинной створки, которая вследствие этого всегда более выпуклая, чем брюшная. Кроме этих двух отрядов в девоне были довольно многочисленны ринхонеллиды, имевшие ручные поддержки в виде крючков, теребратулиды с петлевидным ручным аппаратом и др. Брахиоподы девона отличались большим разнообразием, богатством видов и довольно быстрой изменчивостью во времени (см. рис. 146).

Среди иглокожих преобладают прикрепленные формы: бластоидеи и морские лилии. Редко встречаются древние морские ежи.

Стереостолонатные граптолиты встречаются крайне редко и существенной роли в фауне морей не играли.

Девонский период был периодом господства рыб. В девоне были широко распространены пластинокожи, или «панцирные», рыбы, со своеобразным панцирем, покрывавшим отдельно голову и переднюю часть туловища, и с челюстями в виде зазубренных костных пластинок. Они вели в основном придонный образ жизни и вымерли в конце периода. В середине девона появились костные рыбы, среди которых с самого начала наметилось разделение на три основные ветви: лучеперых, кистеперых и двоякодышащих. Особенно многочисленны в девоне были кистеперые рыбы — хищники с сильными зубами. Двоякодышащие приспособились к жизни в засушливых условиях. Лучеперые рыбы были немногочисленны, имели ганоидную чешую и хрящевой или слабоокостеневший скелет (акулы, скаты и брадиодонты). От них сохраняются преимущественно зубы и плавниковые шипы. В позднем девоне от кистеперых рыб возникли первые стегоцефалы («крышеголовые»), относимые к земноводным. Они были первыми наземными четвероногими суши. Существование стегоцефалов было связано с водной средой: они размножались и выводили молодь (личинок) в воде подобно своим потомкам — современным лягушкам, саламандрам и червьягам. Стегоцефалы имели сплошную костную крышу черепа, почти все вели хищный образ жизни, питались в основном рыбой. Просуществовали до конца триаса. У девонских стегоцефалов — ихтиостегид — еще сохраняются в строении тела особенности, сближающие их с кистеперыми рыбами, но строение пятипалых конечностей свидетельствует уже о наземном образе жизни.

Главными представителями девонских водных растений были по-прежнему синезеленые водоросли, а также харовые (трохилиски, сицидиумы) и нематофиты, крупные стволы которых найдены в Европе и Америке. Известны также остатки бактерий и грибов.

На суше достигают широкого распространения псилофитовидные, создающие первую наземную флору — псилофитовидную.

От псилофитовидных произошли примитивные плауновидные — протолепидодендровые, первые членистостебельные — гиениевые и первые папоротниковидные — прапапоротники (см. рис. 251).

К началу позднего девона псилофитовидные исчезают и их место занимает археоптерисовая флора, названная по преобладавшему в ней настоящему папоротнику археоптерису. В состав археоптерисовой флоры кроме папоротников входят прапапоротники, древние плауновидные, членистостебельные и первые семенные растения. Позднедевонская

флора по своему составу и разнообразию ближе к раннекаменноугольной, чем к среднедевонской.

Сведения о закономерности распространения двух вышерассмотренных флор: псилофитовидной и археоптерисовой — пока еще скудные. Это было время приспособления растений к жизни на суше и началом выработки лесного типа растительности, особенно характерного для последующих флор. Первые наземные растения приспособлялись к жизни в воздушной среде, к увеличенному количеству в воздухе, в сравнении с водой, кислорода. У растений возникли приспособления, защищающие их от высыхания, появились кожица с устьицами, различные покровные ткани, проводящий пучок — стела, состоящая из ксилемы и флоэмы. Тело растения стало дифференцироваться на стебель, корни и листья, которые специализировались на выполнении разнообразных функций (см. рис. 223).

КАМЕННОУГОЛЬНЫЙ ПЕРИОД

В морях каменноугольного периода широко распространились крупные фораминиферы — фузулины, обладавшие плоско-спиральной раковиной со сложной известковой стенкой; они принимали участие в накоплении известковых осадков (фузулиновые известняки). Возникают новые группы фораминифер: с агглютинированной раковиной текстуррииды и атаксофрагмииды, с известковой — милиолиды. Значительную роль играли хететиды, скелет которых состоял из многочисленных волосовидных трубочек. Несколько уменьшается количество строматопор. Ругозы испытывают расцвет. Кроме однозонных и двузонных четырехлучевых кораллов появляются трехзонные кораллы с усложненной центральной зоной (развивается простой или сложный столбик). Табуляты и мшанки (криптостоматы) строят рифы.

Среди членистоногих становятся известными многие наземные формы; особенно многочисленны паукообразные (панцирные пауки), скорпионообразные, сольпугоподобные, появляются первичнобескрылые насекомые и первые крылатые — древнекрылые, среди которых стрекозы достигают поистине «гигантских» размеров с размахом крыльев до 100 см, среди новокрылых известны таракановые, прыгающие прямокрылые, равнокрылые, скорпионницы.

Среди моллюсков по-прежнему важную роль играют головоногие. Появляются новые группы аммонитов с гониатитовой лопастной линией. В раннем карбоне аммонитов было еще сравнительно мало. В среднем и позднем карбоне количество аммонитов увеличивается и возрастает их разнообразие. Роль наутилоидей уменьшается, среди них преобладают представители со спирально свернутой раковиной; появляются первые белемниты.

В середине карбона вымирают последние актиноцератиты. Среди брюхоногих разнообразны беллерофонтиды и плевротомариевые; появляются заднежаберные и первые легочники. Увеличивается количество двустворчатых моллюсков; среди них становятся известными обитатели солоноватоводных и пресноводных бассейнов.

Количество брахиопод в карбоне по сравнению с девоном уменьшается. Наряду со спириферидами были распространены продуктиды, достигавшие довольно крупных размеров (до 30 см). Они занимали среди бентосной фауны господствующее положение, и нередко моря каменноугольного периода называют продуктидовыми (или продуктусовыми) по наиболее распространенному отряду продуктид.

Криптостоматовые мшанки (особенно фенестеллиды) преобладают среди всех мшанок.

Количество прикрепленных иглокожих сокращается при одновременном увеличении неприкрепленных. Среди первых очень разнообразны и многочисленны морские лилии и бластоидеи. Среди вторых увеличивается число древних морских ежей (см. рис. 164).

Среди рыб сокращается число акантод; в континентальных и отчасти морских водоемах широко распространены лучеперые, представленные исключительно древними ганоидами (палеонисками); испытывают расцвет брадиодонты.

Большого разнообразия достигают стегоцефалы, различные по величине, по строению позвоночного столба и по форме: крокодилообразные, саламандрообразные и малоподвижные, лежащие на дне; они населяли берега озер и болот, заросли каменноугольных лесов.

Появляются первые пресмыкающиеся, отделившиеся от стегоцефалов (батрахозавров или «лягушкоящеров»); они относятся к котилозаврам, сохраняющим сплошную крышу черепа без височных впадин, как и у земноводных. Пресмыкающиеся, в отличие от своих предков стегоцефалов, имели два важных преимущества: роговой покров, предохраняющий тело от потери влаги, и способность размножаться на суше путем откладывания яиц с плотной оболочкой и большим количеством питательного желтка. В конце карбона появляются зверообразные пресмыкающиеся, имеющие одну нижнюю височную впадину. Они являются соединительным звеном с млекопитающими.

Каменноугольная флора сформировалась из позднедевонской. В раннем карбоне продолжают существовать многие роды, известные уже в девоне. Увеличивается количество древесных форм — появляются лепидодендроны, сигиллярии и каламиты. Эта флора, получившая название антракофитовой, существовала от среднего карбона до середины перми. Антракофитовая флора в дальнейшем дифференцировалась. Уже в среднем и позднем карбоне выделяются три ботанико-географические провинции: тропическая и субтропическая, или вестфальская, и две умеренные: северная — тунгусская и южная — гондванская.

Для вестфальской флоры характерны лепидодендроны, сигиллярии и другие плауновидные, клинолистники и каламиты, птеридоспермиды и кордаитовые. Большинство этих растений имело очень сложную проводящую систему, вторичную древесину без колец прироста и пышно развитые, очень расчлененные листья с перистым и даже сетчатым жилкованием. Эти признаки свидетельствуют о существовании растений в жарком и влажном климате, благоприятном для торфо- и углеобразования. Каменные угли крупнейших каменноугольных бассейнов — Донецкого, Подмосковного, Карагандинского, Вестфальского, Силезского, Кейпина в Китае, Пенсильванского в Северной Америке и др. — возникли благодаря скоплениям растительных остатков вестфальской флоры.

Для тунгусской флоры характерны кордаитовые, папоротники, птеридоспермиды, травянистые формы членистостебельных. Плауновидные представлены значительно меньшим числом родов и видов и новыми формами. Наличие древесины с годовыми кольцами, слабо-расчлененные простые листья позволяют предполагать, что климат в тунгусской провинции был умеренным.

Гондванская флора беднее тунгусской, но имела некоторое сходство с тунгусской и резко отличалась от вестфальской. Для гондванской или, как ее называют, глоссоптериевой, флоры характерны, глав-

ным образом, глоссоптериевые (птеридоспермиды), кордаитовые и травянистые хвощевидные. Эта флора развивалась под влиянием оледенения на гондванском материке в условиях умеренного климата.

ПЕРМСКИЙ ПЕРИОД

Среди простейших по-прежнему важную роль играют фузули-ниды.

Губки почти не отличаются от каменноугольных.

Продолжается развитие и совершенствование аммонитов; появляются аммониты с усложненной цератитовой лопастной линией. Вместе с ними продолжают свое существование бактриты и наутилоидеи.

Увеличивается количество двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Среди брахиопод господствуют продуктиды и спирифериды.

Конец периода характеризуется вымиранием фузулинид, основных отрядов табулят (аулопорид, фавозитид, сиригопорид), четырехлучевых кораллов, наутилоидей с прямой раковиной (ортоцератид), бактритов, аммонитов с гониатитовой лопастной линией, хиолитов, трилобитов, эвриптерид, криптостомат и трепостомат, ортид, продуктид, основных групп спириферид и ринхонеллид, среди иглокожих — основных групп морских лилий и всех бластоидей.

В ранней перми вымирают акантоды, сокращается количество хрящевых рыб, вымирают брадиодонты, но распространены своеобразные рыбы, имевшие ряд зубов, свернутых в плоскую спираль (*Helicoprión* и др.). Среди костных рыб вымирают древние лучеперые и палеозойские группы кистеперых и двоякодышащих рыб.

Аридизация климата, появление на больших территориях ландшафтов типа современных степей и пустынь, в первую очередь отразилась на изменении состава растительности и позвоночных. Многие стегоцефалы вымирают, часть из них приспосабливается кроме жизни на берегах водоемов, дельт и лагун к жизни в более сухих местах. Создались благоприятные условия для развития пресмыкающихся, которые не нуждались в наличии воды при размножении. В пермский период пресмыкающиеся достигли большого разнообразия в своих приспособлениях к окружающей среде. Среди них известны растительноядные, хищные, всеядные и, по-видимому, моллюскоядные представители.

Верхнепермские отложения с территории Советского Союза дали наиболее разнообразный и интересный материал по пресмыкающимся. Хорошо изучены два фаунистических комплекса пресмыкающихся: первый — северодвинский, имеющий сходство с пермской фауной Южной Африки, содержащий котилозавров, зверообразных рептилий (у прогрессивной формы *Dvinia* обнаружены некоторые черты строения, присущие млекопитающим) и батрахозавров (*Kotlassia*), которые являются промежуточным звеном между земноводными и пресмыкающимися. Второй — ишеевский комплекс (около г. Тетюши на Волге), содержащий древних зверообразных синапсидных пресмыкающихся, дейноцефалов («странноголовых») хищных титанозухий (*Titanophoneus*) и растительноядных тапиноцефалов. Также интересно местонахождение около города Очера, Пермской области, с «очерской фауной» пресмыкающихся, близкой по возрасту к ишеевской или немного более ранней, представленной титанозухиями, несущими черты сходства с пеликозаврами. Пресмыкающиеся очерской фауны разнообразны по своему образу жизни: хищные, всеядные и растительноядные.

В начале перми климатическая и флористическая зональности выражены еще отчетливее, чем в карбоне. Во второй половине пермского периода на территории Европы происходит вымирание лепидодендроновых и каламитов, а также многих птеридоспермид и кордаитовых, на смену которым приходят первые цикадовые, гинкговые и хвойные. Климат в области распространения вестфальской флоры становится более сухим, вызывая затухание процессов углеобразования и распространение ксерофитной флоры.

В тунгусской и гондванской областях в пермское время климатические условия изменяются сравнительно мало, поэтому здесь пермские флоры обладают многими чертами сходства с позднекаменноугольными; во многих местах продолжают процессы углеобразования (Северный Урал, Кузбасс, Китай, Индия, Австралия). К концу пермского периода в эти области проникают европейские формы. Флора приобретает новый облик, в котором господствующее положение принадлежит папоротникам и голосеменным.

Конец перми и начало триаса ознаменовались интенсивными горообразовательными процессами, созданием больших континентальных массивов, сокращением морских бассейнов.

МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА

ТРИАСОВЫЙ ПЕРИОД

Триасовый период, первый период мезозойской эры характеризуется значительным обновлением состава фауны и флоры.

В морях обновляется состав фораминифер, появляются роталииды и новые роды нодозаринд, аммодисцид, милиолид; возникают шестилучевые кораллы, становятся известными остатки восьмилучевых кораллов. Обновляется состав остракод и многих отрядов насекомых. Более разнообразными становятся гастроподы и двустворчатые моллюски; последние занимают те экологические ниши, которые в палеозое были заняты брахиоподами. Особенно широко распространяются аммониты с цератитовой лопастной линией, вытеснившие гониатитов. Обновляется состав циклостоматовых мшанок. Брахиоподы представлены теребратулидами, ринхонеллидами, спириферидами. Среди иглокожих преобладают подвижные, неприкрепленные представители; появляются правильные морские ежи (диадематойды) и приобретают более правильный и прочный панцирь цидаройды (первые представители этого отряда появились в девоне). В подтипе прикрепленных иглокожих сохраняются только морские лилии, среди которых многие переходят к подвижному образу жизни — к передвижению при помощи рук.

Среди рыб сокращается количество хрящевых, на смену древним лучеперым приходят цельнокостные, у которых внутренний скелет окостеневает больше, чем у палеозойских лучеперых. В среднем триасе появляются костистые рыбы. Кистеперые и двоякодышащие встречаются крайне редко.

Триасовые земноводные представлены разнообразной группой лабиринтодонтов, тесно связанных с водной средой. Вероятно, возврат земноводных в воду был связан с распространением пресмыкающихся, которые на земле стали господствующей группой. Среди них известны текодонты (архозавры с двумя височными впадинами), от которых в конце триаса возникают ящеротазовые динозавры. В конце триаса вымирают последние котилозавры и все зверообразные; появляются первые млекопитающие (триконодонты, пантотерии).

В морях появляются черепахи, крокодилы, ихтиозавры и завроптеригии (плакодонты, нотозавры).

Остатки триасовых растений встречаются относительно редко. В морях особенно разнообразны были зеленые водоросли, принимавшие участие в образовании рифов. В Европе раннетриасовая флора развивалась в условиях засушливого климата. Ее характерными представителями являлись членистостебельные, хвойные и последнее древесное плауновидное — плевромейя. К концу триаса климат увлажняется, флора приобретает мезофитовый облик, начинаются процессы углеобразования. С этого времени появляется мезофитовая флора, развитие которой начинается в позднем триасе и заканчивается в раннем мелу, достигая наибольшего расцвета в юрское время. То резкое отличие, которое еще существовало между вестфальской, с одной стороны, глоссоптериевой и гондванской флорами, с другой — постепенно стирается. В Сибири и в Гондване происходило спокойное развитие флоры, сопровождавшееся иммиграцией форм из Европы. В состав триасовой флоры входили папоротники и хвощи, хвойные, гинкговые, саговниковые и первые беннеттитовые.

ЮРСКИЙ ПЕРИОД

В морях юрского периода были распространены разнообразные нодозарииды, роталииды, имеющие спирально-коническую раковину. Кремневые и известковые губки вместе с шестилучевыми кораллами принимали участие в образовании рифов. Становятся многочисленными и разнообразными брюхоногие и двустворчатые моллюски; в конце периода в южных морях распространяется своеобразный отряд толсто-зубых двустворок — рудисты. Господствующее положение в морях принадлежит аммонитам со сложно расчлененной лопастной линией, среди которых преобладают аммонитиды, литоцератиды и филлоцератиды (см. рис. 125).

Среди мшанок появляется отряд наиболее высокоорганизованных голоротых мшанок — хейлостоматы; становятся довольно разнообразными циклостоматы.

Среди брахиопод преобладают теребратулиды и ринхонеллиды; последние спирифериды вымирают в начале периода.

Большую роль в фауне начинают играть правильные и особенно неправильные морские ежи. Последние приспособляются к жизни внутри осадка, в связи с чем их панцирь приобретает двустороннюю симметрию и анальное отверстие из области вершинного щитка смещается назад вниз.

В конце юрского периода обособляются две основные морские зоогеографические области, намеченные еще В. О. Ковалевским и М. Неймайром: средиземноморская и бореальная. В первой — были широко распространены шестилучевые кораллы, рудисты и неринеиды; во второй — отсутствовали вышеперечисленные группы и были распространены многие группы аммонитов, белемнитов, двустворчатых моллюсков, свойственных только этой провинции.

В юрских морях господствующее положение среди рыб занимали цельнокостные лучеперые и вторично-морские акулловые. Из земноводных существовали представители отряда бесхвостых. Известна единственная находка челюсти лабиринтодонта из Австралии.

Пресмыкающиеся осваивали все ниши жизни, приспособившись к жизни на суше, в морях и в воздухе. На суше широко распространены хищные и растительноядные ящеротазовые и растительноядные птице-

тазовые динозавры, в морях большую роль играют крупные формы: ихтиозавры, плезиозавры, плиозавры, черепахи, крокодилы.

В воздухе господствуют птерозавры — крылатые ящеры, хвостатые рамфоринхи, в конце периода появляются бесхвостые птеродактили и птеранодоны.

От текодонтов произошли первые древние ящерохвостые птицы, известные по остаткам рода *Archaeopteryx* из позднеюрских отложений Золенгофена (ФРГ). Продолжают свое существование архаические млекопитающие.

В морях развивались уже все типы водорослей. В конце периода появились первые диатомовые.

Юрская наземная флора охватывает обширные пространства земного шара и характеризуется развитием папоротников и голосеменных. Среди голосеменных, достигших расцвета в юрское время, широко распространены цикадовые, беннеттитовые, гинкговые и хвойные. Намечаются области господства хвойных (Сибирь, Шпицберген), широкого распространения гинкговых (северная умеренная, или сибирская, область), преобладания саговниковых и беннеттитовых (южная тропическая, или индоевропейская область, охватывающая Европу, Среднюю Азию, Индию). В ряде мест (Средняя Азия, Восточная Сибирь, Дальний Восток, Аляска, Китай) интенсивно идут процессы углекислого накопления.

МЕЛОВОЙ ПЕРИОД

В морях мелового периода продолжали свое развитие мелкие фораминиферы (см. рис. 32) — нодозарииды и роталииды; среди последних часть приспособилась к планктонному образу жизни (глобигерины) и принимала участие в конце периода в образовании белого пясчег мела. Появляются орбитоиды, фораминиферы с крупной раковиной. В мелководных морях жили разнообразные шестилучевые кораллы, двустворчатые моллюски — пахиодонты (рудисты). Остальные двустворчатые моллюски достигают большого разнообразия. Среди них следует указать на распространение таких отрядов, как дизодонты (иноцерамы и различные устрицы), шизодонты (тригонии), гетеродонты. Среди брюхоногих моллюсков появляется много новых групп. Еще шире, чем в юре, распространены аммоноидеи (филлоцератиды, литоцератиды, аммонитиды). Среди двух последних отрядов аммоноидей появляются представители, имевшие раковины разнообразной формы: плоско-спиральные от эволютных до инволютных, прямые, крючкообразно изогнутые, спирально-конические и даже клубкообразные. Многочисленны и разнообразны белемниты. Мшанки и брахиоподы представлены отрядами, распространенными в юрском периоде. Обновляется состав морских ежей; особенное развитие получают неправильные сердцевидные морские ежи.

