Проф. Н. Н. Яковлев

# Учебник
# ПАЛЕОНТОЛОГИИ

ОНТИ — НКТП — СССР — 1937

Проф. Н. Н. ЯКОВЛЕВ

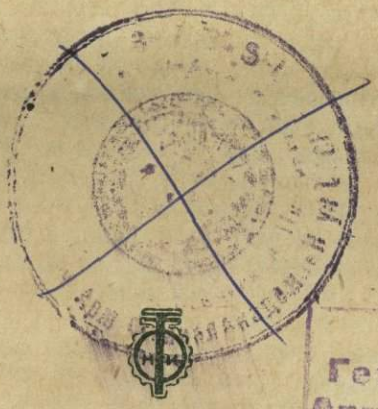
56(071.1)
Я47

# УЧЕБНИК ПАЛЕОНТОЛОГИИ

*ИЗДАНИЕ ПЯТОЕ*
ИЗМЕНЕННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ

*Утверждено ГУУЗ'ом НКТП и КВТО в качестве учебника для втузов*

Цена 7 р. 75 к., пер. 1 р. 50 к.
620





БИБЛИОТЕКА
Геолого-разведочного Ин-та
Арм. ССР

ОНТИ НКТП СССР
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ
ГЕОЛОГО-РАЗВЕДОЧНОЙ И ГЕОДЕЗИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
ЛЕНИНГРАД · 1937 · МОСКВА

ГР—65-5-2

Книга содержит следующие разделы: 1) палеозоологию, включающую описание ископаемых животных организмов от простейших до позвоночных включительно и их геологическое распространение; 2) палеоботанику, включающую описание ископаемых растений от слоевцовых до покрытосеменных.

Книга является не только учебником для студентов, но и справочником для геологов в их практической работе.

## ПРЕДИСЛОВИЕ К ПЯТОМУ ИЗДАНИЮ

В настоящем издании сделаны некоторые дополнения во введении: о биометрических кривых, биоценозах, о первичном зарождении жизни на земле, и даны заключительные главы: общий очерк развития царства растений, о закономерностях филогенетического развития по данным палеонтологии.

Как указано было еще в предисловии к первому изданию, в учебник введены данные относительно исторического развития групп животного и растительного царства, указания относительно причин развития тех или иных особенностей организации, причин морфогенеза, зачастую являющихся и причинами филогенеза, а следовательно освещающих последний. Все рассмотрение родов ведется так, чтобы уяснить между ними генетические соотношения. Семейства вообще в учебнике не рассматриваются, но, поскольку роды расположены в порядке семейств, связь между последними не оставлена без внимания. Соотношения между отрядами тоже указываются. Классы и типы палеонтолог обыкновенно уже в кембрии встречает обособившимися одни от других, и предыдущая палеонтологическая история их покрыта мраком за исключением поздно явившихся на сцену позвоночных. Зоология дает указания на происхождение классов и типов на основании данных эмбриологии, сравнительной морфологии, физиологии, экологии, и в настоящем издании глава о генеалогическом древе животного царства основана на этих указаниях. В общие обзоры моллюсков и членистоногих также введены данные о соотношениях классов. Рассмотрена связь между *Protozoa* и *Metazoa*. Я полагаю, что в таком виде учебник более, чем какой-либо другой учебник палеонтологии, выясняет соотношения родства и происхождения. Связывать систематические группы всех категорий в графические генеалогические схемы я не считал и не считаю необходимым. Самая систематика второстепенных групп слишком неустойчива, чтобы такие схемы могли претендовать на устойчивость хотя бы в течение десятилетия. Я не нахожу необходимым наполнять учебник такого рода малодостоверным материалом. Более достоверные схемы могут приводиться при преподавании.

В учебнике, имеющем целью сообщить учащемуся конкретный запас знаний, необходимый, чтобы идти далее по циклу геологических наук, дело прежде всего в этом запасе знаний, в приобретении грамотности, дающей возможность справиться с соответствующей литературой; обще-

биологические сведения нужны здесь прежде всего как цемент, связывающий указанный материал и облегчающий его усвоение. Так я смотрел в течение более чем 30 лет преподавания в высшей технической школе и не думаю, чтобы можно было смотреть иначе.

Для дополнений и изменений я воспользовался прежде всего указаниями Главной редакции геолого-разведочной и геодезической литературы ОНТИ НКТП СССР. Ряд указаний я получил также от профессоров Е. П. Коровина, А. Н. Криштофовича, А. Н. Рябинина, Д. М. Федотова, И. И. Горского и В. Ю. Черкесова.

Зоологическая систематика в этом издании представляет значительные изменения, причем я следую общему курсу беспозвоночных, изданному в 1932 г. Кембриджским университетом.

1935 г. *Н. Яковлев*

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

Издаваемый курс выработан мною за время чтения лекций в Горном институте с 1898 года.

Печатая его, я прежде всего желал дать студентам Горного института учебник, соответствующий моему курсу. В этом ощущалась тем большая необходимость, что первый русский курс палеонтологии проф. И. И. Лагузена уже давно распродан.

Изложение в учебнике ведется сжато и так, что у читателя не предполагается предварительного знакомства с зоологией и ботаникой. Особенное старание было приложено к изложению общих обзоров морфологии; в курсе введены данные относительно исторического развития групп животного и растительного царства, указания на отношения родства и происхождения одних групп от других, а также данные относительно причин развития тех или иных особенностей организации (например для фораминифер, иглокожих, кораллов, плеченогих). Из палеонтологической систематики приводятся лишь главнейшие подразделения; детальнее там, где это существенно для обрисовки эволюционного процесса.

Курс издан на средства, ассигнованные советом Горного института, причем дело издания было облегчено возможностью использовать клише к учебнику И. И. Лагузена. Некоторые рисунки сделаны совершенно заново по оригинальным работам авторов.

Б. Б. Ребиндеру, А. Н. Рябинину и И. А. Рейнвальду я обязан дружеским содействием по просмотру корректур и ценными указаниями, давшими возможность внести некоторые улучшения в изложение.

Декабрь 1909 г. *Н. Яковлев*

---

# ВВЕДЕНИЕ

**Предмет и задачи палеонтологии.** Слово «палеонтология» в переводе с греческого значит учение о древних организмах. Изучая организмы как явления прошлого и процессы, лежащие в основе совокупности этих явлений, палеонтология является наукой исторической — историей органического мира. Материал, изучаемый палеонтологией, есть остатки организмов прошлых эпох истории земли. Чтобы составить себе отчетливое представление о том, что может дать палеонтология и чего не может, т. е. о пределах знания в этой области, необходимо заняться рассмотрением вопроса о том, как могли сохраниться доныне остатки организмов эпох прошлого.

**Условия сохранения остатков организмов в ископаемом состоянии.** Наблюдения над современным органическим миром выясняют, что трупы организмов, живущих на суше, быстро разрушаются, если они остаются значительное время на открытом воздухе. Это разрушение, даже если оно происходит только под влиянием мороза, жары и химического действия атмосферы, быстро совершаясь, ведет к полному исчезновению трупа.

Яркий пример этого явления дает вымирание бизонов в Северной Америке. Область, населенная этими крупными животными, год от году суживалась, по мере того как местности, ими обитаемые, становились более заселенными. В местностях, где эти животные существовали не более 20 лет тому назад, еще находили их скелеты на земле, но там, где бизоны исчезли более 20 лет, от многочисленных остатков их, покрывавших землю, ничего не осталось.

Остатки наземных животных сохраняются только в том случае, если они находятся в защищенных местах, например в пещерах, или если они, прежде чем распадутся на части, будут занесены илом, а это случается когда животные умерли не естественной смертью от старости или болезни, а случайно, например, когда они были унесены наводнением, или если они завязли в болотах или плывучих песках и т. п.

Иногда подобным образом могут возникнуть скопления множества трупов; в настоящее время, например, в степях Южной Америки стада пасущихся там миллионов полудиких быков часто гибнут, испугавшись чего-либо, разбежавшись и сразбегу попадая в воду. То же бывает при давке стад на водопое во время жары.

Вышеизложенное делает ясным, что в особенно неблагоприятных усло-

виях сохранения находятся птицы, менее подвергаясь случайностям указанного рода вследствие своего воздушного образа жизни. Действительно, палеонтологический материал по птицам еще менее значителен, нежели по четвероногим животным.

Главным хранилищем остатков прежде живших организмов является морское дно.

Целый ряд различных факторов, химических и механических, работает, не переставая, над разрушением выдающихся элементов рельефа земли, как бы стремясь сравнять горы с низменностями. Продукты разрушающих процессов дождем и ветром сносятся в долины и затем через посредство рек в океан.

Весь обломочный материал, накопляющийся в море, осаждается на его дно, в общем сортируясь так, что у берега отлагаются песок и галька, а вдаль от берега относятся течениями более легкие илистые частицы.

При многократно происходивших на земле изменениях в распределении суши и моря дно морское часто становилось сушей, и наоборот. В таких случаях слои осадков, образовавшихся на дне морском, могут выйти из-под уровня океана.

Трупы организмов, живущих в море или заносимых в него после смерти, падают на дно моря, мягкие части их сгнивают, а твердые — раковины, кости — сохраняются, покрываются осадками и могут быть изучены, когда дно морское станет сушей, и осадки, его составляющие, станут доступны наблюдению, будучи прорезаны оврагом, речкой, обнажены раскопками и т. п.

**Палеонтологическая систематика.** Изучение органического мира как современного, так и ископаемого установило, что каждый организм не есть нечто, совершенно не имеющее себе аналогии, но что организмы распределяются в системе в группы вследствие сходства членов одной и той же группы в известных особенностях.

Эти группы опять-таки могут представлять в большей или меньшей степени общие их членам особенности, могут быть близки или далеки одни другим, так что их можно распределить в группы высшего порядка и т. д. Две крупнейшие группы органического мира, это — два царства: животных и растений. Каждое царство распадается на подчиненные группы — типы. В царстве животных один из типов составляют хордовые животные.

Типы разделяются на классы (например среди хордовых млекопитающие), классы на отряды (например копытные), отряды на семейства (например жвачные), семейства на роды и роды на виды, представляющие уже низшую систематическую единицу.

Так, например, к роду *Equus* принадлежат виды: лошадь — *Equus caballus*, зебра — *Equus zebra*, осел — *Equus asinus*; как видно, латинское видовое название животного ставится после родового.

Двойные названия стали общепринятыми после выхода в свет труда К. Линнея «Система природы» во второй половине XVIII века. Позднее на международных конгрессах систематиков этот обычай (употреблять два названия — одно, родовое, — впереди, и второе, видовое, — на втором месте) был окончательно санкционирован и считается теперь обязательным для всех. Выработан целый кодекс международных правил номенклатуры, некоторые из них мы приводим: 1) обязательным считается то название

вида (или рода), которое появилось первым (даже если оно неудачно, грамматически неправильно и т. п.); все остальные названия того же организма отбрасываются как синонимы, 2) названия составляются из слов латинских или греческих, но с латинскими окончаниями. Если употребляется слово иного языка, то его окончание все же латинизируется, например *Helicoprion Bessonowi* Kaгр. Здесь от русской фамилии Бессонов взят латинский родительный падеж. Сзади ставится сокращенно или полностью фамилия автора, впервые описавшего вид. Например, L. означает Линней, Kaгр. (см. выше) Карпинский.

**Теория эволюции.** Палеонтология дает несомненные факты эволюции органического мира, его развития, и для нее имеет интерес объяснение этого развития — теория эволюции.

Для всякого биолога, является ли он палеонтологом, зоологом или ботаником, в настоящее время нет сомнений в том, что органический мир развивался. Эволюция органического мира, т. е. происхождение одних групп его от других, в настоящее время считается в биологической науке столь же несомненным началом, как, например, в физике взаимное притяжение тел и химическое сродство в химии.

При построении теории развития мнения все-таки еще значительно расходятся.

Ранее всего и наиболее разработанным, наиболее прочно стоящим отделом теории развития является теория естественного отбора, или теория Дарвина; одного этого учения было довольно, чтобы с появлением его оказалось ниспровергнутым господствовавшее до того мнение о неизменяемости органического мира.

Дарвин разработал вопрос о происхождении видов вследствие естественного отбора, выживания в борьбе за жизнь индивидуумов, наиболее приспособленных к условиям жизни.

Вопрос о происхождении видов действительно имеет первостепенное значение. Вид есть систематическая единица низшего порядка; виды — наиболее близкие между собою систематические группы; если виды не изменяются и не связаны переходами, но вполне определенно отличаются друг от друга, то как же ожидать переходов между более разнящимися существами, принадлежащими к различным родам и другим группам высших порядков?

Между тем на практике при обособлении видов нередко представляются значительные трудности; нет критерия, который мог бы применяться и применялся бы с успехом одинаковым образом различными исследователями. Изучая какую-нибудь определенную местную фауну, различные исследователи неодинаково разделяют ее на виды. Все это непонятно при определенности, неизменяемости видов, но вполне понятно, если исходить из эволюционных идей, если предполагать, что виды происходят одни от других.

При всех трудностях отграничения видов виды все-таки существуют. Изменение их в редких случаях шло очень постепенно (мутации Ваагена), обыкновенно скорость развития была неравномерна, так что генетический ряд распадается на ступени. Граница вида во времени: от одного перерыва непрерывности до другого. Для определения вида пользуются форменными проявлениями организации — характером формы тела, размерами его и его частей, особенностями анатомическими, в общем, как

говорят, особенностями морфологическими, а также особенностями физиологическими, т. е. особенностями жизнедеятельности — отправлений организма, а именно — особенностями размножения. Считается, что при размножении различные виды не соединяются, а если и соединяются, то дают бесплодное потомство, как при скрещивании лошади и осла, когда получаются неспособные к размножению: лошак — от ослицы и жеребца, похожий на осла; мул — от кобылы и осла, похожий на лошадь. Правда, что это неплодие не есть закон природы, не допускающий исключений, но для громадного большинства случаев это верно. Вообще вид распознается морфологически и на основании вышеуказанной половой изоляции; при этом последней придают бо́льшее значение, так что при почти полном сходстве двух видов, если они живут в одном районе, но не скрещиваются между собою, им дают различные видовые названия. Для решения вопроса о виде пользуются также различиями в географическом распространении видов. Например, ворона черная (*Corvus corone*) очень обильна во Франции, доходит на восток до центральных частей Германии, на юг до севера Италии; другая ворона, ворона серая (*Corvus cornix*) распространена на севере и на востоке Европы (наша русская ворона), доходя на запад до Эльбы. Районы распространения обеих ворон соприкасаются в Германии и даже перекрываются в полосе шириною около 100 *км*, проходящей через Берлин от Дании к Чехии; в этой полосе нередки помеси между обеими воронами, так что физиологический критерий размножения в данном случае оказывается недействительным, но имеет основание критерий географического распространения. Еще есть вороны родственные серой; так на о-ве Кипре *Corax pallescens*, а на о-ве Крите *Corvus minos*, на Корсике и Сардинии *Corvus sardonius* и т. д. Все эти вороны имеют собственную область распространения, хотя иногда эти области несколько перекрываются. Все вороны родственны, что доказывается возможностью скрещивания. Принимают, что все эти вороны представляют части бо́льшего вида или образуют круг географических подвидов. К отдельным видам, географическим подвидам этого большого вида применяют иногда триномиальную (в отличие от линнеевской биномиальной) номенклатуру, например *Corvus cornix sardonius* — сардинская серая ворона. Различия в географическом распространении создаются препятствиями для распространения видов, как то: причинами климатическими (более континентальный климат Восточной Европы по сравнению с Западной); наличием горных кряжей; перешейков между континентами там, где их ранее не было: так, например, возникновение Панамского перешейка со времени миоцена (два или более миллионов лет тому назад) создало различия в фауне рыб морей, прилежащих с запада и с востока: разделением континентов морскими проливами, что создало разницу в населении юго-восточной части Малайского архипелага (сходство с Австралией) и северо-западной части (сходство с Азией).

Генетик, исследующий наследственность в ее элементарных составных частях (в свойствах ген — носителей наследственности, заключающихся в половых клетках), имеет опять-таки свое представление о виде: вид составляет совокупность индивидуумов, имеющих одинаковую формулу ген, и это будет единица — вид; смешение при скрещивании двух различных единиц — видов дает гибрид, помесь, причем существует лишь известное число формул ген, которые жизнеспособны и

могут дать организмы, способные существовать в природе в диком состоянии.

Палеонтолог может руководствоваться лишь морфологическими признаками и географическим распространением.

Таким образом ясно, что понятие о виде весьма сложно и изменчиво, что объясняет колебания номенклатуры, впрочем терпимые. При этом понятно, что у систематиков проявляется наклонность или к узкому понятию о виде, к обособлению его по немногочисленным и не столь резким признакам, или наклонность к широкому пониманию вида, при котором допускается более широкая изменчивость в пределах вида. Поэтому становится понятно, что в известный момент насчитывали 159 видов обезьян рода *Cercopithecus* в Африке, тогда как новейший пересмотр этих видов признал их не более десяти, а остальные были переведены на степень подвидов.

Палеонтологу больше приходится иметь дело с отграничением видов, чем зоологу и ботанику, потому что ископаемые фауны и флоры менее изучены,

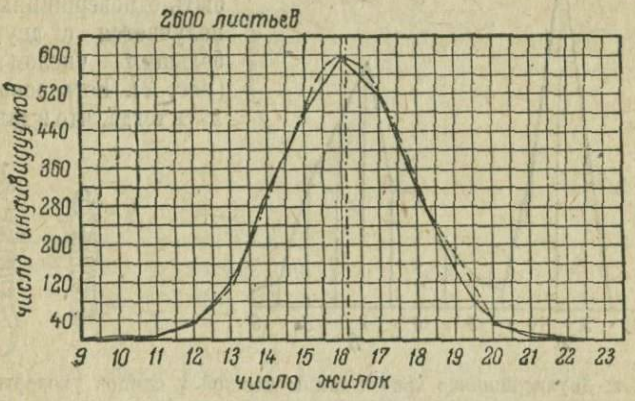
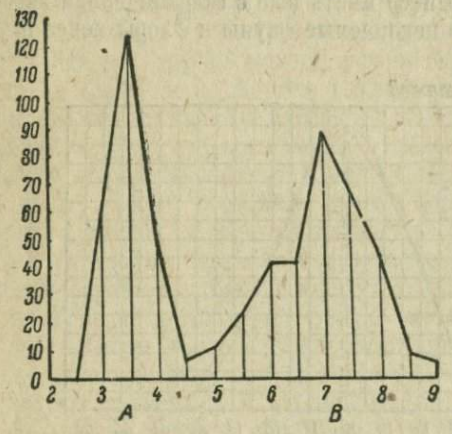



Рис. 1. Изменчивость числа жилок в листьях бука.

чем современные, в которых находки новых видов — довольно редкое явление сравнительно с тем, что происходит при изучении ископаемых организмов. Палеонтолог находится тем более в затруднительном положении при отграничении вида, чем дефективнее имеющийся у него материал, чем менее имеется экземпляров одной и той же формы и чем хуже они сохранены, чем более в обломочном состоянии собраны. В тех случаях, когда имеется большое количество хорошо сохраненных экземпляров одной и той же формы, легче придти к надлежащему заключению. В этих случаях можно воспользоваться для определения вида и степени его изменчивости методом биометрики, который дает возможность выразить характер вида графически, посредством кривой. Суть этого метода состоит в численном выражении той или другой особенности у возможно большего числа индивидуумов и в построении кривой на основе этих данных. Изучают например изменчивость листьев бука в отношении числа жилок в листе. Результаты наносят на двух перпендикулярных осях координат (рис. 1), на горизонтальной оси абсцисс и на вертикальной оси ординат; на первой наносят число жилок, которое колеблется от 9 до

23, на второй — число экземпляров, имеющих то или другое число жилок. Так 12 жилок имеют 40 экземпляров и такое же число экземпляров имеют 20 жилок. Наибольшее число экземпляров (600) имеют 16 жилок. Жилки были сосчитаны на 2 600 листьях. В результате, соединяя точки, соответствующие пересечению координат, получают кривую. Пунктиром показана близкая к ней, в отличие от нее совершенно симметричная, кривая. То, что показывает изменчивость жилок, строго говоря, не является кривой, а полигоном, кривая же существует в математике и известна в теории вероятностей под названием нормальной кривой или кривой ошибок. Эта последняя двусторонне симметрична, полигон же обыкновенно отклоняется от этой симметрии, потому что тот или другой фактор изменчивости действует чаще в одну сторону от среднего уровня, чем в другую. Чем большее число индивидуумов исследовано, тем менее уступы полигона, тем более он приближается к ровной кривой, тем достовернее результаты исследования, тем менее ошибок. Полигон вместо того, чтобы быть одновершинным, иногда получается с двумя или с большим числом вершин (рис. 2). Есть основание думать тогда, что в данной мест-



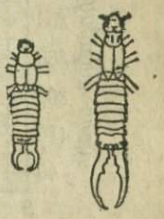



Рис. 2. Двухвершинная кривая длины клешей у самцов уховертки; справа — два типа самцов уховертки.

ности встречаются два вида, принадлежащие к одному и тому же роду, и что в изученном материале эти два вида были смешаны. Так это было в отношении каменноугольной брахиоподы *Spirifer mosquensis* (рис. 3) — вида, в результате новейших исследований разделенного на два вида.

Возвращаемся к изложению учения Дарвина.

Дарвин, придя к заключению, что организмы изменяются, происходят одни от других, задался вопросом: какой фактор заставлял в мире организмов исчезать одни формы и возникать другие? Он нашел разрешение этого вопроса, исходя из довольно общеизвестных явлений получения человеком пород домашних животных и возделываемых растений.

Человек получает эти породы, пользуясь изменчивостью организмов, с одной стороны, наследственностью — с другой.

Вследствие изменчивости индивидуумы одной породы разнятся между собою так, что отличимы один от другого, и что нет даже двух индивидуумов, абсолютно тождественных. Наследственность стремится сохранять раз возникшие особенности, передав признаки предков потомкам, и является началом консервативным, противоположным изменчивости,

Подбирая индивидуумов с наиболее сильно выраженными желательными особенностями и заставляя таких индивидуумов спариваться, давать потомство, человек получает потомство данной породы с сохраненными по наследственности (а у некоторых индивидуумов и усиленными) желательными особенностями.

Произведя подобным образом отбор в ряду поколений, человек значительно увеличивает желательные особенности породы, получает последнюю, изменившуюся в том или другом направлении: коров — со способностью давать молоко почти целый год в значительном количестве, кур — со способностью почти целый год нести яйца и т. п.

Когда порода установится, будет в полной мере представлять желательные особенности, отбор продолжается, имея целью уже не усиление

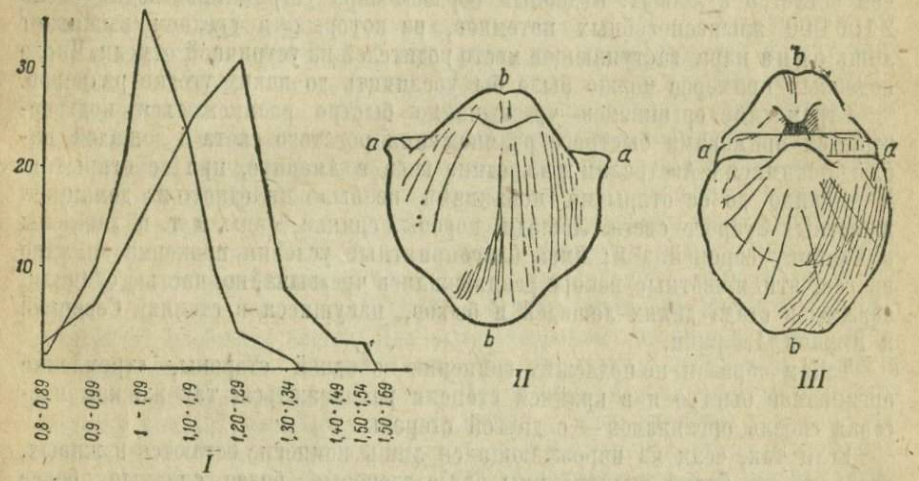



Рис. 3. Кривые изменчивости (*I*) раковины *Spirifer mosquensis* (*II* и *III*).

Кривая с левой вершиной принадлежит виду, у которого вертикальный размер мало превышает (в вершине кривой) горизонтальный размер; кривая с правой вершиной принадлежит виду, у которого первый размер значительно превышает второй. Оба вида изображены рядом с кривой, один со стороны большой, другой — со стороны малой створки. На оси абсцисс нанесены отношения размера *b* (*bb* — длина раковины) к поперечному размеру *a* (*aa* — длина ареа; см. общий обзор брахиопод), на вертикальной оси — число экземпляров.

тех или других особенностей, а их сохранение на известном уровне. При этом отбор состоит в удалении индивидуумов, отличающихся худшими качествами, чтобы они помесью не ухудшали породы.

Таким образом были получены: рогатый скот, домашняя птица, хлебные растения и т. п., — путем искусственного отбора.

**Теория естественного отбора.** Дарвин находит существование в природе явления, аналогичного искусственному отбору, приходя к этому предположению путем следующих умозаключений.

Все живые существа имеют наклонность чрезвычайно размножаться, так что потомство любой пары вскоре покрыло бы всю землю, истребило бы на ней все, чем может питаться, если бы такая наклонность размножаться не встречала извне препятствий к полному осуществлению.

Способность размножаться указанным образом доказывается простыми, неоспоримыми вычислениями, основанными на данных наблюдения.

Многие обыкновенные птицы наших стран, дрозды, синицы, воробьи, откладывают пять пар яиц, выводят в лето пять пар птенцов, так что следовательно, если весною в данной местности было около миллиона птиц одной из указанных пород, то к следующему году должно быть около шести миллионов. Подобного однако совершенно не происходит; по наблюдениям всех более или менее знающих природу людей — охотников, натуралистов и т. п. — число животных какой-либо породы остается приблизительно одинаковым из года в год, колеблясь несколько в зависимости от годичных климатических колебаний, от колебаний легкости или трудности добывания пищи в тот или другой год.

Следовательно необходимо принять в приведенном нами примере, что каждый год умирает в пять раз больше индивидуумов указанных пород, чем остается в живых. Подобным образом пара устриц производит около 2 100 000 жизнеспособных потомков, из которых в среднем выживает лишь о д н а пара, заступающая место родителей на устричной отмели. Число подобных примеров можно было бы увеличить до каких угодно размеров.

Стремление организмов чрезвычайно быстро размножаться подтверждается примерами быстрого размножения рогатого скота и лошадей, наблюдавшимися в Австралии и в средние века в Америке, при ее открытии. В Америке до ее открытия испанцами не было ни одного из домашних животных Старого света. Лошади, коровы, свиньи, овцы и т. п. завезены в Америку европейцами; имея благоприятные условия прокорма и мало врагов, эти животные вскоре размножились чрезвычайно, частью одичали, образовав стада диких лошадей и быков, пасущиеся в степях Северной и Южной Америки.

Таким образом не подлежит сомнению, с одной стороны, стремление организмов быстро и в крайней степени размножаться, так же как массовая гибель организмов — с другой стороны.

Если так, если из нарождающихся лишь немногие остаются в живых, очевидно это будут индивидуумы более здоровые, более сильные, более приспособленные к условиям существования.

Происходящее таким образом в природе выживание в борьбе за жизнь приспособленнейших есть то, что Дарвин назвал е с т е с т в е н н ы м о т б о р о м, находя в этом явлении многое аналогичным искусственному отбору.

Выражение «б о р ь б а з а ж и з н ь», употребленное Дарвином, требует пояснения относительно того, что́ под этим выражением подразумевается. Это выражение условное, употребленное для краткости. Здесь соединены явления нескольких различных категорий — не только прежде всего приходящая на мысль борьба активная, сознательная, между индивидуумами, потребности которых приходят в столкновение, но и борьба, выражающаяся в конкуренции.

Два волка нередко дерутся из-за добычи, но те же два волка нередко являются конкурентами, борются между собою за жизнь, хотя бы они и не встречались. Так бывает в голодный год, при недостатке пищи, когда найти пищу для одного значит наверное уменьшить возможность ее получения для другого.

Наконец под словами «борьба за жизнь» понимается борьба с неорганическими неблагоприятными условиями жизни, что испытывает, например, растение, когда его семена попадают в мало подходящие климатические и почвенные условия.

После Дарвина было произведено уточнение понятия о борьбе за жизнь и отборе выяснением роли сообществ («биоценозов») в органическом мире. Растительные и животные сообщества не являются просто неорганизованной совокупностью растений и животных, случайно оказавшихся в одном местонахождении. В определенном местообитании органические существа не только приспособляются к нему независимо одно от другого, но они приспособляются и друг к другу, так что получаются сообщества, ассоциации, в строении которых всегда выражен принцип стремления ослабить борьбу за существование и дать возможность существовать бок-о-бок бо́льшему числу индивидуумов. Связь организмов в сообществе далеко не всегда вполне ясна и становится яснее при расчленении сообщества на цепи, члены которых тесно связаны между собою самым сложным образом. В сосновом лесу молодые сосны поддерживают сообщество животных, которые группируются в различные цепи в связи с питанием, цепи, начинающиеся от травоядных животных, как древесные тли и гусеницы бабочек (соснового шелкопряда). Тлей поедают двукрылые насекомые, сирфы, которых в свою очередь ловят пауки, а пауков — осы. Наконец ос едят ястреба. Эта форма организации или структуры сообществ универсальна, и становится очевидным, что изучение животных как фактора, ограничивающего распространение или количество индивидуумов вида, чрезвычайно трудно. Дарвину не было чуждо понимание сложности взаимоотношений между организмами. В главе «о сложных взаимоотношениях между всеми животными и растениями в борьбе за существование» он приводит между прочим пример, как в известной местности изобилие клевера (кашки) зависит от изобилия кошек. Для оплодотворения названных растений необходимо посещение их шмелями, так как другие насекомые не могут добраться до нектара в их цветах. Число шмелей зависит от численности полевых мышей, которые разоряют гнезда и соты шмелей, а число мышей зависит от численности кошек, в зависимости от которых вблизи деревень и маленьких городов гнезда шмелей встречаются в бо́льшем количестве, чем в других местах. Вообще можно сказать, что когда желают понять, чем определяется численность животного или его распространение, то нельзя изучать животное, как будто бы оно было совершенно изолировано и действует как отдельная независимая единица. Необходимо знание полного цикла питания животного сообщества, чтобы уяснить себе биологию отдельного вида, принадлежащего к этому сообществу, потому что при таком знании исследователь видит сразу точки соприкосновения животного с другими членами сообщества, а это, в свою очередь, проливает свет на численные соотношения видов.

Несмотря на недостаток вообще точных данных о действительных количествах животных на данной площади, есть некоторые важные принципы, которые были открыты относительно числа животных. Если численность какого-либо животного возрастает сверх нормы, то оно подвергается опасности истребить продовольствие и вымереть от голода, но, с другой стороны, если оно не производит достаточного количества индивидуумов в каждом поколении, то оно находится в опасности вымирания вследствие действия других факторов, из которых самым важным являются неприятели. Если численность вида упадет ниже известного уровня, то он подпадает под опасность вымирания вследствие таких причин, как необыкновенное размножение неприятелей или случайные засухи, или

суровые зимы. Таким образом существует наивыгоднейшая плотность населения для каждого вида. Пределы ее могут быть довольно широки и часто устанавливаются не столько действием известных факторов прямо на животное, сколько на общую численность. Если численность чрезмерна и этим вредна, то неприятели, влияющие на уменьшение ее, полезны для животного.

Не следует думать, что в органическом мире существует только борьба всех против всех. Сам Дарвин, занимаясь вопросом о происхождении человека, рассмотрел явления общительности у животных — насколько они любят быть в обществе и как скверно они себя чувствуют в одиночестве: их постоянное общение между собою, их взаимные предостережения и взаимную поддержку на охоте и для самозащиты. «Нет сомнения», говорит он, «что общительные животные чувствуют взаимную любовь, которой нет у взрослых необщительных животных». Случаи взаимного сочувствия в беде совершенно обычны, и Дарвин привел несколько таких наиболее поразительных фактов. Некоторые из них, как например, слепой пеликан и слепая крыса, которых кормили их сородичи, стали уже классическими примерами. Вопрос о взаимопомощи разрабатывался и после Дарвина, особенно нашими учеными. «Взаимная поддержка», — говорит Кропоткин, — «становится важным фактором поддержания жизни и развития вида. Изучение животного мира показывает нам повсюду общественную жизнь: у муравьев, у термитов, у пчел, даже у таких животных, общества которых менее заметны и имеют менее постоянное существование, как, например, у крабов. Среди позвоночных наиболее известны в этом отношении птицы; мы находим у них охотничьи артели хищных птиц, рыболовные артели пеликанов, общества попугаев, собрания разных птиц для совместного перелета».

**Действие естественного отбора на организм при установившихся внешних условиях жизни и при условиях изменяющихся.** Если внешние условия существования организмов относительно не изменяются, то естественный отбор делает то, что в каждом поколении выживают наиболее здоровые, наиболее сильные индивидуумы породы, причем отличительные особенности последней долгое время могут оставаться практически почти неизмененными. Не то, если внешние условия существования более или менее заметно изменяются; изменяется, например, климат страны вследствие поднятия гор в местности, бывшей до того низменностью, — горы конденсируют атмосферные осадки, изменяют направление ветров; климат, бывший сухим, может стать влажным, и обратно. Эти изменения прежде всего отражаются на растительности, весьма чувствительной к климатическим условиям. Изменение растительности в данной стране влияет на травоядных животных, частью может быть эмигрирующих по невозможности приспособиться к новым условиям жизни, частью, наоборот, иммигрирующих именно ввиду появления этих новых условий, благоприятных пришельцам.

Состав населения травоядных животных отражается на населении плотоядных, тесно связанных с первыми в своем существовании. Для них также может явиться необходимость измениться, приспособиться к новым условиям жизни, вести новый образ ее, например, приобрести способность более быстрого бега, перейти к ночному образу жизни.

При изменении внешних условий существования организмы часто должны

измениться или переселиться. При невозможности путем переселения найти условия, близкие к исчезнувшим в данной местности, и при неспособности измениться виды вымирают.

В случае изменения организмов основой для этого изменения является изменчивость. Без сомнения степень изменчивости, различная у различных видов, имеет значение, определяющее, способен ли организм, изменившись, приспособиться к новым условиям жизни.

Большою изменчивостью, наклонностью к образованию разновидностей и местных видоизменений отличаются, например, ежевика, улитки-прудовики (*Limnaeus*, рис. 4) и пр. Напротив гусь, даже в состоянии одомашнения, в котором другие животные склонны к усиленной изменчивости, представляет поразительное однообразие. Изменившиеся условия ведут за собою усиленную изменчивость; так у воробья, водворившегося в Сев. Америке с 1864 г., замечается значительное усиление изменчивости в сравнении с европейским родичем, и то же самое имеет там место для нашей наземной улитки (*Helix nemoralis*).