Установленные для позднеюрской эпохи две зоогеографические области четко обособлены и в меловом периоде. В средиземноморской области продолжали свою жизнедеятельность шестилучевые кораллы, рудисты и неринеи (брюхоногие моллюски); особенного разнообразия достигли литоцератиды, многочисленны филлоцератиды, среди аммонитид известны также группы, характерные только для этой провинции. В северной, или бореальной, области распространены своеобразные группы аммонитид (полиптихиты, симбирскиты и др.), практически отсутствуют литоцератиды и филлоцератиды.

Широко распространены костистые рыбы при небольшом количест-

ве хрящевых. В верхнемеловых отложениях встречены последние конодонты. Существовали хвостатые и бесхвостые земноводные. Рептилии прочно удерживают господствующее положение. Всесветное распространение имели динозавры. Особенно разнообразными были птицетазовые динозавры: двуногие игуанодоны, утконосые зауролофы, цератопсиды и анкилозавры. Среди ящеротазовых динозавров известны хищные гигантские формы — тиранозавры. Крылатые ящеры представлены птеродактилями. В морях жили крокодилы, черепахи, ихтиозавры и завроптеригии. В мелу существовали зубастые птицы — ихтиорнисы и гесперорнисы.

Вероятно, от трехбугорчатых архаических млекопитающих появляются клоачные, сумчатые и первые плацентарные.

В раннемеловое время продолжала существовать мезофитовая флора. Среди папоротников появляются новые роды: разнообразно представлены беннеттитовые; гинкговые постепенно угасают. В конце раннего мела в разных точках земного шара появляются покрытосеменные растения, ставшие в позднем мелу и кайнозое преобладающим классом. Роль покрытосеменных чрезвычайно велика. С ними связано существование многих представителей животного мира: насекомых, птиц, млекопитающих и человека, поэтому середину мела многие ученые считают началом новой эры — эры развития покрытосеменных. Победа покрытосеменных над другими растениями связана с их более высокой организацией — появлением двойного оплодотворения, возникновением завязи, плодов, развитием сложной проводящей ткани и вегетативных органов.

В конце мелового периода происходит вымирание всех аммонитов, основных групп белемнитов, многих родов ринхонеллид и теребратулид; вымирание всех динозавров, летающих ящеров, многих водных пресмыкающихся (ихтиозавров, плезиозавров), многих групп высших растений (в первую очередь беннеттитовых).

КАЙНОЗОЙСКАЯ ЭРА

ПАЛЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД

Палеогеновый период — первый период, знаменующий начало кайнозойской эры, характеризуется расцветом крупных фораминифер (нуммулитид), принимавших в морях средиземноморской провинции участие в образовании нуммулитовых известняков, расцветом разнообразных роталиид и других мелких фораминифер, радиолярий, господством двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Среди мшанок по-прежнему преобладают хейлостоматы и циклостоматы. Членистоногие отличаются большим разнообразием жуков, двукрылых, перепончатокрылых, чешуекрылых.

Родовой состав многих групп беспозвоночных близок к современному.

Костистые рыбы завоевывают все пресноводные и морские водоемы земного шара, хрящевые рыбы — исключительно морские формы известны в небольшом количестве. Существуют все отряды земноводных, известные в настоящее время: бесхвостые (лягушки), хвостатые (саламандры), безногие (червяги). Из пресмыкающихся остаются чешуйчатые, крокодилы и черепахи. На смену вымершим рептилиям приходят сумчатые млекопитающие. Благодаря прогрессивному развитию мозга, теплокровности и живорождения, они оказались к концу мезозоя и началу кайнозоя более жизнеспособными, чем пресмыкаю-

щиеся. Вместе с новыми птицами они заняли все экологические ниши, которые в мезозое служили местом обитания пресмыкающихся. Млекопитающие приспосабливаются к жизни на деревьях (древние приматы), к жизни в морях (китообразные, ластоногие), к полету в воздухе (летучие мыши).

В начале палеогена преобладали клоачные, сумчатые и примитивные плацентарные: насекомоядные, древние хищники (креодонты), древние копытные. В конце палеогена широко распространились плацентарные млекопитающие. Для этого времени характерна индрикотериевая фауна — наиболее древняя фауна млекопитающих, известная в Советском Союзе из Казахстана и Средней Азии, представленная животными, населявшими леса и болота (халикотерии, антрокотерии), и обитателями сухих лесостепных пространств, среди которых преобладали индрикотерии — гигантские безрогие носороги.

Среди высших растений господство принадлежит покрытосеменным. Уже в раннем палеогене в Европе и средних широтах Западной Азии обособилась вечнозеленая (гелинденская) флора с тропическими папоротниками, пальмами (сабал и нипа), кипарисовидными хвойными; в северной части Европы, Америки и Азии была распространена листопадная (гренландская) флора с папоротниками умеренного климата, гинкго, хвойными и двудольными (бук, дуб, платан и др.). В середине палеогена из гелинденской флоры развивается полтавская тропическая и субтропическая флора, для которой характерны вечнозеленые миртовые, лавровые, гладколистные дубы, пальмы и тропические папоротники; из гренландской флоры, занимающая огромное пространство северного полушария, развилась тургайская, в которой лесной комплекс сложился из листопадных родов каштанов, буков, дубов, сльхи, березы, клена и др.

В конце палеогена в связи с похолоданием полтавский тип флоры постепенно начал замещаться умеренной тургайской флорой.

В палеогене вдоль побережья Тихого океана, опоясывая его почти непрерывной полосой, располагалась зона угленакопления (Северная Америка, Восточное побережье Азии, Австралия). Максимальное количество запасов каменных углей (до 54% весового запаса) падает на угли, образованные в кайнозое.

НЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД

В морях неогена продолжали свое развитие все типы ранее известных беспозвоночных, родовой и видовой состав которых приближается к современному. К началу неогена вымирает большинство нуммулитид, но зато широко распространяются миллиолиды. Многочисленны и разнообразны брюхоногие, двустворчатые моллюски (особенно гетеродонты); хейлостоматы принимают участие в образовании мшанковых рифов (Керченский и Таманский полуострова).

Среди рыб господствуют костистые. Состав земноводных и пресмыкающихся приближается к современному. Широко распространены новые страусоподобные птицы. Изоляция австралийского континента привела к сохранению там фауны первозверей, сумчатых, имеющих много конвергентных форм с млекопитающими, и к отсутствию плацентарных животных. Прерывистые связи, которые устанавливались между Северной Америкой и Азией, в районе Берингова пролива, приводили к обмену и миграциям млекопитающих между Старым и Новым Светом.

На суше господствуют плацентарные. В миоцене климат стано-

вится более сухим, вымирают многие обитатели лесов, к условиям жизни в степях приспособляются копытные. Широко распространена гиппарионовая фауна, в состав которой входили гиппарионы (трехпалые лошади), носороги, мастодонты, жирафы, олени, свинообразные, разнообразные обезьяны и многочисленные хищники: саблезубые кошки, гиены.

В середине плиоцена в связи с похолоданием начинается упадок гиппарионовой фауны и вымирание в Европе и Азии ее представителей.

Для верхнего плиоцена характерна одесская (или молдавская) фауна, представленная мастодонтами, южными слонами, верблюдами, саблезубыми тиграми и другими животными.

Млекопитающие Южной Америки в течение палеогена и неогена развивались изолированно; это привело к возникновению там своеобразных млекопитающих — неполнозубых и южных копытных. Только в конце неогена через Панамский перешеек установилась связь с Северной Америкой.

Расцвет млекопитающих тесно связан с развитием покрытосеменных, или цветковых растений, являвшихся основной пищей для растительноядных млекопитающих. В начале неогена тропические и субтропические формы на территории СССР и Западной Европы постепенно исчезают, развивается тепло-умеренная флора, сходная с флорой, растущей в настоящее время в Закавказье, Японии, Китае и приатлантических штатах Северной Америки. Такой тип флоры сохраняется и во второй половине неогена в Южной и Западной Европе. К концу неогена облик флоры приближается к современному. В северных районах формируется растительность тундры, почти вся Сибирь покрыта тайгой, в Европе и Северной Америке появляются травянистые равнины, выделяются области с тропической и субтропической растительностью и области с листопадной флорой.

АНТРОПОГЕНОВЫЙ, или ЧЕТВЕРТИЧНЫЙ, ПЕРИОД

Антропогенный период — самый короткий период из всех периодов геохронологической шкалы (его продолжительностью около 1,5—2 млн. лет). Одним из важнейших событий этого периода было крупнейшее оледенение северного полушария. Вторым, не менее крупным, событием явилось появление человека, первые остатки которого известны уже в начале антропогена или, возможно, в конце неогена.

В течение антропогена формировалась современная морская фауна и флора.

Саванны плиоцена заменяются ландшафтами, близкими к современным. Вымирают типичные представители гиппарионовой фауны, на смену им появляются более приспособленные к создавшимся условиям большею частью и благородные олени, эламотерии, слоны — трогонтерии, верблюды, носороги, зубры, туры, медведи, волки, входящие в состав хозарской (среднечетвертичной) фауны.

В середине плейстоцена в Европе наступает ледниковая эпоха. Огромные массы льда, достигающие 2-километровой толщины, спускались с гор Скандинавии, Финляндии, Альп в долины, закрывая значительную часть суши, изменяя климат, флору и фауну. К югу от ледников простирались холодные тундры и лесотундры, населенные холоднолюбивыми мамонтами, шерстистыми носорогами, овцебыками, северными и благородными оленями, песцами и другими животными, образующими позднечетвертичную фауну. Теплолюбивые животные уходили на юг или вымирали.

Своеобразный характер фауны ледникового времени связан с приспособлением животных к суровым условиям этой эпохи (наличие густой шерсти, запасов жира, крупный рост).

Четвертичная фауна изучается не только по остаткам костей, но также по рисункам человека каменного века и по находкам в вечномерзлой почве целых трупов животных (мамонты, носороги, лошади).

Наступавшие ледники уничтожали на больших пространствах всю растительность и угнетающе влияли на нее в прилегающих районах. По краю ледника росли разнообразные мхи, карликовая береза, полярная ива (тундровая флора). Южнее простиралась субарктическая степь, покрытая травами и низкими кустарниками; далеко от края ледника сохранились лесные массивы, которые при отступании льдов начинали распространяться на север; господствующую роль в этих лесах играли попеременно сосна, ель и пихта; вместе с сосной на север двигались береза и осина. Южнее установилась полоса широколиственных лесов (дуб, бук, липа, граб, клен). Растительность межледниковых эпох в общем соответствовала современной, однако неоднократные оледенения значительно опустошили европейскую флору. В течение антропогенного периода была сформирована современная растительность; данные о ее развитии в этот период были получены преимущественно в результате изучения реликтов, а также ископаемых спор, пыльцы и семян.

Основные этапы развития жизни на Земле

КАИНОЗОЙСКАЯ ЭРА

Антропогенный (четвертичный) период

Возникновение и развитие человека. Формирование современной фауны и флоры. Развитие и вымирание мамонта, гигантского оленя, шерстистого носорога, расцвет костистых лучеперых рыб и новых птиц, появление настоящей однопалой лошади

Неогеновый период

Существование всех групп беспозвоночных, родовой и видовой состав которых приближается к современному. Расцвет миллионид, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, хейлостомат, неправильных морских ежей. Господство плацентарных: разнообразие мастодонтов, оленей, верблюдов, свинообразных, настоящих носорогов, трехпалых лошадей — гиппарионов, настоящих хищников, грызунов, новых птиц, особенно летающих, или килевых.

Преобладание покрытосеменных и хвойных

Палеогеновый период

Расцвет нумуллитид и роталиид, разнообразие двустворчатых и брюхоногих, особенно разнозубых и неогастропод; преобладание хейлостомат.

Преобладание сумчатых и примитивных плацентарных: насекомоядных, древних копытных, древних хищников.

Расцвет основных групп покрытосеменных. Обособление фитогеографических областей (полтавской и тургайской)

МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА

Меловой период

Расцвет нодозариид, роталиид, шестилучевых и известковых губок, склерактиний, литоцератид, филлоцератид, аммонитид и белемнитов, рудистов и других отрядов двустворчатых и брюхоногих моллюсков, ринхонеллид и теребратулид, неправильных морских ежей. В конце периода вымирание всех групп аммонитов, рудистов и неринеид.

Господство пресмыкающихся: на суше птицеподобных и ящеротазовых динозавров, в воздухе — птеродактилей, в морях — мозазавров, ихтиоптеригий и завроптеригий. Появление зубатых и новых птиц. Распространение архаических млекопитающих — трехбугорчатых и многобугорчатых; появление первых насекомоядных. К концу мелового периода вымирание динозавров, летающих ящеров, ихтиоптеригий и завроптеригий, зубатых птиц, трехбугорчатых млекопитающих.

В середине периода — вымирание беннеттитовых, многих цикадовых, сокращение количества гинкговых и появление покрытосеменных (однодольных и двудольных)

Юрский период

Расцвет нодозариид, шестилучевых кораллов, аммонитид, филлоцератид, литоцератид, белемнитов и двустворчатых моллюсков (в конце периода — появление рудистов и неринеид); появление хейлостомат, неправильных морских ежей.

Преобладание пресмыкающихся на земле: ящеротазовых динозавров, появление стегозавров, рамфоринхов, развитие в морях ихтиоптеригий и завроптеригий. Появление ящерохвостых птиц и трехбугорчатых млекопитающих.

Господство папоротников и голосеменных: хвойных, гинкговых, цикадовых и беннеттитовых. Наличие фито- и зоогеографических областей. Появление диатомовых

Триасовый период

Расцвет цератитов; обновление состава фораминифер, остракод, насекомых, морских лилий, брахиопод; значительное увеличение двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Появление шестилучевых и восьмилучевых кораллов, новых правильных морских ежей, в конце периода — филлоцератид.

Вымирание стегоцефалов, многих групп анапсидных и всех синапсидных рептилий. Появление текодонт, ящеротазовых динозавров, звроптеригий и ихтиоптеригий, архаических млекопитающих.

Развитие гинкговых, хвойных, цикадовых, появление беннеттитов

ПАЛЕОЗОЙСКАЯ ЭРА
ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКАЯ ПОДЭРА

Пермский период

Расцвет фузулинид, хететид, ругоз, криптостомат, продуктид и спириферид. В конце периода — вымирание фузулинид, табулят, ругоз, бактритов, гониатитов, криптостомат, бластоидей, ортид, продуктид, основных групп спириферид и морских лилий.

Развитие стегоцефалов, анапсидных и синапсидных рептилий. Сокращение хрящевых рыб, кистеперых и двоякодышащих; вымирание акантод.

Угасание птеридоспермид, основных групп плауновидных и членистостебельных (каламитов и клинолистников). Появление разных групп голосеменных (цикадовых, гинкговых, хвойных)

Каменноугольный период

Расцвет фузулинид, хететид, ругоз, криптостомат, продуктид и спириферид, морских лилий и бластоидей. Появление белемнитов, первичнобескрылых и древнекрылых насекомых.

Расцвет стегоцефалов; появление первых пресмыкающихся.

Расцвет плауновидных, членистостебельных, папоротников, папоротников, птеридоспермид и кордаитов. Обособление фитогеографических областей (вестфальской, тунгусской и гондванской)

Девонский период

Расцвет строматопор, коммуникатных табулят, ругоз, криптостомат, спириферид, строфоменид и теребратулид, криноидей. Появление гониатитов, бактритов, наутилоидей, первых наукообразных. В конце периода — расцвет климений и их быстрое вымирание.

Расцвет панцирных рыб, акантод, кистеперых и двоякодышащих. Лучеперые рыбы немногочисленны. В конце периода появление первых четвероногих — стегоцефалов.

В раннем и среднем девоне расцвет псилофитовидных, к началу позднего девона — их вымирание и распространение археоптерисовой флоры. Появление разнообразных древних плауновидных, членистостебельных, прапапоротников, папоротников, первых голосемянных

ПАЛЕОЗОЙСКАЯ ЭРА

РАННЕПАЛЕОЗОЙСКАЯ ПОДЭРА

Силурийский период

Расцвет строматопор, инкоммуникатных табулят, ругоз, гелиолитоидей, актиноцератит и наутилоидей с прямой раковиной, трепостомат, пентамерид и атрипид, осеосных граптолитов (аксонофор). В конце периода — вымирание многих гелиолитоидей, инкоммуникатных табулят, цистонидей, осеосных граптолитов.

Развитие древних бесчелюстных. Появление акантод.

Появление в конце периода псилофитовидных и достоверных плауновидных

Ордовикский период

Расцвет литистид, строматопор, инкоммуникатных табулят, трилобитов, эндоцератит, актиноцератит, ортид и пентамерид, цистоидей, бесосных граптолитов. Появление ругоз, хететид, гелиолитоидей, мшанок, криноидей, бластоидей, древних морских ежей. В конце периода вымирание эндоцератит и бесосных граптолитов.

Появление первых бесчелюстных — телодонтов.

Развитие основных типов водорослей, появление мхов

Кембрийский период

Расцвет археоциат, трилобитов и беззамковых брахиопод. Появление инкоммуникатных табулят, высших ракообразных, остракод, примитивных двусторчатых и наутилоидей, хиолитов, карпоидей, первых граптолитов (стереостолонат), конодонтов.

Развитие бактерий, синезеленых и красных водорослей. Находки спор неизвестных высших растений

ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ ЭРА

Разделена на ранний, средний и поздний протерозой. Поздний протерозой назван рифеем. В конце рифея выделен венд, или **эдиакарий**.

Обособление основных групп беспозвоночных, появление настоящих многоклеточных, двуслойных и трехслойных животных; разделение трехслойных на первичноротых и вторичноротых.

В ископаемом состоянии известны продукты жизнедеятельности синезеленых водорослей — строматолиты и микрофитолиты, и остатки кутинизированных спор каких-то водорослей и грибов. В Эдиакаре (Австралия) из отложений конца протерозоя найдены отпечатки медуз, червей, восьмилучевых кораллов и других групп неясного систематического положения

АРХЕЙСКАЯ ЭРА

Периоды не выделены.

Возникновение жизни на Земле. Обособление царства животных и царства растений. Появление одноклеточных и первых многоклеточных. Ископаемые остатки животных и растений отсутствуют. Известны лишь породы, возможно, бактериального и водорослевого происхождения и остатки аминокислот, входившие в состав белковых тел первичных организмов

ЛИТЕРАТУРА

Общая

- Вялов О. С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, 1966.
- Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию. М., Госгеолтехиздат, 1957.
- Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- Давиташвили Л. Ш. Краткий курс палеонтологии. М., Госгеолтехиздат, 1958.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Сельхозгиз, 1952.
- Жизнь животных. Под ред. Л. А. Зенкевича. М., «Просвещение», 1968.
- Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. М., Учпедгиз, 1955.
- Зернов С. А. Общая гидробиология, изд. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Зубкович М. Е. Методы палеонтолого-стратиграфических исследований. Основы биостратиграфии. М., «Высшая школа», 1968.
- Коробков И. А. Палеонтологические описания (методическое руководство и справочник). Изд-во ЛГУ, 1966.
- Крымгольц Г. Я. Методика сбора и обработка палеонтолого-стратиграфического материала. Изд-во ЛГУ, 1954.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. М., «Наука», 1966.
- Основы палеонтологии. Под ред. Ю. А. Орлова. М., Изд-во АН СССР — Госгеолтехиздат, 1958—1964.
- Степанов Д. Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. «Тр. ВНИГРИ», вып. 113. Л., Гостоптехиздат, 1958.
- Стратиграфическая классификация, терминология и номенклатура. М., «Недра», 1965.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969.
- Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. I—III. Jena, 1957—1966.
- Traité de paléontologie (Publié sous la direction de J. Piveteau). T. I—VII. Paris, 1952—1961.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. (Directed and Edited by R. C. Moore). Geol. Soc. of America and University of Kansas. Paris, A—W, 1953—1970.

Палеозоология I. Беспозвоночные

- Бондаренко О. Б., Михайлова И. А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. М., «Недра», 1969.
- Друщиц В. В., Обручева О. П. Палеонтология. Изд-во МГУ, 1962.
- Палеонтология беспозвоночных. Под ред. Ю. А. Орлова. Изд-во МГУ, 1962.
- Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., «Наука», 1966.
- Ходаевич А. Н., Торбакова А. Ф. Палеонтология. М., «Высшая школа», 1965.
- Easton W. H. Invertebrate Paleontology. N. Y., 1960.
- Moore R. C., Lalicker C. G., Fischer A. G. Invertebrate Fossils. N. Y.—Toronto—London, 1952.

- Shrock R. and Twenhofel W. Principles of Invertebrate Paleontology. N. Y.—Toronto—London, 1953.
Spinár Z. Základy paleontologie bezobratlých. Praha, 1960.

Палеозоология II. Хордовые

- Аугуста И., Буриан З. По путям развития жизни. Прага, 1959.
Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись. Тр. ПИН, т. 24, 1950.
Орлов Ю. А. В мире древних животных, изд. 2. М., «Наука», 1968.
Romer A. S. Vertebrate paleontology. Chicago, 1966.

Палеоботаника

- Диатомовый анализ, кн. I—III. Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л., Госгеолтехиздат, 1949—1950.
Друщиц В. В., Якубовская Т. А. Палеоботанический атлас. Изд-во МГУ, 1961.
Криштофович А. Н. Палеоботаника, изд. 4. Л., Гостоптехиздат, 1957.
Криштофович А. Н. Избранные труды, тт. 1—3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959—1966.
Палеопалинология. «Тр. ВСЕГЕИ», нов. сер., тт. I—III, вып. 141. М., «Недра», 1966.
Тахтаджян А. Л. Высшие растения, т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.
Andrews H. N. Studies in Paleobotany. N. Y.—London, 1961.
Gothan W., Weyland H. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin, 1954.
Mägdefrau K. Paläobiologie der Pflanzen, 2 Aufl. Jena, 1953.

Палеонтологические журналы

- «Палеонтологический журнал». М., Изд-во АН СССР.
«Acta Paleontologia Polonica». Warszawa.
«Paläontologische Zeitschrift». Stuttgart.
«Palaeontology». London.
«Journal of Paleontology». USA.

Атласы, монографии и труды

- Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, тт. I—XIII. М., Госгеолтехиздат, 1939—1949.
«Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества». М., Госгеолтехиздат.
«Палеонтология СССР». Монографии. М., Изд-во АН СССР.
«Труды Палеонтологического института». М. Изд-во АН СССР.

СЛОВАРЬ

латинизированных названий таксономических единиц, или таксонов

В словаре дается перевод на русский язык латинизированных названий таксономических единиц, или таксонов, животного и растительного царств от типа до отряда (порядка) включительно. Переводы названий более низких таксономических категорий, за исключением позвоночных, в словаре не даются. Названия таксонов любого ранга, независимо от происхождения названия, латинизируются и приводятся в латинской транскрипции. В большинстве случаев для крупных таксонов приняты слова греческого или латинского происхождения. Иногда название таксона происходит от географического названия или личного имени. При транскрипции греческих слов буквам греческого алфавита даются точные эквиваленты классической латыни.

Ряд таксонов имеет общепринятые русские названия, которые не всегда полностью соответствуют, а иногда и совсем не соответствуют латинизированному названию. Например, *Asteroidea* — морские звезды вместо звездopodobные; *Branchiostoma* — ланцетник вместо жаборот и т. д.

Ниже помещаем латинский алфавит и отмечаем некоторые особенности произношения латинских звуков.

Aa — а	Mm — м
Bb — б	Nn — н
Cc — ц, к	Oo — о
Dd — д	Pp — п
Ee — э	Qq — к
Ff — ф	Rr — р
Gg — г (русское, московское)	Ss — с, з
Hh — г (украинское, белорусское)	Tt — т
Ii — и	Uu — у
Jj — й	Vv — в
Kk — к	Xx — кс
Ll — ль	Yy — и
	Zz — з, ц

Некоторые правила произношения

C, c перед звуками e, i, y и диграфами ae, oe принято произносить как ц, в остальных случаях как к: *cefalopoda* — цефалопода, *cystis* (цистис) — пузырь, *conularida* — конулярида, *cranium* (краниум) — череп.

E, e произносится как русское э: *pes* (пэс) — нога, ступня.

G, g соответствует русскому г в словах *год*: *gastropoda* — гастропода.

H, h соответствует белорусскому или украинскому г в словах *Ганна*, *гора*: *homo* (гомо) — человек, *hexapoda* (гексапода) — шестиногие.

L, l произносится мягко, как русское ль: *Lagena* (лягэна) — бутылка.

Q, q соответствует русскому к, всегда сочетается с буквой u и произносится как кв: *aqua* (аква) — вода, *quercus* (кверкус) — дуб.

S, s произносится как русское с: *Spongia* (спонгия) — губка, в середине слова между двумя гласными произносится как з: *nasus* — (назус) — нос, *rosa* (роза) — роза.

X, x произносится как двойной звук кс: *maxilla* (максилла) — челюсть, *hex* (гекс) — шесть.

Y, y — ипсилон, известный под названием игрек, употребляется только в словах греческого происхождения и произносится как русское и: *ichthys* (ихтис) — рыба.

Z, z в словах греческого происхождения произносится как русское з: *zona* (зона) — пояс, *zoop* (зоон) — животное.

Сочетания гласных звуков произносятся следующим образом: ae — как русское э: *Phaeophyta* (фэофита) — бурые водоросли; oe — как русское ё: *Coelenterata* (цёлентерата) — кишечнополостные; ai — как ау (с кратким у): *aulos* (аулос) — трубка; eu — как эу (с кратким у): *teuthis* (теутис) — кальмар.

Сочетания с придыхательным h

ch произносится как русское х: *Chama* (хама),

ph произносится как русское ф: *Phacopida* (факопида),

rh произносится как русское р: *Rhodophyta* (родофита),

th произносится как русское т: *Thecoidea* (тэкоидеи);

sch следует произносить как русское сх (s+ch): *schizo* (схизо), *schema* (схема); иногда sch неправильно произносят как ш.

В словаре приняты следующие сокращения:

гр. — греческое слово

лат. — латинское слово

мн. ч. — множественное число

род. — родительный падеж

умен. — уменьшительное

A

- Acanthodii* — акантоды (гр. *acanthodes* — колючий).
- Acrania* — бесчерепные (гр. *a* — отрицание, *cranium* — череп).
- Actinoceratoidea* — актиноцератиты (гр. *aktis*, род. *aktinos* — луч, ось; *keras* — рог).
- Actinopterygii* — лучеперые (гр. *aktis*, род. *aktinos* — луч, птерух, род. *pterygos* — крыло, перо).
- Aepyornis* — эпиорнис (гр. *aerys* — быстрый, крутой, *ornis* — птица).
- Agnatha* — бесчелюстные (гр. *a* — отрицание, *gnathos* — челюсть).
- Agnostida* — агностиды (гр. *agnostos* — неизвестный, непознаваемый).
- Algae* — водоросли (лат. *alga*, мн. ч. *algae* — морская трава).
- Allogromiida* — аллогромниды (гр. *allos* — другой, отличный, лат. *groma-groma* — измерительная рейка).
- Ammodiscida* — аммодисциды (гр. *Ammon* — египетское бараноподобное божество, *diskos* — диск).
- Ammonoidea* — аммониты (гр. *Ammon* — см. выше; названы за сходство с рогами бога Аммона).
- Amphibia* — земноводные (гр. *amphi* — *bi* — *os* — живущие двойной жизнью, *amphi* — двойной, *bios* — жизнь).
- Amphioxus* — ланцетник (гр. *amphi* — с обеих сторон, двойной, *oxus* — острый), см. *Branchiostoma*.
- Anaspida* — беспанцирные (гр. *an* — отрицание, *aspis*, род. *aspidos* — щит).
- Angiospermae* — покрытосеменные, или сосудистые (гр. *angeion* — сосуд, *sperma* — семя).
- Annelida* — кольчатые черви (лат. *annulus* — кольцо).
- Anthozoa* — коралловые полипы (гр. *anthos* — цветок, *zoon* — животное).
- Antiarchi* — антиархи (гр. *anti* — против, *archos* — анальное отверстие).
- Aphrosalpingoidea* — афросальпингоиды (гр. *aphros* — морская пена, *salpinx*, род. *salpingos* — военная труба).
- Arachnida* — паукообразные (гр. *arachne* — паук).

- Apterygota* — бескрылые (гр. *a* — отрицание, *pteryx*, род. *pterygos* — крыло).
- Archaeocyathi* — археоциаты (гр. *archaios* — древний, *kyathos* — чаша).
- Archaeopteryx* — археоптерикс (гр. *archaios* — древний, *pteryx* — крыло).
- Archosauria* — архозавры (гр. *archaios* — древний, *sauros* — ящерица).
- Arthrodira* — сочлененно-шейные (гр. *arthro* — сочленять, *deira* — шея).
- Arthropoda* — членистоногие (гр. *arthro* — см. выше, *pous*, род. *podos* — нога).
- Articulata* — замковые (лат. *articulatus* — соединенный, сочлененный).
- Artiodactyla* — парнопалые (гр. *artios* — четный, *dactylos* — палец).
- Asaphina* — азафина (гр. *asaphes* — неясный, нечеткий).
- Aspermae* — бессемянные (гр. *a* — отрицание, *sperma* — семя).
- Asteroidea* — морские звезды (гр. *aster* — звезда).
- Astrorhizida* — астроризиды (гр. *aster* — звезда, *rhiza* — корень).
- Atrypida* — атрипиды (гр. *a* — отрицание, *trype* — отверстие).
- Auloporida* — аулопориды (гр. *aulos* — трубка, *porus* — пора).
- Aves* — птицы (лат. *avis* — птица).
- Axonolipa* — безосные (гр. *axon* — ось, *leipo* — оставлять, покидать).
- Axonophora* — осеносные (гр. *axon* — ось, *phoros* — несущий).

B

- Bacillariophyta* — бацилляриофиты (лат. *bacillus* — палочка, гр. *phyton* — растение).
- Bacteriophyta* — бактерины (гр. *bactron* — палка, *phyton* — растение).
- Bactritoidea* — бактриты (гр. *bactron* — палка).
- Balanomorpha* — морские желуди (гр. *balanos* — желудь, *morphe* — форма, облик).
- Baragwanatiales* — барагванатии (в честь W. Baragwanath, нашедшего первый образец с *Baragwanathia*).
- Belemnitida* — белемниты (гр. *belemnion* — копье, жало, секира).

Bennettiales — беннеттитовые (названы по имени английского ботаника Джона Беннета).

Benthosuchus — бентозухус (гр. benthos — глубина, souchos — египетское название крокодила).

Bilateralis — двустороннесимметричные (лат. bi — два, latus, род. lateris — бок, сторона), см. Triplastica.

Bivalvia — двустворчатые (лат. bi — два, valva — створка).

Blastoidea — бластоидеи (гр. blastos — бутон, побег).

Brachiopoda — плеченогие (гр. brachion — плечо, pous — род. podos — нога).

Branchiata — жабродышущие (гр. branchia — жабры).

Branchiopoda — жаброногие (гр. branchia — жабры, pous, род. podos — нога).

Branchiostoma — ланцетник (гр. branchia — жабры, stoma — рот), см. Amphioxus.

Brontosaurus — бронтозавр (гр. bronte — гром, sauros — ящерица).

Bryopsida — моховидные (гр. bryon — мох, orsis, orseos — вид, взгляд).

Bryozoa — мшанки (гр. bryon — мох, zoon — животное).

Buliminida — булимиды (лат. bulla — пузырь).

С

Calamitales — каламитовые (лат. calamus — тростник).

Calispongia — известковые губки (лат. calx, род. calcis — мел, известь, гр. и лат. spongia — губка).

Carnivora — хищные (лат. caro, род. carnis — мясо, voro — пожирю).

Carpoida — карпоидеи (гр. karpos — плод).

Caytoniales — кейтониевые (назван по бухте Кейтон в графстве Йоркшир, Англия).

Cephalaspis — цефаласпис (гр. kephale — голова, aspis — щит).

Cephalopoda — головоногие (гр. kephale — голова, pous, род. podos — нога).

Ceratitida — цератиты (гр. keras — рог).

Cetacea — китообразные (гр. ketos — морское чудовище, кит).

Chaetetida — хететиды (гр. chaeta — щетинка).

Cheilostomata — губоротые (гр. cheilos — губа, край, stoma — рот).

Chelicerata — хелицераты (гр. chele — коготь, раздвоенный, keras — рог).

Chelonia — черепахи (гр. chelone — черепаха).

Chlorophyta — зеленые водоросли (гр. chloros — зеленый, phyton — растение).

Chondrichthyes — хрящевые рыбы (гр. chondros — хрящ, ichthys — рыба).

Chordata — хордовые (гр. chorde — струна, хорда).

Chrysophyta — золотистые водоросли (гр. chrysos — золотой, phyton — растение).

Ciliophora — ресничные (лат. cilium — веко, ресница, гр. phoros — несущий).

Cirripedia — усконогие раки (лат. cirrus — усики, завивка, pes, pedis — нога).

Clymeniida — климении (гр. klimax — лестница, здесь — ступенчатый).

Clypeastroidea — клипеастроиды (лат. clypeus — щит, aster — звезда).

Coelenterata — кишечнополостные (гр. koilos — полый, enteron — кишка, внутренности).

Coelodonta — шерстистый носорог (гр. coelos — koilos — полый, odous, род. odontos — зуб).

Coleoidea — колеоидеи (гр. koleos — ножны, футляр, оболочка).

Communicata — коммуникаты (лат. communicata — соединенный).

Condylarthra — древние копытные (гр. kondylos — мышелок, головка сустава, arthron — сустав).

Coniferales — хвойные (лат. conifer — несущий шишки).

Conodonti — конодонты (гр. konos — конус, шишка, odous, род. odontos — зуб).

Conulata — конуляты (лат. conulus — маленький конус).

Cordaitales — кордаитовые (в честь немецкого ботаника А. Corda).

Cormophyta — высшие растения (гр. kormos — пень, колода, phyton — растение).

Corynexochida — коринексохиды (гр. koryne — дубина, палица, exochos — выдающийся, высокий).

Cotylosauria — котилозавры (гр. kotyle — чашка, кубок, sauros — ящерица).

Craniota — черепные (лат. cranium — череп).

Craniida — краниды (гр. kranion — череп).

Creodonta — древние хищники, креодонты (гр. kreas — мясо, odous, род. odontos — зуб).

Crinoidea — криноидеи, или морские лилии (гр. kripion — лилия).

Crocodylia — крокодилы (лат. crocodilus — крокодил).

Crossopterygii — кистеперые рыбы (гр. krossoi — кисть, кайма, pteron — крыло).

Cryptostomata — скрыторотые (гр. cryptos — скрытый, stoma — рот).

Crustacea — ракообразные (лат. crustaceus — имеющий раковину или корку).

Ctenophora — гребневки (гр. kteis, род. ktenos — гребень, phoros — несущий).

Cyanophyta — синезеленые водоросли (гр. kuaneos — темно-синий, phyton — растение).

Cycadales — цикадовые (гр. kykas, род. kykados — название одной из пальм в Египте).

Cycadofilicales — семенные папоротники (гр. kykas, род. kykados — название одной из пальм в Египте, лат. filix, род. filicis — папоротник).

Cyclostomi — круглоротые (гр. kyklos — круг, stoma — рот).

Cynognathus — циногнатус (гр. kuon, род. kynos — собака, gnathos — челюсть).

Cystoidea — цистоидеи (гр. kystis — пузырь).

Cystoporida — цистопораты (гр. kystis — пузырь, poros — отверстие, канал).

D

Demospongia — обыкновенные губки (гр. demos — народ, гр. и лат. spongia — губка).

Deuterostomia — вторичноротые (гр. deute-ros — второй, вторичный, stoma — рот).

Desmodonta — связкозубые (гр. desmos — связка, odous, род. odontos — зуб).

Diatomeae — диатомеи (гр. dia — через, попереk, tomos — сечение, часть).

Dicotyledones — двудольные (гр. di, dis — два, двойной, kotyledon — чаша, котел).

Dicynodon — дицинодонт (гр. di — двойной, кyon, род. кynos — собака, odous, род. odontos — зуб).

Dimetrodon — диметродон (гр. di — два, metron — измерение, odous — зуб).

Dinornis — динорнис (гр. deinos — страшный, ornis — птица).

Dinotherium — динотерии (гр. deinos — ужасный, мощный, therion — дикое животное).

Diplodocus — диплодок (гр. diploos — двойной, dokos — балка, строило).

Diplorhina — парноноздревые (гр. diploos — двойной, rhinos — нос).

Dipnoi — двоякодышщие (гр. di — два, двойной, pnoos — дышащий).

Dysodonta — беззубые (гр. dys — приставка, означающая отсутствие признака, odous, род. odontos — зуб).

E

Echinodermata — иглокожие (гр. echinos — еж, derma, род. dermatos — кожа).

Echinoidea — морские ежи (гр. echinos — еж).

Edrioasteroidea — эдрноастероидеи (гр. edraios — устойчивый, постоянный, aster — звезда), см. Thecoidea.

Eleutherozoa — свободноживущие (гр. eleutheros — свободный, zoon — животное).

Endoceratoidea — эндоцератиты (гр. endon — внутри, keras — рог).

Endocochlia — внутреннераковинные (гр. endon — внутри, cochlos — спиральная раковина).

Endothyrida — эндотириды (гр. endon — внутри, thyris — окошко).

Enteropneusta — кишечнодышщие (гр. enteron — кишка, pneo — дыхание).

Eodiscida — эодисциды (гр. eos — восток, заря, утро, discos — диск).

Eohippus — эогиппус (гр. eos — восток, заря, утро, hippos — лошадь).

Equidae — лошади (лат. equus — лошадь).

Equisetales — хвощовые (лат. equus, род. equi — лошадь, seta — щетина).

Equus — лошадь (лат. equus — лошадь).

Eumetazoa — настоящие многоклеточные (гр. eu — приставка, обозначающая

благо, хороший, настоящий, meta — при глаголе означает смену, последовательность, здесь — перенимающий, продолжающийся, zoon — животное).

Eurypterida — ракоскорпионы (гр. euris — широкий, pteron — крыло).

Eutheria — высшие млекопитающие (гр. eu — см. выше, therion — дикое животное).

F

Favositida — фавозитиды (лат. favus — пчелиные соты).

Filicinae (Filices) — папоротники (лат. filix, род. filicis — папоротник).

Fissipedia — фиссипедии (лат. fissus — расщепленный, раздвоенный, pes, род. pedis — нога).

Foraminifera — фораминиферы (лат. foramen, род. foraminis — отверстие, дыра, fero — носить).

Fungi — грибы (лат. fungus — гриб).

Fusulinida — фузулиниды (лат. fusus, умен. fusulus — веретено).

G

Gastropoda — брюхоногие (гр. gaster, род. gastros — желудок, pous, род. podos — нога).

Ginkgoales — гинкговые (японск. Ginkgo — название растения).

Glossopteridales — глоссоптеридовые (гр. glossa — язык, pteris — папоротник, ales — суффикс, используемый для названия порядков).

Gnathostomi — челюстноротые (гр. gnathos — челюсть, stoma — рот).