**О причинах изменения живых существ.** Причины эти разнообразны. Прежде всего влияние к л и м а т а; климат — комплекс различных явлений, как то: температуры, влажности воздуха, количества дождевых осадков, количества солнечных лучей и т. п., и трудно решить какая часть в наблюдаемом результате процесса изменения выпадает на долю действия каждого фактора в отдельности из перечисленных. Если например семена, происходящие из низко расположенных долин, сеют в горах, то вырастающие растения во многом отличаются от родительского организма, давшего семя: размеры растения и его частей меньше, а окраска интенсивнее. Однако эти изменения не наследственны; при сборе семян с растения в горах и при посеве их снова в равнине взошедшие растения представляют те же особенности, как все их родичи, не удалявшиеся из этой местности.



Рис. 4. Изменчивость *Limnaeus*. Озеро Щучье, Верхнеуральский округ, Оренбургская область. 2/3.

Волосяной покров животных часто находится в зависимости от климата: в Ангоре в Турции не только козы, но и кошки и пастушьи собаки имеют шерсть в виде руна. На различные, хотя и родственные формы животного царства климат влияет иногда весьма не одинаково, например на некоторые породы охотничьих собак, перевезенных в Индию из Европы.

У многих бабочек в году встречаются два различные поколения: зимнее, выходящее из перезимовавших куколок, и отличающееся от зимнего — летнее, развивающееся из яичек зимних форм. Но из куколок зимней формы, при естественных условиях развивающихся в летнюю, можно получать вместо последней зимнюю же, подвергая куколки действию искусственного холода; и наоборот, летние формы можно получить из куколок, дающих в природе зимнюю форму, если действовать на куколки нагреванием. Пища также оказывает влияние на окраску перьев и шерсти животных.

Изменения организации животного могут явиться также в результате стремления животного приспособиться к новым условиям жизни, например, при переходе к новому образу жизни. Есть несколько групп водных позвоночных животных, которые считаются происшедшими от наземных

четвероногих, таковы: из пресмыкающихся — ихтиозавры, плезиозавры, мозазавры, из млекопитающих — китообразные, ластоногие. Переход от жизни на суше к плаванию в открытом море происходил с постепенностью: сначала животные должны были стать плавцами в прибрежной полосе, не теряя еще способности вылезать на сушу, затем последняя способность в некоторых случаях утрачивалась, но всегда приобреталась способность более совершенного плавания в открытом море. При этом животное совершает более энергичные плавательные движения, главнейшие хвостом, на котором зачастую образуется плавник. Энергичные движения хвоста и туловища, по крайней мере в задней части последнего, влекут за собою изменение сочленений ребер с позвонками в смысле большей легкоподвижности; сочленение, так сказать, выформовывается этими движениями. Отправления органов, функции их во многих случаях следовательно определяют их строение.

Вопрос о происхождении индивидуальных уклонений, о причинах изменения организации стал разрабатываться уже после Дарвина, причем особенно занимается им школа ламаркистов, уделяющих, подобно Ламарку, французскому предшественнику Дарвина в области эволюции, большое внимание отношениям между функцией и формой.

С другой стороны, причиной изменений является половое размножение, при котором каждый из соединяющихся для производства потомства индивидуумов привносит в потомство новые зачатки организмов. Каковы эти зачатки и как определяется ими организация, изучает наука генетика.

При изучении причины изменения особенностей организации надо еще иметь в виду, что в организме все части тела образуют вместе единое целое; действие органов согласовано, — одни находятся в зависимости от других.

Тем, что передние конечности птиц преобразованы в крылья и устранены от поддерживания тела, когда птица не летает, создается целый ряд изменений организации: задние конечности одни выдерживают тяжесть тела при движении по земле,—при этом возникает укрепление места сочленения ног с туловищем. Кроме того тазовая область укрепляется срастанием крестцовых позвонков между собою и тазом; клюв заменяет хватательные конечности, и шея очень подвижна, сочленение позвонков соответственно подвижное, вогнуто-выпуклое, число шейных позвонков увеличивается; там, где ноги длинны, например у аиста, страуса, естественно длинна и шея, причем клюв легче достигает до земли. Таким образом изменение одной части тела влечет за собою и изменение других частей. Говорят при этом, что органы тела находятся между собою в соотношении, в к о р р е л я ц и и, и одновременные, в связи находящиеся изменения органов называют к о р р е л я т и в н ы м и.

Принцип соотношения признаков, установленный Кювье, дал ему возможность произвести ряд блестящих открытий, когда он, как говорилось (между прочим и им самим), по одной кости восстанавливал образ целого ископаемого животного. Это говорилось со значительным преувеличением и вело иногда к большим ошибкам, но принцип корреляции дает возможность, исходя из знания одного или лишь немногих органов ископаемого животного, делать заключения о форме и свойствах органов этого животного, еще остающихся неизвестными. Если, например, от ископаемого вида известны только передние конечности, имеющие тип конечностей для бегания, то по прин-

цину соотношения органов мы вправе делать предположение, что неизвестные нам еще задние ноги были тоже бегающими, так как невозможно, чтобы они были в этом случае, например, плавательными ластами или роющего типа ногами. Точно так же черепу ископаемого животного, имеющему характер черепа хищных, может соответствовать нижняя челюсть только такого же типа. Именно для палеонтолога, находящего обыкновенно не цельные скелеты, а смешение разрозненных костей, принадлежащих иногда многим индивидуумам, притом различных родов, принцип соотношения дает основания разобраться в этом смешении.

Не всегда формы производные связаны непрерывным рядом переходов с формами первичными; развитие происходит иногда *скачками*, сразу появляются индивидуумы, сильно отличающиеся по одному или нескольким признакам от произведших их форм. Примеры имеются как в царстве растений, так и в царстве животных. Так в 1791 г. возникла порода овец с короткими кривыми ногами и длинной спиной, наподобие таксы, — обособилась порода так называемых анконских овец.

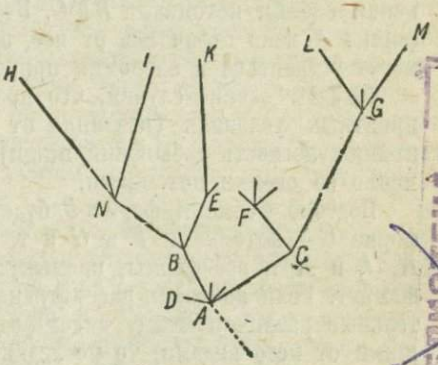


Рис. 5. Расхождение признаков.

**Расхождение признаков.** Жизненное состязание должно быть наиболее жестоко между близкими формами, занимающими или стремящимися занять одни и те же места в экономии природы. Это понятно, так как близкие формы сходны по складу организации, по потребностям и привычкам. Таким образом борьба за жизнь должна быть особенно упорна между особями одного и того же вида и затем между его разновидностями. Поэтому чем более потомки какого-либо вида будут различаться между собою строением, привычками и т. п., тем выгоднее это для них, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и разнообразными местами в экономии природы, и следовательно тем более они будут размножаться. Другими словами, создание значительных уклонений между потомками одного и того же вида — *расхождение признаков*, как назвал это явление Дарвин, — есть явление, возникающее под действием естественного отбора.

Пусть вид *A* (рис. 5) дал потомков, представляющих довольно резко разнящиеся личные уклонения. Расходящиеся от *A* линии различной длины изображают этих потомков. Только те из них, которые представляют полезные личные уклонения, выживут и дадут потомство. По всей вероятности выживут особи, личные уклонения которых наиболее различны между собою, так как таким образом известная форма может занять наибольшее количество мест в экономии природы, следовательно естественный отбор будет содействовать выживанию особей, представляющих именно крайние уклонения. Конечно это верно лишь вообще, иногда качественная сторона различий будет иметь перевес в значении над количественной, и, например, могут выжить формы *C* и *B* вместо *D*; форма *D* может и не выжить, несмотря на то, что она представляет наибольшие различия по сравнению с *C*; отличия эти могут быть значительно менее выгодны, чем предста-



44 620.

вляемые формою *B*, так что в итоге действие естественного отбора сохранит последнюю.

Потомки формы *A* просуществуют почти неизменными некоторое неодинаковое для всех время, что и выражено неодинаковою длиною линий, изображающих этих потомков, но затем без сомнения и с некоторыми из них повторится то же, что было с формою *A*, т. е., например, формы *B* и *C* также дадут поколение потомков, личные уклонения которых представляют крайности, способные сохраниться под действием естественного отбора.

То же будет происходить и позже, так что история развития (генеалогия) потомков вида *A* выразится древовидно ветвящейся генеалогической схемой, и, как конечный результат этого развития, получатся живущие в одном геологическом периоде, — хотя бы в настоящее время, — формы *H*, *I*, *K*, *L*, *M*. То, что они живут одновременно, выражается положением точек *H*, *I*, *K*, *L* и *M* на одной горизонтальной линии. Что касается до формы *A*, она и ей подобные зачастую подвергаются вымиранию вследствие вытеснения своими потомками *B* и *C*. Это происходит, если ближайшие потомки формы *A*, мало отличаясь от нее, вступают с нею в конкуренцию, если они могут устроиться в экономии природы лишь на местах, уже занятых.

Бывают однако случаи, что прародительские формы могут при благоприятных условиях (изоляция от врагов в силу физико-географических причин, легкость добывания пищи) выжить, существовать далее одновременно со своими потомками.

Подобно форме *A* форма *B* будет вытеснена своими потомками *N* и *E*, форма *C* — потомками *F* и *G* и т. д., так что родоначальник форм *H*, *I*, *K*, *L* и *M* и все формы, промежуточные между ним и этими последними, вымрут. Если во время рассмотренного процесса развития возникли значительные различия между видом-родоначальником и конечными происшедшими от него видами, то последние могут быть отнесены к иным родам, нежели вид *A*. Группа наиболее близких между собою форм может быть выделена в один род, другие виды в другой род и т. д.

Именно, как показывает генеалогия, родословная наших видов, вероятно придется виды *H* и *I* отнести к одному роду, *L* и *M* — к другому, форму же *K* может быть можно будет рассматривать как представителя подрода первого рода, к которому принадлежат формы *H* и *I*. Таким образом от вида *A*, принадлежащего к известному роду, произошло два рода (один из них с подродом), состоящие из пяти видов.

Натуралисту, имеющему дело лишь с населением одного периода, например зоологу или ботанику, изучающим современный органический мир и в нем виды *H*, *I*, *K*, *L* и *M*, не будут известны виды, переходные между названными формами, принадлежащие вместе с родоначальной формой *A* прошлым геологическим периодам. Новообразовавшиеся роды будут обособлены поэтому один от другого; эти роды ближе друг к другу, чем к другим одновременно существующим родам, происходят от общего корня и могут быть соединены в одно семейство.

Если предположить, что вид *A* произошел от другого, более древнего вида (положение которого на схеме будет, например, где-либо на прерывающейся линии, идущей от *A* вниз), принадлежащего к другому семейству, чем виды *H*, *I*, *K*, *L* и *M*, то ясно будет, что не только одни виды происходят от других, но такие же отношения происхождения существуют и между высшими систематическими группами.

Если предположить, что предок вида *A* произвел не одно семейство *H*, *I*, *K*, *L* и *M*, но и другое, лежащее хотя бы вправо от *H*, *I*, *K*, *L* и *M*, то эти два семейства могут составить отряд.

Таким образом, исходя из предположения, что в процессе развития действуют начала естественного отбора и расхождения признаков, легко получить объяснение картины, представляемой систематикой, — одновременного существования подчиненных одна другой групп, не связанных переходами, так как переходные формы и группы вымерли.

Отсюда понятно значение палеонтологии как науки, призванной восстановить родословную мира организмов. Кроме того знание этой родословной дает возможность более точно устанавливать основания систематики.

Систематики распределяют в системе организмы по степени сходства. Большая или меньшая сумма сходных признаков, служащая основанием для ус ановления различных систематических групп, соответствует близкой или отдаленной степени кровного родства организмов между собою, является результатом их происхождения от более или менее далеких предков. Таким образом следовательно систематика всегда была более или менее основана на отношениях происхождения, даже тогда, когда эти отношения не предполагались существующи и, но пока систематика руководилась лишь признаками сходства и различия, она могла делать ошибки, невозможные, если систематика основывается на данных генеалогии, или, как говорят, филогении организмов.

Достоинство систематики, основанной на филогении, зависит от полноты данных последней; естественная классификация организмов будет тогда возможна, когда будет восстановлена во всех частях генеалогия мира организмов, а это никогда не будет возможно вполне, да и в настоящее время не доведено до предела возможного. Таким образом классификации соответствуют состоянию знаний в известную эпоху и изменяются, улучшаясь по мере накопления знаний.

Только в середине XIX века был установлен тип кишечнополостных (*Coelenterata*) и отделены от него иглокожие (*Echinodermata*), с которыми он был соединен в начале этого века в типе *Radiata*, лучистых. Губки рассматривались сначала одними как полипы, другими как растения; входящий в их тело и выходящий из него ток воды был открыт только около 1820 г., присутствие у них жгутиковых клеток, вызывающих этот ток воды, было указано позднее. Еще в 1859 г. Агассиц считал некоторых инфузорий за червей. Еще в 1864 г. низшие черви (коловратки) были соединены Гекели с иглокожими. Александр Ковалевский открыл спинную струну у личинок *Tunicata* (оболочников), что повело за собою перемещение *Tunicata* из *Molluscoidea* в *Chordata* и уничтожение резкой границы между позвоночными и беспозвоночными. В 70-х годах значительные изменения в классификации были даны Рэй Ланкестером, который между прочим отнес *Xiphosura* и *Eurypterida* к *Arachnida*. Чем далее, тем более установившимися являются крупные группы животного царства, что труднее осуществляется в отношении более мелких групп.

При всей неполноте палеонтологического материала данные, им представляемые, незаменимы данными других отраслей науки о жизни. Вопросами развития органического мира занимаются ботаника и зоология, но они не дают прямых доказательств развития органического мира, каковые

дает палеонтология, восстановляя то тут, то там полно реальные образы существ из числа предков современного мира организмов.

**Отношение палеонтологии к эмбриологии.** Генеалогия мира организмов может быть дана точно лишь палеонтологическими исследованиями, но не всегда, — палеонтологический материал, сохраняемый природою, отрывочен и не всегда дает точные филогенетические выводы. В таких случаях для получения хотя бы вероятных выводов кроме палеонтологических данных надо пользоваться и данными онтогении; данные онтогении являются не только дополнительными, но и поверочными в отношении палеонтолого-филогенетических заключений.

Онтогения есть отдел морфологии, изучающий историю развития особей. Лишь немногие животные обладают при начале своего индивидуального существования вполне готовой окончательной организацией; большинство животных развивается из яйца, тела сравнительно простой организации, и только мало-по-малу, путем сложных изменений формы, достигает окончательного вида. Например, из яйца лягушки, представляющего зернышко лягушечьей икры, выходит личинка лягушки или так называемый головастик, состоящий из маленького шарообразного тельца с длинным сжатым с боков хвостиком. Далее у головастика развиваются наружные, в виде мохнатых хохолков, жабры, заменяющиеся затем внутренними жабрами; появляются ноги, исчезают жабры и хвост, и головастик превращается в маленькую лягушку.

В этом примере рассмотрены изменения организма лишь после развития его из яичка, только постэмбриональное развитие животного. Этому периоду развития предшествует развитие в яйце — эмбриональное развитие, во время которого из яйца, представляющего простейшее строение, какое только может иметь кусочек организованного вещества, путем постепенных изменений получается высокоорганизованная личинка.

Эмбрион значит зародыш; из эмбрионального и постэмбрионального развития слагается онтогения, история развития особи; изучением развития зародыша занимается эмбриология.

Изучение онтогении привело к заключению, что прохождение организмами различных стадий в своем развитии есть следствие наследственности, так как эти стадии соответствуют взрослому состоянию животных, которых следует считать в числе предков организма, представляющего тот или другой характер онтогении.

Таким образом одна из стадий развития лягушки потому представляет форму с жабрами и хвостом, что в числе предков лягушки хоть один был с жабрами и хвостом, был сходен с теми ныне живущими земноводными, к которым относится, например, протей.

На основании онтогении птиц надо думать, что они произошли от пресмыкающихся.

Рассмотрим развитие ноги птицы. Скелет ноги высшего позвоночного состоит обыкновенно (рис. 6), идя сверху вниз, из бедра, двух костей голени (большой и малой берцовых), далее — двойного ряда предплюсны, плюсневых костей и наконец пальцев.

От этого типа нога птицы отличается тем, что ей недостает костей плюсны и предплюсневых костей, а вместо них существует одна длинная кость, так называемая цевка. Но у зародыша птицы, в яйце, строение ног еще не такое, как у взрослого животного.

Здесь существуют и плюсна и четыре предплюсневые кости, которые по своему расположению близки к костям пресмыкающихся, и только при дальнейшем развитии зародыша постепенно образуется типичная нога птицы, причем верхняя часть плюсны срастается с голенью, а цевка образуется от слития нижней части плюсны с предплюсневыми костями. Таким образом нога птицы проходит в своем развитии стадию ноги пресмыкающихся, почему и надо думать, что последние представляют родоначальную группу для птиц.

Филогенетические данные, представляемые палеонтологией относительно происхождения бесхвостых амфибий, с одной стороны, птиц — с другой стороны, вполне соответствуют данным эмбриологии.

Древнейшие амфибии были хвостатые и дышали жабрами.

Пресмыкающиеся появились на земле раньше птиц, и древнейшие птицы (*Archaeopterux* и *Archaeornis*) в значительной мере отличаются от ныне живущих, приближаясь к пресмыкающимся.

Э. Геккель дал следующую краткую формулировку *явлений индивидуального развития*: индивидуальное развитие животного (онтогения) есть в главных чертах повторение исторического (генеалогического) его развития; это — эффектная, сжатая, хотя и не вполне ясная и точная формулировка. Несомненно, что развитие индивидуумов дает много указаний на характер предков, но не всякая стадия, не всякая особенность организма в разные периоды его развития непременно представляет образы предков.

Постэмбриональное развитие бабочек, например, состоит в том, что вылупившаяся из яйца червеобразная личинка-гусеница переходит в стадию куколки, отличающейся неспособностью передвижения и тем, что животное в это время не в состоянии принимать пищи; из куколки вылупляется бабочка. Конечно здесь нельзя предположить, чтобы в числе предков бабочки были куколкообразные животные. Стадия куколки есть приспособление, обусловленное личинковою жизнью животного.




Рис. 6. Развитие ноги курицы.

*1* — скелет ноги взрослой курицы (умен.); *2* — скелет ноги зародыша курицы (увел.). *f* — бедр ; (*B* наверху обломлено); *t* — большая берцовая кость; *p* — малая берцовая кость; *tp* — голень; *ts* — предплюсна; *m* — плюсна; *tm* — цевка.

Одним из наиболее блестящих открытий палеонтологии является выяснение происхождения лошади, имеющей однопалые ноги, от пятипалых предков. Но эмбриология не дает указаний на происхождение лошади; у зародыша лошади стадия пятипалости оказывается выпущенной из эмбрионального развития.

К категории подобных же несоответствий индивидуального развития с филогенией принадлежит у позвоночных животных неодинаково скорое развитие различных органов, причем развитие некоторых органов идет ускоренным образом по сравнению с другими. Несомненно, например, что chorda dorsalis (образование, из которого развивается позвоночный столб

высших позвоночных) появилась у позвоночных после нервной системы, а онтогенетически она появляется раньше.

Итак, филогенетические указания, представляемые онтогенией, затемняются вводными явлениями (у бабочки), не имеющими отношения к филогении, некоторые филогенетические стадии подавляются в онтогении (развитие ноги лошади), одни стадии развития переставляются на место других (развитие chorda dorsalis). Явления онтогении, нарушающие ее соответствие с филогенией, называются явлениями ценогенетическими.

Вследствие существования последних онтогения иногда может не представлять никакого сходства с тем, какие прародительские формы и в какой последовательности сменяли друг друга, и тогда следовательно из онтогении совершенно невозможно получить филогенетические указания; вообще при извлечении таких указаний из онтогении надо соблюдать большую осторожность.

**Отношение палеонтологии к сравнительной анатомии.** Как выяснено уже, руководствуясь лишь степенью сходства и различия признаков, можно впасть в ошибки в суждении о близости организмов, представляющих эти отличия. Сходства возникают не только вследствие общности происхождения, но и, при отсутствии этой общности, вследствие одинаковости назначения органа. В первом случае сходство обозначается названием гомологии, во втором — аналогии; соответственно называют органы гомологичными и аналогичными.

Изучением гомологий занимается сравнительная анатомия. Она прослеживает гомологию органов через различные группы животного царства, от одной группы к другой, близко родственной, а также внутри самих групп. Гомологии выясняются путем анализа формы и строения органов, а также тщательным сравнением общих отношений взаимного расположения органов. Чем более гомологичны органы как в грубых чертах, так и в тонких деталях строения, тем более вероятно и генеалогическое родство животных, представляющих гомологии.

Например наличность одного и того же типа скелета в конечностях позвоночных, ведущих наземный, водный и воздушный образ жизни (нога четвероногого, крыло птицы, ласт кита), мы можем объяснить лишь предполагая, что он был унаследован от общего предка. Все эти конечности гомологичны, представляя строение, производное от пятипалой конечности.

Орган движения моллюсков, нога, обыкновенно является в виде массивного мускулистого образования, расположенного на брюшной стороне тела. Она бывает подошвообразна у улиток, топоровидна или клинообразна у двустворчатых пластинчатожаберных моллюсков и является нелегко распознаваемою в сильно измененном состоянии у головоногих моллюсков (к которым принадлежат, например, осьминоги и каракатицы), а именно частью образуя так называемую воронку и частью — околоротовые щупальца. Нога головоногих таким образом значительно отличается от ноги других моллюсков, являясь разделенною на части, не сходные между собою и с обычною ногою, причем щупальца занимают необычное для ноги положение. Но в молодых стадиях развития щупальца не окружают рта, как в зрелых, а сосредоточиваются с одной стороны его, между ним и воронкой; кроме того щупальца и воронка снабжаются нервами от нервного узла, который у моллюсков является ножным.

Зубы позвоночных животных представляют гомологию с чешуями некоторых рыб. Эти так называемые плакоидные чешуи являются костяными, снабжены зубовидным отростком, выдающимся над поверхностью тела. Образование плакоидных чешуй распространяется на оболочку ротовой полости, где их зубовидные отростки у рыб развиваются в еще мало отличающиеся от них настоящие зубы; у высших позвоночных зубы являются единственным остатком покрова чешуй, первоначально покрывавшего у позвоночных всю поверхность кожи. Характерным для сравнительной анатомии является метод анализа, расположение изучаемого материала, материал же для изучения сравнительной анатомии доставляется зоологией и палеонтологией, иного сравнительная анатомия не имеет. Сравнительно-анатомический метод особенно важен для палеонтологии, где мы зачастую имеем дело именно лишь с остатками, лишь с отдельными частями тела, органами прежде живших животных.

Приведем пример сравнительно-анатомического ряда органов, устанавливающего генеалогическую связь и последовательность соответственных ископаемых млекопитающих. Это ряд третичных сиреновых млекопитающих, прослеженный от вымершего рода *Eotherium* до ныне живущего дюгоня (рис. 7).

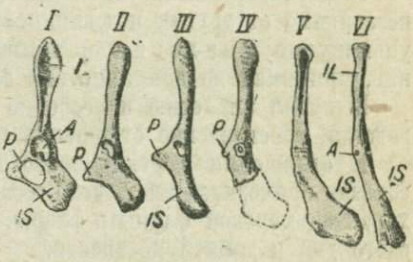



Рис. 7. Таз сиреновых. Постепенное изменение (упрощение) таза у сиреновых млекопитающих (морских коров) в связи с уменьшением задних конечностей.

*I* — *Eotherium* (низы среднего эоцена); *II* — *Eosiren* (верхи среднего эоцена); *III* — *Halitherium* (олигоцен); *IV* — *Metaxytherium* (миоцен); *V* — дюгонь из Австралии (ныне живущий); *VI* — дюгонь из Красного моря (ныне живущий). *IL* — подвздошная кость, *IS* — седалищная кость, *P* — лобковая кость, *A* — сочленовая впадина для головки бедра.

Слабой стороной сравнительно-анатомического исследования является то, что, устанавливая сравнительно-анатомический ряд органов, не всегда можно сказать, где начало, где конец ряда, развитие может итти в одном направлении, но иногда может итти и в обратном. Лишь данные геологии, устанавливая хронологическую последовательность, устанавливают и направление развития, определяют начало и конец ряда.

**Отношение палеонтологии к биологии.** Названию «биология» придавался неодинаковый смысл. В широком смысле биология обозначает учение о всем живом, т. е. охватывает зоологию и ботанику, палеонтологию, физиологию и пр.; в узком смысле под названием биология понимали учение об образе жизни животных и растений, о местопребывании, движениях, пище, размножении. В настоящее время эта область знания называется биономией и разделяется на экологию и этологию; «этология», от этос — нрав (отсюда же этика, учение о нравственности в применении к человеку), существует только в отношении мира животных, как существ чувствующих и двигающихся, и изучает их привычки и действия, тогда как «экология», от греческого слова oikos — дом, жилище, или «экономология», простирается на животных и на растения и изучает вопросы местожительства и соотношения с ним организма, отношения организма к окружающей среде.

Экология представляет важные соприкосновения с палеонтологией.

С одной стороны, встречая группы ископаемых животных и растений, современные представители которых живут постоянно в определенных условиях, палеонтолог делает заключение о наличности таких же физико-географических условий в известной местности, в известную геологическую эпоху. С другой стороны, благодаря возможности восстановить физико-географические условия прошлых геологических эпох в значительной степени независимо от изучения фауны и флоры, палеонтолог, исходя из этих условий, бывает в состоянии объяснить организацию вымерших групп, значительно отличающихся от ныне живущих, и потому иногда загадочную. Так, объяснение организации вымершей группы кораллов *Rugosa* получается, исходя из жизни их на малых морских глубинах, в областях со значительным волнением морской воды (см. ниже).

Сходства организации, возникающие у различных организмов у одних независимо от других под влиянием сходных внешних условий, или вышеупомянутые аналогии организации, получают надлежащее истолкование, принимая во внимание эти создающие их условия жизни.

Выясняя аналогию и особенно гомологию, мы выясняем степень родства, генетические отношения представляющих их организмов.

В отношении морских животных и растений, с которыми главным образом приходится иметь дело геологу, основным фактором, определяющим характер морской фауны и флоры, является глубина воды и характер морского дна в данной местности.

Континенты в прибрежной полосе уходят под воды морские, представляя под ними сначала род уступа, известного под названием континентальной платформы; этот уступ постепенно опускается до глубины около 200 *м*, после чего уклон дна усиливается, и оно нисходит круто к глубоководной абиссальной области. Этот предел в 200 *м* соответствует границе, глубже которой солнечный свет не проникает, где растения поэтому исчезают, а за ними и травоядные животные, где воды морские не подвержены волнению, и колебания температуры воздуха не чувствительны. Это весьма отчетливая биологическая граница, которая отмечает нижнюю часть прибрежной литторальной области и верхний предел глубоководной абиссальной области.

Но над этими двумя областями, характеризуемыми присутствием морского дна, на котором живет множество живых существ, находится огромная масса воды, слагающая почти весь океан, которая не соприкасается с дном и не имеет к нему отношения, это — пелагическая область, область открытого моря. Она занята множеством существ, которые никогда не живут на дне, но всегда плавают на различной глубине.

Население литторальной области вырабатывает приспособления, предохраняющие их от разрушительного действия прибоя, от сноса приливом или отливом. Эти приспособления состоят в прирастании раковин к месту их обитания, в прикреплении выделением органического вещества, в способности присасываться к скалам, высверливать помещение в скале, в развитии особенно прочных скелетов и раковин. На песчаном дне животные при отливе уходят глубоко в песок, имея для этого приспособления для дыхания (сифонные пластинчатожаберные). Характерными образованиями литторальной области являются рифы, сложенные колониями скелетообразующих кораллов или родственных им животных, а также известковистыми водорослями.

Абиссальная область занимает все морское дно, за вычетом литторальной области. Характерной особенностью для нее является то, что в нее никогда не проникает дневной свет, жизнь содержащих хлорофилл растений в ней невозможна, и основною пищею для обитателей являются трупы, падающие с поверхности. У глубоководных животных распространена в связи с отсутствием дневного света способность свечения; глаза их являются (например у ракообразных) или увеличенными, или наоборот редуцированы и даже совершенно исчезают. Первое наблюдается у отличающихся активностью в передвижении, второе — у форм, медленно ползающих на дне. Низшие беспозвоночные, не имеющие способности передвижения, отличаются симметрией внешнего вида и хрупкостью скелетных образований (лилии, стеклянные губки). Губки и кораллы часто лежат свободно на илистом дне, причем кораллы бывают плоски, дискоидальны, что дает им возможность оставаться на поверхности рыхлого ила, не погружаясь в него.

Пелагическая область не имеет ни берега, ни дна, никакого иного предела, кроме воды и воздуха. Население ее отличается тем, что существует в постоянно плавающем состоянии. Бо́льшая часть обитателей открытого моря в зависимости от значительного содержания воды в тканях тела являются вполне или отчасти прозрачными. При полной прозрачности животные так сливаются с водой, что становятся едва различимы, например, медузы, сифонофоры. Пелагические животные имеют плотность, очень близкую к плотности воды, вследствие значительного содержания ее в тканях тела; если бы животные были значительно тяжелее воды, они быстро шли бы ко дну или были бы принуждены непрерывно активно плавать, что сопряжено с большой затратой энергии. В теле мелких пелагических животных бывают делающие его легким выделения масла или воздухоносные полости. Скелеты пелагических животных малой величины отличаются сильною разветвленностью (радиолярии), а вследствие этого и большою поверхностью, при которой возрастает трение о воду, облегчающее животному возможность держаться во взвешенном состоянии в воде. Животные более значительной величины, как некоторые ракообразные, имеют сильно разветвленные, перистые или по крайней мере нитевидно-вытянутые ноги и сяжки. Раковины пелагических моллюсков отличаются чрезвычайною тонкостью, тогда как рыбы имеют скелет, лишенный извести.

У крупных пелагических позвоночных, как млекопитающие китообразные, имеется ряд особенностей организации, отличающих их от родственных наземных четвероногих и служащих для облегчения плавания; этими особенностями являются: веретенообразная форма тела, гладкая, лишенная волос кожа, пропитанность костей жиром.

Кроме указанных различий в областях моря, служащих местообитанием морским животным, для биологии их имеет большое значение образ жизни: активное плавание (нектонический), пассивное плавание по воле ветра, волн и течений (планктонический) или же жизнь, связанная с морским дном или с посторонними предметами, служащими субстратом (бентонический), причем животное или остается на субстрате неподвижно, свободно лежа или прикрепляясь, или же ползает на нем.

Нектон, планктон и бентос встречаются во всех выше охарактеризованных зонах моря — литторальной, абиссальной и пелагической.

**Хронология ископаемых фаун.** В совокупности осадочных пластов, лежащих один над другим, каждый вышележащий пласт образовался позже

нижележащих. Если собрать «ископаемые» остатки организмов послойно, то получается представление о хронологической последовательности организмов, живших во время образования этих слоев.

Изучение ископаемых фаун приводит к заключению, что одинаковые фауны, находимые в различных местностях, одновременны, и следовательно в различных местностях слои, содержащие одних и тех же ископаемых, имеют одинаковый возраст. Обратно — слои, содержащие различные фауны, образовались разновременно.

Последнее заключение впрочем верно с некоторыми ограничениями: и одновременно существующие фауны бывают различны. Примером могут служить современные фауны. Эти различия вызываются между прочим климатическими условиями; для смежных областей с одинаковым климатом различия фаун вызываются существованием между ними непреодолимых для распространения организмов преград; наконец различия морских фаун обусловливаются такими причинами, как степень глубины моря, природа морского дна и берегов и т. п., так называемыми фациальными причинами.

Различают фации: прибрежную, глубокого моря и др. Как изложено выше, население каждой фации обладает характерными особенностями.

Вследствие указанных причин можно иметь одновременные, но различные фауны, например в мелководном песчанике и в глубоководном известняке. При определении возраста ископаемых фаун возможно сравнивать лишь фауны одинаковой фации.

Геология установила во всей массе осадочных образований большое число подразделений. Главнейшие из них следующие:

## I. Кенозойская группа

| Системы | Отделы | Ярусы |
|---|---|---|
| *Послетретичная* | Аллювий (современные послетретичные образования) | |
| | Дилювий (древние послетретичные или постплиоцен) | |
| *Третичная* | Верхнетретичные | Плиоцен |
| | | Миоцен |
| | Нижнетретичные | Олигоцен |
| | | Эоцен |
| | | Палеоцен |

## II. Мезозойская группа

| | | |
|---|---|---|
| *Меловая* | Верхний мел | Сенон |
| | | Турон |
| | | Сеноман |
| | Нижний мел | Гольт |
| | | Неоком |
| *Юрская* | Верхняя юра или мальм | Титон |
| | | Кимеридж |
| | | Оксфорд |
| | | Келловей |
| | Средняя юра или доггер | |
| | Нижняя юра или лейас | |

| | | |
|---|---|---|
| *Триасовая* | Кейпер<br>Раковинный известняк<br>Пестрый песчаник | |

## III. Палеозойская группа

| | | |
|---|---|---|
| *Пермская*<br>*Каменноугольная (карбон)* | Верхний отдел<br>Нижний отдел | Верхний палеозой |
| *Девонская* | Верхний девон<br>Средний девон<br>Нижний девон | Нижний палеозой |
| *Силурийская* | Верхний силур<br>Нижний силур | |
| *Кембрийская* | Верхний кембрий<br>Средний кембрий<br>Нижний кембрий | |

## IV. Протерозойская группа

## V. Архейская (азойская) группа

Группы делятся на системы, системы на отделы, ярусы и зоны.

Кроме этих подразделений слоистых пород, различают еще соответственно подразделения времени.

Время, соответствующее отложению целой группы, принято называть эрой; время, соответствующее системе, — периодом, отделу — эпохой, ярусу — веком, а зоне — хемерой.

Что касается до основания этого подразделения, установленного в общих чертах еще в первое время существования геологии как науки, то, например, в систему обособлялась совокупность осадочных образований, казавшихся составляющими одно целое как по минеральному характеру пород, так и по характеру заключающихся в них фауи.