Graptolithina — граптолиты (гр. graptos — начертанный, lithos — камень).

Gymnolaemata — голоротые (гр. gymnos — голый, laimos — глотка).

Gymnospermae — голосеменные (гр. gymnos — голый, sperma — семя).

H

Halysitida — хализитиды (гр. halysis — цепь).

Harpina — харпины (гр. harpe — серп).

Helicoprion — геликоприон (гр. helix, род. helikos — спираль, prion — пила).

Heliolitida — гелиолитиды (гр. helios — солнце, lithos — камень).

Heliolitoida — гелиолитоидеи (см. Heliolitida).

Hemichordata — полухордовые (гр. hemi — приставка, означающая половину, chorda — струна, хорда).

Hesperornis — гесперорнис (гр. hesperos — вечерний, ночной, западный, ornis — птица).

Heterodonta — разноротовые (гр. heteros — разный, различный, odous, род. odontos — зуб).

Heterostraci — инощитковые (гр. heteros — иной, другой, ostracop — щит).

Hexacoralla — шестилучевые кораллы (гр. hex — шесть, corallion — коралл).
Hexactinellida — шестилучевые губки (гр. hex — шесть, aktis, род. aktinos — луч, ось).
Hexapoda — шестиногие (гр. hex — шесть, pous, род. podos — нога), см. Insecta.
Hipparion — гиппарнон (гр. умен. от hippos — лошадь).
Holactypoida — голектипоиды (гр. holos — целый, весь, estyros — вырезанный, рельефный).
Holothurioidea — голотурии (гр. holothurion — морской огурец).
Homo sapiens — человек разумный (лат. homo — человек, sapiens — мудрый).
Hydroidea — гидрообразные (гр. hydor — вода, hydra — водяная змея, гидра, oides — суффикс, обознач. подобные формы).
Hydrozoa — гидроидные (см. Hydroidea, зооп — животное).
Hyolitha — хиолиты (гр. hyoeides — имеющий форму буквы ипсилон, lithos — камень).

I

Ichthyopterygia — рыбоплавниковые (гр. ichthys — рыба, pterygion — маленькое крыло, плавник).
Ichthyornis — иктиорнис (гр. ichthys — рыба, ornis — птица).
Iliaenina — иллиенины (гр. illaino — косо-глазие).
Inarticulata — беззамковые (лат. in — отрицание, articulatus — сочлененный).
Incommunicata — инкоммуникаты (лат. in — отрицание, communicatus — соединенный).
Indricotherium — индрикотерий (индрик — зверь в русских сказках, therion — зверь).
Inostrancevia — иностранцевия (в честь геолога А. А. Иностранцева).
Insecta — насекомые (лат. insecto — надрезать, insectum — насекомое), см. Hexapoda.
Insectivora — насекомоядные (лат. insectum — насекомое, voro — пожираю).
Irregulares — неправильные археоциаты (лат. ir — отрицание, regularis — правильный).

K

Kotlassia — котлассия (Котлас — город на Сев. Двине).

L

Lamellibranchia — пластинчатожаберные (лат. lamina, умен. lamella — лист, тонкая пластинка, гр. branchia — жабры).
Latimeria — латимерия (в честь хранительницы музея Ист-Лондона мисс Куртене-Латимер).
Lepadomorpha — морские уточки (гр. lepos,

род. lepados — раковина, морphe — облик, форма).
Lepidodendrites — лепидодендровые (гр. lepis, род. lepidos — чешуя, dendron — дерево).
Lepidosauria — чешуйчатые (гр. lepis, род. lepidos — чешуя, sauros — ящерица).
Lichenariida — лишениариды (гр. leichen — лишай, лат. aridus — сухой).
Lichenes — лишайники (гр. leichen — лишай).
Limulida — лимулиды (лат. limus — кри-вой).
Lingulida — лингулиды (лат. lingua — язычок).
Loricata — панцирные (лат. loricated — одетый в панцирь, латник, lorica — кольчуга).
Lycopsida — плауновидные (гр. lykos — волк, крючок для мяса, opsis — вид, взгляд).
Lycoceratida — литоцератиды (гр. lytos — растворимый, ослабленный, keras — пор).

M

Malacostraca — высшие раки (гр. malacos — мягкий, ostracon — черепок, раковина).
Mammalia — млекопитающие (лат. mamma — грудь, сосок).
Mastodonsaurus — мастодонзавр (гр. mastos — сосок, odous — зуб, sauros — ящерица).
Merostomata — меростомовые, или мечехвостовые (гр. meros — часть, кусок, stoma — рот).
Metatheria — метатерии (гр. предлог meta — вместе с, после, за, therion — зверь).
Miliolida — милиолиды (лат. milium — про-сок).
Miomera — миомерные (гр. meion — мало, меньше, meros — часть).
Mollusca — моллюски (лат. mollis, molluscus — мягкий).
Monocotyledones — однодольные (гр. monos — единственный, один, kotyledon — чаша, котел).
Monoplacophora — моноплакофоры (гр. monos — один, plax — круглая пластинка, phoros — ношение).
Monorhina — непариноздревые (гр. monos — единственный, один, rhinos — нос).
Monotremata — однопроходные (гр. monos — см. выше, trema — дыра).
Mycomycetes — миксомицеты (гр. муха — слизь, mykes — гриб).

N

Nasellaria — населлярии (лат. passa — узкогорлая рыбная корзинка).
Nautilida — наутилиды (гр. nautes, nautilus — корабельщик, моряк).
Nautiloidea — наутилоидей (гр. nautes, nautilus — корабельщик, моряк).

Neoptera — новокрылые (гр. neos — новый, pteron — крыло).
Neornithes — современные птицы (гр. neos — новый, молодой, современный, ornithos, род. ornithos — птица).
Neotaxodonta — неотаксодонты (гр. neos — новый, taxis — строй, расположение в порядке, odous, род. odontos — зуб).
Nodosariida — нодосарииды (лат. nodus — узел, nodosus — узловатый, aria — подобный).
Nummulitida — нуммулитиды (лат. numulus — монетка).

О

Octocoralla — осьмилучевые кораллы (гр. octo — восемь, corallion — кораллы).
Octopoda — октоподы (гр. octo — восемь, pous, род. podos — нога).
Odontornithes — зубастые птицы (гр. odous, род. odontos — зуб, ornithos, род. ornithos — птица).
Olenellida — оленеллиды (лат. Olenus, сын Юпитера, муж Летеи, превращенный в камень вместе с нею).
Oncoceratida — онкоцератиды (гр. oncos — бугорок, keras — рог).
Ophiocistia — офидоцистии (гр. ophis — змея, kiste — коробка, ящик).
Ophiuroidea — офиуры, или змеехвостики (гр. ophis — змея, oura — хвост).
Opisthobranchia — заднежаберные (гр. opisthen — задний, сзади, branchia — жабры).
Ornithischia — птицетазовые (гр. ornithos, род. ornithos — птица, ischion — бедро, тазовое сочленение).
Orthida — ортиды (гр. orthos — прямой, назван по наличию прямого замочного края).
Orthoceratida — ортоцератиды (гр. orthos — прямой, keras — рог).
Osteichthyes — костные рыбы (гр. osteon — кость, ichthys — рыба).
Osteostraci — костнощитковые (гр. osteon — кость, ostrakon — панцирь, щит).
Ostracoda — остракоды (гр. ostrakon — раковина, черепок).

Р

Palaeomastodon — палеомастодонт (гр. palaios — древний, mastos — сосок, odous — зуб).
Palaeoptera — древнекрылые (гр. palaios — древний, pteron — крыло).
Palaeospondylida — палеоспондилыды (гр. palaios — древний, spondylos — позвонок).
Palaeotaxodonta — палеотаксодонты (гр. palaios — древний).
Parazoa — низшие многоклеточные (гр. para — около, vicini, зооп — животное).
Pareiasaurus — парейазавр (гр. pareia — щека, sauros — ящерица).
Pelecypoda — пелециподы (гр. pelekys —

секира, топорик, pous, род. podos — нога), см. Bivalvia.
Pelmatozoa — стельчатые, или прикрепленные (гр. pelma, род. pelmatos — подошва, зооп — животное).
Pentamerida — пентамериды (гр. pente — пять, meros — часть).
Perissodactyla — непарнопалые (гр. perissos — нечетный, dactylos — палец).
Phacopida — факопиды (гр. phakos — чечевица, ops, род. opos — глаз, лицо).
Phaeophyta — бурые водоросли (гр. phaios, phaeos — темный, phyton — растение).
Phylactolaemata — покрыторотые (гр. phylactos — защищенный, laimos — глотка).
Phylloceratida — филлоцератиды (гр. phyllon — лист, keras — рог).
Phyllozoa — филлоподы (гр. phyllon — лист, pous, род. podos — нога).
Phyllosporidae — филлоспорииды (гр. phyllon — лист, spermata — семя).
Pinnipedia — ластоногие (лат. pinna — перо, крыло, pes, род. pedis — нога).
Pisces — рыбы (лат. piscis — рыба).
Placentalia — плацентарные (лат. placenta — маленький круглый пирог).
Placodermi — пластинокожие (гр. plax, род. plakos — пластинка, derma — кожа).
Pogonophora — погонофоры (гр. pogon — борода, phogos — несущий).
Polymera — полимерные (гр. poly — много, meros — часть).
Primates — приматы (лат. primus — первый).
Primofilices — прапапоротники (лат. primus — первый, filix, род. filicis — папоротник).
Proboscidea — хоботные (лат. proboscis — рыло, хобот).
Procamelus — прокамелус (гр. pro — приставка, обозначающая предшествующий, предыдущий, camelos — верблюд).
Productida — продуктиды (лат. productus — удлиненный, растянутый, долгий).
Proporida — пропориды (гр. pros — передний, впереди, poros — отверстие, канал).
Prosobranchia — переднежаберные (гр. pros — передний, впереди, branchia — жабры).
Protareida — протареиды (гр. protos — первый, agaios — узкий, редкий).
Protolpidodendrales — протолепидодендровые (гр. protos — первый, передний, самый ранний, lepis, род. lepidos — чешуя, dendron — дерево).
Protostomia — первичоротые (гр. protos — первый, stoma — рот).
Prototheria — первозвери (гр. protos — первый, therion — дикое животное).
Protozoa — простейшие (гр. protos — первый, зооп — животное).
Protracheata — первичнотрахеальные (гр. pro — перед, лат. trachea — дыхательный канал).
Psilopsida — псилофитовые (гр. psilos —

голый, *opsis*, *orseo*s — вид, взгляд).
Pteranodon — птеранодон (гр. *pteron* — крыло, *an* — отрицание, *odon*s — зуб).
Pteridospermidae — птеридоспермиды (гр. *ptēris*, род. *ptēridos* — сорт папоротника, *sperma* — семя).
Pterobranchia — крыложаберные (гр. *pteron* — крыло, *branchia* — жабры).
Pteropoda — крылоногие (гр. *pteron* — крыло, *pous*, род. *podos* — нога).
Pteropsida — папоротникообразные (*ptēris* — сорт папоротника, *opsis*, *orseo*s — взгляд, вид).
Pterosauria — крылатые ящеры (гр. *pteron* — крыло, *sauros* — ящерица).
Pterygolepis — птериголепис (гр. *pteryx*, род. *pterygos* — крыло, *plavnik*, *lepis* — чешуя).
Pterygota — крылатые (гр. *pteryx*, род. *pterygos* — крыло).
Ptychopariida — птихопарииды (гр. *ptyche* — складка, *pareia* — щека).
Ptychopariina — птихопариины (гр. *ptyche* — складка, *pareia* — щека).
Pyrrophyta — пиррофитовые водоросли (гр. *pyrrhos* — огненный, *phyton* — растение).
Pulmonata — легочные (лат. *pulmo*, род. *pulmonis* — легкое).

R

Radiata — лучистые (лат. *radius* — луч, *radiatus* — лучистый).
Radiolaria — радиолярии, лучевики (лат. *radius* — луч, *radiolus* — лучик).
Redlichia — редлихииды (по имени *Redlich*, изучавшего трилобитов).
Regulares — правильные археоциаты (лат. *regulares* — правильный, регулярный).
Reptilia — рептилии (лат. *repto* — ползу).
Rhinoceroidea — носороги (гр. *rhis*, *rhi-nos* — нос, *keros*, род. *keratos* — por, *oideos* — подобный).
Rhizocyathida — одностенные археоциаты (гр. *rhiza* — корень, *kyathos* — чашка, кубок).
Rhizopoda — корненожки (гр. *rhiza* — корень, *pous*, род. *podos* — нога).
Rhodophyta — красные водоросли (гр. *rhodon* — роза, красный цвет, *phyton* — растение).
Rhynchonellida — ринхонеллиды (гр. *rhynchos* — рыло, клюв, *rhynchonella* — клювик).
Rodentia — грызуны (лат. *rodens* — грызущий).
Rotaliida — роталииды (лат. *rota* — колесо, *rotalis* — имеющий колеса).
Rudistae — рудисты (лат. *rudis* — грубый, толстокожий).
Rugosa — рогозы (лат. *ruga* — морщина, *rugosus* — морщинистый), см. *Tetracollata*.

S

Sacoglossa — сакоглоссы (гр. *sakos* — щит, *glossa* — язык).

Sarcodina — саркодовые (гр. *sarx*, род. *sarkos* — мясо, тело, *sarkodes* — вещественный, плотский).
Saurischia — ящеротазовые (гр. *sauros* — ящерица, *ischion* — тазобедренное сочленение).
Saurolophus — зауролоф (гр. *sauros* — ящерица, *lophos* — гребень, хохол).
Sauropterygia — завроптеригии (гр. *sauros* — ящерица, *pteron* — крыло).
Saururae — ящерохвостые (гр. *sauros* — ящерица, *oura* — хвост).
Scaphopoda — лопатоногие (гр. *skaphis* — лопата, *pous*, род. *podos* — нога).
Seymouria — сеймурия (*Seymour* — город в Техасе).
Schizodonta — расщепленнозубые (гр. *schizo* — расщеплять, *odon*s, род. *odontos* — зуб).
Scleractinia — склерактинии (гр. *skleros* — твердый, жесткий, *aktis*, род. *aktinos* — луч).
Scolecida — низшие черви (гр. *skolex*, род. *scolekos* — червь).
Scyphomedusae — сцифомедузы (гр. *skyrphos* — чаша, лат. *Medusa* — мифологическое существо).
Scyphozoa — сцифоидные (гр. *skyrphos* — чаша, *zoon* — животное).
Sepiida — сепииды (гр. и лат. *sepiā* — каракатица).
Sigillaria — сигиллярии (лат. *sigilla* — печать).
Siphonophora — сифонофоры (гр. *siphon* — сифон, *phoros* — несущий).
Somasteroidea — сомастерондон (гр. *soma* — тело, *aster* — звезда).
Spatangoida — спатангоиды (гр. *spatanges* — один из видов морских ежей).
Sphenophyllales — клинолистиковые (гр. *sphen* — клин, *phyllon* — лист).
Sphenopsida — членистостебельные (гр. *sphen* — клин, *opsis* — вид, образ).
Sphinctozoa — сфинктозои (гр. *sphinktos* — тесно связанный, *zoon* — животное).
Spiriferida — спирифериды (лат. *spira* — спираль, *fero* — носить).
Spongia — губки (гр. и лат. *spongia* — губка).
Spumellaria — спумеллярии (лат. *spumella* — пенка).
Squamiferida — сквамифериды (лат. *squama* — чешуя, *fero* — носить).
Stachyospermidae — стахиоспермиды (гр. *stachys* — колос, острье, *sperma* — семя).
Stegocephali — стегоцефалы (гр. *stego* — покрывать, *kephalon* — голова).
Stereostolonata — стереостолонаты (гр. *stereos* — твердый, солидный, лат. *stolo*, род. *stolonis* — побег, ветвь, стебель, отросток).
Stromatoporoidea — строматопоры (гр. *stroma*, род. *stromatos* — слой, постель, *poros* — отверстие, канал).
Strophomenida — строфомениды (гр. *strophos* — согнутый, меле, род. *menos* — месяц).
Synapsida — синапсиды (гр. *syn* — вместе,

apsis, род. apsidos — дуга, пегля).
Syringocnematida — сирингокнематиды (гр. syrix, род. syringos — труба, knemis — колено).
Syringoporida — сирингопориды (гр. syrix, род. syringos — трубка, poros — отверстие, канал).

Т

Tabulata — табуляты (лат. tabula — доска, пол).
Tarbosaurus — тарбозавр (гр. tarbos — ужас, sauros — ящерица).
Taxodonta — рядозубые (гр. tasso, taxis — строй, расположение в порядке, odous, род. odontos — зуб).
Tentaculita — тентакулиты (лат. tentaculum — щупальце).
Terebratulida — теребратулиды (лат. terebratus — просверленный).
Tetracoralla — четырехлучевые кораллы (гр. tetra — четыре, corallion — коралл); см. *Rugosa*.
Tetrapoda — четвероногие (гр. tetra — четыре, pous, род. podos — нога).
Teuthida — теутиды (гр. teuthis — кальмар).
Textulariida — текстуляриды (лат. textus — плетеный).
Thallophyta — низшие растения (гр. thallos — ветвь, молодой побег, phyton — растение).
Thecoidea — текоидаи (гр. theke — коробка), см. *Edrioasteroidea*.

Thelodonti — телодонты (гр. thele — сосок, odous, род. odontos — зуб).
Theria — звери (гр. therion — дикое животное).
Titanophoneus — титанофонеус (гр. titan — титан, phoneus — убийца).
Tracheata — трахейные (лат. trachea — дыхательное горло, воздушная трубка).
Trepotomata — трепостоматы (гр. trepo — поворачивать, stoma, род. stomatos — рот).
Triceratops — трицератопс (гр. treis — три, keras — рог, orsis — вид, внешность).
Trilobita — трилобиты (лат. tri — три, гр. lobos — лопасть).
Trilobitomorpha — трилобитообразные (лат. tri — три, гр. lobos — лопасть, morphe — форма, облик).
Trinucleina — тринуклеины (лат. tri — три, nucleus — мелкий орех, ядро).
Triplastica — трехслойное животное (лат. tri — три, гр. plastos — отлитый, образованный), см. *Bilateralia*.
Tunicata — оболочники (лат. tunicatus — одетый в тунику).

У

Ulemosaurus — улемозавр (по р. Улема, притоку Свяжи, гр. sauros — ящерица).

V

Vertebrata — позвоночные (лат. vertebra — позвонок).
Volbortellida — фольбортеллиды (в честь А. Ф. Фольборга).

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНИЗИРОВАННЫХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ

A

Abies, 346
 Abra, p. 104
 Acantharia, p. 17
 Acanthoceras, 170, p. 119
 Acanthocladia, 184
 Acanthodii, 244, p. 179
 Acantholoma, p. 79
 Acrania, 233
 Actinoceratoidea, 161, p. 110, 125
 Actinopterygii, 249, p. 183
 Actinostroma, 90, p. 52
 Aepyornis, 275
 Agetochorista, p. 88
 Agnatha, 238
 Agnostida, 118, 119, p. 75, 81
 Agnostus, p. 75
 Agoniatites, 166, p. 111, 114
 Ajacicyathida, 80
 Ajacicyathus, 81, p. 44
 Ajuga, p. 248
 Aldanophyton, 323
 Aldonaia, 119
 Algae, 302
 Allogromia, 51, p. 17
 Allogromia ovoidea Rhumb., p. 18
 Allogromiida, 51, p. 18
 Alveolinella, 54
 Alveolites, 98
 Amaltheus, 170
 Amblyosphonella, p. 47
 Amgaella, p. 222
 Ammodiscida, 51, p. 22
 Ammodiscus, 52, p. 22
 Ammonicrinus, p. 155
 Ammonitida, 168, p. 119, 125
 Ammonoidea, 161, p. 125
 Amoeba, p. 17
 Amphibia, 253
 Amphioxus, 233, p. 172
 Amphistegina, 54
 Amplexus, 103
 Ampyx, 123
 Anarcestes, 166, p. 111
 Anaspida, 239
 Ancyloceras, 170, p. 119
 Ancyclus, 142

Ancyrocrinus, p. 155
 Anetoceras, p. 111
 Angiospermae, 27, 349, p. 248
 Anisoceras, p. 118
 Anisomyaria, 150, p. 99
 Annelida, 26, 110, p. 68, 69
 Annularia, 328, p. 234
 Anodonta, p. 97, 101
 Antedon, 211
 Anthocyrtilium, p. 33
 Anthozoa, 94, p. 56
 Antiarchi, 244, p. 178
 Antracosia, 151
 Aphrosalpingidea, 84, p. 47
 Aphrosalpinx, 84, p. 47
 Aporrhais, 141, p. 92, 95
 Apterygota, 133, p. 88
 Arabellites, p. 69
 Arachnida, 130, p. 87
 Arachnodiscus, p. 218
 Araucarites, 344
 Arca, 149, p. 98, 104
 Arcestes, 168
 Archaeoconularia, p. 54
 Archaeocyathi, 26, 78, p. 36
 Archaeocyathida, 81
 Archaeocyathus, 81, p. 44
 Archaeofungia, 81
 Archaeogastropoda, p. 90, 92
 Archaeolynthus, 81, p. 42
 Archaeopteris, 337, p. 238
 Archaeopteryx, 273, p. 200
 Archimedes, 184, p. 131
 Archosauria, 264
 Argonauta, 176
 Arietites, 170
 Armenoceras, p. 110
 Arthrodira, 243, p. 178
 Arthropoda, 26, 112, p. 36
 Articulata, 191, p. 138, 146
 Artiodactyla, 287, p. 209
 Asaphina, 120, p. 77
 Asaphus, 120, p. 72, 77
 Aspermae, 27, 333
 Assilina, 56
 Astarte, 151
 Asteocina, p. 93
 Asterigerina, 54

Asterocalamites, 330, p. 234
Asterocyclina, p. 31
Asteroidea, 213, p. 157, 164
Asterophyllites, 330
Astrorhiza, 51, p. 21
Astrorhizida, 51, p. 21
Astylospongia, 75, p. 40
Atrypa, 196, p. 139
Atrypida, 196, p. 139, 146
Aturia, p. 107
Aulocystis, 98
Aulopora, 98, p. 57
Auloporida, 98, p. 57
Aurellia, p. 53
Aves, 272, p. 200, 201
Aysheasia, p. 70
Axonolipa, 225, p. 170, 171
Axonophora, 225, p. 170, 171

B

Bacillariophyta, 305
Bacteriophyta, 301
Bactrites, p. 121
Bactritoidea, 171, p. 121, 125
Baculites, 168
Baiera, 344, p. 243
Balanoglossus, p. 165
Balanomorpha, 126
Balanus, p. 83
Baragwanathia, p. 230
Baragwanathiales, 323, p. 230
Barremites difficilis, 25
Barremites difficilis difficilis, 25
Barremites difficilis subdifficilis, 25
Barnea, p. 104
Barrosia, 84, p. 47
Batchatocyathus, 81
Bathysiphon, 51
Bathyrurus, 122
Belemnitella, p. 124
Belemnitida, 173, p. 123, 124, 125
Belemnoteuthis, p. 123
Bellerophon, 141, p. 92
Bennettitales, 346, p. 245
Benthosuchus, 255, p. 186
Bergeria, 327
Bergeroniellus, 119
Berriasella, 170
Berthelinia, p. 93
Betula, 351, p. 249
Beyrichia, 128, p. 84
Biasaloceras, 168, p. 118
Bigenerina, 52, p. 23
Bilateralis, 26, 109
Bivalvia, 145, p. 97
Bjuvia, p. 246
Blastoidea, 205, p. 150, 164
Blastolepas, 83
Bolboporites, 213, p. 157
Bothriolepis, p. 178
Bothrodendron, 327
Bothrophyllum, 103
Bradyina, 53, p. 24
Brachiopoda, 27, 187, p. 136
Branchiata, 124

Brachiopoda, 124, p. 82
Branchiostoma, 233, p. 17
Brontosaurus, 265
Brooksella, p. 53
Bryopsida, 27, 320, p. 227
Bryozoa, 26, 179, p. 36
Buccinum, 141, p. 92, 95
Buzulukia, p. 188

C

Cadoceras, 170, p. 119
Cadulus, p. 96
Caladacha, 151
Calamitales, 329, p. 234
Calamites, 330, p. 234
Calamophyton, 328
Calamostachys, p. 234
Calcarina, 54
Calceola, 103
Calcispongia, 76, p. 40
Calimena, 123
Calpionella, 62
Camarotoechia, 196, p. 144
Camerotherca, p. 126
Caninia, 103
Canis, 25
Canis dirus, p. 203
Canis familiaris Carlo, 25
Carcharodon, p. 181
Cardioceras, 170, p. 119
Cardium, 151, p. 102, p. 104
Carnivora, 283, p. 205
Carpoida, 203, p. 148, 164
Castanea, 351, p. 249
Caytoniales, 339
Centronella, p. 139
Cephalaspis, 238, p. 176
Cephalopoda, 154
Ceramopora, 182
Ceratarges, 124, p. 79
Ceratiocaris, p. 85
Ceratites, 168, p. 116
Ceratitida, 166, p. 116, 125
Ceraurus, p. 71
Ceraxopyge, 120
Cerithium, 141, p. 95
Cetacea, 282
Chaetetes, 106, p. 65
Chaetetida, 106, p. 65, 66
Chaetetipora, 106
Chaetoceras, p. 218
Chaetognatha, p. 36
Cheilosomata, 184, p. 132, 133
Cheirurus, 123, p. 78
Chelicerota, 129
Chelonia, 261
Chelonicerias, 170, p. 120
Chemical fossilis, 359
Chitinodendron, 51
Chlamys, p. 99, 104
Chlorophyta, 309, p. 222
Chondrichthyes, 245, p. 181
Chonetes, 195
Chordata, 27, 231, p. 36
Choristites, 197, p. 138
Chrysophyta, 307, p. 219
Ciliophora, 62, p. 17, 34

- Cirripedia, 125, p. 83
 Cirsotrema, p. 91
 Cladochonus, 98
 Cladophlebis, p. 239
 Cladoxylon, 335, p. 237
 Clathropteris, p. 238
 Clio, 142
 Clitambonites, 194, p. 140
 Clydonites, 168
 Clymenia, 166, p. 115
 Clymeniida, 166, p. 125
 Clypeaster, p. 160, 163
 Clypeasteroidea, 220, p. 163
 Coelenterata, 26, 85, p. 36
 Coelodonta, 286, p. 208
 Coeloptychium, 76, p. 40
 Coelospira, 196
 Coleoidea, 173, p. 122, 125
 Collyrites, p. 160
 Columnaria, 103
 Communicata, 98, p. 58
 Conchidium, 194, p. 141
 Condylarthra, 284, p. 206
 Coniferales, 344, p. 244
 Coniopteris, p. 239
 Conocoryphe, p. 77
 Conodonti, 294, p. 212
 Conulata, 93, p. 54, 66
 Conulus, p. 160, 163
 Conus, 141, p. 91
 Cooksonia, 317
 Corallina, p. 217
 Corallium rubrum, 100, p. 60
 Corbula, 151
 Cordaitales, 343, p. 242
 Cordaites, 343, p. 242
 Cordaitina, p. 242
 Cormophyta, 27, 311
 Corophioides, p. 69
 Corynexochida, 120, p. 76, 81
 Corynexochus, 120
 Coscinocyathus, 81
 Cotylosauria, 260
 Crandopsis, p. 85
 Crania, 191, p. 137
 Craniida, 191, p. 137, 146
 Craniota, 233
 Craticularia, 76, p. 40
 Credneria, 351, p. 249
 Creodonta, 283
 Cribrilina, 185
 Cricotus, p. 188
 Crinoidea, 207, p. 156, 164
 Crioceratites, 170
 Crocodilia, 270
 Cromyocrinus, p. 156
 Crossopterygii, 247, p. 182
 Crustacea, 124
 Cryptomartus, p. 87
 Cryptostomata, 184, p. 131, 133
 Ctenacanthus, p. 181
 Ctenophora, 26, 107, p. 36, 67
 Ctenostomata, p. 133
 Cucullaea, 149
 Cupressocrinites, p. 156
 Cuspidaria, p. 104
 Cyanophyta, 303, p. 216
 Cycadales, 348, p. 246
 Cycadeoidea, 348, p. 245
 Cycadofilicales, 339
 Cycas, 349, p. 246
 Cycogyre, 54
 Cyclolites, 105, p. 64
 Cyclolobites, 166
 Cyclostomata, 181, p. 129, 133
 Cyclostomi, 238, 251, p. 175
 Cylindroteuthis, p. 124
 Cynognathus, 271
 Cypridina, 128
 Cyprina, 151, p. 102
 Cypris, 128
 Cyrtendoceras, p. 109
 Cyrtia, 197
 Cyrtograptus, 225, p. 170
 Cyrtospirifer, 197
 Cysticamara, 225
 Cystiphyllum, 103
 Cystoidea, 204, p. 149, 164
 Cystoporata, 182, p. 129, 133
 Cystoseira, p. 221
 Cythere, 128
 Cythereis, p. 84
 Cytherella, 128
 Czekanowska, 344, p. 243

D

- Dactylopora, p. 222
 Dakaria, p. 132
 Dalmanella, 194
 Dalmanites, 123, p. 78
 Darwinula, 128
 Dayia, 196
 Deiphon, 123, p. 78
 Demospongia, 75, p. 40
 Dendrocystis, p. 148
 Dendrograptus, p. 167
 Dendroidea, p. 168
 Dendrophrya, 51, p. 21
 Dentalina, 54
 Dentalium, 145, p. 96
 Deshayesites, 170
 Desmoceras, 170
 Desmodonta, 151, p. 100
 Deuterostomia, 27, 201
 Dewalquea, 351, p. 249
 Diadematoidea, p. 162
 Diamenocrinus, p. 154
 Dianulites, 182, p. 130
 Diatomeae, 305, p. 218
 Diatryma, 277
 Dichellograptus, 225, p. 170
 Dicerias, 152, p. 103
 Dichograptus, 225, p. 170
 Dicotyledones, 351, p. 249
 Dicanograptus, 225
 Dictyochoa, p. 219
 Dictyocyathus, 81
 Dictyonema, 225, p. 168
 Dicynodon, 272, p. 191
 Didymograptus, 225, p. 170
 Dielasma, 197
 Diffugia, p. 17
 Dikelocephalus, 120
 Dimetrodon, 271, p. 199
 Dinornis, 275
 Dinotherium, 290

Diodora, p. 95
 Dioon, p. 246
 Diplodocus, 265, p. 196
 Diplograptus, 225, p. 170
 Diplopora, p. 222
 Diplorhina, 238, 239, p. 176
 Dipnoi, 248, p. 182
 Diprotodon, p. 204
 Dipterus, p. 182
 Discocyclina, 56, p. 31
 Discorbis, 54
 Dokidocyathus, 81, p. 44
 Dreissena, 150
 Drepanaspis, p. 176
 Drepanella, 128
 Drepanophycus, p. 230
 Duvalia, p. 124
 Dvinia, 368
 Dysodonta, 150, p. 99
 Dysplanus, p. 72

E

Echinocorys, p. 160, 163
 Echinodermata, 27, 201, p. 36
 Echinoencrinus, 205, p. 149
 Echinoidea, 214, p. 159, 164
 Echinospaerites, 205, p. 149
 Edelsteinaspis, 120, p. 76
 Edrioasteroidea, 207
 Eleutherozoa, 211, p. 164
 Elphidium, 54
 Eifelocrinus, p. 155
 Endoceras, p. 109
 Endoceratoidea, 160, p. 109, 125
 Endocochlia, 173
 Endothyra, 52, p. 24
 Endothyrida, 52, p. 24
 Engonoceras, 170
 Ensis, p. 104
 Enteleles, 194
 Enteropneusta, 221, p. 165
 Eodiscida, 119, p. 75, 81
 Eohippus, 286
 Eolagena, 52
 Eospirifer, 197
 Ehippioceras, p. 107
 Equidae, 286
 Equisetales, 330, p. 235
 Equisetum, 331, p. 235
 Equus, 286
 Eryops, p. 187, 188
 Estheria, p. 82
 Esthonia, 99
 Esthoniopora, p. 130
 Ethmophyllum, p. 44
 Etrophalosis, 195
 Euestheria, 125
 Eugyra, p. 64
 Eumetazoa, 26, 85
 Euomphalus, 141
 Eurhynchium, p. 227
 Eurypterida, 130, p. 86
 Eurypterus, 130, p. 86
 Euthacanthus, p. 179
 Eutheria, 282
 Exoconularia, p. 54
 Exogyra, 150, p. 99

F

Familiaris, 25
 Favia, 105
 Favistella, p. 63
 Favosites, 98, p. 58
 Favositida, 98, p. 58
 Fenestella, 184, p. 131
 Filices, 335, p. 238, 239
 Filicinae, 333
 Fissipedia, 283
 Fissurella, 141
 Fistulipora, 182, p. 129
 Flabellaria, p. 250
 Foraminifera, 49, p. 17
 Frondicularia, 54, p. 28
 Fucus, p. 221
 Fungi, 310
 Fungia, 105
 Fusulina, 53
 Fusulinella, p. 25
 Fusulinida, 53, p. 25
 Fusus, 141, p. 92

G

Gastropoda 137, p. 90
 Gaudryceras 168
 Gibbula p. 95
 Gigantoproductus 195
 Ginkgo 344
 Ginkgoales 343, p. 243
 Ginkgo biloba L. 344, p. 243
 Gleichenia p. 238
 Globigerina 54, p. 29
 Globotruncana 54
 Gloeocapsomorpha 304
 Glomospira 52, p. 22
 Glossograptus 225
 Glossopteridales 339
 Glossopteris p. 240
 Glycymeris 149, p. 98, p. 104
 Glyptosphaerites p. 149
 Gnathostomi 241
 Goniatites 166, p. 114
 Gonioclymenia 166, p. 115
 Goniodesmia p. 220
 Goniophyllum 103
 Grangopsis p. 85
 Graptolithina 222, p. 164, p. 167
 Graptoloidea 225, p. 164, p. 170
 Gryphaea 150, p. 99
 Gymnodinium p. 220
 Gymnolaemata 181, p. 128
 Gymnospermae 338
 Gyroceratites p. 111

H

Haliotis, 141, p. 91, 95
 Hallopora, 184
 Halysites, 98, p. 57
 Halysitida, 98, p. 57
 Hamites, 168
 Hamulina, p. 118

Hantkenina, 54
 Haploceras, 170
 Haplophragmoides, 52, p. 22
 Harpes, 123
 Harpina, 122
 Harpoceras, 170
 Hedenstroemia, 168
 Helicoprion, 245, 368, p. 181
 Heliodiscus, p. 33
 Heliolites, 99, p. 59
 Heliolitida, 99
 Heliolitoidea, 98, p. 59, 66
 Helix, 142, p. 94, 95
 Helminthochiton, p. 89
 Helminthozoya, p. 91
 Hemichordata, 27, 221, p. 36
 Hemicycloleia, p. 82
 Hesperornis, 275, p. 201
 Heteroceras, 170
 Heterodonta, 151, p. 102
 Heterohelix, 54
 Heteropora, 182
 Heterostraci, 240
 Heterotrypa, 184
 Hexacoralla, 103, p. 64
 Hexactinellida, 75, p. 40
 Hexapoda, 132
 Hexismia, 98
 Hipparion, 286
 Hippurites, 152, p. 103
 Histrichodium, p. 220
 Holcodiscus, 170
 Holoctypoida, 220, p. 163
 Holoctypus, p. 160
 Holmia, 119
 Holoptychius, p. 182
 Holothurioidea, 213, p. 158, 164
 Homo, 25, 292
 Homo neanderthalensis, 293
 Homo sapiens L., 25, 293
 Hoplites, 170
 Horneophyton, p. 225
 Hornera, 182
 Hydractinia, p. 49
 Hydroidea, 86, p. 48, 49, 66
 Hydrozoa, 86, p. 66
 Hyenia, 328, p. 233
 Hyeniales, 328, p. 233
 Hyolitha, 177, p. 126
 Hyolithes, 178, p. 126
 Hyperammia, 51
 Hypothyridina, 196, p. 144

I

Ichthyopterygia, 263, p. 195
 Ichthyosaurus, p. 195
 Ichthyornis, 275, p. 201
 Ichthyostega, p. 187, 188
 Idiotubus, 225
 Illaenina, 120, p. 77
 Illaenus, 122, p. 77
 Inarticulata, 190, p. 137, 146
 Incommunicata, 97, p. 57
 Indricotherium, 286, p. 208
 Inoceramus, 150, p. 99

Inostrancevia, 271, p. 194
 Insecta, 132, p. 88
 Insectivora, 282
 Intia, p. 227
 Irregulares, 78, 81
 Isis, 100, p. 60
 Isocrania, 191
 Isognomon, p. 99

J

Jacutus, 120
 Jerea, 75
 Joldia, 149
 Juglans, p. 248

K

Keplerites, 170
 Knorria, 327
 Kodonophyllum, 103, p. 61
 Kotlassia, 256, 368

L

Labechia, 90, p. 52
 Laevidentalium, p. 96
 Lagena, 54, p. 28
 Lagenostoma, p. 240
 Lagynis, 51
 Lambeophyllum, p. 61
 Lamellibranchia, 145
 Lampetra, p. 175
 Latimeria, 248, p. 182
 Lebachia, 346, p. 244
 Leda, 149, p. 98, 104
 Lenticulina, 54, p. 28
 Leopoldia, 170
 Lepadomorpha, 126
 Lepas, p. 83
 Leperditia, 128, p. 84
 Lepidocyclina, 56
 Lepidodendrales, 323, p. 231, 232
 Lepidodendron, 324, 327, p. 231
 Lepidodiscus, p. 151
 Lepidophloios, 327
 Lepidosauria, 264
 Leptaena, 194
 Leptograptus, 225
 Leptoplastus, p. 74
 Leuconia, p. 37
 Lichas, 124
 Lichenaria, 98, p. 57
 Lichenariida, 98, p. 57
 Lichenes, 310
 Lichida, 123, p. 81
 Lima, 150, p. 104
 Limulida, 130, p. 86
 Limulus, p. 86
 Lingula, 191, p. 137
 Lingulida, 190, p. 137, 145
 Liroleia, 125
 Liquidambar, 351, p. 249
 Lithophaga, p. 104

Lithostrotion, 103
 Lithostrotionella, p. 63
 Lithothamnium, p. 217
 Littorina, 141
 Lituities, p. 106
 Lituola, 52
 Lobites, 168
 Lobobactrites, p. 111, 121
 Loganograptus, p. 169
 Loligo, p. 122
 Lonchodomas, 123, p. 79
 Lonsdaleia, 103, p. 63
 Lorenzina, p. 53
 Loricata, 136, p. 89
 Loxoconcha, p. 84
 Lucina, 151
 Lycopodiales, 327
 Lycopodium, p. 229
 Lycopsida, 27, 321
 Lyginodendron, p. 240
 Lymnaea, 142, p. 94, 95
 Lyrodesma, 151
 Lysorophus, p. 188
 Lythostoma, p. 88
 Lytoceras, 168, p. 118
 Lytoceratida, 168, p. 118, 125