Впоследствии различия между системами оказались иного характера, чем предполагалось при установлении систем, притом нередко меньшими. Первоначально не предполагалось связи между органическими мирами различных систем в отношении происхождения одних миров от других, установленного впоследствии, а затем сначала не было достаточно оценено значение фаунистических перерывов в осадочных образованиях исследованных тогда частей Европы.

Все системы были установлены, так сказать, в героический период истории геологии, сравнительно в короткий срок, при исследовании Европы. Упомянутые перерывы были следствием или того, что на границе смежных систем находились отложения, в которых остатки организмов не находили условий, благоприятных для своего сохранения, или же фаунистические перерывы в толще слоев существовали в зависимости от местного перерыва в образовании осадков. Если группа слоев может быть подразделена на две части, то эти части не всегда образовались по времени непосредственно одна за другой. За периодом существования моря в какой-либо местности, сопровождаемым образованием осадков на дне морском, часто следует период отступания моря, во время которого бывшее дно его стано-

вится сушей; образования же осадков с окаменелостями в данной местности не происходит, хотя оно существует конечно в других местностях, покрытых морем.

С течением времени однако местность, где произошел перерыв в образовании осадков, может быть снова покрыта морем; здесь снова образуются слои осадочных пород, непосредственно налегающих на ранее образовавшиеся пласты, хотя между образованием первых и вторых протек может быть громадный период времени. Ясно, что в этом случае фауна нижних слоев может значительно разниться от фауны верхних, но промежуточная фауна все-таки должна быть и будет находиться где-либо в других местностях.

Другими словами, если мы имеем в данной местности слои *a* и *c*, довольно резко разнящиеся между собой, то эта разница может быть вследствие отсутствия слоев *b*, находящихся где-либо в другой местности.

Перерывы указанного происхождения в последовательности фаун, заключающихся в осадочных образованиях, дали возможность обособления систем в первое время существования геологии как науки; при этом ошибочно полагали, что отношения, существовавшие между осадочными образованиями Европы, должны быть и повсюду. Эти отношения оказались иными; впоследствии при исследовании других частей света, при детальном переисследовании той же Европы, были найдены многие отсутствовавшие первоначально осадки и фауны; и чем более накопляются знания, тем более устанавливается постепенность смены фаун в истории органического мира, непрерывность его существования.

В настоящее время выяснилось, что границы систем, первоначально установленные, так сказать, наугад, во всяком случае на основании данных, иногда представляющихся скудными при современном состоянии знаний, большею частью были намечены удачно, соответствуя, например, моментам усиленного изменения физико-географических условий и в соответствии с этим — моментам особенно энергичного изменения органического мира.

Что касается других систем, то, хотя в настоящее время и ясна несостоятельность и недостаточность тех оснований, которые были взяты при их установлении, эти подразделения все-таки удерживаются, потому что, изучая совокупность осадочных образований громадной толщины с неодинаковым наслоением в разновременных отделах этой массы осадков, необходимо хоть как-нибудь, хотя бы искусственно подразделить изучаемую толщу на отделы и дать им постоянный объем и обозначения, так чтобы с известным названием соединялось известное представление об относительной древности и о характере тех или других осадков и фаун.

В последнее время намечается возможность, даже необходимость крупных изменений в подразделении осадочных образований. Так грань между нижним и верхним силуром, составлявшими доныне два отдела одной и той же системы, в действительности повидимому имеет гораздо большее значение, соответствуя моменту сильного изменения физико-географических условий, моменту напряжения горообразовательной силы, изменению в распределении суши и моря, вымиранию крупных групп животного царства и появлению других групп.

Таким образом эта грань будет вероятно считаться за грань не только между двумя системами, но даже группами, так что лишь верхний силур может быть отнесен к палеозойской группе, а нижний естественно объеди-

нить хотя бы с частью археозойской группы. Наиболее естественными подразделениями осадочных образований, в отношении которых особенно ясна их биологическая обоснованность, являются вероятно, с одной стороны, все-таки группы, с другой — мельчайшие подразделения, т. е. зоны.

**Древнейшая из ископаемых фаун.** Древнейшая из существовавших на земле фаун, каковою является протерозойская, представляет большой интерес для теории развития.

Эта фауна должна представлять, так сказать, корни мира организмов, его древнейших прародителей. Принимая теорию развития в широком смысле,— как учение, выводящее все живое из одного корня, из простейших одноклеточных живых существ, — мы в праве ожидать, что древнейшие ископаемые фауны состоят если не из простейших животных, в большинстве не сохраняющихся в ископаемом состоянии, то из низкоорганизованных существ, не представляющих притом большого разнообразия.

К сожалению, осадочные образования протерозойской группы содержат лишь редкие и проблематичные остатки организмов.

Вследствие древнего возраста этих осадочных образований они часто подвергались сильному давлению при горообразовательных процессах; давление частью непосредственно разрушало остатки организмов, частью действовало разрушающе, превращаясь в теплоту, так что не только исчезли остатки организмов, заключавшиеся в археозойских осадочных породах, но последние приняли в некоторых случаях необычный для осадочных образований вид.

Обломочный материал — частицы глины, песка и т. п. — под действием жара превратился в кристаллический; вместо упомянутых частиц возникли кристаллические элементы кварца, роговой обманки и др.

Подобное изменение осадочных пород могло происходить кроме того в результате химического изменения осадочных пород. Древние осадочные породы отлагались на еще тонкой земной коре; эта кора вследствие своей тонкости подвергалась частым изломам, например вследствие извержений, и представляла выход газам, содержащимся в раскаленном ядре земли.

Газообразные, щелочные, борные, фтористые и т. п. соединения, действуя на осадочные породы, изменяли их составные части, превращая в кристаллические силикаты: полевые шпаты, слюды, амфиболы, пироксены.

Вследствие этого первая часть истории развития органического мира быть может никогда не будет написана палеонтологами; генеалогическое древо жизни скрыто от ведения палеонтологии в своей нижней части. Самое большее, чего мы можем ожидать, это то, что ветви животного и растительного царств, разошедшиеся в стороны к настоящему времени, окажутся все более сходящимися при удалении в глубь времен и менее отличными одна от другой.

Древнейшая палеозойская, кембрийская фауна содержит представителей всех типов животного царства, за исключением позвоночных, т. е. в ней находятся простейшие, кишечнополостные, черви, членистоногие, моллюски и моллюскообразные, иглокожие. Даже позвоночные могли быть в этой фауне и не сохраниться, будучи низкоорганизованными и не имея костного скелета, а лишь хрящевой.

Таким образом типы обособились от общего корня еще в докембрийское время, и надо сказать, что времени для этого обособления было достаточно,

так как геологи считают возможным, что продолжительность археозойской эры превосходила все последующие, вместе взятые.

**Генеалогическое древо животного царства.** Когда и каким образом зародилась жизнь на земле? Земля прошла в своем развитии стадию звезды когда на поверхности ее не было твердой коры, а была расплавленная раскаленная масса. В это время, конечно, жизни на земле не могло существовать, так как живые существа не выносят температуру выше 89° С. Когда температура земного шара понизилась настолько, что на нем образовалась твердая кора, температура последней сначала могла измеряться сотнями градусов, так как это был настоящий накаленный шлак, и жизнь не могла существовать и в это время. Лишь при таком охлаждении земной коры, когда водяные пары, насыщавшие атмосферу, смогли сгуститься и образовать океан, стало возможным зарождение жизни, может быть в еще очень горячей воде. Тело организмов состоит из химических соединений тех же химических элементов, которые находятся в свободном или соединенном состоянии в неорганической природе. Развитие происходит не только в органическом мире, но и в неорганическом веществе, и естественно предполагать, что неорганическое вещество в некоторый отдаленный период истории земли превратилось в живое вещество. Возможно, что это произошло при условиях, в настоящее время не существующих в природе, но таких, которые были в первое время существования океана, в котором, вероятно, и зародилась жизнь в ее простейших формах. Простейшие организмы, наблюдаемые в настоящее время, — это бактерии, но современная наука считает, что есть еще более малые организмы, отличающиеся от бактерий тем, что они неразличимы в наших микроскопах и проходят через всякие фильтры, так что очищенные от бактерий жидкости могут быть источником происхождения некоторых болезней. Вероятно древнейшие организмы, зародившиеся в море, были бесскелетны и были без раковин; скелеты и раковины развились позже, когда организмы, жившие первоначально в открытом море, населили прибрежную полосу моря (сначала море могло быть безбрежным), где подвергались действию прибоя. Только такие, снабженные твердыми частями организмы могли сохраняться в ископаемом состоянии.

Предполагая, что органический мир развивался от простого к сложному, как это предполагает теория развития, естественно считать в корне древа жизни простейших одноклеточных животных (*Protozoa*) или даже еще более просто организованных существ, которых может быть трудно отнести определенно к животным или растениям и которых иногда обособляют в группу протистов (*Protista*). Из них в одном направлении вышли растения (*Plantae*) и в другом — *Protozoa*. Из последних, как показано на прилагаемом генеалогическом древе (рис. 8), вышли высшие многоклеточные животные — *Metazoa* в виде их наиболее низко организованной группы — кишечнополостных, *Coelenterata*. Вернее из простейших вышли, независимо одна от другой, две группы многоклеточных животных — кишечнополостные и губки; последние не имеют такого значения, как первые, так как не дали происхождения никакой другой группе, а кишечнополостные являются прародителями всех остальных *Metazoa*. Тело кишечнополостных имеет вид мешка с одним отверстием, ведущим внутрь его, и с двуслойной стенкой, состоящей из двух слоев клеток, исполняющих разные функции — наружный слой чувствующий,

внутренний имеет функции пищеварения и размножения. К кишечнополостным принадлежат такие более или менее общеизвестные животные, как гидра и актинии, медузы и кораллы. Кишечнополостные названы так

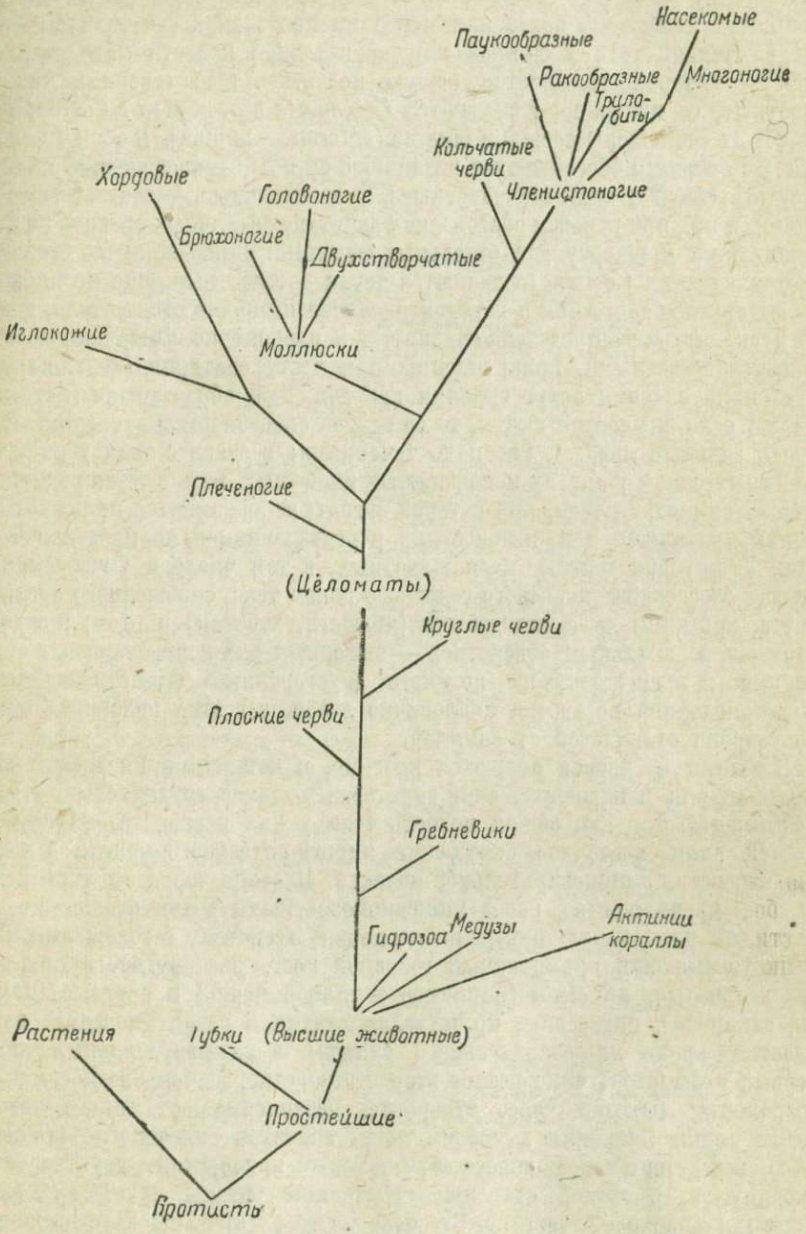



Рис. 8. Генеалогическое древо развития животного царства.

потому, что у них имеется лишь одна полость тела, прежде всего служащая для пищеварения, так что стенка тела является и стенкой пищеварительной полости. У всех высших животных пищеварительная полость обособляется от остальной части внутренней полости тела, имея свою собственную стенку (кишка, а на еще более высокой ступени и желудок) и занимая положение более или менее по продольной оси тела. При этом между стенкой тела и стенкой пищеварительной полости находится еще полость, которая называется общею полостью тела (coelom), так что животные, ее имеющие, называются *Coelomata* в отличие от *Coelenterata*, у которых совмещены coelom и enteron (enteron — кишка). В общей полости тела у *Coelomata* обособляются различные органы, — кровеносной системы (отсутствующей у кишечнополостных), выделительные, — соответствующие почкам, и пр., при каковом обособлении действие различных органов не перекрещивается к ущербу для отдельных функций. Наиболее низко стоящими представителями *Coelomata* являются черви — животные, еще не имеющие особых органов движения и передвигающиеся извивами стенки тела, в которой мускулатура распределена сравнительно равномерно. Кишечнополостные являются животными, прикрепленными к месту обитания (кораллы), или и без прикрепления ведут сидячий неподвижный образ жизни (актинии), или же если и передвигаются, то со слабой способностью движения, переносясь главным образом пассивно течениями; в связи с этим у кишечнополостных, как и у других неподвижных животных, развивается радиально-лучевая симметрия тела, при которой органы располагаются по нескольким линиям, радиусам или плоскостям, пересекающимся по продольной оси тела. У активно двигающихся животных, в том числе и у червей, происходит обособление переднего головного конца тела, снабженного органами чувств, органами хватания добычи (челюсти, хоботки) и ртом, и заднего, снабженного анальным отверстием — выходным для непереваримых остатков пищи; тело животного получает двустороннюю симметрию, причем правая половина построена аналогично левой, а в этих половинах брюшная сторона отличается от спинной.

Низшими из червей являются плоские, к которым принадлежат хищные планарии и паразитический солитер. Их даже затруднительно отнести к *Coelomata*, так как общая полость тела у них неразвита, на ее месте имеется лишь клеточное окружение пищеварительного канала и только одно отверстие в пищеварительной полости. Плоские черви все-таки имеют большое преимущество перед кишечнополостными в том отношении, что имеют так называемую центральную нервную систему с головными нервными узлами или примитивный головной мозг. Две другие группы червей, кольчатые, *Annelida* (например земляной червь) и круглые (например, аскарида), интересны, представляя стадии в развитии в теле новых полостей, кроме пищеварительного канала, а пищеварительный канал, впервые у *Metazoa*, приобретает второе отверстие, заднепроходное, так что экскременты выходят через отверстие, независимое от того, в которое входит пища. Близкими к червям могут считаться плеченогие (*Brachiopoda*), вследствие неподвижного образа жизни приобретшие двустворчатую раковину, и, с другой стороны, утратившие органы чувств (например зрения) и анальное отверстие. Это боковая деградировавшая ветвь червей. Иглокожие, судя по их личинкам, сродни червям; более примитивные из них неподвижны, прикреплены, у них развивается радиальная пятилучевая

симметрия; в связи с неспособностью перемещения питаются пассивно, поглощая питательные частицы, приносимые в рот входящим в него током воды. В родстве с ними может быть, по мнению некоторых исследователей, находятся позвоночные животные, по мнению других — стоящие в ближайшем родстве с кольчатыми червями, а по мнению третьих — с ракообразными или паукообразными. Из червей вышли моллюски или мягкотелые, разнообразные по строению, низшие из них еще червеобразные, высшие — головоногие (осьминоги, каракатицы), отличающиеся сильным развитием органов чувств, органов движения и большой величиной. Все моллюски имеют орган движения — находящуюся на брюшной стороне подошвообразную мускулистую ногу, претерпевающую разные видоизменения в различных классах их, вышедших независимо из общего корня. Двустворчатые пластинчатожаберные имеют способность лишь слабого движения или вовсе не двигаются, прирастая, в связи с чем у них деградированы органы чувств, челюстной аппарат, и они питаются пассивно, подобно брахиоподам и прикрепленным иглокожим. Из червей высшими являются кольчатые черви, тело которых впервые представляет членистость или сегментацию. Сегментация тела является важной особенностью. Тело состоит из целого ряда члеников или сегментов, каждый из которых сходен с остальными. Таким образом область туловища в известном смысле повторяется несколько раз. Такая сегментация называется метамерией. Она дает, во-первых, преимущество возрастания величины животного, во-вторых, при ней получается разделение труда и в связи с этим изменения в различных отделах тела. Первоначально сегменты однородны и снабжены на брюшной стороне одинаковыми парными придатками, служащими для движения. У кольчатых червей эти придатки являются просто в виде мясистых выростов, бугорков, снабженных на конце пучком щетинок; упираясь последними в почву (дно моря), животное двигается. От кольчатых червей происходят членистоногие, у которых из ножных бугорков развиваются ноги, членистые и покрытые панцырем, состоящим из различной пропорции хитина (рогоподобного вещества) и солей кальция. Снабженные суставами ноги дают возможность более сложных движений тела, чем у червей. Конечности, сначала имеющиеся на всех члениках тела и однородные (многоножки, трилобиты), изменяются, так что на голове, которая состоит из нескольких слитых вместе сегментов, превращаются в органы чувств (сяжки) и челюсти. В туловище они являются ходными или плавательными ногами и несут органы дыхания (жабры) и пр. Из водных членистоногих наиболее преуспевающими являются ракообразные, немногие из них, как крабы, способны выходить на сушу, но такие членистоногие, как насекомые, многоножки, жуки и скорпионы, являются главным образом обитателями суши, и типичными обитателями, причем особенно преуспевают насекомые.

Хотя немногие *Protozoa* и все земляные черви живут в земле и некоторые плоские черви и пиявки являются наземными, членистоногие, не считая моллюсков и позвоночных, являются впервые типом, в котором освобождение от водной жизни произошло в большинстве классов. Присутствие наружного скелета, панцыря, делает затруднительным большое увеличение размеров. Для роста членистоногие должны менять, периодически сбрасывать панцырь и образовывать после возрастания размеров тела новый панцырь, затрачивая на это много времени и материала. От этих неудобств

свободны позвоночные, у которых имеется внутренний хрящевой или костяной скелет, служащий опорой для мускулов в их действии. При этом рост тела становится непрерывным, а размеры его могут становиться такими большими, как ни у каких других животных.

**Изменения и процесс окаменения остатков организмов в ископаемом состоянии.** Возможность сохранения остатков организмов в ископаемом состоянии бывает различна, как это уже было отчасти выяснено выше. Эта возможность и род сохранения находятся в зависимости также от первоначальных особенностей строения организма и от породы, в которой заключены остатки организмов. В редких случаях организм сохраняется вполне, даже с мягкими бесскелетными частями, как сохранились, например, мамонты и носороги во льдах Сибири.

В громадном большинстве случаев органическое вещество истлевает вполне или разлагается, обугливаясь, как это бывает с так называемым хитиновым веществом некоторых животных и иногда с органическим веществом растений. Таким образом получаются обугленные ископаемые остатки, нередко хорошо сохраняющие первоначальную форму органов и даже микроскопическое строение.

Даже в остатках, представляющих твердые части, — раковины, кости — в этих частях не только разрушается органическое вещество, но изменяется и неорганическое. Так, часто входящий в состав скелетов углекислый кальций растворяется в воде, содержащей углекислый газ. Если остатки заключены в водопроницаемой породе (пески, песчаники), то просачивающиеся через нее воды извлекают известковистые частицы из раковин и костей, последние становятся менее плотными по строению и наконец даже рассыпаются.

Бывает однако, что процесс выноса минеральных частиц из твердых частей ископаемого компенсируется процессом осаждения в нем минеральных частиц, приносимых в растворенном состоянии извне. Таким образом первоначальное вещество твердых остатков организмов может совершенно замениться другим веществом, причем первоначальное строение скелетного вещества может сохраниться. Так встречаются в ископаемом состоянии деревья, представляющие совершенно такие же клетки и сосуды, как живое растение, но стенки этих клеток и сосудов образованы кремнеземом вместо первоначальной клетчатки. Это является примером собственно о к а м е н е н и я ископаемых остатков.

Если ископаемые остатки растворяются водами, циркулирующими в породе, то при достаточной прочности последней в ней образуется пустота на месте раковины, кости и т. п.

Эта пустота, стенки которой, например, представляют отпечатки наружной и внутренней поверхности раковины, исследователем может быть заполнена гипсом, серой, воском и т. п., так что получится воспроизведение тела, первоначально занимавшего пустоту. Иногда пустота заполняется осадками из минеральных растворов, проникающих в нее, так что получаются естественные слепки скелетных частей, не представляющие их первоначального микроскопического строения.

Выполнение породой внутренности раковины представляет так называемое в н у т р е н н е е я д р о.

Ископаемые остатки организмов, разрушившись растворением, могут совершенно исчезнуть из окружающей породы, а на месте их может

образоваться минеральное выполнение пустоты, представляющее отпечаток лишь наружной поверхности ископаемых остатков; это будет так называемое внешнее ядро.

**Историческое развитие палеонтологии.** В истории развития палеонтологии можно различать три периода: древний — период более или менее фантастических вымыслов, средний — период описательного направления и новый — период эволюционных идей.

Древний мир, с его наклонностью к спекулятивному, умозрительному рассмотрению природы, дал очень мало даже для одного только понимания происхождения ископаемых остатков организмов. Ископаемые были известны Ксенофану, Геродоту, Страбону, Аристотелю.

Арабская наука средних веков применила учение Аристотеля о происхождении низших организмов самозарождением из сырого прогретого ила к вопросу о происхождении «окаменелостей».

Мнение это, высказанное арабским врачом Авиценной (980—1037), было воспринято средневековой Европой и повторяемо еще двести лет спустя, когда принимали существование в земле пластической или образовательной силы (vis plastica или virtus formativa), но допускали, что животные и растения могут окаменевать в таких местах, где есть окаменяющая сила. Некоторые считали окаменелости за фигурные камни (lapides figurati), подобные кристаллам, сталактитам и конкрециям, за lusus naturae, игру природы, по прихоти которой минеральные образования вылились в форму растений и животных.

Но, начиная с эпохи возрождения наук и искусств, верное понимание ископаемых остатков животных и растений проявляется все более часто.

В этом отношении еще на границе XV и XVI столетий надо отметить знаменитого художника Леонардо да-Винчи.

Когда нелепые фантастические представления стали отступать на задний план, предстояло освободиться от возникшего под влиянием религиозных представлений мнения, что окаменелости суть остатки «допотопных» животных. Против этого мнения еще в 1517 г. привел серьезные соображения итальянец Фракасторо.

В науке мнение о происхождении окаменелостей вследствие потопа существовало еще около 100 лет тому назад. Серьезный удар такому происхождению окаменелостей был нанесен выяснением того, что в различные периоды на земле существовали различные животные и растения, и что нынешнее население земли принадлежит только последнему периоду и явилось на смену целому ряду вымерших растений и животных.

Ученым, установившим, что в разные времена на земле существовало различное животное население, является знаменитый Кювье (1769—1831).

По складу своего ума, систематизирующего и классифицирующего, с успехом работающего лишь среди конкретных явлений, Кювье не был склонен к обобщениям, требующим полета фантазии; он был сторонником мнения о неизменяемости животных и растений. Научная палеонтология, так же как сравнительная анатомия, созданы им, причем палеонтология получила описательно-морфологическое направление.

Третий период, эволюционный, в истории палеонтологии возник после утверждения теории эволюции Дарвином (1859).

Первые применения теории эволюции к палеонтологии были даны в Европе Гильгендорфом (1866), описавшим ряд постепенно изменявшихся

раковин *Planorbis* из третичных отложений Штейнгейма в Вюртемберге. Но подобно тому как работы Кювье над позвоночными создали в публике большую славу палеонтологии, чем одновременные и весьма ценные работы Ламарка над беспозвоночными, точно так же первыми палеонтологическими работами эволюционного характера, обратившими на себя большое внимание, были работы по ископаемым позвоночным. Это были работы В. О. Ковалевского по ископаемым копытным, давшие образец соединения детального фактического изучения с теорией.

Кроме Кювье и Ковалевского, отмечающих этапы в истории развития науки, нельзя не упомянуть ученых, много сделавших в науке по раз уже принятому ею направлению. По позвоночным особенно значительны труды Гольдфусса, Иегера, Германа фон-Мейера, Фрааса и Иекеля в Германии, Пандера в России, Агассица в Швейцарии, Долло в Бельгии, Ричарда Оуэна в Англии, Копа, Марша и Осборна в Америке. По беспозвоночным выдающиеся труды оставили Деге и Мильн-Эдвардс во Франции, Бейрих в Германии, Иохим Барранд и Неймайр в Австрии, Давидсон в Англии, Уолькотт в США.

Работы по палеонтологии, печатаются государственными геологическими учреждениями и в геологических журналах, а также в специально палеонтологических изданиях английского Палеонтографического общества и недавно возникших немецкого, американского и Государственного всероссийского палеонтологических обществ.

Последняя сводка палеонтологического материала была сделана мюнхенским профессором Циттелем после семнадцати лет напряженной работы в его четырехтомном труде «Handbuch der Palaeontologie», законченном в 1893 г. Сокращение этого значительно устаревшего в настоящее время труда, представляющего наиболее полное руководство палеонтологии, имеется под названием «Grundzüge der Palaeontologie», перерабатывается и выходит все новыми изданиями. В русском переводе, с дополнениями и изменениями русских ученых, первая часть этого руководства (беспозвоночные) издана в 1934 г. под названием «Основы палеонтологии» и между прочим содержит дополнительную статью «Пути и этапы палеонтологии», где рассмотрение ведется с точки зрения диалектического метода. Эта книга содержит в изобилии указания на литературу по палеонтологии.

Из более подробных русских курсов укажем на курс М. В. Павловой. — Палеозоология. 1927 г., Д. И. Иловайского, 1934 г. — Руководство по палеозоологии беспозвоночных и А. Н. Криштофовича. — Курс палеоботаники, 1934.

По так называемой палеобиологии, изучающей главным образом организацию ископаемых форм в соответствии с внешними условиями, а следовательно и с образом жизни, поскольку он определяется этими условиями, существует обширное сочинение Dacqué. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. 1921.

До сих пор не утратили значения, но имеются в продаже лишь у букинистов, курсы И. И. Лагузена, 1897 г. и А. А. Борисяка, 1905 г.

Упомянем еще, что в Ленинграде существует Всероссийское Палеонтологическое общество, в «Ежегоднике» которого рассматриваются и общие вопросы, а также даются рефераты новинок палеонтологической литературы.

# I тип. Простейшие. Protozoa[1]

Простейшие, соответственно названию типа, являются элементарными организмами. Тело простейших представляет комочек студенистого вещества — протоплазмы, состоящего главным образом из белковых веществ. В теле простейших существует ядро (рис. 9), обособленная часть протоплазмы особого строения и свойств, являющаяся важною составною частью тела простейшаго. Ядро всегда принимает участие в процессе размножения; бывает и несколько ядер. Затем у простейших существует нередко оболочка тела, кутикула, выделяемая протоплазмою на ее поверхности или являющаяся в результате изменения поверхностного слоя протоплазмы. Частицы протоплазмы в теле простейшего находятся в движении, следствием которого может быть перемещение тела, как совокупности двигающихся частиц, с одного места на другое. При передвижении более примитивных из простейших, например амёбы, протоплазма дает пальцевидные выросты тела, появляющиеся и исчезающие на любом месте, притом так, что появление выроста на одном месте тела влечет за собою убыль соответствующего объема протоплазмы на другом месте. Выросты называются ложноножками (псевдоподиями).

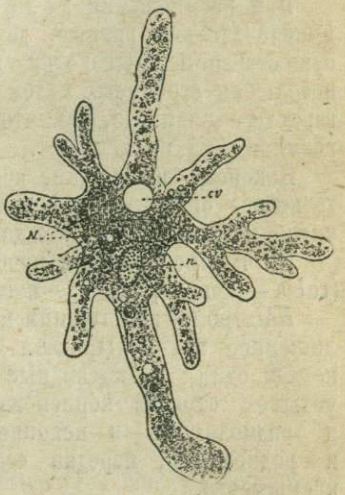



Рис. 9. Голая *Amoeba*.
*n* — ядро, *cv* — вакуоля, *N* — пищевые скопления.

Ложноножки облекают своею массою посторонние тела, встречающиеся на пути животного, причем захваченные органические тела претерпевают химические изменения вследствие действия на них протоплазмы амёбы, а продукты, получающиеся из них в растворенном состоянии в этих процессах, усваиваются амёбою и перерабатываются в частицы протоплазматического тела.

Так происходит процесс питания.

Питание восполняет убыль вещества тела, возникающую вследствие

[1] Protos — первый, zoon — животное.

окисления этого вещества кислородом окружающей среды. При этом процессе окисления — дыхания — получаются жидкие и газообразные продукты, являющиеся по составу более простыми сравнительно с протоплазмою. Продукты окисления организма выделяются из него во внешнюю среду или на всей поверхности тела или через посредство особых полостей, периодически возникающих в нем, расширяющихся и затем сжимающихся до исчезновения. Такой орган выделения называется вакуолей.

В процессах окисления протоплазмы выделяется теплота, затрачиваемая организмом на движение частиц протоплазмы в массе тела и в связи с этим, на передвижение последнего, на действие вакуоли.

Более высокая организация у простейших (инфузорий) выражается присутствием в оболочке более определенных отверстий для принятия пищи и удаления неусвоенных остатков ее, развитием постоянных органов движения, в виде ресничек или жгутов, колеблющихся вследствие попеременного сжатия то одного бока реснички, то противоположного. Усложнение организации выражается также образованием раковины или скелета.

Вследствие питания происходит до известного предела рост животного и затем размножение.

При размножении делением родительский организм делится на два, приблизительно равные, дочерние организма, теряя свое индивидуальное существование. При почковании от родительского организма отделяется небольшая его часть, путем самостоятельного роста достигающая размеров взрослого индивида, так что индивидуальность родителя при этом способе размножения не исчезает.

Наконец размножение образованием спор представляет деление родительского организма в короткий промежуток времени на значительное число мелких частей, каждая из которых дает происхождение новой особи.

Из четырех классов простейших [1] лишь один, корненожек, *Rhizopoda* (rhiza — корень, podos — нога), встречается в виде ископаемых.

*Rhizopoda*, простейшим представителем которых является амёба, имеют лишенное кутикулы, хотя иногда снабженное раковиною тело, дающее псевдоподии, пальцевидные у амёб, нитевидные у фораминифер. Из четырех отрядов корненожек — амёбоидных, фораминифер, солнечников и радиолярий — в ископаемом состоянии сохраняются фораминиферы и радиолярии, изредка солнечники (в случае наличности скелета из кремнезема).

## Класс I. Корненожки. *Rhizopoda*

### Отряд 1. *Фораминиферы, Foraminifera*

Существенною особенностью фораминифер (foramen — дыра, отверстие, fero — несу) является кроме формы псевдоподий постоянное присутствие раковины.

Последняя не всегда полностью включает протоплазматическое тело, часть протоплазмы иногда выступает на поверхность раковины, облекая ее слоем, дающим псевдоподии, так что раковина является заключенной

[1] Корненожки, жгутиковые, споровики и инфузории.

среди протоплазмы. Иногда протоплазма, содержащаяся внутри раковины, высылает псевдоподии наружу через поры стенок раковины (рис. 11), в случае отсутствия пор внутренность раковины сообщается с наружной средой исключительно через устье или апертуру раковины (рис. 10) существующее, хотя не всегда, и в случае наличности пор.

Нет сомнения, что покрытые раковиною формы произошли от голых амёбообразных форм, стремившихся отделением наружных покровов защитить себя от неблагоприятных внешних влияний.

Такие покровы первоначально могли быть представлены просто наружным слоем протоплазмы, более плотным, чем внутренняя масса ее, как это бывает у многих амёб (см. рис. 9).

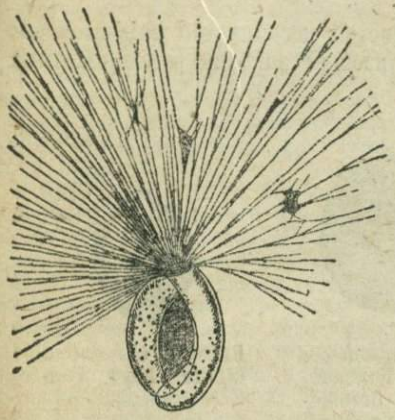


Рис. 10. *Miliola* (ныне живущая) с псевдоподиями, выходящими лишь из устья. В самой внутренней камере видно ядро.

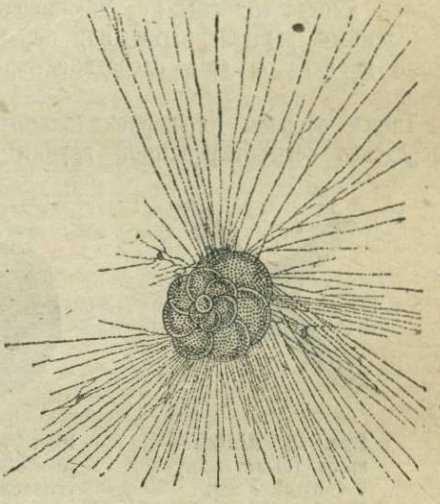


Рис. 11. *Rotalia* (ныне живущая) с псевдоподиями, выходящими из многочисленных пор. $^{14}/_{1}$.

Одною из дальнейших стадий усовершенствования оболочки является то состояние ее, когда она образуется из песчинок, приклеенных к телу и сцементированных более или менее плотным выделением органического вещества (сем. *Rhabdamminidae*).

При степени плотности цемента, не позволяющей первоначально шаровидной или эллипсоидальной раковине увеличиваться в размерах растяжением, это увеличение происходило наращиванием раковины при ее устье. Простейшею формою раковины, получающеюся при таком наращивании, будет трубчатая.

Таким образом возникли цилиндрические трубки, как иногда у *Rhabdammina* (rhabdos — палка).

Если первоначальная раковина имела несколько устьев, то от нее исходило несколько цилиндрических трубок, образуя, например, крестовину (рис. 12).

Образование раковин в виде цилиндрических трубок представляет не-

удобства, во-первых подвергая трубки, при увеличении их длины, легкой возможности излома под действием внешней силы, во-вторых потому, что вытянутые в длину трубки сильно затрудняют движение животного. Выгоднее иметь более компактную раковину. Вследствие этого возникли формы с трубчатою раковиною, свернутою неправильно, клубкообразно (рис. 13; *Ammodiscus* — *от некоторого сходства с* рогами Аммона, египетского Зевса, discus — диск) или в правильную плоскую спираль с прилегающими один к другому оборотами трубки.

Так шло развитие однокамерных раковин, не подразделенных внутри перегородками на отделы, камеры.

У однокамерных раковин, имеющих вытянутую трубчатую форму, бывают иногда заметны получающиеся от времени до времени перехваты, разделенные равномерными или неравномерными промежутками. Образование перехватов есть следствие периодической приостановки роста раковины.

Таким образом от первоначально простой песчанистой трубки через посредство сегментированной трубки произошли наконец раковины типа

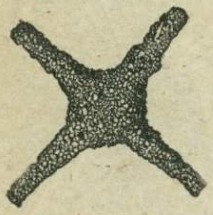


Рис. 12. *Rhabdammina* (ныне живущая). Увел.



Рис. 13. *Ammodiscus gordialis*. Каменноугольные отложения. Англия. $^{25}/_{1}$.



Рис. 14. *Glandulina inflata*. Юра. Германия.

*Nodosinella* (nodosus — узловатый) (см. рис. 17 и 18), разделенные на камеры. Раковины этого типа однако непрочны, в особенности благодаря существованию перехватов, вследствие чего должны были возникнуть более прочные формы раковин.

Это произошло различно. В одних случаях новые камеры становились теснее сдвинутыми, не будучи насажены на самое устье предшествующих камер, но соприкасаясь с ними по окружности значительного радиуса, как, например, у *Glandulina* (рис. 14, glandulus — имеющий ядра).

В других случаях трубчатая с перегородками раковина становилась прочнее вследствие свивания трубки в спираль плоскую или коническую — *Cristellaria* (см. рис. 23; cristella — гребешок), навивания по меридианам эллипсоида — *Quinqueloculina* (см. рис. 27; quinque — пять, loculus — ящичек с перегородками), иногда вследствие расположения камер в два-три ряда, примыкающие один к другому — *Textularia* (см. рис. 19; textilis — плетеный) и т. д.

Можно ожидать, что онтогения фораминифер будет представлять данные, свидетельствующие об указанном филогенетическом развитии. Действительно встречаются раковины фораминифер, так называемые биморфные, представляющие в ранней стадии раковину одного типа, перехо-

дящую под конец роста в раковину другого типа; встречаются также раковины триморфные. Но обратно общему правилу прогрессивный и филогенетически более поздний тип воспроизводится в биморфных формах в начальных стадиях раковины, а первичный тип — в конечной ее части; Мы имеем здесь в онтогении дело с ценогенетической перестановкой стадии развития.

Если у высших животных трудно выяснить при сложности их организма, чем объясняется, например, ценогенетическая перестановка в развитии chorda dorsalis и первой системы у позвоночных (см. стр. 22), то у фораминифер указанная перестановка стадий онтогении вероятно происходит под действием естественного отбора. У фораминифер вещество раковины вырабатывается не одной лишь поверхностью тела, как у высших животных, но всею массою тела; у молодого, малых размеров, индивидуума отношение массы тела к его поверхности (т. е. и к поверхности отлагаемой раковины) относительно менее, чем у взрослого животного, так как при росте размеров тела объем его *увеличивается пропорционально* кубу, а поверхность — пропорционально лишь квадрату этих размеров. Из этого ясно, что раковина, которую может выработать маленькое животное, будет непропорционально тонка по сравнению с толщиною ее у взрослого индивидуума. Следовательно для молодой раковины *особенно ценны форма или строение*, повышающие ее прочность. Животное в силу наследственности не может освободиться от воспроизведения в своей онтогении хотя бы некоторых черт предков. Но в то же время организм вырабатывает способность переживать прародительское состояние не соответственно ходу филогенетической истории, не в своей молодости, а позже, если такая перестановка для него выгодна.

Изложенная теория соотношений онтогении и филогении у фораминифер, принадлежащая германскому зоологу Румблеру, подверглась критике со стороны австрийского палеонтолога Шуберта. Шуберт указывает, что прежде всего нельзя принимать для фораминифер ценогенетическую перевернутость *биогенетического* закона; если есть, например, представители *Frondicularia* (см. стр. 44) с *Nodosaria*-образными конечными камерами (род *Amphimorphina*), то бывают и *Nodosaria* с *Frondicularia*-образными конечными камерами (*Stafia*). Затем, спрашивает Шуберт, почему род *Nodosaria* с его невыгодной с механической точки зрения раковиной сохранился от силура доныне и даже имеет особенно значительное распространение в позднейших отложениях? Наконец, роды фораминифер в широкой степени являются полифилетичными, так что, например, судя по начальной части двуформенной раковины, род *Textularia* может происходить и от *Textulariidae* с трехрядным расположением камер (*Gaudryina*), и от плоско-спиральных фораминифер (*Spiroplecta*), и от конически-спиральных роталоидных (*Pseudotextularia*). Шуберт приводит факты, указывающие, что конечная часть *Nodosaria*-образной формы отличается по своему внутреннему устройству (положение устий в последовательных камерах относительно друг друга) от, так сказать, нормальных нодозарий. Надо сказать, что *при простоте* организации мягкого тела простейших возможно появление сходных форм в разное время, как новообразований, независимо одни от других развивавшихся.

Тип *Nodosaria* был достигнут, исходя по крайней мере восемь раз от различных предков. Раковины с неправильным *в беспорядке расположением* камер встречаются при прирастании фораминифер к субстрату, как у *Planorbulina*, *Carpenteria*, *Polymorphina*. Спирально свернутые раковины получаются при расположении устья не по оси трубки. Большая или малая длина камер зависит от степени вязкость протоплазмы, камера *бывает мала при* слабо вязкой протоплазме (например, у *Glandulina*).

Некоторые многокамерные фораминиферы представляют так называемый д и м о р ф и з м, т. е. являются в двух формах, различающихся величиною первой, начальной по образованию камеры, которая бывает маленькая у одних форм, микросферических, и большая у других, мегалосферических. Эти формы соответствуют чередованию поколений в жизненном цикле, где микросферические формы размножаются *бесполым путем*, а мегалосферические — с образованием половых элементов, гамет.

Смежные камеры раковин фораминифер сообщаются через отверстия,

существующие в перегородках и бывшие в свое время устьями раковины. Мягкое тело животного выполняет всю внутренность раковины.

Кроме формы раковины важные признаки отличия — состав вещества стенок и микроструктура раковины фораминифер.

Бывают *псевдохитиновые* (из вещества, подобного роговому) обыкновенно однокамерные раковины с плотными стенками, представляющие одно лишь отверстие — устье. *Песчаные* раковины состоят из песчинок, взятых извне, кварцевых, известковистых, песчинок вулканического происхождения, раковинок фораминифер и т. п.; эти песчинки связаны псевдохитиновым или по преимуществу неорганическим — кремнеземистым, известковистым — цементом, выделяемым организмом. Стенки таких раковин или совершенно плотны, и сообщение животного с наружной средой происходит через устье, или пронизаны каналами, рассеянными на поверхности раковины, через которые выходят наружу псевдоподии.

Наконец *известковистые* раковины встречаются у большинства фораминифер, образованы углекислым кальцием, пропитывающим псевдохитиновую основу. Эти раковины также бывают пористыми или лишенными пор в стенках, в зависимости от существования или отсутствия вышеупомянутых каналов для выхода псевдоподий; поры являются отверстиями этих каналов. Пористые известковистые раковины отличаются стекловатым характером — стекловатым по блеску, более или менее полной бесцветности и прозрачности. Известковистые раковины без пор мелоподобно или фарфоровидно белы и непрозрачны.

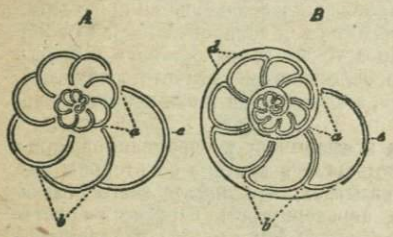



Рис. 15. *A* — сечение фораминиферы, у которой каждая перегородка состоит из одной пластинки; *B* — у которой перегородка состоит из двух пластинок. Увел.

*a* — соединительные отверстия между камерами; *b* — перегородки; *c* — передняя стенка последней камеры; *d* — дополнительный скелет.

Некоторые части известковистых пористых раковин у известковых родов бывают все-таки лишены пор. Эта особенность встречается лишь в высших типах раковин фораминифер и главнейше в таких, у которых перегородки являются двойными (рис. 15, *B*), т. е. у которых камеры имеют совершенно самостоятельные стенки.

Части, лишенные поровых каналов, образованы вторичными отложениями известковистого вещества. Эти отложения находятся на наружной поверхности раковины, заполняя бороздки, соответствующие внутренним перегородкам, и серединные наружные углубления, лежащие в спирально-свернутых формах с обеих сторон раковины по оси навивания (такое углубление называется пупком — umbo). Вторичные отложения извести иногда покрывают раковину толстым слоем снаружи или образуют в раковине внутренние столбики, увеличивая таким образом ее прочность. Эти вторичные отложения представляют так называемый *дополнительный* или *промежуточный скелет* и обыкновенно пронизаны системой *интерсептальных каналов*; последние иногда сообщаются с системой обыкновенных порозых каналов.

Псевдохитиновые раковины характерны для пресноводных фораминифер. Это является особенно очевидным при происходящем иногда переходе

фораминифер от жизни в морской воде в солоноватую или пресную, когда известковистые раковины лишаются извести, заменяясь псевдохитиновыми, например, у *Polystomella*. Песчаные раковины встречаются исключительно в придонной фауне, а в планктоне поверхности моря исключительно пористые известковистые. У рода *Miliola* в прибрежной фации раковины известковистые, в солоноватых водах — псевдохитиновые, на морском дне на больших глубинах — песчанистые. Наличность дополнительного скелета свойственна бентонным формам.

### Подотряд I. Однокамерные. **Monothalamia**

Сем. Rhabdamminidae. Раковина хитиновая или состоящая из песчинок обыкновенно значительной величины; однокамерная, часто разветвляющаяся раковина иногда сегментирована пережимами, но никогда не разделена на камеры; она покрыта нечастыми и неправильно расположенными порами. Роды: *Saccammina* (saccos — мешок) с шаровидной раковиной (рис. 16). Карбон — ныне. *Rhabdammina* (см. рис. 12) с раковиной или в виде прямолинейной цилиндрической трубки или лучисто- или неправильно-разветвляющейся. Юра — ныне.



Рис. 16. *Saccammina* (ныне живущая). Стенка раковины изломана с одного бока. $^6/_1$.

### Подотряд II. Многокамерные. **Polythalamia**

Сем. Nodosinellidae. Раковина песчанистая или более или менее известковистая. Пористая или без пор; многокамерная, состоящая из прямолинейного или лишь немного согнутого ряда камер. Вероятные предки всех высших фораминифер.

*Nodosinella* (рис. 17, 18). Каменноугольные отложения — мел.

Сем. Textulariidae. Раковины песчанистые, известковисто-песчанистые или чисто известковистые, большею частью пористые, редко без пор. Камеры расположены, чередуясь, в двух или трех рядах.

*Textularia*. Камеры расположены, чередуясь, в двух рядах; апертура или представляет щель при основании конечной стенки последней камеры (рис. 19), или заменена несколькими небольшими отверстиями ситовидно продырявленной конечной стенки. Кембрий — ныне.

*Bigenerina* (рис. 20; bi — два, genus — род). Раковина двуформенная (биморфная); ранние камеры расположены как у текстулярий, позднейшие — в одном прямолинейном ряду как у *Nodosinella*. Карбон — ныне.

Строение раковины у *Textularia* и *Bigenerina* представляет некоторые оригинальные особенности; она состоит из наружного грубопористого слоя, состоящего из песчинок, связанных цементом, известковистого или кремнеземистого, и прозрачного внутреннего известковистого слоя, прорезанного многочисленными тонкими поровыми каналами. Наружный слой постоянно существует, внутренний же, очевидно образующийся после первого, не представляет такого постоянства.

Сем. Nodosaridae. Раковина всегда известковистая и тонкопористая; камеры четковидно примыкают одна к другой в прямолинейном, дугообразно согнутом или свернутом в плоскую спираль ряду.

*Nodosaria* (рис. 21). Раковина прямая или согнутая, круглая в поперечном сечении; с апертурой, обыкновенно расположенной центрально. Силур — ныне.

*Frondicularia* (рис. 22; frondiculus — листик). Раковина сжатая, плоская, камеры вполне или в значительной мере имеют форму обратного V, охватывают одна другую; первичная камера обособлена, выдаваясь среди последующих. Пермь — ныне, преимущественно с триаса до третичных.

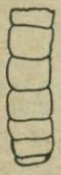


Рис. 17. *Nodosinella index.* Нижнекаменноугольные отложения. Тульский округ $^{12}/_{1}$.



Рис. 18. *Nodosinella lahuseni.* Нижнекаменноугольные отложения. Тульский округ. Вертикальный разрез. $^{30}/_{1}$.



Рис. 19. *Textularia textulariformis* — Верхнекаменноугольные отложения. Карнийские Альпы. Виды сверху и сбоку. $^{25}/_{1}$.



Рис. 20. *Bigenerina gracilis.* Нижнекаменноугольные отложения. Слобода. Тульский округ. $^{11}/_{1}$.



Рис. 21. *Nodosaria bacillum.* Эоцен (синяя глина). Киев. $^{4}/_{1}$.

*Cristellaria* (рис. 23). Раковина спирально-свернутая, сжатая, чечевицеобразная, иногда представляет пуговкообразное утолщение в пупке или тонкий гребень на периферии, связывающий камеры. Круглое или щелевидное устье приближено к наружной стороне оборотов раковины. Триас — ныне, распространена с юры.

При крайней тонкопористости раковины *Nodosaridae* (поперечник пор у фораминифер вообще измеряется долями миллиметра) возможно, что эти поры служат не для выхода псевдоподий, как вообще у фораминифер, а лишь для доступа воды к мягкому телу, для усиления процесса дыхания.

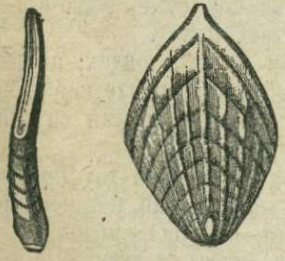


Рис. 22. *Frondicularia moelleri.* Юрская глина. Рязанский округ. $^{30}/_{1}$.



Рис. 23. *Cristellaria r.tulata* var. *roemeri.* Юрская глина. Рязанский округ. $^{20}/_{1}$.

Сем. Miliolidae.[1] Раковина не имеет пор, большею частью известковиста и различным образом свита.

Из этого семейства рассмотрим лишь представителей подсемейства Miliolinae, характеризующегося трубчатой раковиной, навитой на концы удлиненной оси, так что в каждом обороте находятся лишь две камеры,

[1] Milium — просо.

лежащие или в одной плоскости, или в различных, пересекающихся по оси. Вследствие такого расположения камер устье раковины во время роста ее попеременно находится со стороны то одного, то другого конца оси и обращено попеременно в противоположные стороны (см. рис. 10).

*Spiroloculina* (рис. 24; spira — спираль, loculosus — разделенный перегородками). Все камеры расположены в одной плоскости и все видны снаружи. Пермь — ныне.

*Biloculina* (рис. 25; bis — дважды). Камеры расположены в одной

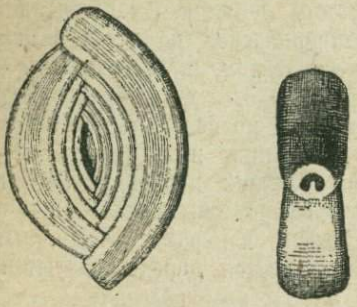


Рис. 24. *Spiroloculina badensis*. Миоцен. Баден около Вены, Австрия. $^{30}/_{1}$.

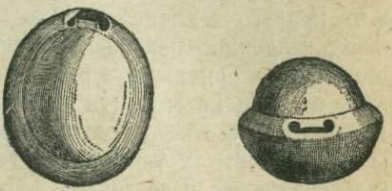


Рис. 25. *Biloculina simplex*. Миоцен. Вена, Австрия. $^{15}/_{1}$.

плоскости, последующие камеры охватывают предыдущие, так что снаружи видны лишь две последние камеры. Юра — ныне.

*Triloculina* (рис. 26). Навивание камер происходит в трех плоскостях, так что снаружи видны три последние камеры. Триас — ныне.

*Quinqueloculina* (рис. 27). Навивание происходит в пяти плоскостях. Мел — ныне.

Встречаются экземпляры *Biloculina* и *Triloculina*, внутренние обороты которых представляют иное навивание, нежели наружные. Так среди билокулин попадаются



Рис. 26. *Triloculina inflata*. Миоцен. Вена. $^{15}/_{1}$.



Рис. 27. *Quinqueloculina saxorum*. Эоцен. Гриньон, Франция. $^{12}/_{1}$.

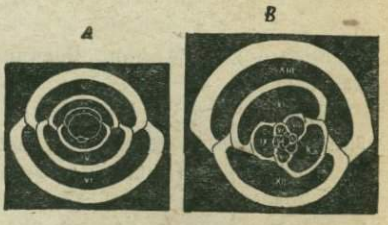



Рис. 28. *Biloculina bradyi* (ныне живущая). *A* — мономорфная; *B* — триморфная форма.

экземпляры, внутренние обороты которых навиты как у *Quinqueloculina*; бывает и так, что за первыми оборотами, навитыми по типу *Quinqueloculina*, следуют навитые как у *Triloculina*, и затем уже наконец идет билокулиновое навивание (рис. 28, *B*). Также встречаются экземпляры *Triloculina* с первыми оборотами, навитыми по типу *Quinqueloculina*. Таким образом среди *Miliolinae* встречаются би- и триморфные формы, так что, например, случай, представленный на рис. 28, *B*, надо истолковывать так, что *Biloculina* переходит в *Quinqueloculina*, проходя как промежуточную стадию тип *Triloculina*. Указанное превращение прогрессивно с механической точки зрения: увеличение числа облекающих раковину снаружи конечных камер повы-

шает прочность раковины, потому что всякое внешнее давление, сопровождаемое опасностью излома раковины, распределяется на все большее число камерных стенок, так что отдельная стенка тем менее в опасности, чем более число наружных стенок.

*Alveolina* (alveolus — небольшая полость). Раковина спирально-свернутая, с оборотами, большею частью вытянутыми в направлении, параллельном оси навивания; при такой вытянутости форма раковины является яйцевидной, веретеновидной (рис. 29), цилиндрической, но бывает и шаровидной. Обороты делятся на камеры перегородками, параллельными оси навивания. Каждая камера по бокам распространяется далее предшествующих камер, увеличивая этим длину раковины по оси. Камеры коротки в направлении, перпендикулярном оси навивания, и подразделены на отделения вторичными вертикальными перегородками, перпендикулярными этой оси. На поверхности раковины имеются бороздки, параллельные оси навивания, соответствующие границам между камерами. Мел — ныне, особенно часто в третичных, где иногда являются породообразующими (альвеолиновые известняки).

Сем. Endothyridae. Трубчатая раковина свернута в плоскую или в низкоконическую спираль. Иногда камеры разделены на отделения. Устье раковины всегда приближено к стенке предпоследнего оборота.



Рис. 29. *Alveolina bosci*. Эоцен. Париж, Франция.



Рис. 30. *Endothyra panderi*. Верхнекаменноугольные отложения. Тульский округ. $^{22}/_{1}$.

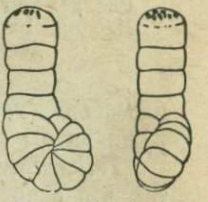


Рис. 31. *Haplophragmium globulus*. Нижнекаменноугольные отложения. Тульский округ. $^{8}/_{1}$.

Пористые или без пор. Песчанистые, известково-песчанистые или вполне известковые.

Подсем. Endothyrinae. Раковина песчаниста, большею частью со значительным содержанием извести; иногда пориста.

*Endothyra* (рис. 30; endos — внутренний, thyra — дверь). Раковина обыкновенно образует два или три оборота по несимметричной слабоконической спирали. Устье в виде одной щели или заменено группой крубых пор как у *Textularia*. Каменноугольные — триас.

*Haplophragmium* (рис. 31; haplus — простой, phragmos — разделение). Раковина биморфная, в более старой части — типа *Endothyra*, к устью — типа *Nodosinella*. Каменноугольные — ныне.

Подсем. Fusulininae. Обороты с наклонностью сильно вытягиваться в направлении оси завивания. Каждый оборот вполне объемлет предыдущие. Раковина всегда известковистая и пористая.

*Fusulina* (рис. 32, 33; fusus — веретено). Раковина веретенообразная или цилиндрическая с закругленными концами. Перегородки на всем протяжении от одного конца до другого гофрированы, складчаты в своей нижней ближайшей к оси завивания части. Противолежащие складки смежных перегородок одновременно или выпуклы, или вогнуты в противо-

положном направлении, так что складки смежных перегородок соприкасаются и срастаются, и вследствие этого камеры в нижней части, примыкающей к предыдущему обороту, являются подразделенными на отделения, сообщающиеся в верхней части камер. Устье в виде срединной щели. Каменноугольные отложения и пермские.

*Schwagerina* (рис. 34; по имени исследователя фораминифер — Швагера).



Рис. 32. Поперечное сечение *Fusulina pustilla*. Увел. Верхнекаменноугольная эпоха. Карнийские Альпы.



Рис. 33. *Fusulina longissima*. Верхнекаменноугольные отложения. Царев курган близ Жигулей. Средневолжский край. $^{8}/_{1}$.

Наружная стенка справа частью взломана и видны отделения камер.

Перегородки в раковинах представляют ровную плоскость на большей части своей длины, не обнаруживают складчатости там, где последняя развита у фузулин, но, приближаясь к оси завивания, становятся почти внезапно волнистыми, разветвляются, сплетаясь этими разветвлениями в сложную перегородчатую сеть. Устье раковины в виде срединной щели, как у фузулин, или же в виде ряда круглых отверстий. Швагерины обыкновенно отличаются от фузулин и по наружной форме, будучи шаровидными, но есть виды, раковина которых удлинена по оси завивания, приближаясь в то же



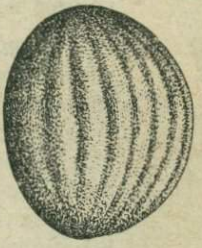


Рис. 34. *Schwagerina princeps*. Верхнекаменноугольные отложения. Серегово. Область Коми. $^{5}/_{1}$.

Левый рисунок представляет разрез по продольной оси, обломанный справа.

время к раковинам фузулин и по другим особенностям. Каменноугольные отложения — пермь.

Сем. Rotalidae (rota — колесо). Раковина всегда известковистая и пористая, свернутая спирально; вследствие асимметрии спирали иногда с одной стороны видимы все обороты, а с другой — только последний. Высшие формы имеют дополнительный скелет и интерсептальные каналы. Устье

раковины примыкает к поверхности предыдущего оборота. Группа вероятно вышла из *Endothyridae*.

*Globigerina* (рис. 35; globus — шар, gero — несу на себе). Раковина грубопористая. Камеры расположены спирально, иногда не вполне правильно, или вздуты и составляют неправильной формы скопление. Триас—ныне, чаще в кенозойских отложениях.

Глобигерины — животные пелагические, живущие в открытом море; раковины их в

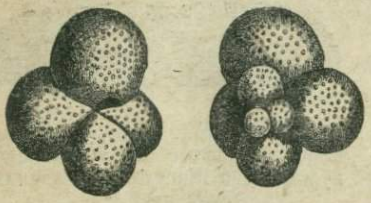


Рис. 35. *Globigerina bulloides*. Миоцен. Вена, Австрия. $^{50}/_{1}$.

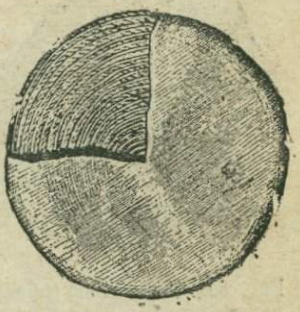


Рис. 36. *Nummulites distans*. Эоцен. Крым. Нат. вел.

настоящее время находятся в громадных количествах в глубоководных отложениях. Пелагическою жизнью объясняется оригинальный характер раковины в виде неправильного скопления шарообразных камер; при этом раковина представляет бо́льшую поверхность, чем если бы ранние камеры были скрыты позднейшими. При значительности поверхности раковина испытывает большое трение в воде, благодаря чему облегчается возможность плавать во взвешенном состоянии. Пелагические виды имеют раковину, покрытую чрезвычайно тонкими известковистыми шипами, очень легко отпадающими по смерти животного и не сохраняющимися у ископаемых форм.



Рис. 37. Поперечный разрез *Nummulites laevigatus*. Видны радиально-направленные столбики дополнительного скелета. Увел.

Существование шипов еще более увеличивает поверхность раковины; последняя при пелагическом образе жизни животного не должна необходимо отличаться прочностью, как у большинства фораминифер, ползающих по дну морскому, чем и объясняется мало прочное между собою соединение камер.

*Nummulites* (рис. 36—40; nummulus—монетка). Раковина чечевицеобразная или дискообразная, состоящая из многочисленных спиральных оборотов, разделенных перегородками на камеры. Возрастание раковины происходит главным образом по периферии ее, отчего она и приобретает дискоидальную форму. Последующие обороты охватывают предыдущие вполне, так что наружная поверхность раковины есть поверхность последнего оборота. Существуют отложения дополнительного скелета в виде цилиндрических участков в стенках раковины; оконечности этих участков выдаются на поверхности

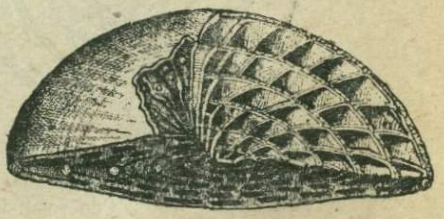


Рис. 38. *Nummulites*, разрезанный поперек и частью вдоль.

стенок в виде бугорков (см. рис. 36). Если эти отложения в смежных оборотах приходятся одни над другими по прямой линии, то сливаются в



Рис. 39. *Nummulites laevigatus*. Часть раковины. Круговой разрез, обнаруживающий камеры двух наружных оборотов и наружную поверхность третьего. Нат. вел.

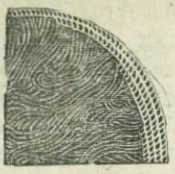


Рис. 40. *Nummulites gizehensis*. Одна четверть кругового разреза. Видны камеры четырех наружных оборотов и наружная поверхность следующего. Нат. вел.

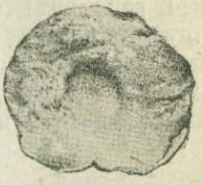


Рис. 41. *Orbitoides expansa*. Миоцен. Мамахатун, Армения. Нат. вел.

столбики, проходящие через несколько оборотов нормально к поверхности их (см. рис. 37). Кроме того отложения дополнительного скелета сплошь образуют периферическую часть раковины, место перегиба от одной плоской стороны раковины к другой. Обороты раковины наиболее отстоят один от другого при спинном стержне, на периферии раковины (см. рис. 37), *в середине же ее весьма сближены*; перегородки, в которых соединительные отверстия между камерами лежат в средней плоскости близ спинного стержня предыдущего оборота, имеют продолжения и в указанные узкие пространства между оборотами, причем являются здесь иногда неправильными по своему ходу (см. рис. 38), иногда сплетаются между собою, образуя сеть (см. рис. 39). Наиболее крупные нуммулиты достигают поперечника в 60 *мм*. Юра — ныне; особенно часто, массами, в нижнетретичных отложениях (эоцен).

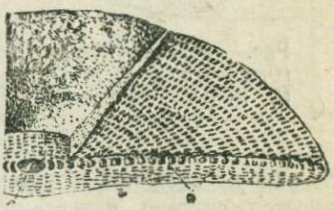


Рис. 42. *Orbitoides papyracea*. Эоцен. Крессенберг, Бавария, Германия. Увел. Около $^1/_4$ раковины.

*a* — первичные камеры; *b* — вторичные камеры; *c* — центральная камера.

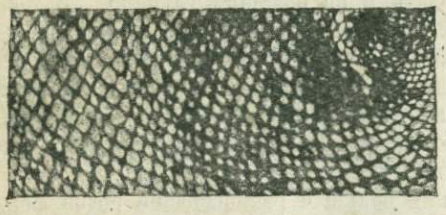


Рис. 43. *Orbitoides apiculata*. Меловые отложения. Маастрихт. Бельгия. Часть разреза при значительном увеличении. $^{13}/_1$.

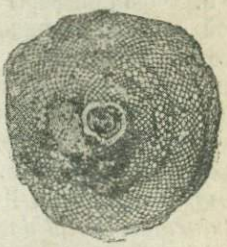


Рис. 44. *Orbitoides minor*. Меловые отложения. Гора Дибрар, юго-восточный Кавказ. Азербайджанская ССР. Разрез. $^6/_1$.

*Orbitoides* (рис. 41 — 46; orbita — круговая линия). Раковина или совершенно такая же чечевицеобразная, как у *Nummulites*, или с утолщениями

на поверхности, пуговицеобразным центральным, а иногда и радиальными, в связи с которыми поверхность приобретает звездчатый вид, и очертание раковины становится многоугольным. Камеры сначала расположены в плоскую спираль с оборотами лишь касающимися, а затем позднейшие камеры располагаются в той же плоскости циклически (по концентрическим кругам). На плоских боках диска, таким образом получающегося, находятся слои мелких вторичных камер. Через эти слои, перпендикулярно к ним, проходят столбики дополнительного скелета. В слое главных первичных камер сообщаются не смежные камеры оборота, как обыкновенно бывает,

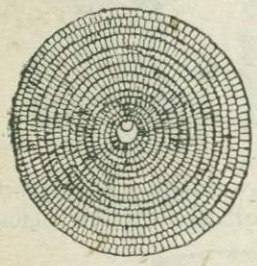


Рис. 45. *Orbitoides (Orthophragmina) pratti*. Эоцен. Далмация. Разрез.

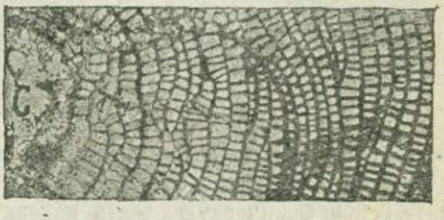


Рис. 46. *Orbitoides (Orthophragmina) umbilicata*. Эоцен. Новая Каледония. Часть разреза при значительном увеличении.
*c* — центр раковины.

но камеры смежных оборотов. В стенках между оборотами и в перегородках имеется система интерсентальных каналов. С верхнемеловых отложений до миоцена, особенно часто в эоцене и олигоцене.

## Распространение фораминифер

Громадное большинство фораминифер живет в море, именно в прибрежной полосе, ползая по морскому дну, по растениям, здесь находящимся, и т. п. Фораминиферы наиболее крупной величины встречаются в мелководной полосе тропиков. Некоторые однако, как например *Globigerina*, являются животными пелагическими, обитателями открытого моря, и в связи с этим остатки их могут быть и на больших глубинах. В древних палеозойских отложениях фораминиферы сравнительно редки и плохо сохранены, так что трудно составить себе представление о всей фауне фораминифер, тогда существовавшей. В кембрии указаны *Textularia*, *Nodosaria* и *Lagena*. Из силура известны *Rhabdamminidae (Saccammina)*, *Textularidae*, *Rotalidae* (?), *Nodosariidae*. До карбона однако достоверность определений фораминифер сомнительна.

В каменноугольных отложениях большое разнообразие родов фораминифер, причем раковины последних, скопляясь иногда массами, являются породообразующими. Так *Saccammina* в значительной мере образует известняки в Англии, Бельгии.

В верхнекаменноугольных отложениях СССР, Китая, Японии и Сев. Америки распространены фузулиновые известняки. В каменноугольных отложениях встречаются также *Nodosinella; Haplophragmium*, *Endothyra*,

*Textularia, Bigenerina, Schwagerina.* Лишь здесь типы спирально-свернутых фораминифер становятся распространенными.

**Геологическое распространение фораминифер**

| Системы или отделы / Роды | Кембрий | Силур | Девон | Карбон | Пермь | Триас | Юра | Мел | Эоцен | Олигоцен | Миоцен | Плиоцен | Современные |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Saccammina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Rhabdammina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Nodosinella* | | | | | | | | | | | | | |
| *Textularia* | | | | | | | | | | | | | |
| *Bigenerina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Nodosaria* | ? | | | | | | | | | | | | |
| *Frondicularia* | | | | | | | | | | | | | |
| *Cristellaria* | | | | | | | | | | | | | |
| *Spiroloculina* | | | | | ? | | | | | | | | |
| *Biloculina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Triloculina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Quinqueloculina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Alveolina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Endothyra* | | | | | | | | | | | | | |
| *Haplophragmium* | | | | | | | | | | | | | |
| *Fusulina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Schwagerina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Globigerina* | | | | | | | | | | | | | |
| *Nummulites* | | | | | | | | | | | | | |
| *Orbitoides* | | | | | | | | | | | | | |

В пермских отложениях фораминиферы не так обильны как в каменноугольных, по большей части те же роды, что и в каменноугольных; можно отметить появление *Spiroloculina*.

Триас также не богат фораминиферами. В нем встречаются *Endothyra, Haplophragmium, Nodosaria, Nodosinella, Cristellaria, Textularia.*

В юрских отложениях представители фораминифер не играют значительной роли, это по большей части мелкие и рассеянно встречающиеся формы.

Породообразующими являются фораминиферы в верхнемеловых отложениях: так называемый белый мел состоит из раковинок текстулярий, кристеллярий, глобигерин, милиолид и т. д.

В третичных отложениях многие роды, например *Nummulites*, также играют видную роль в образовании пород; третичные известняки с *Miliolidae* в окрестностях Парижа, нуммулитовые известняки Сев. Африки, Крыма и т. д., орбитоидные породы Кавказа.