M

Machairodus, p. 205
 Macrocephalites, 170
 Mactra, 151, p. 102
 Madrepora, 105, p. 64
 Magellania, p. 135, 138, 139
 Malacostraca, 128, p. 85
 Mammalia, 276
 Mammuthus, 290, p. 210
 Manticoceras, p. 114
 Marchantites, p. 227
 Marsupites, p. 156
 Mastodontosaurus, 255, p. 188
 Matheronia, 152
 Medicottia, 166, p. 114
 Medullosa, p. 240
 Meekoceras, 168
 Megaloceras, p. 209
 Megaphyton, 238
 Megistaspis, 120
 Melonechinus, p. 160
 Melosira, p. 218
 Membranipora, 185
 Merostomata, 130, p. 86
 Mesogastropoda, p. 92
 Metatheria, 281
 Michelinia, 98
 Micropora, 185
 Milliolida, 53, p. 26, 27
 Millepora, p. 49
 Miomera, 119, p. 75, 81
 Mitoclema, p. 129
 Mixine, p. 175
 Mixopterus, 130
 Modiolus, p. 104
 Mollusca, 26, 135, p. 36
 Monocotyledones, 354, p. 250
 Monocyathida, 80
 Monodacna, 151

Monograptus, 225, p. 170
 Monophyllites, 168
 Monoplacophora, 137, p. 89
 Monopleura, 152
 Monorhina, 238, p. 176
 Monotremata, 280
 Monticulipora, 184
 Montlivaultia, 105, p. 64
 Murex, 141, p. 92
 Mya, 151, p. 100, 104
 Myelodactylus, p. 155
 Myophorella, 151
 Mytilus, 150, p. 99, 104
 Myxomycetes, 310

N

Nardophyllum, p. 61
 Nassa, 141
 Nassarius, p. 95
 Nassellaria, 60, p. 33
 Natica, 144, p. 91, 92, 95
 Nautilida, 159, p. 107, 125
 Nautiloidea, 156, p. 105, 106, 107, 125
 Nautilus, 156, 160
 Nematosalpinx, 84
 Neogastropoda, p. 90, 92
 Neohibolites, p. 124
 Neopilina, 137, p. 89
 Neoptera, 134
 Neornithes, 275
 Neotaxodonta, 149, p. 98
 Nerinea, 141, p. 92
 Neuropteris, 339, p. 241
 Nilssonina, 347, p. 247
 Nipponites, p. 118
 Nochorocyathus, 81
 Nodosaria, 54, p. 28
 Nodosariida, 54, p. 28
 Nodosinella, 52, p. 24
 Noeggerathiopsis, 341, p. 242
 Nonion, 54
 Novakia, 177, p. 126
 Nubecularia, 54
 Nucleata, 197
 Nucula, 149, p. 98, 104
 Nummulites, 56, p. 30
 Nummulitida, 55, p. 30, 31
 Nyctopora, 98

O

Obelia, p. 48
 Obolus, 191, p. 137
 Octocoralla, 99, p. 60, 66
 Octopoda, 175, p. 125
 Octopus, p. 122
 Odontornithes, 275, p. 201
 Olenellida, 118, 119, p. 76, 81
 Olenellus, 119, p. 76
 Olenoides, 120
 Olenus, 120, p. 77
 Oliva, p. 91
 Omphyma, p. 11
 Oncoceratida, 159, p. 107, 125

Operculina, 56, p. 30
 Ophiocistia, 212, p. 157, 164
 Ophiuroidea, 213, p. 157, 164
 Ophthalmidium, 54, p. 26
 Opisthobranchia, 141, p. 90, 93, 95
 Oppelia, 170
 Orbitoides, 56
 Orbulina, 52, 54, p. 29
 Ornithischia, 265
 Orophocrinus, p. 150
 Orthida, 193, p. 139, 140, 146
 Orthis, 194, p. 139, 140
 Orthoceras, p. 107
 Orthoceratida, 158, p. 107, 125
 Orthotetes, p. 142
 Orthotheca, 178
 Osteichthyes, 247, p. 182
 Osteolepis, p. 182
 Osteostraci, 238
 Ostracoda, 127, p. 84
 Ostrea, 150, p. 99, 104
 Otoceras, 166

P

Pachyteuthis, p. 124
 Palaeocycas, 349
 Palaeomastodon, 290
 Palaeoptera, 134
 Palaeospondylida, 249, p. 184
 Palaeospondylus, p. 184
 Palaeotextularia, 52
 Paleoceras, p. 124
 Paleotaxodonta, 149, p. 98
 Paradoxides, 119, p. 76
 Paragastrioceras, p. 114
 Paraharpes, 123, p. 79
 Parahoplites, 170
 Paramaecium, p. 17
 Parasmilia, p. 64
 Parathurammina, 52
 Parazoa, 26, 71
 Pareiasaurus, 260, p. 194
 Parkinsonia, 170
 Patella, 141, p. 91, 92, 95
 Pecopteris, 341, p. 241
 Pecten, 150, p. 104
 Pectunculus, 149
 Pelecypoda, 145
 Pelycosauria, 271
 Pelmatozoa, 203, p. 164
 Pemmatites, p. 40
 Pemphix, p. 85
 Pentamerida, 194, p. 141, 146
 Pentamerus, 194, p. 141
 Pentremites, p. 150
 Perisphinctes, 170, p. 119
 Perissodactyla, 285, p. 208
 Permocicada, p. 88
 Peronidella, 76, p. 40
 Phacopida, 123, p. 78, 81
 Phacops, 123, p. 72, 78
 Phaeophyta, 308, p. 221
 Phascolotherium, p. 204
 Phenacodus, p. 206
 Phillipsastraea, 103

Phillipsia, 122, p. 77
 Phoenicites, p. 250
 Phoenicopsis, 344, p. 243
 Pholadomya, 151
 Pholas, 151, p. 100
 Pholidops, 191
 Phoronida, p. 36
 Phragmites, p. 250
 Phragmotheca, p. 126
 Phylactolaemata, 186, p. 128
 Phylloceras, 168, p. 117
 Phylloceratida, 168, p. 117, 125
 Phyllograptus, 225, p. 170
 Phyllopachyceras, 168
 Phyllopoda, 125, p. 82
 Phylloporina, 184
 Phyllospermidae, 346
 Phyllothea, 331, p. 235
 Physa, 142
 Pictetia, p. 118
 Pinacoceras, 168, p. 116
 Pinnipedia, 284
 Pinnularia, p. 218
 Pinus, 25, 346, p. 244
 Pinus silvestris L., 25
 Pisces, 241
 Placentalia, 282
 Placodermi, 243, 251, p. 178
 Placodus, p. 195
 Planorbis, 142, p. 94, 95
 Plategeocranus, p. 87
 Platysomus, p. 183
 Pliomera, 123
 Pleuromeia, 327
 Pleurotomaria, 141, p. 92
 Plourdosteus, p. 178
 Podozamites, p. 244
 Pogonophora, 27, 227, p. 36
 Poliellina, 120
 Polycope, 128
 Polycylindrites, p. 126
 Polymera, 119, p. 76, 77, 78, 81
 Polypora, 184, p. 131
 Polyptychites, 170
 Polyrhizodus, p. 181
 Popanoceras, 166
 Porambonites, 194
 Porosphaera, 76
 Poterioceras, p. 107
 Primates, 290, p. 211
 Primofilices, 333, p. 237
 Prismocyathus, 81
 Proboscidea, 288, p. 210
 Procamelus, 288
 Proctus, 122
 Productella, p. 139
 Productia, 194, p. 139, 143, 146
 Productus, 194, p. 143
 Prolecanites, 166
 Pronorites, 166
 Propora, 99, p. 59
 Proporida, 99
 Prosobranchia, 141, p. 90, 92, 95
 Protaraea, 99
 Protaraeida, 99
 Protaxocrinus, p. 156
 Proterospongia, 67
 Protetragonites, 168
 Protobarinophyton, 317, p. 225

Protocythere, p. 84
 Protolepidodendrales, 323, p. 230
 Protolepidodendron, p. 230
 Protopteridium, 335
 Protosalpuga, p. 87
 Protostomia, 26, 109
 Prototheria, 280
 Protozoa, 47, 60, p. 36
 Protracheata, 26, 112, p. 70
 Psaronius, 337
 Pseudestheria, 125, p. 82
 Pseudobactrites, p. 121
 Pseudodiadema, p. 160
 Psiloceras, 170
 Psilopsida, 27, 316, p. 225
 Pteranodon, 270, p. 198
 Pteridospermidae, 339, p. 240
 Pterygolepis, p. 176
 Pterobranchia, 221, p. 166
 Pterophyllum, 349, p. 247
 Pteropoda, 141, p. 93, 95
 Pteropsida, 27, 332
 Pterosauria, 268
 Pterygolepis, 239, p. 176
 Pterygota, 133, p. 88
 Pterygotus, 130, p. 86
 Ptilodus, p. 204
 Ptychites, 168
 Ptychodus, p. 181
 Ptychoparia, 120, p. 77
 Ptychopariida, 120, p. 77, 81
 Ptychopariina, 120, p. 77
 Pulmonata, 142, p. 90, 94, 95
 Pygope, 197, p. 145
 Pyrgo, 54, p. 26
 Pyrgoma, p. 11
 Pyrrophyta, 307, p. 220

Q

Quercus, 351, p. 249
 Quinqueloculina, 54, p. 26, 27

R

Radiata, 26, 85
 Radiolaria, 60, p. 17, 33
 Radiolites, 152
 Rafinesquina, 194
 Rastrites, 225, p. 170
 Receptaculites, 83
 Rectithyris, 197
 Redlichia, 119
 Redlichiida, 119, p. 76, 81
 Regulares, 78, 80
 Reophax, 52, p. 22
 Reptilia, 257, p. 196, 197
 Requienia, 152, p. 103
 Retepora, 185, p. 132
 Retiolites, 225, p. 170
 Rhabdammina, 51, p. 21
 Rhabdocyathella, p. 42
 Rhabdopleura, p. 166
 Rhamphorhynchus, p. 198
 Rhinoceratoidea, 286
 Rhipidocystis, p. 148
 Rhizacyathida, 81

Rhizocyathus, 81, p. 42
 Rhizopoda, p. 17, 48
 Rhodophyta, 304, p. 217
 Rhynchonella, 196, p. 144
 Rhynchonellida, 195, p. 144, 146
 Rhynia, 317
 Richthofenia, 195, p. 11, 143
 Rodentia, 282
 Rotalia, 54, p. 29
 Rotaliida, 54, p. 29
 Rudistae, 152, p. 103
 Rugosa, 100, p. 61, 62, 63

S

Sabal, 354, p. 250
 Sabalites, p. 250
 Saccamina, 51, p. 21
 Saccamiopsis, 53
 Saccocoma, p. 156
 Sacoglossa, 142, p. 93
 Sagenopteris, p. 240
 Salenia, p. 162
 Salfeldiella, p. 117
 Sarcodina, 48, p. 17
 Saurischia, 265
 Saurolophus, 266, p. 197
 Sauropterygia, 262, p. 195
 Saurornithes, p. 200
 Saururæ, 273
 Scala, 141
 Scaphites, p. 119
 Scaphopoda, 145, p. 96
 Schizodonta, 151, p. 101
 Schizoneura, 331, p. 235
 Schloenbachia, 170
 Schwagerina, 53, p. 25
 Scleractinia, 105, p. 64, 66
 Scolecida, 26, 109, p. 36
 Scutellum, 122
 Scyphomedusae, 90, p. 66
 Scyphozoa, 90, p. 53, 55, 66
 Selaginellales, 327
 Sepia, p. 122
 Sepiida, 175, p. 125
 Septaliphoria, 196
 Sequoia, 346, p. 244
 Serpula, 111, p. 68, 69
 Serrodiscus, p. 75
 Seymouria, 256
 Sigillaria, 324, 327, p. 232
 Simbirskites, 170
 Siphonia, 75, p. 40
 Siphonophora, 87, p. 50, 66
 Soahirsuta, p. 74
 Solarium, 141
 Solen, 151, p. 102
 Somasteroidea, 213, p. 157, 164
 Sowerbyceras, p. 117
 Spaeronites, 205
 Spatangoida, 220, p. 163
 Sphaeroeca, 67
 Sphenophyllales, 328, p. 233
 Sphenophyllum, 329, p. 233
 Sphenopsida, 328
 Sphenopteris, 341, p. 241

- Sphenothallus, p. 54
 Sphinctozoa, 83, p. 47
 Spiratella, p. 93, 95
 Spirialis, 142
 Spirifer, 197, p. 139
 Spiriferida, 197, p. 139, 146
 Spirograptus, p. 170
 Spiroloculina, 54, p. 27
 Spirorbis, 111, p. 69
 Spongia, 26, 71, p. 36, 40
 Spumellaria, 60, p. 33
 Squamiferida, 83, p. 46
 Stachyospermidae, 341
 Stafella, 53, p. 25
 Staurocephalus, p. 79
 Stauropteris, p. 237
 Stegocephali, 253
 Stenaster, p. 157
 Stenopora, 184
 Stephanoceras, 170, p. 119
 Stephanoscyphus, p. 55
 Stephanura, p. 157
 Stereostolonata, 224, p. 164, 168
 Stichopus, p. 158
 Stomatopora, 182, p. 129
 Streptelasma, 103, p. 61
 Striatifera, 195
 Stringocephalus, 197, p. 145
 Stomatopora, 90, p. 51, 52, 66
 Stromatoporoidea, 89, p. 51, 52
 Strombus, 141
 Strongylocentrotus, p. 160
 Strophalosia, p. 143
 Stropheodonta, 194
 Strophomena, 194, p. 142
 Strophomenida, 194, p. 142, 146
 Stylina, 105, p. 64
 Styliolina, 177, p. 126
 Stylocaenia, 105
 Stylonurus, 130
 Symphysops, p. 79
 Synapsida, 270, p. 199
 Syringocnema, 81
 Syringocnematida, 81
 Syringopora, 98, p. 58
 Syringoporida, 98, p. 58
- T**
- Tabulata, 96, p. 57, 58, 66
 Tabulipora, p. 130
 Taeniolabis, p. 204
 Taeniopteris, 349, p. 245, 247
 Tarbosaurus, 265, p. 196
 Taxodium, 346
 Taxus, p. 244
 Tectibranchia, p. 93
 Teguliferina, 195
 Tentaculata, 176, p. 126
 Tentaculites, 177
 Teratorhynchus, p. 79
 Terebratula, 197, p. 145
 Terebratulida, 197, p. 139, 145, 146
 Terebratulina, p. 134
 Teredo, 151, p. 104
 Tetracoralla, 101, p. 61, 62, 63, 66
 Tetragraptus, 225, p. 170
- Tetrapoda, 251
 Tetraporella, 98
 Teucrium, p. 248
 Teuthida, 175, p. 125
 Textularia, 52, p. 23
 Textulariida, 52, p. 23
 Thallophyta, 27, 301
 Thamnasteria, 105
 Thamnopora, 98
 Thecoidea, 207, p. 151, 164
 Thecosmilina, p. 64
 Thelodonti, 239
 Thelodus, p. 176
 Therapsida, 271
 Theria, 280
 Thyasira, p. 104
 Timanites, p. 114
 Tintinnopsis, p. 34
 Tintinnopsella, 62
 Tintinnopsella carpathica Murg. et Filip.,
 p. 34
 Tissotia, 170, p. 119
 Titanophoneus, 272, 368, p. 199
 Tollina, 98, p. 57
 Tornoceras, 166
 Tracheata, 132
 Trepostomata, 182, p. 130, 133
 Triarthrus, p. 72
 Triassomachilis, p. 88
 Triblidium, 137, p. 89
 Triceratops, 268, p. 197
 Trigonina, 151, p. 101
 Trilobita, 114, p. 71, 72
 Trilobitomorpha, 114
 Triloculina, 54, p. 26, 27
 Trinucleina, 123
 Trinucleus, 123
 Triplasma, 103, p. 61
 Triplastica, 109
 Trimerella, 191
 Trochocystis, p. 148
 Trochus, 141
 Tropites, 168
 Tubipora, 100, p. 60
 Tuboidea, p. 168
 Tubulipora, 182
 Tumuliolynchus, 81, p. 42
 Tunicata, 231
 Turbo, 141
 Turrilites, 168, p. 12, 118
 Turritella, 141, p. 12, 92, 95.
- U**
- Ulemosaurus, 272
 Ulmannia, p. 244
 Ulodendron, 327
 Umbilicosphaera, p. 219
 Ungdarella, p. 217
 Unio, 151, p. 101
 Uronectes, p. 85
- V**
- Vascoceras, 170
 Ventriculites, 76, p. 40
 Venus, 151, p. 97, 102, 104

Vermetus, 141
Vertebrata, 233
Verthocyathus, p. 44
Villebrunaster, p. 157
Virgatites, 170, p. 119
Viviparus, p. 95
Volborthella, p. 108
Volborthellida, 176, p. 108
Volchovia, p. 157
Voltzia, 346, p. 244

W

Waagenella, 84
Wielandiella, 348

Williamsonia, 348
Williamsoniella, p. 245
Wocklumeria, 166

X

Xylophaga, p. 104

Z

Zamia, p. 246
Zamites, 349, p. 247
Zaphrentis, 103, p. 62
Zostera, 349, 354

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Абиссальная область 16
 Аборальный орган 107
 Авикулярии 179
 Автозооиды 179
 Автотека 223, 224
 Автотрофные организмы 10, 47, 357
 Агглютинированная раковина 48, 49
 Агониатитовый тип лопастной линии 166
 Агрегатные глаза 117
 Адаптивная радница 37
 Азафины 120
 Акантоды 244, 363
 Акантопоры 181
 Акритархи 358
 Акрон 113
 Актиния 96, 103
 Актинотроха 181
 Актиноцератиты 161
 Актуализм 33
 Акулы 245
 Аллантоис 241
 Аллогромииды 51
 Аллотерии (многобугорчатые) 280
 Альвеола 174
 Амбулакральные ножки 201
 Амбулакральные поля 202, 214
 Амбулакральная система 201
 Амбулакры 202
 Амебоциты 72
 Амебы голые 48
 Амебы раковинные 48
 Аммодисциды 51
 Аммонителла 164
 Аммонитиды 168
 Аммонитовый тип лопастной линии 166
 Аммониты 161, 166
 Амнион 241
 Амниоты 241
 Амфибии 253
 Амфиоантитовые трубки 161
 Аналогичные органы 36
 Анальная лопасть 110
 Анальная пирамидка 204, 207, 212
 Анальная щель 139, 141
 Анальное поле 214, 216
 Анальный сифон 145

Анамнии 241
 Анаптих 164
 Аннизомериан 150
 Анкилозавры 268
 Аномодонты 272
 Аностраки 125
 Антенны 113
 Антеридии 302
 Антракотерии 288
 Антракофитовая флора 367
 Антропогенный период 374
 Андеструла 181
 Аптих 164
 Араукариевые 344
 Арахниды 130
 Аргонавты 154
 Арея (брахиоподы) 191
 Аристотелев фонарь 217
 Аргизии 343
 Артостела 312
 Аулопориды 98
 Археониальная камера 338
 Архейская эра 357
 Археогастроподы 141
 Археолтерисовая флора 365
 Археоциатиды 81
 Археоциатоподобные организмы 92
 Археоциаты 78, 81
 Археоциаты неправильные 78, 81
 » правильные 78, 81
 Архозавры 264
 Асконоидный тип 73
 Аскодераконная раковина 158
 Аспидин 239
 Астрориза 90
 Астроризиды 51
 Асцидии 231
 Атактостела 312, 354
 Атлант 259, 278
 Атрипиды 196
 Афлебии 341
 Афросальпингиды 84
 Аяцициатиды 81

Б

Бабочки 134
 Базальные таблички 206, 208

Бактерии 301
Бактрии 171
Барагванатиевые 323
Батинальная область 16
Батрахозавры 256, 367
Беззамковые 190
Беззубый замок (двустворки) 148
Безногие 253
Белемниты 173
Беннетитовые 346
Бенталь 12
Бевтос 14
Бесполостные 109
Бессеменные 332, 333
Бесхвостые 253, 256, 370
Бесчелюстные 238, 362
Бесчерепные 233
Бивни 289
Биноминимальная номенклатура 25
Биогенетический закон 36, 40
Биогеоценоз 11
Биоглиф 20
Биология 30
Биосфера 12
Биотоп 11
Биоценоз 11
Биссузная железа 147
Битека 223, 224
Бластондеи 205
Бластопор 65, 109
Бластула 65
Бокоплавы 129
Бореальная область 371
Борьба за существование 34
Брадиодонты 245
Брахиальная створка 188
Брахиолы 204
Брахиоподы 187, 199
Брюхоногие 137
Брюшная створка 188
» щель 175