Фораминиферы имеют большое значение при исследовании глинистых толщ нефтеносных площадей.

Наиболее специализированные роды фораминифер (фузулины, нуммулиты) появляются после долгого существования более простых типов.

## Отряд II. *Радиолярии, Radiolaria*[1]

Тело радиолярий разделено псевдохитиновой перепонкой (рис. 47) на две части: внутреннюю, содержащую ядро, шаровидную или яйцевидную центральную капсулу и наружную, внекапсулярную часть; обе части протоплазмы сообщаются через поры капсулы.

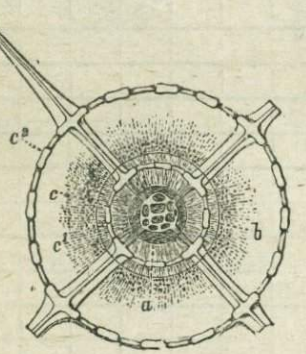



Рис. 47. *Actinomma asteracanthion*. Все животное в оптическом сечении.

*a* — ядро; *b* — стенка центральной капсулы; *c* — самая внутренняя кремнеземистая раковина, заключенная в ядре; $c^1$ — средняя раковина, заключенная в центральной капсуле; $c^2$ — наружная раковина, лежащая в экстракапсулярной протоплазме; видны четыре радиальных кремнеземистых шипа, связывающие три сферические кремнеземистые раковины. Видно тонколучистое строение протоплазмы и тонкие экстракапсульные псевдоподии.

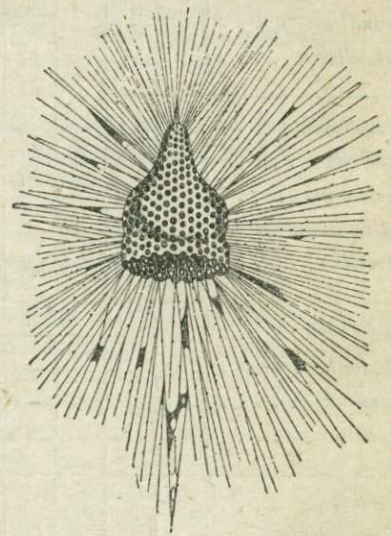


Рис. 48. *Eucyrtidium cranicides* (ныне живущая). С псевдоподиями. Увел.

Распределение пор различно и дает основание для подразделения радиолярий на подотряды: *Spumellaria*, с равномерно распределенными порами, *Nassellaria*, у которых поры сконцентрированы в одной пластинке, с порами, распределенными в несколько групп, — *Acantharia*, и наконец всего с тремя порами — *Pheodaria*. Последние две группы в настоящее время глубоководны, а в ископаемом состоянии неизвестны.

[1] Radiolus — лучик, от radius — луч

Внекапсулярная протоплазма дает нитевидные псевдоподии. Образуются скелеты, редко отсутствующие, из кремнезема, реже сернокислого стронция, из кальциево-алюминиевого силиката; скелеты последнего рода растворяются в воде по смерти животного, почему и неизвестны в ископаемом состоянии. Скелеты в высшей степени разнообразны по форме; они проникают через всю массу протоплазмы, или находятся лишь во внекапсулярной части, состоят из отдельных игол (спикулей) или имеют решетчатое строение, часто с выдающимися шипами, иногда представляют несколько концентрически окружающих друг друга и соединенных между собою радиальными столбиками шаров (см. рис. 47), иногда дискоидальны (рис. 50).

Радиолярии часто размножаются делением, обыкновенно же путем образования спор в центральной капсуле. Радиолярии находятся в морях на всяких глубинах во всех климатах, местами образуют в настоящее время радиоляриевый ил. Радиолярии в большинстве случаев микроскопически малы, почему и не имеют большого геологического значения. Во многих случаях все-таки радиолярии принимали существенное участие в образовании кремнеземистых и известково-кремнистых пород (кремнистых сланцев, кремней, яшм и т. п.). Известны даже из более древних отложений, нежели другие представители животного царства, — из докембрийских. Ископаемые представители радиолярий повидимому не уступают в разнообразии ныне живущим и принадлежат к одним с последними семействам и даже родам. Найдены между прочим в девонских кремнистых сланцах и яшмах на Урале. Верхнемеловые (белого мела) кремни вероятно обязаны своим происхождением переотложенному веществу скелетов радиолярий; особенно известны третичные радиоляриевые мергели на острове Барбадосе, в Сицилии и т. д.



Рис. 49. *Lithocampe tschernyschewi*. Девон. Урал. $^{100}/_{1}$.

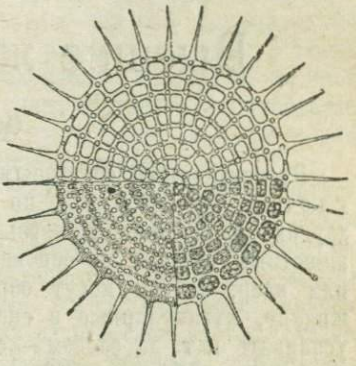


Рис. 50. *Stilodictya multispina* (ныне живущая). Мессина, Сицилия, Италия. Увел.

**Характеристика групп простейших**

I класс: *Rhizopoda*, корненожки. Одноклеточные животные, снабженные ложноножками; большею частью водные, делятся на 4 отряда.

Отряд: *Amoebina*. С изменяющейся формой тела и толстолопастными ложноножками. Бесскелетны и в ископаемом состоянии неизвестны.

Отряд: *Foraminifera*. С тонкими, нитевидными, образующими сеть ложноножками, с раковиной, лишенной пор или пористой, известковистой, песчанистой или только псевдохитиновой, однокамерной или многокамерной. Большею частью морские бентонные формы, встречаются с нижнего кембрия.

1 подотряд: *Monothalamia*, однокамерные, псевдохитиновые или песчанистые.

2 подотряд: *Polythalamia*, многокамерные, песчанистые или известковистые.

Отряд: *Heliozoa*. Шаровидные, с обособлением в протоплазме коркового и сердцевинного вещества, с тонкими постоянной формы лучистыми ложноножками,

с более плотною осевой нитью в них, иногда с кремнеземистым скелетом, в виде решетчато продырявленных раковин. Пресноводные; послетретичные.

Отряд: *Radiolaria*. Шаровидны, с центральной капсулой, заключенной в перепонку, и внекапсулярной протоплазмой с тонкими лучистыми ложноножками. Большею частью с решетчатым скелетом, а реже в виде игол. Морские планктонные; встречаются с докембрия.

II класс: *Mastigophora (Flagellata)*, жгутиковые. Одноклеточные животные с одним или двумя жгутиками, органами движения. Иногда снабжены хлорофилом, зеленым красящим веществом растений, иногда выделяют известковый или кремнеземистый скелет, с кембрия. *Палеоботаники относят Flagellata к водорослям;* описание их см. в отделе палеоботаники.

III класс: *Infusoria*. С многочисленными ресничками неизменной формы, с отверстиями, соответствующими ротовому и заднепроходному. С псевдохитиновыми оболочками; известны с древних послетретичных.

IV класс: *Sporozoa*. Паразитические формы, производные от *Amoebina* и *Mastigophora;* известны только ныне живущие.

# Высшие животные. Metazoa

## Общие замечания

Элементарными составными частями тела высших животных являются клетки, — образования, по форме своей сходные с организмом тех или других простейших животных. Каждая отдельная клетка тела высших животных состоит из основного протоплазматического вещества и ядра или ядер, клетки могут образовать псевдоподии и реснички, выделять жидкие, кутикулярные и скелетные вещества, могут принимать пищу, усваивать и т. д., словом — сходны с организмом простейших не только по форме, морфологически, но в значительной степени и по отправлениям, физиологически.

У более низко организованных *Metazoa*[1] (например личинки губок) клетки тела группируются в два слоя — наружный, эктодерму, и заключенный в ней внутренний слой — энтодерму. У других животных является еще третий, промежуточный слой — мезодерма. При таких различиях в положении слоев клетки их конечно не могут иметь совершенно одинаковых отправлений, последние определяются соответственно указанному различию в положении слоев, так что например развитие двигательных ресничек составляет принадлежность наружного слоя, а внутренние клетки играют главную роль в процессе обмена веществ и т. д. В связи с различиями в отправлениях клеток первичных слоев существует и различие в форме их, в способе соединения между собою.

Первичный слой может быть соединительнотканный или эпителиальный. Эпителием называется комплекс плотно примыкающих одна к другой клеток, выстилающий свободные поверхности, будет ли это наружная поверхность тела или поверхность его внутренних полостей.

Соединительная ткань, в отличие от эпителия, никогда не находится на открытых поверхностях, но всегда в подэпителиальных замкнутых пространствах животного тела и обыкновенно состоит не из плотно сомкнутых клеток, но из таких, которые или вовсе не связаны между

[1] Meta — после, zoon — животное.

собою, или связаны без примыкания вплотную и заключены в жидком или твердом основном межклеточном веществе.

Эпителий и соединительная ткань собственно не всегда являются тем, что принято называть тканью, т. е. комплексом клеток одинаковой формы и одинакового отправления. И в эпителии и в соединительной ткани могут находиться различные клеточные элементы: нервные, кроме формы характеризующиеся высокою степенью чувствительности; мускульные, характеризующиеся способностью сильно сокращаться в одном направлении — в направлении длины с одновременным расширением в поперечном направлении; железистые клетки, выделяющие известные вещества, и т. п.

В ранних стадиях индивидуального развития *Metazoa* эпителий и соединительная ткань состоят из совершенно одинаковых клеток и могут быть названы тканями, притом основными, так как из них развиваются ткани: нервная, мускульная и др. Для *Metazoa* характерен еще встречающийся исключительно у них процесс полового размножения. В основе этого процесса лежит слияние двух половых клеток, яйцевой и семенной; яйцевая клетка при этом, как говорят, оплодотворяется и приобретает способность развиться в зрелый организм путем роста, деления и дифференциации образующихся клеток в различные ткани.

Связь между *Protozoa* и *Metazoa* в родственном древе животного царства представляет весьма интересную, но темную проблему. Относительно этого укажем две теории. Первая основана на морфологическом сходстве одноядерного простейшего с клеткой тела *Metazoa* и на том, что есть стадия развития зародыша *Metazoa* — бластосфера, имеющая вид полого шара со стенкой, состоящей из одного слоя клеток, сходная с имеющим такой же вид простейшим *Volvox*, который считается за колонию одноклеточных. Эта теория предполагает, что организм *Metazoa* есть колония *Protozoa* с видоизменением клеток в различных частях колонии для выполнения различных функций.

Другая теория основана на том, что за исключением способа питания *Metazoa* имеют в их клеточной структуре, делениях ядра, созревании половых клеток, более общего с многоклеточными растениями, чем с *Protozoa*; эта теория считает, что древнейшие организмы были многоядерны, в отношении питания сходны с растениями, а затем дали происхождение, с одной стороны, *Metazoa*, а с другой стороны, вследствие редукции их тела, *Protozoa*, которые поэтому не являются настоящими членами животного царства.

# II тип. Губки. Porifera[1]

Губки — животные, лишенные способности передвижения с одного места на другое, за немногими исключениями прикрепленные в зрелом возрасте неподвижно к посторонним предметам. Губки — животные водные и в подавляющем большинстве морские. Тело одних губок имеет постоян-

[1] Poros — пора, скважина, fero — несу. По-гречески губка — spongia, ср. названия многих групп губок.

ную форму, обыкновенно бокаловидную или мешкообразную, у других губок форма тела непостоянна, находясь в зависимости, например, от предметов, к которым губка прирастает, в значительной степени облекая их. Тело губки покрыто очень тонким эпителием на своей гладкой или бугристой наружной поверхности. Из многочисленных отверстий тела микроскопически малые поры служат для входа воды внутрь тела, для выхода же воды наружу служат большие отверстия (osculum). Мягкое тело губки пронизано системой полостей, представляющих водоносные пути. Большею частью эти полости являются каналами; каналы местами прерываются расширениями, так называемыми жгутиковыми камерами



Рис. 51. Разрез части тела ныне живущей губки (*Corticium*) с известковым скелетом. Видны две жгутиковые камеры. Увел.



Рис. 52. Жгутиковая камера.

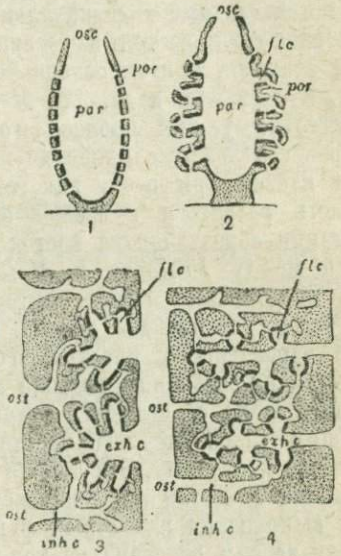



Рис. 53. Схемы системы каналов губок.

*1* — ступень аскон; *2* — ступень сикон; *3* — ступень лейкон; *4* — лейкон с маленькими круглыми жгутиковыми камерами *exh. c* — выходящий канал; *inh. c* — вводящий канал; *fl.* c — жгутиковая камера; *osc, ost* — вводящая пора; *par* — центральная полость тела; *por* — пора.

(рис. 51, 52). Стенки камер покрыты жгутиковым эпителием, удлиненные клетки которого на краю свободной поверхности снабжены кольцевым протоплазматическим воротничком, выходящим в полость камеры, а в центре этой поверхности жгутиком; колебания жгутиков вызывают ток воды в известном направлении. Ток воды приносит твердые частицы, из которых пищевые удерживаются и перевариваются жгутиковыми клетками, дыхание же и выделение происходят вероятно через посредство всех эпителиальных клеток.

В строении тела губок различают три стадии (рис. 53): жгутиковые клетки последовательно выстилают всю внутреннюю полость тела; находятся только в жгутиковых камерах, открывающихся прямо в эту полость, или наконец жгутиковые камеры, вместо того чтобы открываться прямо

во внутреннюю полость тела сообщаются с нею посредством особых выводящих каналов.

Это стадии — аскон, сикон и лейкон.

Жгутиковые воротничковые клетки эпителия свойственны исключительно губкам, отсутствуя у всех других *Metazoa*. Главная масса мягкого тела губки образована мезодермической соединительной тканью, лежащей под эпителием. В соединительной ткани там и сям образуются половые клетки, яйцевые и семенные, амёбоидные, способствующие своими движениями распределению продуктов пищеварения; наконец она служит как опорное вещество для эпителиальных полостей. Лишь редко, у бесскелетных мясистых губок, для опоры достаточно хрящеподобного основного вещества соединительной ткани; большая часть губок обладает кремнеземистым, известковистым или роговым скелетом, который возникает в соединительнотканных клетках в виде отдельных маленьких скелетных элементов — иголочек (spicula). Каждый скелетный элемент образован первоначально одной клеткой, но впоследствии в его наращивании принимают участие и другие клетки. Форма скелетных элементов имеет большое систематическое значение, так как оказывается, что у каждого рода губок скелет состоит из одного или из немногих сортов игол. Как ни разнообразны скелетные элементы губок, они приводятся к немногим основным типам, причем состоят из того или другого числа лучей, исходящих радиально от центра спикули, т. е. от начального пункта, от которого совершается ее образование.

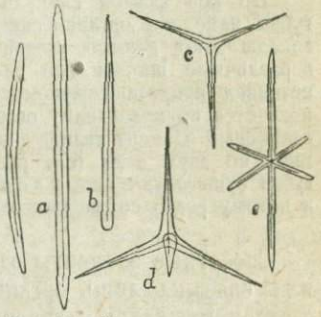



Рис. 54. Скелетные элементы.

*a* — прямой и согнутый двухлучевые одноосные; *b* — однолучевой одноосный; *c* и *d* — четырехосный трехлучевой и четырехлучевой; *e* — трехосный шестилучевой.

Лучи располагаются по определенному числу осей, проходящих через центр, так что число лучей самое большее является вдвое бо́льшим числа осей.

Различают следующие основные типы спикулей губок:

1) Одноосный тип, построенный по одной оси и потому имеющий форму просто палочки или иглы (рис. 54 *a* и *b*). Одноосная спикула может быть или однолучевая (см. рис. 54, *b*), или двухлучевая (см. рис. 54, *a*); в последнем случае оба луча лежат на одной оси. Ось может быть прямая или согнутая.



Рис. 55. Спикули.

2) Трехосный тип (см. рис. 54, *e*). Спикула образована отложением по трем осям, пересекающимся в общем центре под прямыми углами, так что спикула самое большее шестилучевая.

3) Четырехосный тип (см. рис. 54, *c*, *d*), который можно рассматривать как происшедший отложением скелетного вещества по четырем осям, пересекающимся под равными углами так, как пересекаются перпендикуляры, опущенные из центра тетраэдра на середины его граней[1].

[1] Луч по-греч. — actis, actinis, по-гречески один — monos, четыре — tetra, шесть — hexa, отсюда названия групп губок.

Многочисленные уклонения от этих типов, часто представляемые спикулями, происходят различными путями. Спикули покрываются мелкими шипами, шишковатыми или корневидными выростами (рис. 55); лучи раздваиваются или неправильно разветвляются на концах (рис. 56); при неразвитии некоторых лучей получаются скелетные элементы (рис. 57), принадлежность которых к одному из вышеперечисленных основных типов нелегко устанавливается; между прочим вследствие недоразвития числа лучей получаются элементы, подобные одноосным, в действительности же принадлежащие к одному из остальных типов.

По оси каждой спикули расположен осевой канал, который при жизни губки наполнен органическим веществом. При определении типа спикули осевые каналы дают ценные указания, так как они во-первых не имеют продолжений в различные шиповидные или корневидные выросты, с другой стороны, например, истинная природа кажущегося одноосного элемента, происшедшего из трехосного, познается по маленькому остатку осей исчезнувших лучей (см. рис. 57), кажущийся одноосный элемент является в действительности трехосным с лучами, не развившимися по двум осям (см. рис. 57). Кроме собственно скелетных элементов в теле губки существуют еще мясные иглы, малой величины, не связанные между собою и потому редко сохраняющиеся в ископаемых губках.

Скелетные элементы одних губок остаются не связанными между собою или связаны лишь органическим веществом, спонгином, близким по составу к шелку; у других губок скелетные элементы прочно соединяются разветвлениями своих концов или же отлагающимся между концами неорганическим веществом. При прочном соединении скелетных элементов губки способны в ископаемом состоянии хорошо сохранять наружную форму тела.

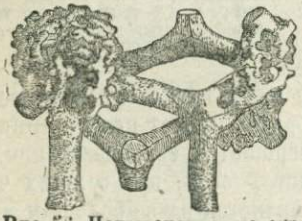


Рис. 56. Четырехлучевые скелетные элементы *Callopegma acaule*, соединенные между собою разветвленными концами лучей. Верхнемеловой сенон. Ганновер, Германия $^{40}/_{1}$.



Рис. 57. Скелетный элемент с неразвитыми поперечными лучами. Увел.



Рис. 58. *Stellispongia glomerata*. Видны три oscula. Верхняя юра. Натгейм, Вюртемберг, Германия. Нат. вел.

Скелет губок состоит из спонгина, или из аморфного кремнезема, или содержит в различной пропорции элементы из того и другого вещества, или наконец состоит из углекислого кальция.

У ископаемых губок вследствие вторичного переотложения вещества кремнеземистые элементы часто оказываются превращенными в известковистые и наоборот, так что при определении приходится руководствоваться не столько минералогическим характером, сколько формой скелетных элементов.

Размножение губок происходит бесполым и половым путем. Бесполое размножение почкованием приводит к образованию колоний губок, состоящих из соединенных вместе индивидуумов, число которых бывает иногда трудно определить. Наиболее легко определяется индивидуум по существованию отдельного osculum (рис. 58); но иногда oscula малы и неотличимы от отверстий отдельных каналов, иногда стенки тела губки складчаты так, что складки соприкасаются и срастаются, образуя более или менее замкнутые полости с отверстиями, которые не являются oscula, хотя на первый взгляд и могут быть приняты за них.

При половом размножении из оплодотворенной яйцевой клетки развивается личинка, сначала свободно плавающая при помощи ресничек, покрывающих тело, а затем прикрепляющаяся и развивающаяся в зрелое животное.

Губки разделяются на классы таким образом, что во-первых обособляются губки с известковистым скелетом (*Calcispongia*). Из остальных губок резко обособляется группа с трехосными спикулями (*Hexactinellida*). По выделении этих двух групп остается большое количество губок, хотя и крайне разнообразных, но связанных постепенными переходами, так что они почти все могут быть соединены в класс, получивший название *Demospongiae*; это именно губки, скелет которых или состоит из кремнеземистых спикулей различных типов, но никогда не трехосных, или из волокон спонгина, или из комбинации названных спикулей и волокон, или наконец губки совершенно бесскелетные.

*Hexactinellida* и *Demospongiae* хотя имеют одинаковый по химическому составу кремнеземистый скелет, резко разня ся по форме скелетных элементов, по форме жгутиковых камер, по отсутствию или присутствию основного студенистого вещества, так что считается возможным независимое происхождение обеих групп губок, или, как говорят, дифилетическое происхождение кремнеземистых губок.

Родственные соотношения губок с другими группами животного царства и вместе с тем их систематическое положение были предметом многих споров. Поскольку тело их состоит из многих клеток, они могут причисляться к *Metazoa*. Но губки имеют важные отличия от всех членов этой группы. Ни у каких *Metazoa* нет жгутикового эпителия; ни у каких главное отверстие не является выводящим, но, наоборот, вводящим. Может быть всего важнее то, что в губке «клетки» гораздо менее специализированы и находятся менее в зависимости одни от других, чем клетки тела *Metazoa*. Многие из них могут принимать различную форму, становятся амёбоидными, жгутиковыми и пр. Некоторые остаются изолированно лежащими в студенистом основном веществе. Никакая нервная система не координирует их действия. Губки фактически могут рассматриваться как колонии *Protozoa*. Кроме того они могут считаться происшедшими от *Mastigophora Flagellata* (см. стр. 54). В настоящее время не всеми принимается, что *Metazoa* возникли из колоний *Protozoa*, и во всяком случае *Mastigophora* не являются их предками. Губки, несмотря на некоторое поверхностное сходство с *Metazoa*, в действительности несходны и вероятно не имеют генетического родства с ними. Поэтому может быть самое лучшее в классификации животных поместить губки, как это делают некоторые зоологи, под названием *Parazoa*, независимо от *Protozoa* и *Metazoa*, в качестве отдельного подцарства.

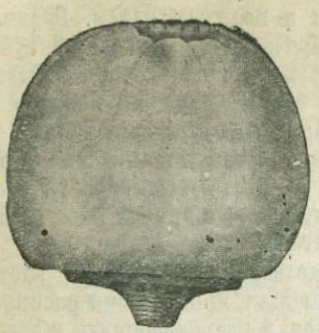


Рис. 59. *Aulocopium aurantium*. Из силурийских валунов Силезии. $^1/_2$.

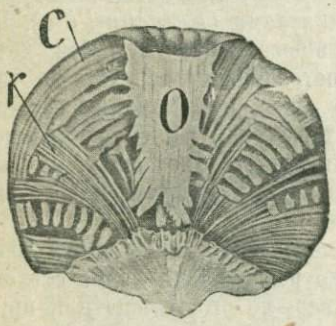
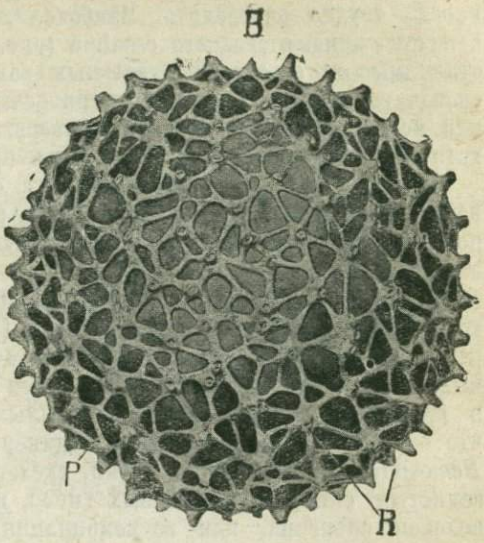



Рис. 60. *Aulocopium aurantium*. Разрез. $^1/_2$.

*o* — центральная полость; *r* — радиальные; *c* — концентрические каналы.



Рис. 61. *Jerea piriformis*. Сеноман. Бдекдоун. Англия.



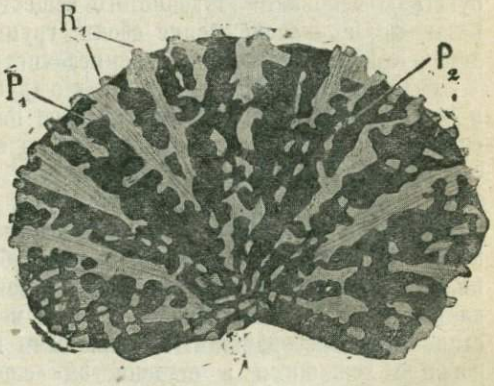




Рис. 62. *Pemmarites macroporus*. Ядро, состоящее лишь из выполнений каналов кремнеземом. В промежутках между петлями сети каналов — порода. Верхнекаменноугольная эпоха. Р. Аша. Урал. $^3/_2$.

*A* — вертикальный разрез; *B* — вид сверху; *R*, $R_1$ — радиальные стволы каналов; *P*, $P_1$, $P_2$ — поперечные соединения между ними; $P_1$ — соединение, разрезанное по длине; $P_2$ — разрезанное поперек.

# Класс I. Demospongiae

Из этих губок в ископаемом состоянии сохраняются лишь губки с кремнеземистым скелетом, состоящим из четырехлучевых спикулей (*Tetractinellida*) или однолучевых (*Monactinellida*).

У *Tetractinellida* основная четырехлучевая форма спикулей представляет разнообразные видоизменения, получающиеся вследствие изменения угла между лучами, вследствие ветвления или атрофии некоторых из них, искривления лучей и покрытия их выростами, так что в конце концов скелетные элементы могут быть совершенно неправильной формы (см. рис. 55), называются тогда д е с м а м и [1] и характеризуют группу так называемых каменных губок (*Lithistida*), скелет которых отличается большою прочностью вследствие сцепления смежных скелетных элементов сильно разветвленными на концах лучами, благодаря чему общая форма тела губки хорошо сохраняется в ископаемом состоянии.

*Aulocopium* (рис. 59, 60; aulos — трубка, copeion — кусок). Тело губки яблоковидно, короткостебельчато; на основании губки плотный концен-

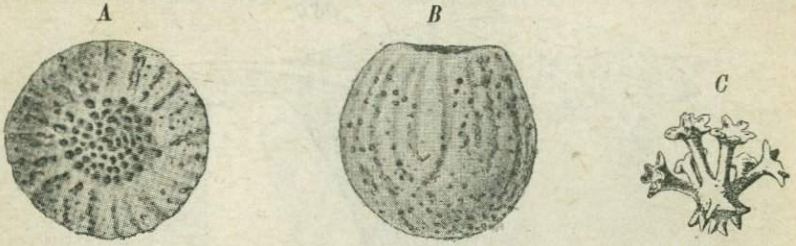



Рис. 53. *Astylospongia praemorsa*. Вид сверху (*A*) и сбоку (*B*). Нижний силур. Таллин, Эстония. Нат. вел. *C* — отдельный скелетный элемент. Из валунов Силезии. $^{44}/_{1}$.

трически морщинистый покров. Глубокая воронкообразная центральная полость, в которую открываются широкие дугообразные каналы, параллельные боковой поверхности тела. Более узкие каналы лучисто расходятся от основания губки к боковой поверхности. Скелетные элементы явственно четырехлучевые. В силуре.

*Jerea* (рис. 61). Грушевидное тело губки снабжено стеблем с корневидными разветвлениями на нижнем конце. Центральная полость заменена широкими продольными, у оси тела вертикальными, к периферии дугообразными каналами. Имеется система узких радиальных каналов. Скелетные элементы, правильно четырехлучевые, разветвляются. Средний и верхний мел.

*Pemmatites* (рис. 62). Бесстебельчатое тело формы шарообразной, хлебообразно-сплющенной, пронизано системой каналов, радиально расходящихся к поверхности от середины нижней стороны тела. Радиальные каналы соединены поперечными перемычками. Скелетные элементы в виде осевого бугорчатого стержня, от которого отходят боковые короткие отростки. В верхнекаменноугольных и пермских, артинских отложениях.

[1] В последнее время для скелетных элементов губок и для частей одного элемента выработана обширная терминология.

*Astylospongia* (рис. 63; a — без, stylos — стержень). Бесстебельчатое тело губки шарообразно с небольшим углублением на верхней стороне. Радиальные и меридиональные дуговые концентрические каналы; отверстия первых — на боках, последних — в углублении верхней стороны. Наружная поверхность кроме того имеет меридиональные желобки, которые представляют зачатки концентрических каналов. Скелет из четырехлучевых элементов, лучи которых разветвляются уже близ утолщенного центра. В верхнем и нижнем силуре.

## Класс II. Hexactinellida[1]

При большом разнообразии во внешней форме эти губки отличаются неплотным сложением и сравнительно тонкими стенками тела. В связи с этим отсутствует сложная система каналов, развивающаяся в солидной массе тела *Lithistidae*. В стенках тела губок бокаловидного, грибовидного,

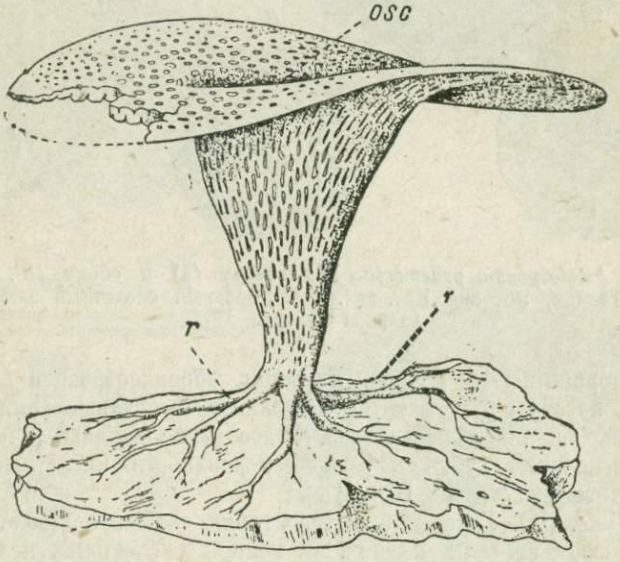



Рис. 64. *Ventriculites*. Реставрация. Нат. вел.

*osc* — osculum; r — корневидные отростки.

цилиндрического, реже неправильно комковатой формы проходят нормально к его поверхности снаружи и снутри *простые короткие*, обыкновенно слепо оканчивающиеся, реже сквозные каналы, часто размещенные правильными рядами, иногда же распределяющиеся неправильно. Иногда каналы вовсе не обособлены. Спикулы или соединены концами лучей при посредстве кремнеземистого цемента, или лежат свободно. Палеозойские *Hexactinellida* принадлежат исключительно к более примитивной группе со спикулями, не соединенными между собою.

[1] Hex — шесть.

*Ventriculites* (рис. 64; venter — брюхо). Форма тела бокаловидная или цилиндрическая, иногда с верхними краями, отогнутыми как у тарелки. Центральная полость большая и глубокая. Стенка тонкая, мелкоскладча-

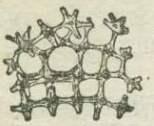


Рис. 65. *Ventriculites striatus.* Сенон. Ганновер, Германия. Скелет. $^{12}/_{1}$.



Рис. 66. *Astraeospongia meniscus.* Верхний силур. Теннесси, США. Нат. вел.

тая, так что представляет вертикальные ребра и разделяющие их борозды, а в поперечном разрезе волниста.

В бороздах наружной поверхности имеются перемычки, так что промежутки между перемычками представляют отверстия, расположенные вертикальными рядами. Короткие прямые каналы перпендикулярны к стенкам;

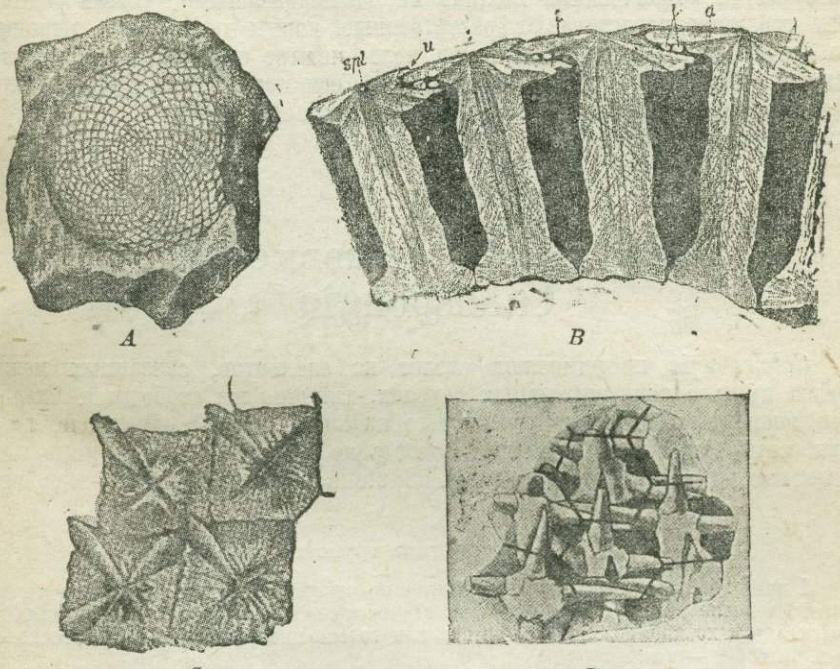



Рис. 67. *A* — нижняя часть *Receptaculites orbis.* Нижний силур (глауконитовый известняк). Швеция. *B* — часть стенки *R. neptuni* в меридиональном разрезе. *C* — часть выветрелой наружной (верхней) поверхности *R. neptuni.* Средний девон. Эйфель, Рейнская Пруссия, Германия. $^{5}/_{1}$. *D* — *Polygonosphaerites tesselatus.* Средний девон. Нассау, Германия. Вид тангенциальных разветвлений лучей с внутренней стороны, с нанесенным жирным черным очертанием снаружи прилегающих табличек. $^{3}/_{1}$.

На рис. *B*: *d* — луч, обращенный к нижнему полюсу; *pr* — противоположный ему луч; *l* — концевые части боковых лучей соседних щитиков; *spl* — осевое тельце бокового луча близ центра щитика; *u* — налегание наружных щитиков двух соседних скелетных элементов. Нат. вел.

отходят от наружной и внутренней стенок, оканчиваясь слепо. Шести лучевые спикулы соединены лучами, образуя скелет с кубическими промежутками между соединенными лучами (рис. 65). Узловая часть спикулы полая, так что соединение лучей ее производится перемычками, расположенными по ребрам октаэдра. Губка была снабжена разветвленными корневидными отростками, состоявшими из кремнеземистых волокон. Верхний мел.

*Astraeospongia* (рис. 66; aster — звезда). Не прикрепленное, вогнуто-выпуклое, блюдцеобразной формы тело. Спикулы большие, в несколько миллиметров размерами, не соединены между собою; в спикуле два луча, перпендикулярные к поверхности тела, укорочены, тогда как в плоскости, параллельной поверхности тела, вследствие разветвления лучей их бывает не 4, а 6. Силур, девон.

К *Hexactinellida*, притом со скелетными элементами, не связанными между собою, многие относят группу *Receptaculidae* (рис. 67; receptaculum — вместилище), встречающихся в силуре и девоне. Это все свободные, шаровидные, конические или чашкообразные тела, имеющие центральную полость и покрытые на наружной, а иногда и на внутренней поверхности ромбическими табличками, расположенными косыми рядами. Эти таблички представляют расширенные концы двух лучей, лежащих по одной оси, нормальной к стенке тела; четыре остальных луча, лежащие в одной плоскости, отходят от этой оси под прямыми углами близ наружной поверхности тела. Самая принадлежность рецептакулитов к губкам спорна.

## Класс III. Известковые губки. Calcispongia[1]

*Calcispongia* представляют скелет из элементов, связанных между собою лишь в исключительных случаях, типично же свободных. Скелетные элементы состоят из углекислого кальция, бывают одноосные, трех- или четырехлучевые. Спонгина никогда не бывает. К этой группе принадлежит род *Stellispongia* (см. рис. 58; stella — звезда). Триас — юра, мел.

### Характеристика групп губок

I класс: *Demospongia*. Разнообразные по наружной форме, большею частью толстостенные формы с четырех- или одноосевыми кремнеземистыми иглами, или со скелетом из кремнезема и спонгина, или только спонгина, и наконец бесскелетные. Кембрий — ныне.

1 отряд: *Tetractinellida*. Разнообразны по форме; кембрий — ныне.

2 отряд: *Monactinellida*. Скелет из кремнезема или и из спонгина. Большею частью обитатели морского мелководья, встречаются и в пресной воде. Кембрий — ныне.

3 отряд: *Lithistida*. Скелетные элементы неправильной формы с разветвлениями на концах лучей, сцепление которых сообщает особенную прочность форме и способность хорошо сохраняться в ископаемом состоянии. Археозой — ныне.

---

[1] Calx — известь.

4 отряд: *Ceraospongia*. Со скелетом из спонгина. Морские, большею частью мелководные. В ископаемом состоянии достоверно неизвестны.

5 отряд: *Myxospongia*. Бесскелетны. В ископаемом состоянии неизвестны.

II класс: *Hexactinellida*. Большею частью тонкостенные, часто крупные и весьма правильной формы обитатели спокойных вод, с правильными трехосными иглами из кремнезема; иногда в скелете имеются и волокна спонгина. Кембрий — ныне.

III класс: *Calcispongia*. Известковые губки. Большею частью небольшой величины; девон — ныне.

### Распространение губок

Отряды, семейства и даже, как правило, роды губок отличаются космополитизмом в своем географическом распространении. Классы губок более отличаются их батиметрическим (по степени глубины моря) распределением, чем географическим распространением. Так *Calcispongia* живут в прибрежной полосе, в границах отлива и прилива, губки из класса *Demospongiae* с прочным скелетом из разветвленных и связанных скелетных элементов характеристичны для глубин от 200 до 300 *м*, тогда как *Hexactinellida* в настоящее время встречаются в глубоких водах, притом имеющие прочный скелет — близ берега, на меньшей глубине, а *Hexactinellida* со свободными скелетными элементами — на больших глубинах, вдали от берега. Древние формы *Hexactinellida* были мелководны. Глубоководные губки отличаются правильностью формы тела. В ископаемом состоянии конечно преимущественно встречаются губки с прочным скелетом. В палеозое, до каменноугольных отложений губки сравнительно редки, хотя известны уже из кембрия (*Hexactinellida, Demospongiae*) и даже до кембрия. В силуре также встречаются *Hexactinellida*, — группы последних, отличающиеся оригинальностью, к которым принадлежат *Astraeospongia*, рецептакулиты; *Demospongiae* (*Aulocopium, Astylospongia*). С девона встречаются *Calcispongia*. В каменноугольных и перми можно указать *Pemmatites*. Губки становятся весьма многочисленны в юре и мелу (*Jerea, Ventriculites*).

# III тип. Кишечнополостные. Coelenterata

Животные с лучистой симметрией тела, имеющие одну внутреннюю полость (coelenteron), наподобие мешка, открывающуюся наружу одним отверстием, служащим для принятия пищи и для выведения наружу ее непереваренных остатков. Стенка тела состоит из эктодермы и энтодермы, между которыми находится слой бесструктурного вещества в виде тонкой кутикулярной пластинки, или же студенистый слой значительной толщины (у медуз). В эктодерме находятся особые стрекательные клетки, при своем сокращении выбрасывающие полую заостренную нить, через которую выливается из клетки жгучая жидкость, парализующая добычу или прогоняющая неприятеля. Кишечнополостные разделяются на четыре класса: *Hydrozoa, Scyphozoa, Anthozoa* и *Ctenophora*.

Последние, стоящие особняком, по своей организации — планктонные животные, в ископаемом состоянии не встречаются.

# Класс I. Гидрозойные. Hydrozoa

Основною формою тела животных этого класса является форма тела полипа или гидранта (рис. 68, *A*; hydor — вода). Полип прикрепляется одним концом своего мешкообразного тела, тогда как на другом, верхнем конце находится ротовое отверстие, окруженное рядом отростков, называемых щупальцами. Полость тела продолжается в эти отростки. Все тело очень сократимо и легко изменяет форму. Здесь нет еще однако специальных мускульных клеток, появляющихся у высших животных; здесь цилиндрические клетки эктодермального и энтодермального эпителиев в своих частях, обращенных к промежуточной опорной пластинке, дают отростки, обладающие сильною сократимостью. Отростки клеток одного слоя расположены под прямым углом к самым клеткам и параллельно продольной оси тела, отростки клеток другого слоя — в поперечном направлении. При сокращении первых уменьшается высота тела, но оно расширяется; при сокращении последних происходит обратное. Отличием от высших животных является еще то, что слой мускулистых отростков распространен по всему телу, не имея местного характера — характера органа, причем этот слой не служит для выполнения лишь совершенно определенных движений, как это происходит при передвижении других животных этого класса — свободно плавающих медуз; у полипов слой мускульных отростков, сокращаясь то в одних, то в других местах, производит различные движения тела.

У полипов появляются уже особые разветвленные чувствительные клетки — нервные. Дыхание происходит через посредство обоих эпителиев.

Животные класса *Hydrozoa* почти всегда колониальны, и в отношении колоний говорят о составляющих их полипоидных и медузоидных особях, в отличие от свободно живущих полипов и медуз классов *Anthozoa* и *Scyphozoa*.

Медузоид по внешнему своему виду представляет полушаровидное тело с трубчатым хоботком, находящимся, подобно языку колокола, в центре вогнутой стороны тела (см. рис. 68, *C*, *D*). Отверстие этого хоботка является ротовым.

Как ни отличается на первый взгляд медузоид от полипоида, первый является по своему строению производным от последнего (см. рис. 68), и даже легко приводится к его типу. Надо представить себе лишь, что поверхность полипоида между ртом и щупальцами впячивается внутрь, приближаясь к стенке противоположной части тела, что в последнем, главным образом при выпуклой поверхности, утолщается опорная пластинка, превращаясь в массивный студенистый слой. Медузы описанного строения по крайней мере часть жизни проводят свободно плавая. Плавание происходит толчками, вследствие выжимания из колокола воды. Понятно, что при движении медуза обращена выпуклой поверхностью в сторону движения.

Медуза представляет различные новообразования сравнительно с полипом. В связи с указанным образом движения медузы мускулатура локализирована: на выпуклой поверхности тела мускулы вполне отсутствуют, на вогнутой же находится широкое мускульное кольцо, при сокращении которого уменьшается полость колокола под его вогнутой поверхностью,

а при уменьшении этой полости часть воды, в ней находившейся, выбрасывается наружу, вследствие чего животное получает толчок и двигается. Подобным образом нервные клетки сосредоточиваются на краю колокола, и отсюда происходит иннервация во-первых мускулов,

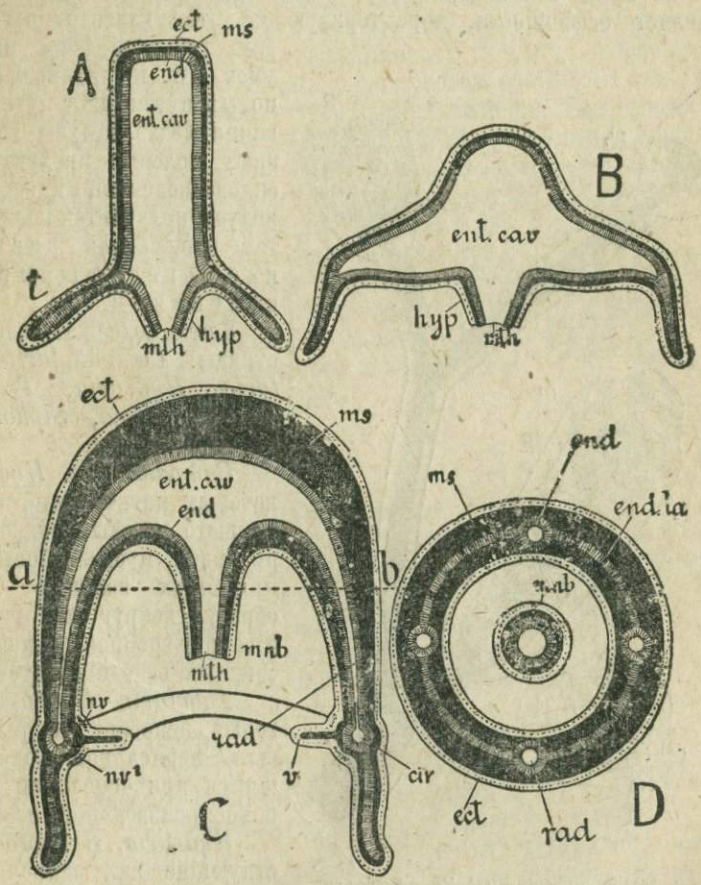



Рис. 68. Схема происхождения медузоида от гидранта.

*ect* — эктодерма, обозначена точками; *end* — энтодерма — штрихами; *ent. cav.* — пищеварительная полость; *ms* — студенистая опорная пластинка, черная; *A* — гидранта в вертикальном разрезе; *C* — медузоид в вертикальном разрезе и *D* — в горизонтальном по линии *ab*; *B* — промежуточная между *A* и *B* форма; *mth* — рот; *t* — щупальцы; *hyp* — околоротовая площадка; *mnb* — хоботок; *rad* — радиальные каналы; *cir* — кольцевой канал; *v* — velum; *nv*, *nv* ¹ — двойное нервное кольцо; *end. la* — эндодермальная пластинка.

а кроме того и особых органов чувств, помещающихся на краю колокола. Это или органы зрения — глаза, или статоцисты — органы, при посредстве которых животное ориентируется относительно положения своего тела в пространстве, органы чувства равновесия. Статоцисты представляют открытые или закрытые сумки с заключенными в них известковистыми конкрециями, производящими различное давление на стенки сумки при различных положениях тела животного. Глаза состоят

из чувствительной сетчатой оболочки, к которой примыкает прозрачная чечевица, представляющая местное утолщение кутикулы.

Наконец для медуз, принадлежащих к классу *Hydrozoa*, характерною особенностью является кольцевая кайма (velum см. рис. 68, *C*), расположенная на краю колокола, внутри его. Размножение *Hydrozoa* также представляет особенности, характеризующие этот класс животных: из двух главных форм индивидуумов — полип размножается бесполым путем, дает путем почкования медуз, медузы же развивают половые продукты, и из оплодотворенной яйцевой клетки медузы получается полип. Это — так называемое размножение чередующимися поколениями.

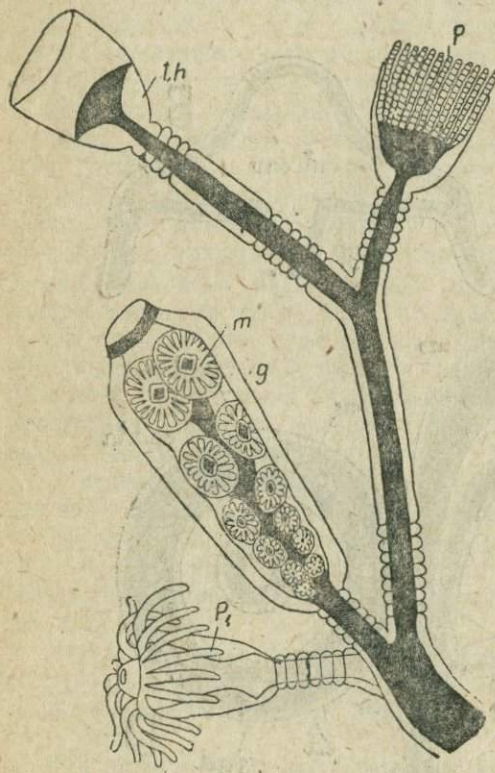



Рис. 69. Часть колонии *Obelia gelatinosa*.

*p* — полип с сжатыми щупальцами; $p_1$ — с распростертыми; *m* — медузоидная особь в гонотеке *g*; *th* — тека.

Класс содержит следующие отряды: *Campanularia*, *Tubularia*, *Hydraria*, *Trachylina*, *Hydrocorallina*, *Siphonophora*, *Graptolithoidea*.

*Campanularia. Hydrozoa*, у которых мягкое тело, ценосарк, покрыто роговым покровом, перисарком, продолжающимся на питающих колонию полипов, образуя вокруг них гидротеки, а вокруг воспроизводящих медузоидных особей гонотеки.

*Tubularia. Hydrozoa*, в которых ценосарк покрыт роговым перисарком, оканчивающимся при основании полипов и воспроизводящих особей.

*Hydraria. Hydrozoa*, существующие как одиночные полипы без исчезнувшей медузоидной стадии (пресноводная *Hydra*); без перисарка, щупальцы полые, полипы способны двигаться. В ископаемом состоянии не встречаются.

*Trachylina. Hydrozoa*, без чередования поколений, полипы исчезли из цикла жизни, а медузоидные особи развиваются прямо из яйца. В ископаемом состоянии не встречаются.

*Hydrocorallina. Hydrozoa*, существующие как колонии с наружным известковым скелетом, в который полипы, обычно диморфные, могут втягиваться

*Siphonophora. Hydrozoa*, существующие в виде свободно плавающих полиморфных колоний без перисарка. В ископаемом состоянии не встречаются.

*Graptolithoidea* обладают роговым перисарком, принадлежность их к *Hydrozoa* не установлена прочно.

### Отряд *Campanularia*

В колонии представителя отряда *Campanularia* (рис. 69) по поверхности субстрата (поверхность, к которой прикрепляется колония, — дно морское или предметы, на нем находящиеся) стелются корневидные полые трубки (hydrorhiza), и от них поднимаются свободные стволы, ветвящиеся и имеющие на концах ветвей особей колонии. Все стволы и ветви полые, чем устанавливается сообщение между полостями полипов и распределение пищи, полученной некоторыми особями, в те части колонии, где не происходит захвата добычи. Каждая гонотека заключает несколько медуз, со временем при наступлении зрелости освобождающихся и выделяющих одни медузы мужские, другие — женские половые клетки. Из оплодотворенной яйцевой клетки получается сначала плавающая посредством ресничек личинка, а из нее, когда она садится, развивается полип, путем почкования дающий колонию.



Рис. 70. *Hydractinia* (ныне живущая).

*hy* — гидранты; *go* — гонофоры; *hph* — базальный пористый скелет с острыми коническими бугорками.

### Отряд *Tubularia*

Роды *Hydractinia* (рис. 70) и *Tubularia* образуют прилегающий к субстрату (часто к раковинам улиток, обитаемым раком-отшельником) пластинчатый перисарк, покрытый ценосарком с гидрантами (полипоидные особи) и гонофорами (сидячие, не освобождающиеся медузоидные особи). Корковидный перисарк основания колонии бывает роговой или известковистый и состоит из пластинок, параллельных поверхности обрастаемой раковины, лежащих одна над другой; пластинки соединены между собою перемычками, перпендикулярными к их поверхности, так что между пластинками существует свободное пространство. На поверхности поднимаются полые шипы или бугорки различной величины, и к ней же примыкает отлагающее скелет мягкое основание колонии, от которого поднимаются вверх на стебельках различные индивидуумы, не имеющие твердой оболочки. Пластинки пронизаны каналами, приводящими в сообщение межпластиночные пространства. Род *Hydractinia* встречается в ископаемом состоянии в меловых и третичных отложениях; живет и в настоящее время.

### Отряд *Hydrocorallina*

Скелет гидрокораллов известковист и имеет форму масс, облекающих посторонние предметы или ветвистых. Он состоит из сплетения палочек (рис. 71), в которых находятся открывающиеся на поверхности трубчатые углубления двух родов: более крупные называются гастропорами и имеют горизонтальные перегородки, мелкие называются

дактилопорами. Скелет отлагается сплетением ветвей мягкого тела, последнее обособляется еще в поверхностный слой. Полипы возвышаются над этим слоем и бывают двух родов: питающие колонию индивидуумы, или гастрозооиды, помещающиеся в гастропорах, и дактилозооиды, занимающиеся ловлей добычи, снабженные в изобилии стрекательными органами, помещающиеся в дактилопорах.

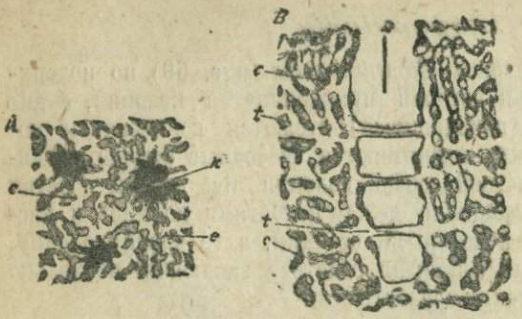



Рис. 71. *Millepora nodosa* (ныне живущая).

*A* — наружная поверхность скелета $^{40}/_{1}$; *B* — перпендикулярный разрез $^{80}/_{1}$; *k* — гастропоры; *c* — дактилопоры; *t* — горизонтальные диниа.

*Millepora*[1] является ныне живущим представителем гидрокораллов; принимает большое участие в образовании коралловых рифов. В ископаемом состоянии встречается, хотя и редко, в третичных отложениях. Есть вымершие ископаемые группы, которые с известной вероятностью могут быть сопоставлены с гидрактиниями и гидрокораллами.

## *Stromatoporoidea*

С гидрактиниями сходна палеозойская группа *Stromatoporoidea*.[2] Известковистые скелеты строматопороид весьма различны по форме; они могут быть полушаровидны или шарообразны, древовидно разветвлены, могут неправильно облекать в виде корки различные предметы; часто представляют значительного размера массы. Скелет состоит из ряда параллельных между собою пластинок, разделенных промежуточными пространствами; пластинки пересечены под прямым углом столбиками, дающими мутовчато, через известные промежутки, ветки; эти ветви, соединяясь между собою, собственно и образуют пластинки. Нижняя поверхность скелета часто покрыта тонким, концентрически морщинистым, лишенным пор покровом. Поверхность пластинок неровная, и

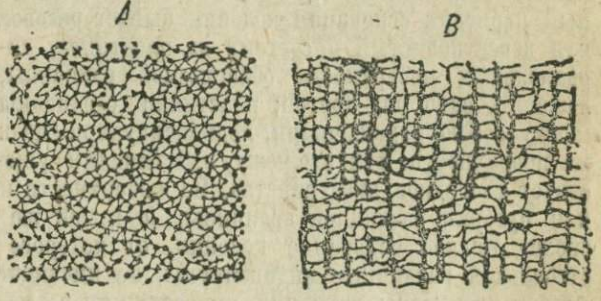



Рис. 72. *Actinostroma intertextum*. Уинлок, Англия. $^{12}/_{1}$.

*A* — шлиф параллельно верхней поверхности представляет вертикальные столбики и радиально расходящиеся от них горизонтальные ветви; *B* — вертикальный разрез.

[1] Mille — тысяча, poros — пóра.
[2] Stroma — покров, слой.

на верхней стороне их у некоторых форм находятся неглубокие бороздки, образующие звездчатые фигуры.

*Actinostroma* (рис. 72; actis — луч, stroma — слой). Вертикальные (или радиальные — при шаровидных колониях) столбики расположены через довольно равномерные промежутки один от другого, пересекают все или часть пластинок и потому в вертикальном разрезе представляют сеть с четырехугольными петлями. Пластинки пористы,



Рис. 73. *Stromatopora tuberculata.* Девон. Онтарио. Канада. Нат. вел.



Рис. 74. *Stromatopora.* Поперечный (вертикальный) излом. Девон. Р. Ухта. Область Коми. $^2/_1$.

состоят из сплетения ветвей столбиков, и на их поверхности концы вертикальных столбиков выдаются в виде бугорков. Очень часто в девоне, реже в силуре и в среднем кембрии.

*Stromatopora* (рис. 73, 74). В разрезе столбики и пластинки трудно различаются, сливаясь в сетку с мелкими петлями. В этой основной массе имеются трубчатые цилиндрические углубления с днищами, вероятно вмещавшие полипов; эти углубления все одинаковой величины Часто в девоне, реже в верхнем силуре. Кроме того строматопоры описаны из юры и мела. *Actinostroma* более сходна с *Hydractinia*, а *Stromatopora* с *Millepora*. *Stromatoporoidea* иногда почти сплошь образуют слои древнепалеозойских известняков.



*A* *B*

Рис. 75. *Uralotimania reticulata.* Верхнекаменноугольные отложения. Дыроватый камень. Луньевка. Сев. Урал.

*A* — вертикальный разрез породы с заключенными в ней пластинками *Uralotimania* (нат. вел.); *B* — горизонтальный разрез (увел. в 2,5 раза).

К гидрактиниям примыкает род *Uralotimania*, слагающий целые рифы на Урале и Тимане в верхнекаменноугольных отложениях. Полипняки (рис. 75) его образуют корковидные пластинки, до $^2/_3$ *см* толщиною. Эти корки состоят из толстых вертикальных пластин, местами соединенных между собою перемычками (см. рис. 75, *B*). Корка плотна у нижней

поверхности, наиболее ячеиста у верхней поверхности, закрытой тонким покровным слоем с бугорчатой поверхностью и с отверстиями между бугорками, ведущими во внутренние пустоты корки.

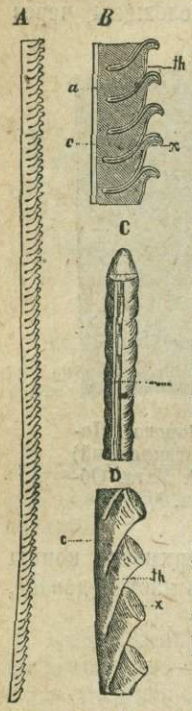



Рис. 76. *Monograptus priodon.* Силур. Окрестности Праги. Чехо-Словакия.

*A* — в натуральную величину; *B* — увеличенный продольный разрез; *c* — канал; *a* — стержень; *t* — ячейка (theca), *x* — наружное отверстие ячейки; *C* — вид со стороны, противоположной ячейкам; *D* — *Monograptus bohemicus.*

## Граптолиты. *Graptolithoidea* [1]

Вымершая нижнепалеозойская группа. Встречаются обыкновенно обособленные ветви колоний. Ветви всегда представляют трубчатый канал, соединительный для ячеек отдельных полипов, примыкающих к нему, располагаясь в ряд вдоль него. Независимо от канала бывает полая или сплошная прутообразная ось (virgula), служащая опорою ветви. У простейших форм ось находится с одной стороны канала, а ряд ячеек с противоположной стороны его. Ячейки открываются не только внутрь, в канал, но и наружу, устьями на дистальном конце [2]. Ячейки расположены или в непрерывном ряду (*Monograptus*, рис. 76; monos — один), непрерывно примыкая одни к другим, или разделены промежутками (*Rastrites*, рис. 77; rastrites — скребок).

У более сложных форм полипняк (polyparium) представляет расположение ячеек в два ряда с противоположных сторон канала (*Diplograptus*, см. рис. 80; diplous — двойной) или даже в четыре ряда (*Phyllograptus*, рис. 78; phyllon — лист); в таких случаях virgula занимает

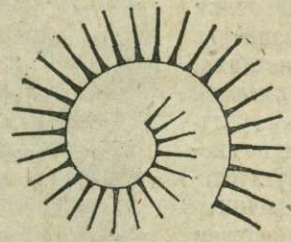


Рис. 77. *Rastrites linnei.* Верхний силур. Окрестности Праги, Чехо-Словакия.



Рис. 78. *Phyllograptus.* Полипняк разрезан поперек на две части, и верхняя часть приподнята, чтобы видеть четыре ряда ячеек. Нижний силур. Англия. Нат. вел.

центральное между рядами положение. Скелет граптолитов состоял из органического, хитинового вещества, подобного роговому, зачастую обугливающегося при сохранении в ископаемом состоянии.

В индивидуальном развитии граптолитов наиболее раннею известною стадиею является так называемая ножка (sicula). Это образование (рис. 79, *A*) представляет полый конус, открытый во всем основании.

[1] Graptos — писаный, lithos — камень.

[2] Дистальный — находящийся наиболее далеко от центра тела или места прикрепления; противоположное понятие — проксимальный.

Sicula уже имеет virgula. Первые ячейки образуются от sicula с одной стороны ее или попеременно с двух противоположных сторон. Обыкновенно рост sicula прекращается, как только образовались первые ячейки, и иногда она совершенно исчезает вслед за тем.

В самом конце XIX века были найдены экземпляры хорошо сохраненных колоний *Diplograptus* (рис. 80). Ветви, попадавшиеся до сих пор отдельно, образуют розеткообразные колонии, сходясь своими virgulae в центральной части розетки; здесь virgulae соединяются, и в месте их соединения находится маленькое, почти четырехугольное тело (соединение в розетку с указанным телом в центре, скрепляющим virgulae, было ранее известно для некоторых граптолитов); это тело окружено группой яйцевидных хитиновых капсул, считаемых за гонофоры, так как они содержат siculae; siculae иногда выходят из капсул наружу и развиваются в отдельные колонии, но в других случаях они остаются прикрепленными к родительской колонии, развивая в ней отдельные новые ветви. Над центральным телом и гонофорами находится большое пузыреобразное тело, вероятно наполненное воздухом при жизни животного и служившее для удержания колонии в определенном положении при плавании, подобно тому как это бывает у пузыреносок (сифонофор), одного из отрядов ныне живущих *Hydrozoa*.

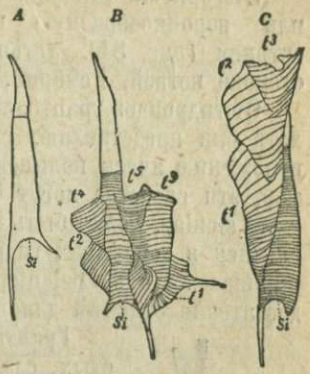



Рис. 79. *A* — *Diplograptus gracilis* (sicula); *B* — sicula с пятью первыми гидротеками (*t* — *t*); *C* — *Monograptus dubius* (sicula и три первые гидротеки); сильно увеличено.

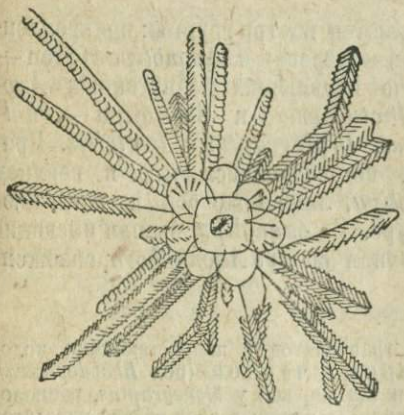


Рис. 80. *Diplograptus pristis*. Нижний силур. Нью-Йорк, США. $^2/_3$.

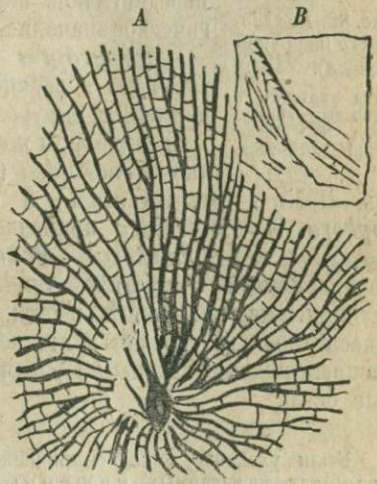



Рис. 81. *A* — *Dictyonema retiformis*. Верхний силур. Нью-Йорк, США. *B* — *Dictyonema* sp. Веточка с ячейками из валунов Сев. Германии.

Некоторые граптолиты были животными прираставшими.

Например, в верхнекембрийских, силурийских и девонских отложениях встречаются кустообразно разветвленные колонии, ветви кото-

рых снабжены ячейками для полипов и соединены поперечными перемычками.

*Dictyonema* (dictyon — сеть, nema — нить) образует корзинкоподобную или воронкообразную прикрепленную колонию, снабженную внизу острием (рис. 81). Устья ячеек для полипов находятся на внутренней стороне ветвей. Кембрий, силур, девон.

От гидроидов граптолиты отличаются существованием *siculae* и *virgulae*; хотя они представляют сходство с теми или другими гидроидами по расположению ячеек полипов, по присутствию плавательного пузыря и гонофор, эти сходства могут быть только внешними; в гонофорах, например, были siculae, может быть не имевшие никакой аналогии с медузами, находящимися в гонофорах гидроидов. Во всяком случае, если даже граптолиты принадлежали к Coelenterata, приближаясь к гидроидам, они представляют достаточно отличий для выделения в особый вымерший отряд.




Рис. 82. *Rhabdopleura* (ныне живущая). Увел. Ветка колонии с трубчатым концом (*Er.*); *S* — аналог virgula; *th* — тека.

Граптолиты встречаются чрезвычайно часто в глинистых сланцах, реже в известняках верхнекембрийских и силурийских отложений. Вымирают в нижнем девоне. Вместе с граптолитами в породе редко находятся другие органические остатки, чаще других радиолярии. Тонкозернистый характер осадков, в которых заключены граптолиты, заставляет считать их за отложения сравнительно глубоких удаленных от берега вод, в которых оседали на дно остатки плавающих граптолитов и сходным образом планктонных радиолярий. Граптолиты имеют широкое географическое распространение, объясняющееся тем, что они передвигались плаванием, и потому имеют большое геологическое значение, представляя хорошие руководящие формы.

*Monograptus* часто в среднем и в верхнем силуре. *Rastrites* в верхнем силуре. *Diplograptus* и *Phyllograptus* в нижнем силуре.

Граптолиты подразделяются на три группы: прикрепленных *Dendroidea* (dendron — дерево) и *Axonolipa* (axon — ось, lipein — отсутствовать) и свободно плавающих планктонных *Axonophora*. К *Dendroidea* принадлежит *Dictyonema*, к *Axonolipa* — *Phyllograptus*, к *Axonophora* — *Monograptus*, *Diplograptus*, *Rastrites*. Примитивнейшими считаются *Dendroidea*, встречающиеся уже в верхнем кембрии. Из них могли выйти *Axonolipa*, лишенные оси и встречающиеся главным образом в нижнем силуре. Из *Axonolipa* вышли имеющие распространение главным образом в верхнем силуре *Axonophora*, снабженные осью.

Были указаны точки соприкосновения граптолитов с прирастающими колониями так называемых кишечно-жаберных червей (род *Rhabdopleura*). У *Rhabdopleura* индивидуумы колонии малы и так же, как у *Monograptus*, расположены в прямолинейный ряд, одной стенкой прирастающий; в этой стенке находится трубчатое образование, совершенно аналогичное virgula (рис. 82).

Строение стенок ствола колонии также аналогично, наконец дистальный конец колонии представляет трубчатое образование, несколько сходное с sicula и содержащее зародыши новых особей, обособляющихся почкованием.

В отношении строения мягкого тела кишечно-жаберные черви принадлежат к высшим беспозвоночным животным и совершенно отличны от кишечнополостных. Таким образом граптолиты являются одною из вымерших групп, об органи-

зации которых мы можем лишь догадываться с некоторою вероятностью, исходя от организации сколько-нибудь сходных ныне живущих животных. За последнее время не без основания указано на возможность сближения граптолитов с мшанками.

# Класс II. Сцифомедузы. Scyphozoa или Acalephae [1]

Животные, достигающие значительной величины, одиночные (они-то и известны в общежитии под названием медуз). По сравнению с медузоидными особями колоний гидромедуз, организация сцифомедуз является более сложною. Край зонтикообразного тела рассечен на лопасти, в связи с чем отсутствует velum. Кроме того край колокола иногда снабжен щупальцами. На нижней поверхности колокола находится толстый слой концентрических мускулов, своим сокращением выгоняющих воду из желудочной полости, при-

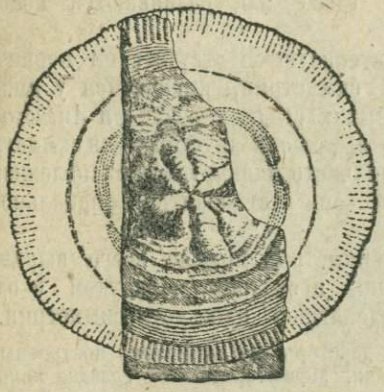


Рис. 83. *Rhizostomites admirandus.* Отпечаток. Вид снизу со стороны четырехлопастного хоботка. Пунктиром дополнены недостающие части. Верхняя юра (литографский сланец). Золенгофен. Бавария. Германия. $^1/_8$.

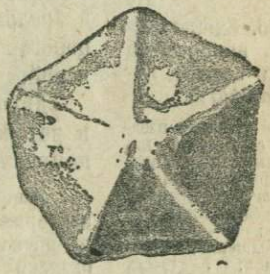


Рис. 84. *Medusites lindströmi.* Кембрий. Окрестности Таллина. Эстония. $^2/_3$.

чем животное получает толчок и передвигается. Края ротового отверстия также рассечены на лопасти, иногда удлиненные, служащие для схватывания добычи. Медузы размножаются чередующимися поколениями. Половое животное — медуза производит полипа; полип существует кратковременно, уничтожаясь в процессе деления, которое происходит поперек тела полипа и дает медуз.