В

Вайя 333
Веерохвостые 275
Век 41, 42
Велигер 139, 147
Венд 358
Верблюды 288
Вершинный щиток 216
Вестибюль 181
Вестфальская флора 367
Вибракулярия 179
Вид 25
Виргалии 213
Виргула 225
Включения 10
Внешнее ядро 20
Внутреннее ядро 20
Внутреннеяраковинные 173
Внутренний листок 127
Внутренний скелет 202
Водно-сосудистая система 201
Водные легкие 213
Водоросли 302
Водоросли багряные 304
» бурые 308

Водоросли диатомовые 305
» зеленые 309
» золотистые 307
» красные 304
» пиррофитовые 307
Воронка 154, 157
Воротник 221
Вторичнополостные 109
Вторичноротые 69, 201

Г

Гамета 50, 302
Гаметангии 302
Гаметофит 302, 315, 333
Гаметофит плауновидных 323
Гамонт 50
Гастральная полость 85
Гастрей 67
Гастроваскулярная система 107
Гастрозоиды 89
Гаструла 65
Гаттерия 264
Гейдельбергский человек 292
Гелиденская флора 373
Гелиолитиды 98, 99
Геммула 75
Генеративная клетка 338
Геохронологические единицы 41
Гесперорнис 372
Гетерогамия 302
Гетеродонтиный замок (двустворки) 148
Гетеродонты 151
Гетерозоид 179
Гетеротрофные организмы 10, 47, 357
Гидрактинии 87
Гидроидные 86
Гидромедуза 87
Гидрообразные 87
Гидроспира 206
Гидростатические камеры 156, 158, 161
Гидрофиты 336
Гиениевые 328
Гинкговые 343
Гипостома 117
Гипофиз 238, 239
Гиппарион 286
Гиппарионовая фауна 374
Гистрихосфериды 358
Глабелла 116
Глазные таблички 216
Глоссоптеридовые 339
Глоссоптериевая флора 367
Головной щит 114, 221
Головогрудь 113
Головоногие 154
Голосеменные 332, 338
Голостомное устье 140
Голотип 25
Голотурии 213
Голохронические глаза 117
Гомологичные органы 36
Гомология 33
Гомоним 25
Гонатопариевый шов 117
Гондванская флора 367
Гониатиты 166
Гониатитовый тип лопастной линии 166

Гонозоиды 89, 182
Гонозий 182
Граптолиты 222
Граптолиты безосные 225
» осеносные 225
» собственно 225
Граптолоиден 225
Гребневики 107
Гребные пластинки 107
Гренландская флора 373
Грибница 310
Грибы 310
Группа 41, 42
Грызуны 282
Губа внутренняя 140
» наружная 140
Губки 71
Губки известковые 76
» обыкновенные 75
» стеклянные 75
» шестилучевые 75
Губкоподобные организмы 82

Д

Дактилозоонды 89
Двойное оплодотворение 351
Двойные поры 204
Двоякодышщие 248
Двудольные 351
Двудомные 343
Двустворчатые моллюски 145, 196
Двустороннесимметричные 109
Двушлости 133
Двухслойные 69, 85
Девонский период 364
Дейноцефалы 272
Дельтиальные пластинки 192
Дельтоидные таблички 206
Дельтирий 192
Дентин 240
Дермациты 72
Десма 73
Десмодонты 151
Диастема 282
Диатомин 306
Диатомиты 306
Диатомовый анализ 306
Диафрагма 181
Дивергенция 34, 38
Дизодонтный замок (двустворки) 143
Дизодонты 150
Диктиональный скелет 75
Диктиостела 313
Динозавры 265, 371
Динозавры звероногие 265
» панцирные 268
» птицеобразные 266
» птицеподобные 265
» рогатые 268
» ящероногие 265
» ящеротазовые 265
Диссококх 147
Дициклическая чашечка 208
Долгопятоподобные 290
Древнекрылые 134
Древесина 311
Дрейссенсии 150

Дублюра 114

Е

Естественный отбор 34
Ехидна 281

Ж

Жаберные мешки 238
Жаберные щели 231
Жаберный сифон 145
Жабродышщие 124
Жаброногие 124
Жвачные 288
Жгутиковый эпителий 72
Жемчужный кораблик 156
Жилая камера 156, 161
Жирафы 288
Жуки 134

З

Завиток 139
Заворот 114
Завроптеригии 262, 370
Завязь 349
Заднежаберные 141
Закон приоритета 25
Замковые 191
Замок (брахиоподы) 192
» (остракоды) 128
Зародышевый мешок 350
Заростковая клетка 338
Захоронение 18
Звери высшие 282
» низшие 281
Зверообразные 270
Зверообразные рептилии 367
Земноводные 253
Зигота 50
Зона 41, 42, 43
Зоогеографическая область 17
Зоопланктон 13
Зооиды (мшанки) 179
Зооспоры 302
Зостера 354
Зубные пластинки 192
Зубные пластинки двоякодышщих 249
Зубные ямки 192
Зубы (брахиоподы) 192
Зубы бугорчато-режущие 285
» бунодонтные 285
» лофодонтные 285
» млекопитающих 278
» ортодентинные 245
» остеодентинные 245
» плотоядные 283
» селенодонтные (лунчатые) 285
» текодонтные 265

И

Иглокожи 201
Игуанодоны 266

Изменчивость 34
Изогамия 302
Иллены 120
Иммиграция 65
Инвагинация 65
Индоевропейская область 371
Индрикотериевая фауна 373
Индрикотерий 286
Индузий 333
Инкоммуникаты 97
Иноцерамы 150
Интерамбулакральные поля 214
Интерамбулакры 202
Интерваллюм 78
Интеррадиусы 202
Интина 337
Инфрабазальные таблички 208
Ископаемое 7, 17
Искусственная система 26
Историческое развитие 26
Ихтиодорулит 244
Ихтиоптеригии 263
Ихтиорнис 372
Ихтиостегиды 248, 255, 365
Ишевская фауна 368

К

Кайнозойская эра 372
Кайнофит 351
Каламитовые 329
Кальмары 154, 173
Камбий 314
Камбий пробковый 313
Каменный канал 201, 214
Каменноугольный период 366
Каракатицы 154, 173
Каралак 124, 129, 261
Карина 126
Каротин 302
Карпонден 203
Катаграфии 358
Катастрофы 32
Каустобиолиты 298
Кейтониевые 339
Кембрийский период 359
Кинобласт 67
Кистеперые 247
Китовый ус 283
Китообразные 282
Кишечнодышащие 221
Кишечнополостные 85
Клейтрум 254
Клетка трубки 338
Клещи 129, 130
Климений 166
Клинолистниковые 328
Клоачные 280
Коготные 293
Кожа 233
Кожно-мускульный мешок 102
Кожные зубы 240
Кокколитофориды 307
Кокколиты 307
Колеонден 173
Колосок 328
Кольцевой канал 201
Комменсализм 12

Коммуникаты 98
Компенсационный мешок 184
Конвергенция 35
Кондиллярты 284
Конодонты 294
Конулярии 93
Конуляты 93
Конхостраки 125
Копролит 22
Копытные древние 284
Коракоид 254
Кораллит 96
Кораллы восьмилучевые 99
 » четырехлучевые 101
 » шестилучевые 103
Кордаитовые 343
Коринексохиды 120
Корненожки 48
Корреляция принцип 31, 38
Космополит 17
Кости плоские 235
 » сумчатые 281
 » трубчатые 235
Костистые рыбы 249, 366, 372
Костная ткань 233
Котилозавры 257, 260
Кошкообразные 284
Крабы 129

Кранидий 116
Краниды 191
Креветки 129
Криноиден 207
Криптозой 42, 357
Криптостоматы 184
Кровеносная система 64
Кровь 63
Крокодилы 270
Кроманьонский человек 293
Крылатка 343
Крылатые 133
Крыложаберные 221
Крылоногие 141, 144
Крышечка (брюхоногие) 141
Ксилома 311
Кувшинка 349
Кукерсит 304
Кутикула 313

Л

Лабиринтодонты 255, 370
Лакуна 113
Ламина 90
Ламинариевые водоросли 307
Ластоногие 284
Ласты 263
Латералия 126
Легочные 142
Лейконоидный тип 73
Лемуруподобные 290
Лестески 349
Лепидодендровые 323, 324
Лепидозавры 264
Лианы 335
Лигament 148
Лигнин 311
Лигула 326
Лингулиды 190

Линька 113
 Листовые прорывы 319
 Листоногие раки 125
 Литораль 14
 Литоцератиды 168
 Литунтиконовая раковина 158
 Лихенарииды 98
 Лихиды 123
 Лицевой шов 116
 Личинка трохофорная 147
 Лишайники 310
 Ложноножки 48
 Лопастная линия 164
 Лопасть (аммониты) 164
 Лопатоногие 145
 Лофофор (мшанки) 179
 Лошадьиные 286
 Луб 312
 Лунарий 181
 Луночка 151
 Лучеперые 249
 Лучистые 85
 Люди древнейшие 292
 » древние 293
 » новые 293
 Лягушкоящеры 256

М

Мадрепорит 201, 213, 214
 Макросклера 73
 Максилла 113
 Малочленистые 119
 Мамонт 290
 Мамонтово дерево 344
 Мандибула 113
 Мантйная линия 148
 Мантйная полость (брахиоподы) 187
 Мантйная полость 135, 138
 Мантйный синус 148
 Мантия 135, 145
 Мастодонты бугорчатозубые 290
 » гребенчатозубые 290
 Мегаспорангии 315
 Мегасферическая 51
 Мезенхима 236
 Мезогастроподы 141
 Мезоглея 72
 Мезодерма 65, 107
 Мезозойская эра 369
 Мезопоры 181
 Мезосома 130
 Мезофитовая флора 370, 372
 Меккелев хрящ 245
 Меловой период 371
 Мембрана (трилобиты) 114
 Меристела 314
 Меростомовые 130
 Метазой 42
 Метазойская система 364
 Метаморфоз 114
 Метатарсальный шов 117
 Метасома 130
 Метастома 117
 Механическая препаровка 22
 Механическая ткань 314
 Мечехвосты 130
 Мидии 150, 153

Мизиды 129
 Микрогаметофит 338
 Микропланктон 13
 Микросклера 73
 Микроспорангии 315
 Микросферическая раковина 51
 Микрофитолиты 358
 Миксинны 238
 Миксомицеты 310
 Миллиолиты 53
 Миллепоринны 87
 Минерализация 19
 Миноги 238
 Минутопора 182
 Миомерные 119
 Мицелий 310
 Млекопитающие 276
 Млекопитающие архаические 280
 Многоклеточные 63
 Многоклеточные высшие 85
 » низшие 71
 Многоножки 132
 Многочленистые 119
 Мозазавры 264
 Мозолоногие 288
 Мокрицы 129
 Моллюски 135
 Мономорфная колония 86
 Моноплакофоры 137
 Монотипический 25
 Монофилия 38
 Моноциклическая чашечка 208
 Морские ежи 214
 Морские ежи неправильные 215
 » правильные 215
 Морские желуди 126
 » звезды 213
 » лилии 207
 » уточки 126
 Морула 65
 Моховидные 325
 Мускулы-замыкатели (брахиоподы) 188
 Мускулы-отмыкатели (брахиоподы) 188
 Мшанки 179
 Мшанки голоротые 181
 » покрыторотые 186
 Мышечная ткань 63
 Мякотелье 135

Н

Надбровные валики 293
 Надкожица 313
 Надкостница 235
 Надхрящница 233
 Наннопланктон 13
 Наружный листок 127
 Насекомоядные 282
 Насекомые 132
 Наследственность 34
 Насселарии 60
 Наутилиты 159
 Наутилоиден 156
 Науплиус 124, 125
 Наутилусы 154
 Неандертальский человек 293
 Неантропы 293
 Небноквадратный хрящ 245

Некропланктон 13
 Нектон 13
 Нема 225
 Нематофиты 363
 Необратимость эволюции 35, 40
 Неогастроподы 141
 Неогеновый период 373
 Неонтология 7
 Неотаксонты 149
 Непарнокопытные 285
 Непарноноздревые 238
 Неполнота геологической летописи 41
 Неприкрепленные 211
 Нервная система 64
 » ткань 63
 Неритовая область 14
 Нимфа 114, 134
 Новокрылые 134
 Нога (моллюски) 135
 Ногохвостки 133
 Ногощупальцы 129
 Нодозариды 54
 Ножка (брахиоподы) 187
 Номинальный 25, 26
 Нормальносоленый бассейн 16
 Носорогообразные 286
 Нотостраки 125
 Нототирий 192
 Нотохорд 221
 Нуммулитиды 55
 Нуцеллус 338

О

Оболочки 231
 Овицелла 179
 Одесская (молдавская) фауна 374
 Однодольные 354
 Однодомные растения 343
 Однолеточные 47
 Одностенники 80
 Окаймленные поры 341
 Окаменелость 7, 17
 Окаменение 19
 Околоцветник 349
 Октоподы 173, 175
 Оленеллиды 119
 Олени 288
 Онихиты 175
 Онколиты 304
 Онкоцератиды 159
 Онтогенез 36, 40
 Оогамия 302
 Оогонии 303
 Овистопариевый шов 116
 Описосома 129, 130
 Опоки 306
 Определение ископаемых 24
 Органелла 47
 Органоиды 10, 47
 Органы 63
 Органы выделения 64
 » движения 63
 » дыхания 64
 » пищеварения 64
 » размножения 65
 » слуха млекопитающих 278
 Ордовикский период 360

Ортиды 193
 Ортоцерачковая раковина 158
 Ортоцератиды 158
 Осевое кольцо 117
 Осевой скелет 235
 Основа 10
 Основная ткань 314
 Остеодентин 245
 Остракоды 127
 Осьминог 154, 173
 Отдел 41
 Отпечаток 20, 22
 Офиоцистии 212
 Офиуры 213
 Очерская фауна 368

П

Палеантропы 293
 Палеоботаника 295
 Палеобногеография 9
 Палеогеновый период 372
 Палеозой 42
 Палеозойская эра 359
 Палеозоология 229
 Палеозоология беспозвочных 9, 30
 Палеозоология позвоночных 9
 Палеонихнология 20
 Палеокарпологиический метод 299
 Палеониски (рыбы) 367
 Палеонтологический метод 40, 41
 Палеонтология 7, 36
 Палеоспондиллиды 249
 Палеотаксонты 149
 Палеофитология 297
 Палеоэкология 9
 Палинологический метод 299
 Пандеровы органы 118
 Пантотерии 280, 369
 Панцирные 136
 Папоротники 332, 333, 335
 Папоротники семенные 339
 Папоротниковидные 332
 Паразитизм 12
 Париподии 110
 Паратека 105
 Паренхима 72
 Паренхима (моллюски) 135
 Паренхима (растения) 314
 Паренхимелла 67
 Паренхимула 75
 Парнокопытные 287
 Парноноздревые 239
 Парусник 139
 Пауки 129, 130
 Паукообразные 130
 Пахиодонный замок (двустворки) 148
 Педальная створка 188
 Педипальпы 129
 Педицеллярии 203, 217
 Пектениды 150, 154
 Пелагиль 12
 Пеликозавры 271
 Пентамериды 194
 Первичнобескрылые 133
 Первичнополостные 69, 109
 Первичноротые 69, 109
 Первичнотрахеальные 112

Первичный валик 164
Первозвери 280
Перегородочные трубки 158
Переднежаберные 141
Перекристаллизация 19
Перидерма 90, 93
Период 41, 42
Перистома 206, 217
Пермский период 368
Перфорирующее почкование 222
Пестик 349
Песчаная раковина 48
Печеночки 320
Пигидий 114
Пинеальный (теменной глаз) 238
Пиннулы 210
Пирофилл 307
Питекантропы 292
Плавательный пузырь 247
Плазматическая мембрана 10
Планктон 13
Планула 86, 87
Пластиды 302
Пластинка 351
Пластрон 217, 261
Плаун 321, 322
Плауновидные 321
Плацента 241, 280
Плацентарные 282
Плевра 114, 117
Плод 351
Пневматофор 225
Погонофоры 227
Подвид 25
Поденки 134
Позвонки 231, 258, 259
Позвоночные 233
Позднепалеозойская подэра 364
Позднечетвертичная фауна 374
Покровная ткань 313
Покрытосеменные 332, 349
Полимерные 119
Полиморфная колония 86, 87
Полипид 179
Полипняк 96
Полипы коралловые 94
Политипический вид 25
Полихеты 110
Полихронные флоры 299
Половые таблички 216
Полорогие 288
Полтавская флора 373
Полухордовые 221
Популяция 11
Подъязычная дуга 245
Прапапоротники 333
Преантенальный сегмент 113
Пресмыкающиеся 257
Пресноводный бассейн 16
Прикрепленные 203
Прилистники 341, 351
Приматы 290
Пришлифовки 23
Пробка 313
Проводящая ткань 311
Продиссоконх 147
Продуктиды 194
Проехидна 281
Прокораконд 254

Проостракум 174
Пропариевый шов 117
Пропориды 99
Просома 129, 130
Простейшие 47
Протарейды 99
Протерозой поздний 357
 » ранний 357
 » средний 357
Протерозойская эра 357
Протоконх 164
Протолепидодендровые 323
Протостела 312, 316
Протостомium 113
Протоэциум 181
Прохоанитовые трубки 161
Прямокрылые 134
Псевдоабиссаль 16
Псевдоподии 48, 49
Псевдопланктон 13
Псилофитовидная флора 365
Псилофитовидные 316
Птеридоспермиды 339
Птерозавры 268, 371
Птицы 272
Птицы древние 273
 » зубастые 275
 » новые 275
Птихопариды 120
Птихопаринны 120
Пупок 139
Пыльца 338
Пыльцевход 338
Пятна 182

Р

Радиальные таблички 206, 208
Радиальный канал 201
Радиолярии 60
Радула 135
Разнозубый замок 148
Раки-богомолы 129
Раки высшие 128
Раки-отшельники 129
Раки усонogie 125
Ракообразные 124
Ракоскорпионы 130
Раннепалеозойская подэра 359
Растения высшие 311
 » низшие 301
Растительность 17
Расщепленнозубый замок 148
Раффлезия 349
Рахис (трилобиты) 114
Рачки ракушковые 126
Редлихиды 119
Рекапитуляция 40
Рентгеноскопия 23
Рептилии 257
Ресничные 62
Ретроанитовые трубки 161
Рецептакулиты 82
Ризоциатиды 81
Ризонды 316
Ризофоры 327
Ринхолиты 157
Ринхонеллиды 195

Рифей 358
Рихтгофени 195, 198
Роголистник 349
Ромбовые поры 204
Ростр 126, 174
Ростральная пластинка 117
Роталиды 54
Ругозы 101
Рудисты 152
Ручной аппарат 188
Рыбы 241
Рыбы костные 247
» пластинкокоже 243, 363
» хрящевые 245
Рыльце 349
Рядозубый замок 148
Ряска 349