Тело медуз состоит из бесскелетной студенистой или хрящеподобной массы, содержит в своем составе много воды. Тем не менее при благоприятных условиях медузы дают отпечатки в тонкозернистых породах, например в кембрийских сланцах Британской Колумбии в Канаде, в юрском литографском камне Баварии (рис. 83), в мелу. В кембрийских породах различных стран находятся четырехлучевые (реже пятилучевые) [2] тела, принимаемые за слепки (ядра) желудочной полости медуз (рис. 84).

---

[1] Scyphos — чаша, zoon — животное, acalephe — крапива.

[2] Изменчивость числа лучей существует и у ныне живущих медуз.

# Класс III. Коралловые полипы. Anthozoa[1]

Коралловые полипы отличаются от гидроидных более сложною организациею; края ротового отверстия у них имеют продолжение внутрь полипа в виде глоточной трубки, открывающейся нижним концом в coelenteron. Сильно развиты радиальные выросты стенки тела — мезентериальные перегородки, также вдающиеся внутрь на некоторое расстояние. Этими перегородками coelenteron разделяется на мезентериальные камеры, сообщающиеся между собою в околоосевой части coelenteron, куда перегородки не достигают. В верхней части полипа перегородки доходят до глоточной трубки, примыкая к ней. Свободные края мезентериальных перегородок извилисты, снабжены стрекательными органами, железистыми клетками; здесь же развиваются половые клетки.

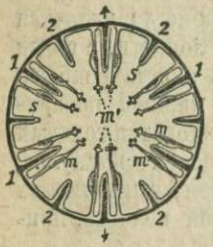



Рис. 85. Схематический поперечный разрез полипа *Zoantharia*.

Стрелки означают плоскость симметрии. Известковый скелет показан жирной черной линией. *m'* — внутренний край мезентериальных складок; *m* — мускульные утолщения; *s* — перегородки; *1* — шесть перегородок I цикла; *2* — шесть перегородок II цикла.

*Anthozoa* характеризуются отсутствием первичной радиально-лучевой симметрии, имеющейся у низших *Coelenterata*; в ранних стадиях развития *Anthozoa* во всех органах ясно выражена двусторонняя симметрия, в зрелом состоянии часто маскируемая расположением перегородок, когда она становится радиально-лучевой.

Двусторонняя симметрия прежде всего выражена в ротовом отверстии, постоянно вытянутом в одном направлении, определяющем плоскость симметрии.

Затем по плану двусторонней симметрии построены мезентериальные складки. Мезентериальные складки покрыты на обеих сторонах мускульными волокнами, на одной стороне складки волокна большею частью образуют утолщения (рис. 85).

Как видно, даже при строго лучевом расположении перегородок в зрелой стадии коралла мускульные утолщения перегородок по своему расположению представляют двустороннюю симметрию: правая и левая половины рис. 85 симметричны.

Крупнейшими подразделениями *Anthozoa* являются *Zoantharia* и *Alcyonaria*.

## Подкласс I. Zoantharia[2]

*Zoantharia* имеют перегородки в переменном числе, кратном двух. Щупальцы простые, трубочкообразные. У некоторых групп существует скелет, состоящий из игольчатых кристаллов (фибр) арагонита.

Скелет отлагается наружным слоем мягкой стенки тела, эктодермой, и представляет образование, сходное по форме с нижнею частью мягкого тела животного; скелетная ячейка открыта сверху, и здесь из нее часто выдается верхний конец мягкого мешкообразного тела; в таком случае мягкое тело может вполне втягиваться в ячейку, в углубление ее верхнего конца, называемое чашечкой. Главными составными частями

[1] Anthos — цветок.
[2] Zoon — животное, anthos — цветок.

скелета ячейки являются стенка (theca) и перегородки (septae). На рис. 86 видно соотношение скелетной стенки к мягкой стенке тела; первая образуется в кольцевой складке второй (см. рис. 85); в подобных же складках, идущих от стенки тела радиально внутрь, образуются радиальные перегородки; складки, их образующие, лежат посредине мезентериальных камер; пространство между двумя соседними перегородками представляет интерсептальную камеру. Перегородки на краях бывают зубчаты; иногда на внутреннем краю их наверху резко обособляется глубокой выемкой крупный зубец. Такой зубец, если смотреть на чашечку сверху, кажется самостоятельным образованием, независимым от перегородки, хотя и лежит в одной плоскости с нею, и называется свайкой (palus). Перегородки бывают сплошные и пористые. Поверхность

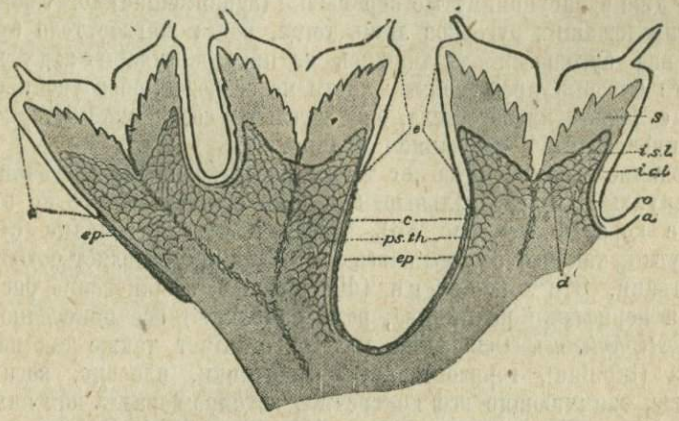



**Рис. 86. Схематический разрез коралла *Mussa*.**

Жирной черной линией показан разрез мягкого тела полипа. В левых двух коралли тах разрез сделан через перегородку, в правом — через межперегородочное пространство. *s* — перегородка; *isl* — интерсептальная камера; *c* — costae; *icl* — интеркостальное пространство; *ps. th* — pseudotheca; *ep* — эпитека; *d* — диссепименты.

перегородок бывает гладкая или неровная — в последнем случае она покрыта струйками, ребрышками, бугорками соответственно характеру эктодермальной поверхности радиальных складок мягкого тела. Отложение перегородки происходит слоями, параллельными ее боковым поверхностям, на обеих этих поверхностях. Бугорки на обращенных одна к другой боковых поверхностях смежных перегородок при своем росте и утолщении могут прийти в соприкосновение, образуя при этом перемычки (synapticulae). Иногда бугорки в вертикальных рядах тоже сливаются, образуя вертикальные перемычки. Все эти перемычки скрепляют коралл, так что при сильном развитии их иногда стенка отсутствует. Иногда стенка образована концами перегородок, расширенными на периферии до соприкосновения (ложная стенка, pseudotheca).

В некоторых случаях стенка бывает покрыта снаружи особым концентрически морщинистым известковым покровом, эпитекой. Эпитека образуется так называемой краевой зоной тела полипа (см. рис. 86), краем стенки тела, свешивающимся сверху вниз за скелетную стенку. Эпитека существует и на основании ячейки, и здесь эпитекальный покров

представляет даже бо́льшее постоянство, чем на боках, иногда он только на основании и имеется, вообще развитие эпитеки идет от основания вверх.

На наружной поверхности стенки находятся иногда ребра, представляющие части перегородок, выдающиеся наружу; такие ребра называются costae. У некоторых кораллов наружные ребра соответствуют промежуткам между перегородками и называются тогда pseudocostae или rugae (ruga — морщина).

Коралл надстраивает свою ячейку все выше, наращивая стенку и перегородки, причем мягкое тело перемещается снизу вверх. Части ячейки, становящиеся свободными при этом перемещении мягкого тела, заполняются известковистыми образованиями, отлагаемыми основанием мягкого тела полипа. Уже вышеупомянутые перемычки (synapticulae) могут образоваться из противолежащих бугорков лишь тогда, когда мягкое тело будет находиться над бугорками, удалившись из пространства м е ж д у ними, так что, хотя бугорки представляют части перегородок, образующиеся в радиальных складках мягкого тела, окончательное соединение бугорков в перемычку производится основанием полипа.

Основание полипа отлагает также известковистые листочки, плоские или выпуклые, горизонтальные или косо расположенные по отношению к стенке коралла (см. рис. 86). Между этими листочками существуют промежутки, так что совокупность листочков представляет подобие пузырчатой ткани. Эти л и с т о ч к и (dissepimenta) обыкновенно расположены лишь на периферии полипняка, реже заполняют все поперечное сечение (род *Cystiphyllum*). Основание полипа отлагает также так называемые д н и щ а (tabulae), горизонтальные пластинки, плоские, вогнутые или выпуклые, занимающие все поперечное сечение коралла или находящиеся лишь в срединной его части, свободной от перегородок. Последнее скелетное образование, отлагаемое основанием мягкого тела полипа, есть с т о л б и к (columella), столбчатый или пластинчатый, расположенный центрально, совпадая с осью коралла. Столбик отлагается центральною частью основания полипа, в таком случае впяченною внутрь, так что во впяченности отлагается столбик.

Столбик бывает образован иногда внутренними концами перегородок, соединяющимися по оси коралла. Такой столбик называется л о ж н ы м, и его надо отличать от н а с т о я щ е г о столбика, образованного основанием мягкого тела полипа.

Настоящий столбик бывает или плотный, состоящий из пластинчатых концентрических слоев, или губчатого сложения, или состоит из пучка грифелевидных палочек.

Все скелетные образования, возникающие внутри ячейки коралла, называются эндотекальными, так что говорят, например, о п у з ы р ч а т о й э н д о т е к е.

Экзотекальным образованием является ц ё н е н х и м а — отложение скелетного вещества вне ячейки, соединяющее иногда ячейки у колониальных кораллов. Цёнехима отлагается ц ё н о с а р к о м — частями мягкого тела полипов, разрастающимися наружу, за пределы отдельных чашечек.

М и к р о с т р у к т у р а с к е л е т а. Микроскопические исследования тончайшей структуры скелета кораллов, ставшие более частыми за последнее время, с одной стороны, лучше объясняют происхождение различных

элементов скелета, а с другой — дают возможность устанавливать наличность различий тогда, когда их трудно найти при исследовании лишь макроскопическом.

Скелет кораллов состоит из последовательно отлагавшихся известковистых слоев или пластинок. Пластинки состоят из фибр арагонита, направленных перпендикулярно к отлагавшей их поверхности. Известковистые фибры в перего-

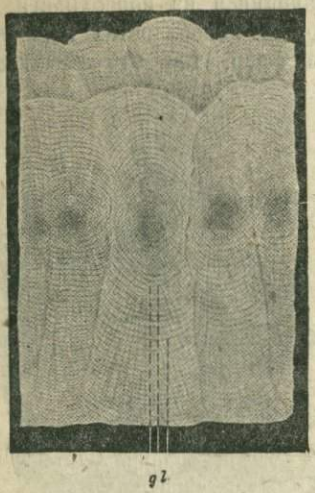



Рис. 87. Поперечное сечение перегородки *Hexacoralla*. Увел.

*gl* — линия нарастания; *cc* — центры пучков фибр.

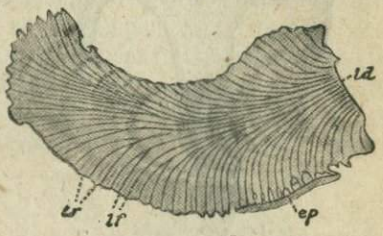



Рис. 88. Перегородка ныне живущего коралла. $^1/_1$.

слева — верхний конец; справа — нижний обломленный край.
*tr* — трабекулы; *lf* — линия соприкосновения трабекул; *ld* — линия расхождения трабекул; *ep* — эпитека, справа нижний обломленный край.

родках и стенке коралла группируются в элементы высших порядков — в пучки фибр, а пучки — в балочки или трабекулы.

Пучки фибр представляют лучистые и в то же время концентрически слоистые агрегаты, округленной или неправильной формы (рис. 87), в несколько десятых долей миллиметра в поперечнике.

Трабекулы имеют вид столбиков, состоящих из ряда пучков фибр (рис. 88, 89). В перегородках различных кораллов трабекулы расположены различно. Иногда они расходятся веерообразно от некоторой линии, занимающей более или менее срединное положение в перегородке (см. рис. 88); в этом случае трабекулы идут вверх от указанной линии, отгибаясь затем с одной стороны ее кнаружи, с другой стороны — внутрь. Зона, лежащая наружу от линии расхождения, находится в связи с развитием costae и отсутствует при неразвитии последних. Иногда трабекулы в перегородке бывают горизонтальны, так что верхний край перегородки образован всего одной трабекулой, а внутренний — оконечностями всех их; бывают и иные положения трабекул.



Рис. 89. Поперечное сечение перегородок и ложной стенки *Hexacoralla*. $^4/_1$.

Окончания трабекул на краю перегородки иногда являются в виде зубчиков.

Сплошные и пористые перегородки возникают в зависимости от того,

сомкнуты ли соседние пучки фибр совершенно плотно или с промежутками.

Ребрышки и струйки, находящиеся на боковых поверхностях перегородок, представляют, так сказать, выдающиеся на поверхности перегородки бока трабекул. Бугорки на боковых поверхностях перегородок представляют выдающиеся части пучков фибр, так что обыкновенно



Рис. 90. Поперечное сечение перегородок (трех) и настоящей стенки *Hexacoralla*. $^{16}/_{1}$.

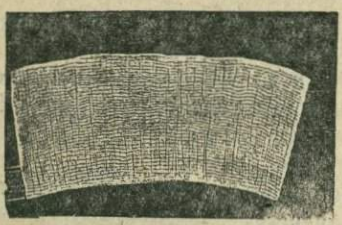


Рис. 91. Сечение диссепимента *Galaxea*. Увел.

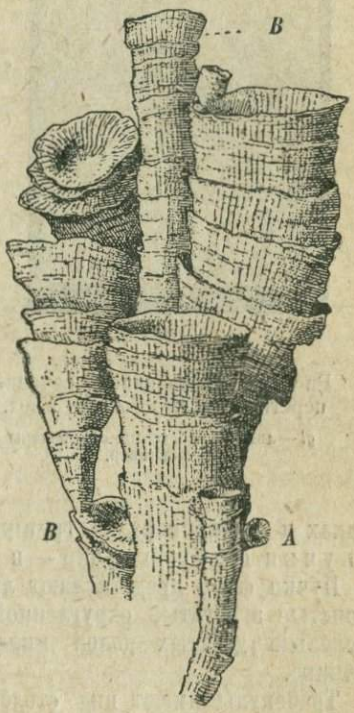



Рис. 92. *Cyathophyllum articulatum*. Почкование верхушечное (краевое) в *B*, боковое в *A*. Верхний силур. Канада.

бугорки группируются в ряды соответственно трабекулам, слагаемым этими пучками.

Центры пучков фибр часто имеют значительно более темный цвет (см. рис. 87), чем остальные части (центры находятся в несколько иных условиях отложения известковистого вещества, соответствуя началу процесса отложения); поэтому и оси трабекул, состоя из этих центров, лежащих близко один от другого, являются темноокрашенными; так же темно окрашены и средние линии перегородок в поперечном разрезе коралла. В некоторых случаях радиальное расположение фибр относительно центров стушевывается, сохраняется лишь перпендикулярное их положение по отношению к боковым поверхностям перегородок; тогда темные линии перегородок являются совершенно непрерывными (рис. 90).

Существование темных линий в перегородках дает возможность точно различить их в разрезах кораллов, отличать от днищ, лежащих иногда почти диаметрально, различать разрезы диссепиментов, примыкающих иногда к концам перегородок, представляя как бы непрерывное продолжение последних. Диссепименты, днища — вообще скелетные образования, отлагаемые основанием мягкого тела полипа и утолщающиеся отложением вещества лишь с одной стороны, — состоят просто из слоев фибр, не представляя пучков их и трабекул, а следовательно и темных линий (рис. 91).

Подобно перегородкам построена и скелетная стенка кораллов. Понятно, что ложная стенка (рис. 92), состоя из расширенных периферических концов перегородок, является сложенною из трабекул. Настоящая стенка, в которой между периферическими концами перегородок введены независимые от перегородок участки, отделенные от перегородок швами и представляющие самостоятельные центры отложения известковистого вещества,

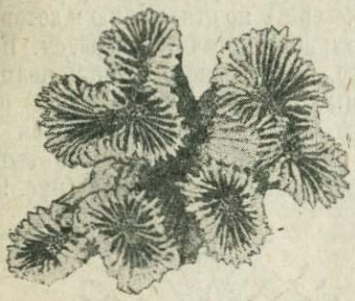


Рис. 93. Скелет ныне живущего коралла *Dasyphyllia echinata*, колониального с индивидуумами, в различной степени отделившимися друг от друга.

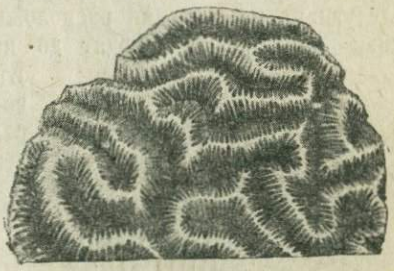


Рис. 94. Скелет ныне живущего коралла *Meandrina arabica*, колониального, индивидуумы которого, возникшие делением, не обособлены в цепочковых рядах их.

тоже состоит из трабекул (см. рис. 90). Швы и расположение центров дают возможность различать под микроскопом ложную стенку от настоящей.

Размножение коралловых полипов. Полипы гермафродитны, т. е. один и тот же индивидуум производит и семенные и яйцевые клетки. Оплодотворенная яйцевая клетка развивается в свободно плавающую личинку. Личинка прикрепляется и развивается в зрелое животное, причем полип или остается одиночным и размножается далее лишь половым путем, или путем почкования (иногда деления) развивается целая колония. При почковании дочерние полипы обособляются иногда с боковых стенок родительского организма, от эктодермы, причем возникает древовидно ветвящаяся колония (см. рис. 92, *A*); такой способ почкования называется боковым. В других случаях почки развиваются наверху полипа, в его чашечке; такое почкование называется верхушечным (см. рис. 92, *B*). Иногда почки развиваются на трубчатых выростах основания полипа, хотя такой способ в рассматриваемой группе встречается редко, являясь, напротив, очень частым у *Alcyonaria*. Встречается и размножение делением, причем новообразующиеся полипы или совершенно

отделяются от родительского организма, или остаются в соединении с ним, образуя колонии. Если отдельные индивидуумы колонии (кораллиты) обособлены друг от друга на значительном протяжении, то колония получается кустовидная; если же они соединены между собою на всем протяжении стенок, то полипняк колонии является массивным. Иногда, при неполном делении, индивидуумы колоний образуют ряды с сообщающимися чашечками, число которых не может быть определено вследствие недостаточной их обособленности (рис. 93, 94).

*Zoantharia* разделяются на несколько отрядов, из которых отряды актиний не образуют скелета; палеонтологический интерес представляют образующие скелет кораллы *Rugosa* и *Hexacoralla*.

## Отряд I. *Rugosa (Tetracoralla)*

Вымершая палеозойская группа. Симметрия коралла определяется четырьмя первичными нерегородками (protosepta), по отношению к которым последующие перегородки расположены характеристичным образом. Первичные перегородки доходят до нижнего, заостренного конца полипа. Вторичные перегородки (metasepta) развиваются последовательно с ростом коралла, начинаясь на все более вышележашем уровне в полипняке (рис. 95).

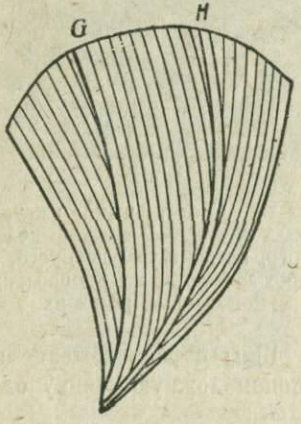



Рис. 95. Полипняк *Streptelasma* сбоку.

*G* — боковая перегородка; *H* — главная первичная перегородка.

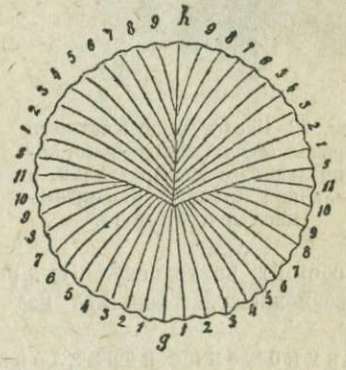


Рис. 96. Схематическое изображение полипняка со стороны нижнего заостренного конца.

Эти перегородки возникают парами, члены которых лежат по обе стороны плоскости симметрии. Боковая поверхность покрыта rugae (отсюда rugosa — морщинистые); часто развита эпитека. Из первичных перегородок две, неодинаковые, лежат в плоскости симметрии, а две другие, одинаковые, расположены по обе стороны этой плоскости. Двусторонняя симметрия иногда отчетливо выражена в отверстии чашечки зрелого коралла, иногда же перегородки здесь расположены радиально; это расположение называется псевдорадиальным, так как получается лишь вследствие известного роста в устье, в остальной части ячейки расположение остается строго двустороннесимметричным. Во многих случаях, при слабом развитии эпитеки, расположение перегородок отчетливо выражено

на боках полипняка; именно о нем дают представление rugae, как известно, чередующиеся с перегородками, расположенными внутри ячейки. Как видно на рис. 95, в двух из четырех систем вторичных перегородок они расположены перисто по отношению к симметрично разделяющей их первичной перегородке, называемой главной. Расположение перегородок в двух остальных квадрантах видно лучше на рис. 96, представляющем вид коралла с его заостренного конца. Здесь видно, что в главных квадрантах, т. е. прилегающих к главной первичной перегородке (*h*), вторичные перегородки расположены перисто относительно нее и — смежные, по крайней мере, — параллельно относительно первичных перегородок, называемых боковыми (*s*).



Рис. 97. *Zaphrentis cornucopiae*. Нижнекаменноугольные отложения. Турнэ. Бельгия. Увел. *Fossula* с главной перегородкой вертикальны.

В двух остальных квадрантах, разделенных так называемой противоположной первичной перегородкой (*g*), смежные с ней вторичные перегородки расположены параллельно по отношению к ней; в этих квадрантах кроме того вторичные перегородки отходят перисто от боковых первичных. Это расположение вторичных перегородок *Rugosa* по отношению к первичным чрезвычайно характерно; оно дает возможность всегда отличить представителей *Rugosa* от кораллов других групп. В случае, если бока коралла закрыты эпитекой, расположение перегородок можно обнаружить, удалив эпитеку шлифованием или растворением в кислоте.

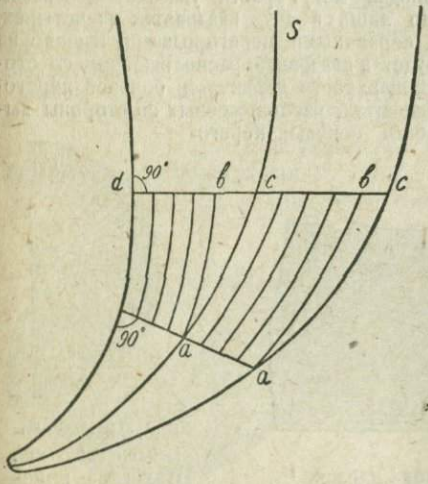



Рис. 98. Схема развития перегородок у *Rugosa*.

*s* — боковая перегородка; *aa*, *cd* — устьевые края.

Кроме указанных первичных и вторичных перегородок, у *Rugosa* в самой верхней части полипняка бывают еще перегородки третичные, короткие и разом появляющиеся во всех интерсептальных камерах, образованных первичными и вторичными перегородками. Что касается до главной первичной перегородки, она бывает иногда очень коротка и лежит в так называемом септальном углублении (fossula), резко выделяясь в отверстии чашечки (рис. 97). Главная перегородка располагается обыкновенно на выпуклой стороне коралла, изредка на вогнутой стороне.

Бывают fossulae и при боковых перегородках, но более редко, нежели при главной и еще реже при противоположной. Fossulae образуются вероятно потому, что при первичных перегородках интерсептальные камеры бывают в известные моменты шире, чем смежные (рис. 98). Мягкое тело, опускаясь в эти уширенные пространства, мешает развитию первичной перегородки до нормального размера. Возможно, что fossulae служили направляющими желобками для движения воды ко рту и от него.

Рассмотрим вопрос о причинах развития характеристичного для *Rugosa* расположения metasepta в отношении protosepta.

Эти причины определяются следующим образом. Определяющими моментами в развитии типичных *Rugosa* можно считать согнутое состояние их полипняка и механические условия развития, создаваемые этой согнутостью.

Устье конического полипняка *Rugosa* обыкновенно перпендикулярно к вогнутой стороне полипняка, как это изображено на рис. 98.

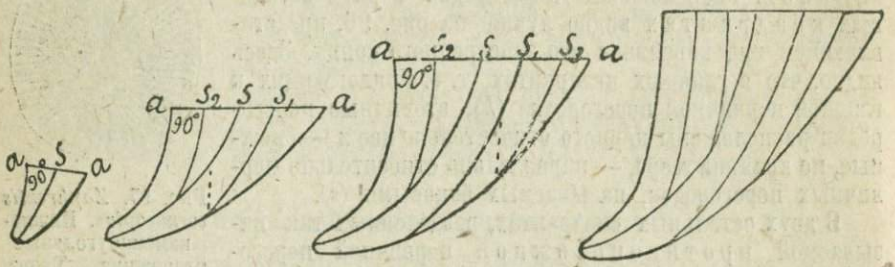
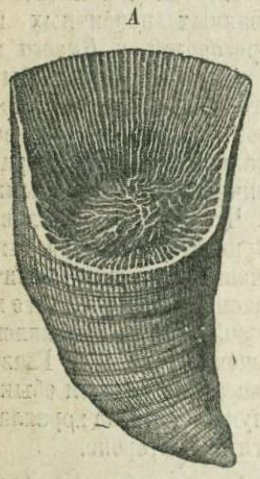



Рис. 99. Четыре стадии развития перегородок у кораллов *Rugosa* (схема). Первая слева лишь с первичными перегородками.

*s* — боковая перегородка; $s_1$, $s_2$, $s_3$ — вторичные перегородки; *aa* — устьевые края.

Характеристичное для *Rugosa* расположение вторичных перегородок (перистое в отношении главной перегородки и параллельное в отношении противоположной) необходимо является потому, что вторичные перегородки имеют наклонность расти, как и вообще перегородки у *Anthozoa*, перпендикулярно к плоскости устья чашечки. При наличности в согнутом полипняке перегородок вторичные перегородки могут расти указанным образом беспрепятственно лишь в двух квадрантах из четырех, разграниченных первичными перегородками. Именно на рис. 98, 99 это будет в квадранте, расположенном со стороны вогнутой поверхности первичной боковой перегородки (*S*). В квадрантах, расположенных со стороны выпуклой поверхности боковых перего-



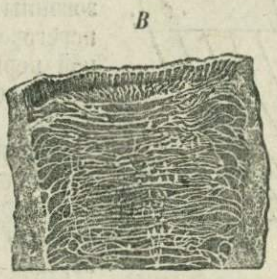




Рис. 100. *Streptelasma europaeum* из валунов Силезии. $^1/_2$.

*A* — экземпляр с выломленною частью края чашечки; *B* — экземпляр, разрезанный вдоль посредине.



Рис. 101. *Streptelasma robustum.* Половина поперечного сечения. Силур. Канада.

родок, вторичные перегородки не могут расти перпендикулярно к устью чашечки вследствие того, что по крайней мере в части, близлежащей к выпуклой поверхности боковой первичной перегородки, она своею выпуклостью будет препятствовать вторичным перегородкам расти указанным образом. Поэтому в квадрантах, лежащих с выпуклой стороны боковых первичных перегородок, вторичные перегородки развиваются не перпендикулярно к краю чашечки, а иначе — именно, как наблюдается, параллельно этой выпуклой стороне.

При таком характере развития перегородок они располагаются на вогнутой стороне коралла параллельно находящейся здесь первичной перегородке, так как она тоже перпендикулярна к устью чашечки; эта первичная перегородка является следовательно так называемою п р о т и в о п о л о ж н о ю.

На выпуклой стороне коралла новые вторичные перегородки, смежные с находящейся здесь первичной, отходят от нее под углом вверх. Это будет г л а в н а я первичная перегородка.

Что касается до боковой первичной перегородки (*S*), то смежные с нею вторичные перегородки (*ab*) расположены параллельно по отношению к ней в главном квадранте, а в противоположном — отходят под углом вверх.

Характерными эндотекальными образованиями являются днища и пузырчатая эндотека. *Rugosa* размножаются половым путем и почкованием, но не делением. Для них именно характерно внутричашечное верхушечное почкование.





Рис. 102. *Zaphrentis phillipsi.* Нижнекаменноугольные отложения. Бельгия. Нат. вел.

Первичными *Rugosa* надо считать одиночные кораллы с согнутым полипняком, с двусторонней симметрией как в молодых стадиях, так и в зрелом состоянии.

К роду *Streptelasma* (силур; streptos—скрученный, elasma—пластинка) принадлежат (рис. 100, 101) одиночные, несколько согнутые, конические кораллы с весьма многочисленными (82—130), постоянно двусторонне-симметрично расположенными перегородками, из которых более длинные изгибаются, переплетаясь около оси. Имеются пузырчатая эндотека и многочисленные сближенные горизонтальные днища.





Рис. 103. *Amplexus coralloides.* Два экземпляра: из Англии (вертикальный разрез) и Бельгии (вид сверху). Нижнекаменноугольные отложения. $^1/_2$.

Характеристичное расположение перегородок отчетливо выражено на боковой поверхности полипняка.

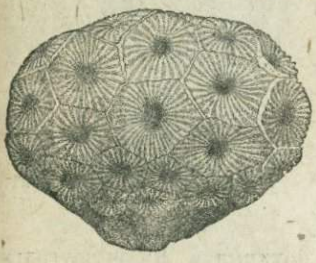


Рис. 104. *Cyathophyllum hexagonum.* Средний девон. Герольштейн. Эйфель. Германия. $^1/_2$.



Рис. 105. *Cyathophyllum ceratites.* Средний девон. С. Кудиново. Курская область. Нат. вел.





Рис. 106. *Cyathophyllum caespitosum.* Разрезы. Средний девон. Эйфель. Германия. $^1/_2$.

Роды *Zaphrentis* и *Amplexus* (силур — каменноугольные отложения, особенно последние; za — очень, phrentis — перегородка, amplexus — окру-

женный) характеризуются присутствием fossula у главной перегородки. У обоих развиты днища; у *Zaphrentis* хотя и слабо — пузырчатая эндотека. У *Zaphrentis* полипняк конический, с длинными перегородками (см. рис. 97; см. также рис. 102), у *Amplexus*, — почти цилиндрический вследствие малого угла конусности, с короткими перегородками (рис. 103).



Рис. 107. *Caninia cylindrica*. Горизонтальный разрез. Турнэ. Бельгия. $^1/_2$.



Рис. 108. *Lithostrotion basaltiforme*. Вид сверху. Нижнекаменноугольные отложения. Бристоль. Англия.

У следующей группы кораллов, примыкающей к рассмотренной, в центральной части полипняка развиты днища, к периферии переходящие в пузырчатую эндотеку.

Из них — *Cyathophyllum* (cyathos — чаша, phyllon — лист), к которому принадлежат кораллы одиночные и колониальные, иногда с ложным столбиком (рис. 104—106). У одиночных кораллов почти всегда имеется более или менее развитая fossula, у колониальных она отсутствует. Силур — каменноугольные; особенно в девоне.



Рис. 109. *Clisiophyllum densilamellatum*. Разрез. Нижнекаменноугольные отложения. Агапово. Южн. Урал. $^1/_2$.

Род *Caninia* (рис. 107) отличается тем, что имеет утолщения перегородок в главных квадрантах. Эти утолщения стереоплазмой — плотным веществом, — находятся в средней части полипняка, не достигая периферии и не доходя также до центра. Имеются fossula и днища, выпуклые вверх. Утолщения перегородок отсутствуют в начальных и в конечных стадиях полипняка. Каменноугольные отложения, пермь.

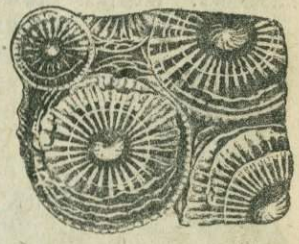


Рис. 110. *Lonsdaleia bronni*. Верхнекаменноугольные отложения. Подольск, Московская область. Нат. вел.

*Lithostrotion* (рис. 108; lithos — камень, strotion — балка), — сложный полипняк; ячейки имеют настоящий грифелевидный столбик. Нижнекаменноугольные отложения.

Роды *Clisiophyllum* (рис. 109; clision — палатка; силур — пермь), *Lonsdaleia* (рис. 110, 111; по имени ученого Лонсделя; карбон — пермь)

и *Dibunophyllum* (рис. 112; dis — два, bunos — холм, phyllon — лист; карбон) принадлежат к одной группе, отличающейся присутствием ложного столбика, образованного не только завертывающимися в центре полипняка

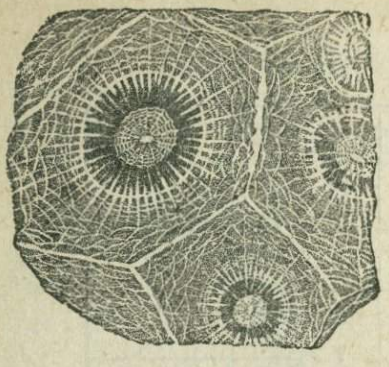


Рис. 111. *Lonsdaleia floriformis.* Нижнекаменноугольные отложения. Подмосковный бассейн. $^3/_1$.

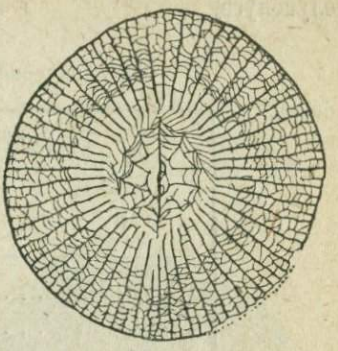


Рис. 112. *Dibunophyllum turbinatum.* Разрез. Нижнекаменноугольные отложения. Южн. Урал. $^2/_1$.

концами перегородок, но и выпяченными в центре кверху днищами. У *Lonsdaleia* происходит сокращение перегородок, отсутствующих у наружной стенки; пузырьки эндотеки располагаются так, что образуется как бы внутренняя стенка; у *Dibunophyllum* (см. рис. 111) столбик во всю свою толщину пересекается продолжением одной из первичных перегородок.

Род *Cystiphyllum* (рис. 113) — одиночные кораллы — отличается заполнением чашечки одной



Рис. 113. *Cystiphyllum vesiculosum.* Цельный полипняк. Средний девон. Германия. Нат. вел.