С

Сабеллитиды 358
Сальвиния 333
Сальпы 231
Сапропель 304
Сапрофаги 357
Саркодовые 48
Свинообразные 288
Свободноживущие 211
Связка (остракоды) 128
Северодвинская фауна 368
Седло (аммониты) 164
» (брахиоподы) 184
Секвойя 344
Селагинелла 321, 323
Семя 338
Семядоля 351
Семязачаток 338, 349
Сепиды 173, 175
Септальные трубки 158, 161
Септальный аппарат 96
Септотека 105
Серия 41
Сероза 241
Сестон 13
Сибирская область 371
Сигиллярии 324
Сиконоидный тип 73
Сикула 222
Силурийский период 362
Симбиоз 12
Синангии 337
Синапсидные 270
Синаптикулотека 105
Синезеленые водоросли 303
Синий кит 283
Синус (брахиоподы) 189
Сирингокнемиды 81
Сирингопориды 98
Система 41
Систематика 24
Сифон (головоногие) 156
Сифональный канал 140
Сифоновые водоросли 309
Сифоноглиф 95, 100
Сифоностела 312, 323
Сифоностомное устье 140
Сифонофоры 87
Сицидиумы 365

Скаты 245, 246
Сквамифериды 83
Скелет конечностей 235
Склерактинии 103, 105
Склеренхима 314
Склериты 213
Сколекоднты 111
Скорпионы 129, 130
Скут 126
Следы жизни 20
Слепок 22
Слизистые грибы 310
Слоевщик 301
Слон 29
Собакообразные 283
Современные рептилии 257
Соединительная ткань 63
Соединительные кольца 158
Соленость 16
Солоноватоводный бассейн 16
Сольпуги 130
Сомастерондеи 213
Сорус 333, 337
Сосуды 311
Спайка 175
Спикула 73
Спинная створка 188
Спирacula 206
Спирифериды 197
Спирулы 154
Спонгин 73
Спондиллий 192
Спорангии 302
Спорово-пыльцевой анализ 9
Споролистки 319
Спорофит 302, 315
Споры 302
Спумеллярии 60
Сравнительная анатомия 32, 36
Средиземноморская область 371
Среднечетвертичная фауна 374
Статоцисты 147
Стахиоспермиды 341
Стебелек (брахиоподы) 187
Стебель 314
Стебельчатые 203
Стегозавры 268
Стегоцефалы 253, 365
Стела 312
Стереостолонаты 224
Стигмарины 327
Стилястерины 87
Стиракозавры 268
Столбик 139, 349
Столотека 223, 224
Стратиграфическая корреляция 41
» шкала 40, 41
Стратиграфические единицы 41
Стратиграфическое расчленение 41
Стратиграфия 40
Стратон 40
Стрекательные клетки 85
Стрекозы 134
Стробилы 317, 331
Строматолиты 304
Строматопоры 89
Строфомениды 194
Субарктическая степь 375
Сублитораль 14

Сумчатые 281, 372
Сфероморфиды 358
Сфинктозон 83
Схизодонтный замок (двустворки) 148
Сцифоидные 90
Сцифомедузы 90

Т

Табуляты 96
Табулы 97
Таксодонтный замок (двустворки) 148
Таксономия 24
Таллом 301
Танатоценоз 18
Тапиры 286
Таракановые 134
Тафономия 9, 18
Тафоценоз 18
Тегмен 208
Тека (табуляты) 96
Тека (граптолиты) 222
Текодонты 265, 369
Текоидея 207
Текориза 224
Текстулярииды 52
Тектин 48
Телобластический 65, 109
Телобласты 109
Тельсон 128, 130
Тении 78
Тентакулиты 176
Терапсидные 271
Терг 126
Теребратулиды 197
Тередо-древоточцы 153
Териодонты 271
Терка 135
Тетрады 316
Теутиды 173, 175
Типовой вид 25
Титанотерии 284
Ткани 63
Торакс 114, 117
Торус 345
Трабекулы 97
Трахен 132
Трахейды 311
Трахейные 132
Траходоны 268
Трепел 306
Трепостоматы 182
Трехслойные 69, 109
Триасовый период 369
Тригонии 152
Триконодонты 280, 369
Трилобитообразные 114
Трилобиты 114
Тринуклеиды 123
Триптон 13
Трохилиски 365
Трохофора 110
Трохоцераконовая раковина 158
Тунгусская флора 367
Тундровая флора 375
Тургайская флора 373
Тычинки 349

У

Ультраабиссаль 16
Умбилик 139
Умбиликальное отверстие 158
Условия существования принцип 31
Устрицы 150, 153
Устье 49
Устьица 313
Утконос 281

Ф

Фавозитиды 98
Фагоцителла 67
Фагоцитобласт 67
Факопиды 123
Фанерозой 42, 359
Фаретронный скелет 75
Фасеточные глаза 117
Фауна 17
Фибра 97
Фикоциан 302
Фикоэритрин 302
Филлоиды 317
Филлоподы 125
Филлоспермиды 346
Филоцератиды 168
Филогенез 36, 40
Филогенетическая система 26
Филогения 36
Фильтраторы 13
Фитобентос 302
Фитогеографическая область 17
Фитолейма 22
Фитопланктон 13, 302
Флора 17
Флоэма 312
Фолადы 154
Фольбортеллиды 159
Форамен 192
Фораминиферы 49
Формация 29, 42
Фоссилизация 19
Фрагмекон 156, 173
Фузулиниды 53
Фукусовые водоросли 307
Фурка 125, 127

Х

Хализитиды 98
Халикотерий 284
Харпины 122
Хватальщики 13
Хвойные 344
Хвостатые амфибии 253
Хвостовой щит 118
Хвощ 331
Хвощовые 330
Хейлостоматы 184
Хелицеровые 129
Хелицеры 129
Хемосинтез 301
Хемофоссилии 359
Хететиды 106
Хилидий 192

Химическая препаровка 23
Хиолиты 177
Хитин 113
Хитоны 136
Хищнокопытные 293
Хищные 283
Хлорофилл 302
Хоановые рыбы 247
Хоаноциты 71
Хоботные 288
Хоботоголовые 264
Хоботок 221
Хозарская фауна 374
Хорда 231
Хордовые 229, 231
Хроматофоры 302
Хрящ 233
Хрящекостные рыбы 249

Ц

Цветки 338, 349
Цветковые 332, 349
Цветоложе 349
Целом 67, 110
Цельнокостные рыбы 249
Ценехима 98, 100
Центральная нервная система 235
Цератитовый тип лопастной линии 166
Цератиты 166
Цератопсы 268
Цикадовые 348
Циклостоматы 181
Ципривидная личинка 125
Цирри 211
Циртоцераконовая раковина 158
Цистид 179
Цистоиден 204
Цитоплазма 10
Цистопора 182
Цистопораты 182

Ч

Чашелистики 349
Чашечка 203, 204, 205, 207
Человекообразные обезьяны 292
Челюстноротые 241
Черви высшие 110
 » кольчатые 110
 » низшие 109
Червяги 253
Череп 235
Череп рептилий 257, 258
Черепahi 261
Черепные 233
Черешок 351
Чернильная железа 156
Четвероногие 251
Четвертичный период 374
Чешуйчатые ящеры 264
Чешуя 242
Чешуя ганоидная 249
 » космоидная 247
 » костная 249
 » плакоидная 245
Членистоногие 112

Членистостебельные 328

Ш

Шерстистый носорог 286
Шестиногие 132
Шизодонты 151
Шизонт 50
Шизохронические глаза 117
Шиска 338
Шлейф 189
Шлифы 23

Щ

Щека неподвижная 116
 » свободная 116
Щетинохвостки 133
Щиток 151
Щупальцежвалы 129

Э

Эвкалипты 349
Эволюция 26
Эвриптериды 130
Эвстела 312, 351
Эдиакарий 358
Эдриоастероидеи 207
Экзина 337
Экзоглиф 20
Экологическая ниша 37
Эктодерма 65, 236
Эктоплазма 49
Эмбриология 36
Эндемик 17
Эндоглиф 20
Эндодерма 65
Эндоплазма 49
Эндосперм 338, 351
Эндотириды 52
Эндоцератиты 160
Энтероцельный 66
Энтодерма 236
Эогиппус 286
Эпифолия 65
Эпидермально-кутикулярный метод 299
Эпидермис 233, 313
Эпистом 187
Эпистрофей 278
Эпитека 96, 101
Эпителиальная ткань 63
Эпифиты 335
Эпоха 41, 42
Эра 41, 42
Эратема 42
Эфира 92

Ю

Южная тропическая область 371
Юношеская скульптура 158
Юрский период 370

Я

Ядро 10
Ядро семязачатка 338
Яйцеклетка 351

Янтарь 345
Ярус 41
Ящерохвостые 273
Ящеры крылатые 268

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ко второму изданию	3
--	---

Часть первая

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И МЕТОДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Введение	7
Взаимоотношение организмов с окружающей средой и между собой	9
Распределение жизни в океанах и морях	12
Распределение жизни на суше	16
Сохранение животных и растений в ископаемом состоянии	17
Сбор и методы обработки ископаемых остатков	22
Классификация животных и растений	24
Значение палеонтологии для геологических и биологических наук	27

Часть вторая

ПАЛЕОЗООЛОГИЯ I. БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Одноклеточные

Тип Простейшие (Protozoa)	47
Класс Саркодовые (Sarcodina)	48
Подкласс Корненожки (Rhizopoda)	48
Подкласс Фораминиферы (Foraminifera)	49
Подкласс Радиолярии (Radiolaria)	60
Класс Ресничные (Ciliophora)	62

Многоклеточные

Нижшие многоклеточные (Parazoa)

Тип Губки (Spongia)	71
Тип Археоциаты (Archaeocyathi)	78
Класс Правильные археоциаты (Regulares)	81
Класс Неправильные археоциаты (Irregulares)	81
Губко- и археоциатоподобные организмы	82
Класс Сквамифериды (Squamiferida)	83
Класс (?) Сфинктозои (Sphinctozoa)	83
Класс (?) Афросальпингиды (Aphrosalpingidea)	84

Высшие многоклеточные (Eumetazoa)

Двухслойные, или лучистые (Radiata)	85
Тип Кишечнополостные (Coelenterata)	85
Класс Гидроидные (Hydrozoa)	86
Подкласс Гидрообразные (Hydroidea)	87
Подкласс Сифонофоры (Siphonophora)	87
Подкласс Строматопоры (Stromatoporoidea)	89
Класс Сцифоидные (Scyphozoa)	90
Подкласс Сцифомедузы (Scyphomedusae)	90
Подкласс Конуляты (Cnoplata)	93
Класс Коралловые полипы (Anthozoa)	94

Подкласс Табуляты (Tabulata)	96
Надотряд Инкоммуникаты (Incommunicata)	97
Надотряд Коммуникаты (Communicata)	98
Подкласс Гелиолиитиды (Heliolitoidea)	98
Подкласс Восьмилучевые кораллы (Octocoralla)	99
Подкласс Четырехлучевые кораллы, или Ругозы (Tetracoralla, или Rugosa)	101
Подкласс Шестилучевые кораллы (Hexacoralla)	103
Подкласс Хететиды (Chaetetida)	106
Тип Гребневики (Stenophora)	107
Трехслойные (Triplastica), или двустороннесимметричные (Bilateralia)	109
Первичноротые (Protostomia)	
Тип Низшие черви (Scolecida)	109
Тип Высшие, или Кольчатые, черви (Annelida)	110
Тип Первичнотрахеиные (Protracheata)	112
Тип Членистоногие (Arthropoda)	112
Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)	114
Класс Трилобиты (Trilobita)	114
Подкласс Миомерные (Miomera), или Малочленистые	119
Подкласс Полимерные (Polymera), или Многочленистые	119
Подтип Жабродышащие (Branchiata)	124
Класс Ракообразные (Crustacea)	124
Подкласс Жаброногие (Branchiopoda)	124
Подкласс Усоногие раки (Cirripedia)	125
Подкласс Остракоды, или Ракушковые рачки (Ostracoda)	127
Подкласс Высшие раки (Malacostraca)	128
Подтип Хелицеровые (Chelicerata)	129
Класс Меростомовые (Merostomata)	130
Класс Паукообразные (Arachnida)	130
Подтип Трахеиные (Tracheata)	132
Класс Насекомые, или Шестиногие (Insecta, или Hexapoda)	132
Подкласс Первичнобескрылые (Apterygota)	133
Подкласс Крылатые (Pterygota)	133
Тип Моллюски, или Мягкотелые (Mollusca)	135
Класс Панцирные, или Хитоны (Loricata)	136
Класс Моноплакофоры (Monoplacophora)	137
Класс Брюхоногие (Gastropoda)	137
Подкласс Переднежаберные (Prosobranchia)	141
Подкласс Заднежаберные (Opisthobranchia)	141
Подкласс Легочные (Pulmonata)	142
Класс Лопатоногие (Scaphopoda)	145
Класс Двустворчатые (Bivalvia)	145
Класс Головоногие (Cephalopoda)	154
Подкласс Наутилоидеи (Nautiloidea)	156
Подкласс Эндоцератиты (Endoceratoidea)	160
Подкласс Актиноцератиты (Actinoceratoidea)	161
Подкласс Аммониты (Ammonoidea)	161
Подкласс Бактриты (Bactritoidea)	171
Подкласс Колеоидеи (Coleoidea), или Внутреннераквинные (Endococh- lia)	173
Класс (?) Тентакулиты (Tentaculata)	176
Класс (?) Хиолиты (Hyolitha)	177
Тип Мшанки (Bryozoa)	179
Класс Голоротые мшанки (Gymnolaemata)	181
Класс Покрыторотые мшанки (Phylactolaemata)	186
Тип Брахиоподы (Brachiopoda)	187
Класс Беззамковые (Inarticulata)	190
Класс Замковые (Articulata)	191
Вторичноротые (Deuterostomia)	
Тип Иголокотые (Echinodermata)	201
Подтип Стебельчатые, или Прикрепленные (Pelmatozoa)	203
Класс Карпоидеи (Carpoeida)	203
Класс Цистоидеи (Cystoidea)	204
Класс Блостоидеи (Blastoidea)	205
Класс Текоидеи, или Эдриоастероидеи (Thecoidea, или Edrioasteroidea)	207
Класс Морские лилии, или Криноидеи (Crinoidea)	207
Подтип Свободноживущие, или Неприкрепленные (Eleutherozoa)	211

Класс Офиоцистии (Ophiocistia)	212
Класс Сомастероидеи (Somasteroidea)	213
Класс Морские звезды (Asteroidea)	213
Класс Офиуры (Ophiuroidea)	213
Класс Голотурии (Holothurioidea)	213
Класс Морские ежи (Echinoidea)	214
Тип Полухордовые (Hemichordata)	221
Класс Кишечнодышащие (Enteropneusta)	221
Класс Крыложаберные (Pterobranchia)	222
Класс Граптолиты (Graptolithina)	224
Подкласс Стереостолонаты (Stereostolonata)	224
Подкласс Граптолоидеи, или Собственно граптолиты (Graptoloidea)	225
Тип Погонофоры (Pogonophora)	227

Часть третья

ПАЛЕОЗООЛОГИЯ II. ХОРДОВЫЕ

Тип Хордовые (Chordata)	231
Подтип Оболочники (Tunicata)	231
Подтип Бесчерепные (Acrania)	233
Подтип Позвоночные (Vertebrata), или Черепные (Craniota)	233

Раздел Бесчелюстные (Agnatha)

Класс Непарноноздревые (Monorhina)	238
Класс Парноноздревые (Diplorhina)	239

Раздел Челюстноротые (Gnathostomi)

Надкласс Рыбы (Pisces)	241
Класс Пластинокожие (Placodermi)	243
Класс Акантоды (Acanthodii)	244
Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)	245
Класс Костные рыбы (Osteichthyes)	247
Подкласс Кистеперые (Crossopterygii)	247
Подкласс Двоякодышащие (Dipnoi)	248
Подкласс Лучеперые (Actinopterygii)	249
Incertae classis. Отряд Палеоспондилиды (Palaeospondylida)	249
Надкласс Четвероногие (Tetrapoda)	251
Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia)	253
Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia)	257
Подкласс Котилозавры (Cotylosauria)	260
Подкласс Завроптеригии (Sauropterygia)	262
Подкласс Ихтиоптеригии (Ichthyopterygia)	263
Подкласс Лепидозавры, или Чешуйчатые ящеры (Lepidosauria)	264
Подкласс Архозавры (Archosauria)	264
Текодонты	265
Динозавры	265
Крылатые ящеры, или Птерозавры	268
Крокодилы	270
Подкласс Звероподобные, или Синапсидные (Synapsida)	270
Класс Птицы (Aves)	272
Подкласс Ящерохвостые, или Древние птицы (Saururae)	273
Подкласс Зубастые птицы (Odontornithes)	275
Подкласс Веерохвостые, или Новые птицы (Neornithes)	275
Класс Млекопитающие (Mammalia)	276
Арханческие млекопитающие (Theria)	280
Подкласс Клоачные, или Первозвери (Prototheria)	280
Подкласс Низшие звери (Metatheria), или Сумчатые	281
Подкласс Высшие звери, или Плацентарные (Eutheria, или Placentalia)	282
Incertae sedis. Отряд Конодонты (Conodonti)	294

Часть четвертая

ПАЛЕОБОТАНИКА

Низшие растения (Thallophyta)

Тип Бактерии (Bacteriophyta)	301
Водоросли (Algae)	302
Грибы, миксомицеты и лишайники	310

Высшие растения (Cormophyta)

Тип Псилофитовидные (Psilopsida)	316
Тип Моховидные (Bryopsida)	320
Тип Плауновидные (Lycopsida)	321
Тип Членистостебельные (Sphenopsida)	328
Тип Папоротниковидные (Pteropsida)	332
Класс Бессеменные (Aspermae), или Папоротники (Filicinae)	333
Подкласс Прапапоротники (Primofilices)	333
Подкласс Папоротники (Filices)	335
Класс Голосеменные (Gymnospermae)	338
Подкласс Птеридоспермиды (Pteridospermidae)	339
Подкласс Стахиоспермиды (Stachyospermidae)	341
Подкласс Филлоспермиды (Phyllospemidae)	346
Класс Покрытосеменные, или Цветковые (Angiospermae)	349
Подкласс Двудольные (Dicotyledones)	351
Подкласс Однодольные (Monocotyledones)	354

Часть пятая

Основные этапы развития органического мира

Криптозой	357
Архейская эра	357
Протерозойская эра	357
Фанерозой	359
Палеозойская эра	359
Раннепалеозойская подэра	359
Кембрийский период	359
Ордовикский период	360
Силурийский период	362
Позднепалеозойская, или метазойская, подэра	364
Девонский период	364
Каменноугольный период	366
Пермский период	368
Мезозойская эра	369
Триасовый период	369
Юрский период	370
Меловой период	371
Кайнозойская эра	372
Палеогеновый период	372
Неогеновый период	373
Антропогенный, или четвертичный, период	374
Таблица «Основные этапы развития жизни на Земле»	376
Литература	379
Словарь латинизированных названий таксономических единиц, или таксонов	381
Указатель латинизированных названий таксонов	390
Предметный указатель	400



Друщиц Владимир Васильевич, Обручева Ольга Павловна

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Изд. 2

Тематический план 1971 г. № 174

Редактор *И. И. Шехура*

Художественный редактор *Л. В. Мухина*

Переплет художника *Е. В. Михельсона*

Технический редактор *Н. А. Рябикина*

Сдано в набор 23/III 1971 г.

Подписано к печати 27/V 1971 г.

Л-115237

Формат $70 \times 108^{1/16}$

Бумага тип. № 1

Физ. печ. л. 26,0

Усл. печ. л. 36,4

Уч.-изд. л. 33,79

Изд. № 1414

Зак. 269

Тираж 6700 экз.

Цена 1 р. 42 к.

Издательство Московского университета

Москва, К-9, ул. Герцена, дом 5/7.

Типография Изд-ва МГУ, Москва, Ленинские горы

Замеченные опечатки

страница	строка	напечатано	следует читать
36	6 сверху	размножение	распространение
41	7 снизу	1884	1881
280	20 сверху	выражена работа	выражена забота
281	подпись к рис. 204	<i>б</i> — нижняя челюсть...	<i>в</i> — подкласс Трикодонты...
»	»	<i>в</i> — подкласс Трикодонты...	<i>б</i> — нижняя челюсть...

Зак. 269

10.420

18966

UNIVERSITY OF CALIFORNIA