Рис. 114. *Rhizophyllum gotlandicum.* Верхний силур. Готланд. Швеция. $^1/_1$.

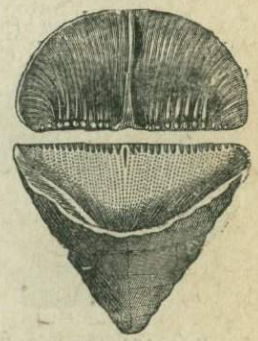


Рис. 115. *Calceola sandalina.* Средний девон. Эйфель. Германия. Нат. вел.

лишь пузырчатой эндотекой; перегородки или вполне отсутствуют, или являются в виде ребер, едва возвышающихся над поверхностью пузырчатой эндотеки на дне чашечки. Силур, девон.

С другой стороны к *Cystiphyllum* примыкает группа *Rugosa*, снабженных крышкой, закрывающей отверстие чашечки; из них *Rhizophyllum* (rhiza — корень, phyllon — лист) и *Calceola* (туфля) — в виде согнутого полуконуса.

**Геологическое распространение *Rugosa***

| Системы / Роды | Кембрий | Силур | Девон | Карбон | Пермь |
|---|---|---|---|---|---|
| *Streptelasma* | | — | | | |
| *Zaphrentis* | | — | — | — | |
| *Amplexus* | | ? | — | — | — |
| *Cyathophyllum* | | — | — | ? | |
| *Caninia* | | | | — | — |
| *Lithostrotion* | | | | — | |
| *Clisiophyllum* | | — | — | — | — |
| *Lonsdaleia* | | | | — | — |
| *Dibunophyllum* | | | | — | — |
| *Cystiphyllum* | | — | — | | |
| *Rhizophyllum* | | — | | | |
| *Calceola* | | — | — | | |
| *Goniophyllum* | | — | | | |

*Rhizophyllum* (рис. 114) представляет некоторую неправильность в форме полипняка, с поверхности которого отходят корневидные отростки. Здесь эти отростки служили для почкования и образования колоний.

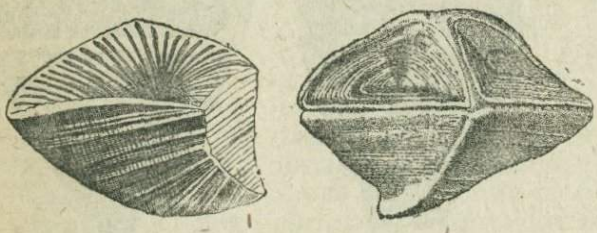


Рис. 116. *Goniophyllum pyramidale*. Верхний силур. Готланд. Швеция. Нат. вел.

Имеются пузырчатая эндотека и слабо развитые в высоту перегородки. Верхний силур.

У *Calceola* свободно лежавший на дне морском полипняк имеет правильную полуконическую форму, лишен корневидных отростков (рис. 115). Силур, девон, особенно часто средний.

Правильность формы полипняка *Calceola* и приплощенность его с одной стороны повидимому объясняются тем, что это был коралл не прирастающий, но свободно лежащий, именно приплощенной стороной на дне. Есть мнение однако, что приплощенность связана с присутствием открывающейся на шарнире крышечки.

*Goniophyllum* (gonia — угол) имеет прирастающий полипняк в виде четырехгранной пирамиды с крышкой из четырех частей, также пирамидальной (рис. 116). Силур.

## Отряд II. *Hexacoralla*

Перегородки образуют несколько циклов, т. е. групп, члены каждой из которых имеют одинаковые размеры, хотя и не всегда развиваются одновременно. Число первичных перегородок шесть (по-гречески — hexa);



Рис. 117. *Cyclolites undulata*. Снизу и сбоку. Верхнемеловые отложения. Гозау. Австрия. Нат. вел.

и так как последующие перегородки развиваются во всех интерсептальных камерах, то числа перегородок в последовательных циклах будут 6, 12, 24, 48 и т. д.; число перегородок в каждом цикле равняется следовательно сумме перегородок во всех предшествующих циклах, и полное число перегородок является кратным шести.

*Cyclolites* (рис. 117; cyclos — окружность, lithos — камень) представляет пример *Hexacoralla* с пористой стенкой и перегородками. Полипняк простой, свободный, дискоидальной или эллиптической формы. Наружная стенка его развита лишь в виде плоского основания. От нее поднимаются чрезвычайно многочисленные, тонкие, радиальные перегородки, простирающиеся до центра полипняка. Между перегородками synapticulae и dissepimenta. Нижняя поверхность стенки покрыта концентрически морщинистой эпитекой. Меловые, реже третичные отложения.



Рис. 118. *Leptoria tenella*. Верхняя юра. Судак. Крым. Нат. вел.

*Leptoria* (рис. 118; leptos — тонкий). Полипняк массивный. Стенка и перегородки имеют плотное строение. Ячейки соединены между собою в извилистые ряды с неразвитыми в промежутках между отдельными ячейками стенками. Вследствие этого перегородки почти параллельны между собою, и столбики сливаются в пластинчатое образование, протягивающееся посредине ряда ячеек. Юра — третичные.

Сравнение групп *Rugosa* и *Hexacoralla*.

До самого последнего времени принимались такие отличительные особенности *Rugosa* и *Hexacoralla*: *Rugosa* представляют число перегородок, кратное четырем (отсюда довольно распространенное название *Tetracoralla*), обладают двусторонней симметрией; *Hexacoralla* имеют перегородки в числе кратном шести, обладают радиально-лучевой симметрией.

Так как *Rugosa* являются единственными скелет образующими палеозойскими *Zoantharia*, то представляется возможным вывести позднейших скелет образующих *Zoantharia*, т. е. *Hexacoralla*, филогенетически только из *Rugosa*. В настоящее время, в результате новейших исследований, оказывается, что *Rugosa* имели не четыре первичных перегородки, а шесть, подобно

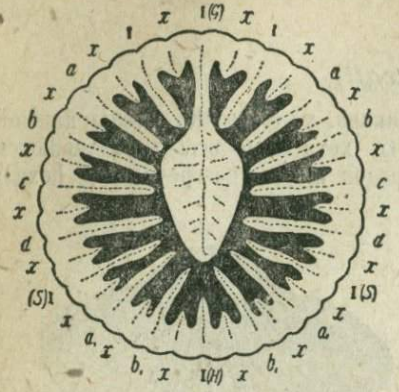


Рис. 119. Поперечное сечение коралла из группы *Rugosa (Lophophyllum proliferum*. Верхнекаменноугольные отложения. Сев. Америка).

*1* — первичные перегородки; *H* — *главная*, *G* — *противоположная*, *s* — боковые; *a* — *b*, $a_1$ — $b_1$ — вторичные перегородки, последовательность развития которых соответствует последовательности букв алфавита; *x* — третичные перегородки. Противоположная перегородка соединена со столбиком.

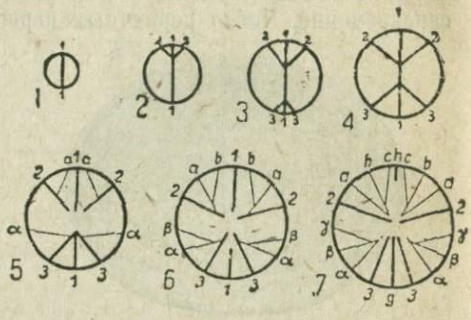


Рис. 120. Семь расположенных один над другим горизонтальных разрезов коралла *Rugosa* показывают образование перегородок.

*1, 2, 3* — первичные перегородки; *a, b, c, α, β, γ* — вторичные перегородки; *h* — главная перегородка; *g* — *противоположная перегородка*; *2* — боковые перегородки в каждой из отдельных фигур.

*Hexacoralla*, и лишь дальнейшее развитие перегородок у этих групп *Zoantharia* шло различно. Именно, у *Hexacoralla* последующие перегородки развиваются во всех первичных интерсептальных камерах, а у *Rugosa* лишь в четырех из шести (см. рис. 120, 7), так что число первичных и вторичных перегородок у взрослых *Rugosa* будет $2n + 2m + 2$ [1] или, при равенстве $m$ и $n$, что часто бывает (как на рис. 120, 7, где $n = m = 4$), $4n + 2$; с перегородками 3-го порядка общее число перегородок будет 2 $(2n + 2m + 2)$, т. е. кратное четырем (рис. 119, 120).



Рис. 121. Боковое прирастание *Cyathophyllum ceratites*. Два конических одиночных полипняка, приросшие к цилиндрическому другого вида, колониального. Девон. Ухта. Область Коми. $^3/_2$.

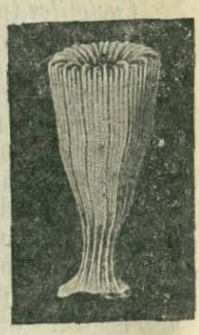


Рис. 122. *Parasmilia centralis*. Осевое прирастание. Верхнемеловые отложения. Англия. Нат. вел.

Первичные интерсептальные камеры *Rugosa*, в которых не развивается

[1] Главная и противоположная перегородки; *n* — число вторичных перегородок в главном, *m* — в противоположном квадранте.

вторичных перегородок, являются всегда прилежащими к противоположной первичной перегородке.

Вероятно, *Rugosa* перешли в *Hexacoralla* вследствие перехода от бокового прикрепления к осевому, причем согнутое состояние полипняка сменилось прямостоячим, при этом утратилась и побудительная причина к характерному для *Rugosa* расположению перегородок, и двусторонняя симметрия сменилась радиальной, свойственной организмам прикрепленным, у которых осевая линия тела пряма и перпендикулярна к поверхности прикрепления (губки, кораллы, грибы) и которым свойственна радиальная симметрия.

Резкое различие между *Rugosa* и *Hexacoralla* существует в способе их прикрепления: у *Rugosa* оно боковое (рис. 121), у *Hexacoralla* — осевое (рис. 122), причем у первых ось коралла не пересекает субстрата (объекта прирастания), а у последних, наоборот, ось упирается в субстрат. Боковое прирастание *Rugosa* является причиной согнутого состояния их полипняка вследствие необходимости отгибания устья от почвы, а согнутое состояние, как изложено выше, является причиною характерного для *Rugosa* двустороннесимметричного расположения перегородок.

## Подкласс II. **Octocoralla или Alcyonaria**[1]

Полипы этой группы отличаются тем, что всегда имеют одно и то же число щупалец и мезентериальных складок, именно 8; щупальцы всегда полые и каждое в отдельности перистой формы (рис. 123). Скелет *Alcyonaria* бывает известковый или роговой; известковый состоит из спикулей, подобных спикулям литистидных губок, или из фибр, подобно тому как у *Zoantharia*. Бывают скелеты, состоящие из перемежающихся роговых и известковистых участков, или могут быть известковые спикули, рассеянные в основной массе рогового вещества или мягкого тела колонии. Одиночные полипы редки, обыкновенно *Alcyonaria* животные колониальные (рис. 124).

Колонии развиваются из материнского организма почкованием, причем характерно то, что почки развиваются не прямо от материнского организма или от дочерних, но образуются на трубчатых выростах тела полипов. Таким образом полости тела полипов колонии *Alcyonaria* никогда не сообщаются между собою непосредственно, но всегда посредством трубчатых выростов (с т о л о н ы или с о л е н и и); эти выросты могут быть длинны, сильно разветвлены или могут быть рудиментарны, так что на первый взгляд полипы будут казаться сообщающимися непосредственно. В индивидуумах колоний развиваются половые клетки, дающие происхождение личинке и одиночному полипу, а у последнего развивается колония.

Колонии *Alcyonaria* или имеют так называемый о с е в о й с к е л е т, или он отсутствует. Этот скелет представляет твердую ось колонии, находящуюся вне тела полипов; полипы примыкают к оси проксимальным концом тела, которое остается мягким; осевой скелет следует разветвлениям колонии.

У *Alcyonaria*, не имеющих осевого скелета, тело отдельных полипов иногда отлагает скелет, подобно тому как у *Zoantharia*. Ячейки этого

[1] Octo — восемь.

скелета всегда снабжены днищами, что же касается до перегородок, то они зачаточны, иногда представлены лишь вертикальными рядами мелких шипов или же совершенно отсутствуют; притом если существуют, то по числу часто не соответствуют щупальцам и мезентериальным складкам, бывая, например, в числе 12; поэтому вообще перегородки *Alcyonaria* называются ложными перегородками (pseudosepta). Вымершие представители *Alcyonaria* без осевого скелета, распространенные в палеозое и затем почти сразу вымершие, обыкновенно объединяются в группу *Tabulata*, которою мы и будем исключительно заниматься.

Из ныне живущих *Alcyonaria* близки к *Tabulata* — и даже могут быть отнесены к ним — лишь два рода: *Heliopora* и *Tubipora*. Род *Tubipora* (см. рис. 124; tubus — трубка, poros — пора) представляет скелет, состоящий из цилиндрических трубок, разделенных небольшими промежутками и соединенных горизонтальными пластинами. Пластины, через которые проходят трубки, расположены поперек колонии на известных расстояниях, так что из

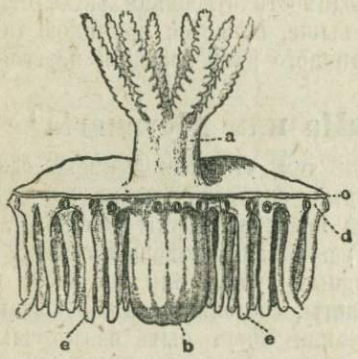



Рис. 123. *Heliopora coerulea*. Один полип и прилегающие мягкие части (ныне живущий).

*a* — выдающаяся часть полипа с восемью перистыми щупальцами; *b* — нижняя часть полипа; *c* — эктодерма; *d* — слой с каналами; *e* — выполнения цёненхимальных трубочек.



Рис. 124. Часть полипняка *Tubipora musica* (ныне живущий). Нат. вел.

них торчат трубчатые ячейки. Эти пластины пронизаны каналами, лежащими в плоскости их; через посредство этих каналов полости ячеек находятся между собою в сообщении, так что каналы аналогичны столонам. Внутри ячеек *Tubipora* бывают воронкообразные днища. Перегородки отсутствуют.

*Heliopora* (рис. 123, 125; helios — солнце, poros — пора) представляет ячейки с радиальными перегородками, рассеянные в цёненхиме, состоящей из многочисленных, плотно прилегающих одна к другой вертикальных трубочек; как ячейки, так и трубочки имеют горизонтальные днища. Цёносарк, образующий цёненхиму, имеет вид тонкой оболочки снаружи колонии и дает вниз полые слепые придатки, отлагающие трубочку цёненхимы.

К *Heliopora*, в ископаемом состоянии встречающейся с мелловых отложений, примыкают палеозойские роды *Heliolites* и *Chaetetes*.

*Chaetetes*, подобно *Heliopora*, имеет стенки ячеек, состоящие из пуч-

ков фибр (рис. 126), так что стенка состоит из одного слоя таких пучков, так сказать, однослойна, и принадлежит сразу двум ячейкам; позднейшая из них пристраивается к готовой стенке, не представляя в соприкосновении с последнею собственной, самостоятельно развитой стенки. У *Chaetetes* все ячейки приблизительно одинакового по размерам поперечного сечения и неправильно многоугольной формы. Имеются днища, перегородок нет. Размножаются делением, причем ячейки подразделяются продольными выростами внутренней поверхности стенок, растущими внутрь ячейки до взаимного соприкосновения. В начальной стадии развития эти выросты в поперечном разрезе ячеек могут быть приняты за перегородки. Девон, очень часто в карбоне, редко в триасе.

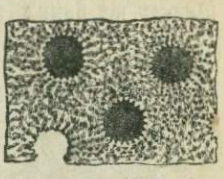


Рис. 125. *Heliopora partschi*. Верхнемеловые отложения. Гозау. Австрия.

*Heliolites* (рис. 127; helios — солнце) представляет большое сходство с *Heliopora*. Полипняк также состоит из цилиндрических ячеек, связанных цёненхимой, состоящей из тонких призматических трубочек. Стенки ячеек и трубочек плотного строения (отличие от *Heliopora*). Ячейки полипов снабжены 12 ясно развитыми перегородками. Силур, девон.

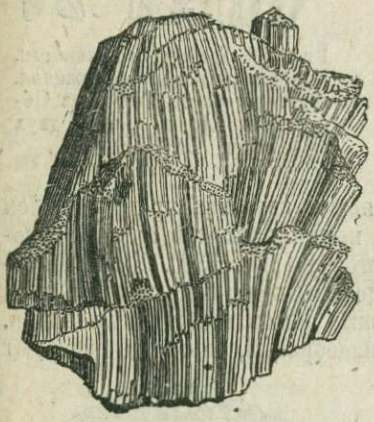


Рис. 126. *Chaetetes radians*. Нижнекаменноугольные отложения. Нат. вел.

Рис. 128 дает понятие о том, как из полипняка с однородными ячейками типа *Chaetetes* могли возникнуть полипняки типа *Heliolites*, *Heliopora*, — именно путем остановки роста, полного или частичного, 19 ячеек. При этом понятно и возникновение 12 перегородок.

*Halysites* (рис. 129; halysis — цепь). Полипняк состоит из трубчатых ячеек эллиптического поперечного сечения. Ячейки срастаются между собою своими узкими сторонами и располагаются цепочкообразными рядами, которые пересекаются между собою под различными углами. Такое расположение получается вследствие почкования

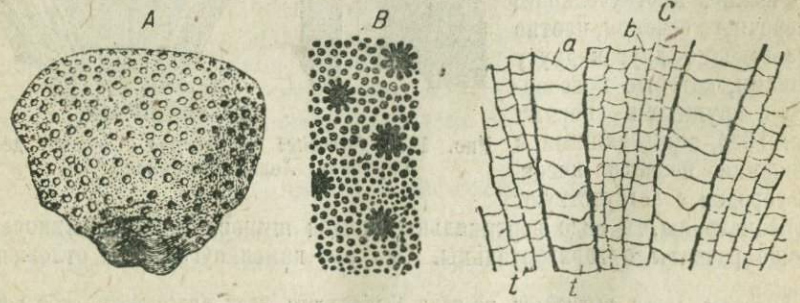



Рис. 127. *Heliolites porosa*. Общий вид *(A)*, поперечный *(B)* и продольный разрез *(C)*. Средний девон. Эйфель. Германия.

*a* — трубки полипов; *b* — каналы цёненхимы; *t* — днища.

только с одной стороны. Днища многочисленны и горизонтальны. 12 ложных перегородок представлены рядами шипиков. Ячейки покрыты на боках морщинистой эпитекой. Иногда между большими ячейками находятся группы малых (соотношение с *Heliolites*). Силур и нижний девон.

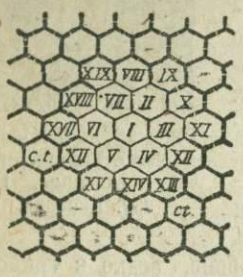



Рис. 128. Схема строения коралла *Heliopora* и *Heliolites*.

*ct* — цёненхимальные трубочки, у которых стенка каждой состоит из двух пластин. *I* — *XIX* — трубочки, на месте которых возникает ячейка полипа.



Рис. 129. *Halysites catenularia*. Верхний силур. Готланд. Швеция. Нат. вел.




Рис. 130. *Syringopora ramulosa*. Каменноугольные отложения. Фихтельгебирге. Германия. Общий вид (*A*) и разрез двух ячеек (*B*). Нат. вел.

*Syringopora* (syrinx — дудка, poros — пора) является представителем другой группы *Tabulata*, именно тех, у которых каждая ячейка самостоятельно развивает свою собственную стенку (рис. 130). Цилиндрические ячейки на различных горизонтах соединены короткими поперечными трубочками, перегородки в виде вертикальных рядов известковых шипов. Днища хорошо развиты, обыкновенно воронкообразны, но иногда образуют подобие пузырчатой эндотеки или являются просто согнутыми. Силур — каменноугольные отложения.

*Favosites* (favus — пчелиные соты) имеет массивный, реже ветвистый полипняк. Кораллиты призматические, многоугольного поперечного сечения, плотно прилегающие друг к другу стенками, которые просверлены крупными порами (рис. 131), приводящими в сообщение полости ячеек. Перегородки отсутствуют или зачаточны, в виде вертикальных рядов шипов. Днища обыкновенно хорошо развиты и горизонтальны. Силур — каменноугольные отложения.

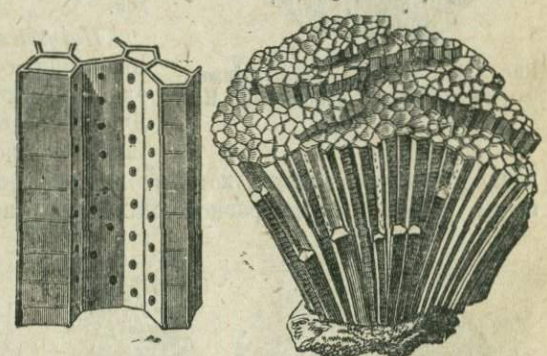


Рис. 131. *Favosites polymorpha*. Средний девон. Германия. Левый экземпляр увел.

*Favosites* легко выводится из типа *Syringopora*, если представить себе кораллиты последнего пришедшими в соприкосновение, как это иногда и бывает у *Syringopora*, между некоторыми из смежных кораллитов колонии и на некотором протяжении длины кораллитов.

**Геологическое распространение Tabulata**

| Роды \ Системы | Кембрий | Силур | Девон | Карбон | Пермь | Триас | Юра | Мел | Третичные | Современные |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Heliolites* | | ——— | ——— | | | | | | | |
| *Chaetetes* | | | ——— | ——— | ——— | ——— | ? | — | | |
| *Halysites* | | ——— | ——— | | | | | | | |
| *Syringopora* | | | ——— | ——— | | | | | | |
| *Favosites* | | ——— | ——— | ——— | | | | | | |

## Распространение Anthozoa

Современные коралловые полипы по своему распространению могут быть разделены на две группы: одиночных и колониальных рифовых. Одиночные кораллы главным образом живут в спокойной воде, на больших глубинах и находятся почти во всех широтах. Рифообразующие кораллы ограничены в своем распространении глубиною и температурою морской воды, встречаясь лишь на небольших глубинах, в мелких морях или в прибрежной полосе глубоких морей, и только в постоянно теплой воде, так что по распространению сосредоточиваются почти исключительно в поясе тропиков. Кроме того рифовые кораллы могут жить лишь в чистой, свободной от мути воде. В соответствии с этим ископаемые кораллы встречаются главным образом в известняках, реже в глинистых сланцах и особенно редко в песчаниках. Известны ископаемые рифы.

В палеозое распространены группы, затем вымершие — *Tetracoralla* и *Tabulata*. В нижнепалеозойских отложениях: *Cyathophyllum*, *Streptelasma*, *Calceola*, *Cystiphyllum*, *Favosites*, *Heliolites*, *Halysites*; в верхнепалеозойских (каменноугольных и пермских) характеристичны: *Zaphrentis*, *Amplexus*, *Caninia*, *Lithostrotion*, *Clisiophyllum*, *Lonsdaleia*, *Dibunophyllum*. С мезозоя получают распространение *Hexacoralla*, повидимому занявшие место *Tetracoralla*, так же как современные *Alcyonaria* заняли место *Tabulata*. Палеозойские рифы образованы главным образом не кораллами *Zoantharia*, преобладающими в современных рифах, а строматопоридами, гидрактиниями и *Tabulata*. Малое значение *Tetracoralla* при образовании рифов вероятно стояло в связи с неспособностью их размножаться делением и давать далеко распространяющиеся по субстрату полипняки.

## Археоциаты, Archaeocyathida

Систематическое положение группы *Archaeocyathida* (archaios — древний, cyathos — чаша, рис. 132) не установлено. Это воронкообразные тела со срединною центральною полостью, достигающею до узкого основания. Стенки, и вообще все части скелета, пористые, промежуток между наружною стенкой и стенкой центральной полости заполнен радиальными перегородками (*A*), следы которых бывают видны на поверхности наруж-

ной стенки; иногда к ним присоединяются горизонтальные днища (*C*) или пузырчатая ткань, наконец последняя может заполнять все пространство между стенками. Позднейшие формы колониальны (см. рис. 132, *I*). Их причисляют или к кораллам, или к губкам. Они весьма распространены в кембрийских отложениях, главным образом в нижнем кембрии южной Европы, Сибири, Сев. Америки, Австралии, где как бы занимают место *Zoantharia* (*Rugosa*), появляющихся с силура.

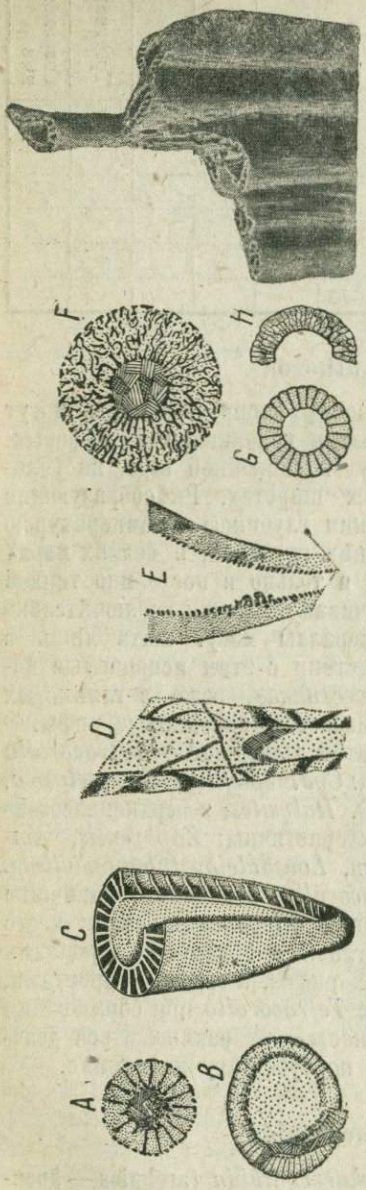



Рис. 132. Археоциаты. *A* — *Archaeocyathus patulus*. Бей-Будук, Сибирь. $^5/_1$. *B* и *D* — *Cyclocyathus yakovlevi*. Камешки. Минусинск. Нижний кембрий. *C* — *Coscinocyathus*. Кембрий. Сардиния. *E* — *Archaeocyathus vassilievskii*. Камешки. Нижний кембрий. *F* — *Spirocyathus subradiatus*. Бей-Будук. Нижний кембрий. *G* — *Archaeocyathus acutus*. Камешки. Нижний кембрий. *H* — *Archaeocyathus sibiricus*. Камешки. *I* — колониальные археоциаты, *Polycyathus obrutchevi*. Сухая Ерба.

### Характеристика групп кишечнополостных

1 класс: *Hydrozoa*. Имеют гидрополипов и гидромедуз. Те и другие часто связаны чередованием поколений, но или те или другие могут отсутствовать. Колониальные формы большею частью с псевдохитиновым, реже известковым скелетом колонии. Кембрий — ныне.

1 отряд: *Campanularia*. Перидерм псевдохитиновый, отлагается не только при основании полипов, но и около стебля с чашечкой. Кембрий — ныне, хотя и редки в ископаемом состоянии.

2 отряд: *Tubularia*. Большей частью колониальны; полипы с псевдохитиновым перидермом, который у гидрактиний при основании иногда становится известковистым и состоит из концентрических пластинок и радиальных столбиков. Силур — ныне.

3 отряд: *Hydraria*. Большею частью пресноводные формы, без перидерма. В ископаемом состоянии неизвестны.

4 отряд: *Trachylina*. Без чередования поколений, полипы исчезли из цикла развития, а медузоидные особи развиваются прямо из яйца. В ископаемом состоянии неизвестны.

5 отряд: *Hydrocorallina*. Морские, колониальные, с обизвествленным перидермом. Триас — ныне.

6 отряд: *Siphonophora*. Морские свободно плавающие колонии без перидерма, с полиморфизмом особей. В ископаемом состоянии неизвестны.

*Graptolithoidea*. С псевдохитиновым перидермом; разветвленные или палочкообразные колонии, часто с осью. Начальные стадии воронкообразны. Верхний кембрий — нижний карбон.

II класс: *Scyphozoa*. Медузы с толстым студенистым слоем, с краем, рассеченным на лопасти и потому без плавательной каймы. В ископаемом состоянии хотя и не часто, но дают отпечатки, известные еще с кембрия.

III класс: *Anthozoa*. Полипы, часто колониальные, с глоточной трубкой и радиальными мезентериями, часто с известковым скелетом. Нижний силур — ныне.

I подкласс: *Zoantharia*. Перегородки в переменном числе. Щупальцы простые. Скелет из волокон арагонита.

1 отряд: *Rugosa* (*Tetracoralla*). *Полипняк конический, с боковым прикреплением.* В расположении перегородок двусторонняя симметрия. Число перегородок кратное четырех. Нижний силур — пермь.

2 отряд: *Hexacoralla*. Полипняк с осевым прикреплением. Расположение перегородок радиально-симметричное. Число их кратное шести. Триас — ныне.

II подкласс: *Octocoralla* (*Alcyonaria*). Восемь перегородок; щупальцы перистые. Силур — ныне.

*Archaeocyathida*. Воронкообразные тела с двумя стенками, наружной и внутренней; в промежутке между ними перегородки и пузырчатая ткань. Стенки пористы. Кембрий.

III класс: *Ctenophora*. Со студенистым телом, с 8 меридиональными рядами *плавательных придатков. Планктонные животные. В ископаемом состоянии неизвестны.*

# IV тип. Черви. Vermes

Черви, так же как и все еще более высшие животные, отличаются от уже рассмотренных низших *Metazoa* присутствием в теле, по крайней мере, *двоякого рода полостей:* 1) *пищеварительного канала, протягивающегося спереди, от рта, назад до анального отверстия, выводящего из тела непереваренные остатки пищи, и 2) полости, помещающейся между пищеварительным каналом и стенкой тела, так называемой общей полости тела, цёлома* (coelom). По присутствию цёлома черви и все еще более высшие животные объединяются в одну группу под названием *Coelomata*, противополагаемую остальным *Metazoa* — *Coelenterata* (в широком смысле, со включением губок), у которых существует всего одна полость в теле, как бы она ни была разветвлена. В ископаемом состоянии до XX века были известны лишь остатки кольчатых червей (*Annelida*), обладающих сегментацией тела, наружной и внутренней.

Цёлом кольчатых червей состоит из двух отделов (рис. 133, *A*), *протягивающихся во всю длину тела справа и слева от кишки, между* нею и стенкою тела. Каждый из двух названных отделов общей полости тела делится поперечными перегородками на камеры (рис. 133, *B*) соответственно наружному подразделению тела на сегменты. Цёломические полости покрыты изнутри слоем эпителия, с одной стороны входящего в состав стенки тела, а с другой — в состав стенки кишки. Над кишкою и под нею цёломические полости соприкасаются, и эпителий их образует вертикальную срединную перегородку (мезентерий) в теле, состоящую понятно из двух слоев эпителия. Эта перегородка удерживает пищеварительный канал в срединном положении. У простейших кольчатых червей все сегменты тела одинаковы, за исключением переднего — головного и заднего — анального, с выводным отверстием кишки.

Стенка тела состоит из наружного эпителия, или эпидермиса, *отделяющего снаружи кутикулу, из лежащего под эпидермисом слоя муску-*

лов, поперечных и продольных, и, как указано выше, цёломического эпителия. В состав стенки кишки, кроме цёломического эпителия, входит еще внутренний, кишечный эпителий. Камеры общей полости тела наполнены бесцветной прозрачной цёломической жидкостью, которая является посредствующей средой, служащей для распределения по всему организму питательных соков, получающихся при пищеварении.




Рис. 133. Схема строения тела *Polygordius*.

*A* — поперечный разрез; *cu* — кутикула; *ep* — эпидермис; *mp*—мускульные пластинки; *c.e* — цёломический эпителий; *d.e* — кишечный эпителий; *d.m* — срединная перегородка (мезентерий); *d.v, v. v* — спинной и брюшной кровеносные сосуды; *n* — органы выделения; *N* — брюшной нервный ствол. *B* — продольный разрез; *o* — рот; *ph* — глотка; *in* — кишка; *r* — прямая кишка; *an* — анальное отверстие; *sp* — посегментные перегородки (диссепименты); *g* — мозг; *nv* — нерв, отходящий от него в щупальцы; *coel* — цёлом.

При восхождении от более простых типов животного царства к более сложным, у червей впервые встречается кровеносная система, состоящая из двух продольных сосудов, расположенных в срединной вертикальной перегородке тела, один над кишкою, другой — под нею. Эти сосуды соединяются в каждом сегменте боковыми сосудами.

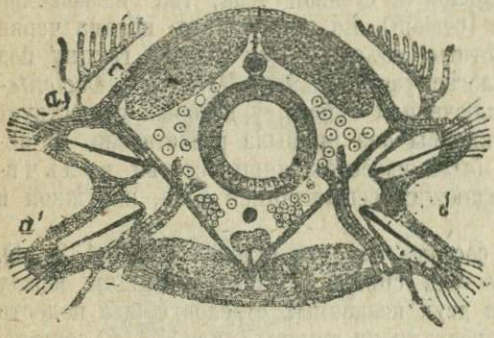



Рис. 134. Поперечный разрез тела высшего кольчатого червя.

*a*, *a'* — спинной и брюшной параподии; *c* — жабры; *d* — щетинки параподий.

На пути сосудов имеются отделы, отличающиеся сильной сократимостью; при сокращении их кровь проталкивается по системе сосудов и приводится в движение.

Кровь может быть рассматриваема как видоизменение соединительной ткани; основное вещество ее представляет жидкость, в которой плавают клеточные элементы. Кровь, так же как и цёломическая жидкость, распределяет по телу питательные соки, кроме того она поглощает продукты разложения вещества тела и выделяет их в выделительных органах (почках). Затем кровь играет роль в процессе дыхания. У низших червей этот процесс совершается на всей поверхности тела, у высших — в особых органах дыхания, жабрах; поглощаемый в этих органах извне кислород распределяется по телу кровью. Жабры представляют обыкновенно сильно разветвленные придатки по бокам тела или в головной части (рис. 134, *C*).

Органы выделения имеются в каждом сегменте в виде трубочек, на одном конце открывающихся воронкообразным расширением в камеру полости тела; на другом конце эти трубочки открываются наружу отверстием в стенке тела, на брюшной стороне его.

На брюшной стороне тела находится брюшной нервный ствол, у низших форм примыкающий к эпидермису (см. рис. 133, *A* и *B*), у высших лежащий несколько *глубже внутрь* (см. рис. 134) и представляющий ряд посегментных утолщений — нервных узлов. В передней части этот нервный ствол соединен с головным мозгом, лежащим над пищеводом, в головном сегменте; соединение устанавливается боковыми спайками с каждой стороны пищеварительного канала.



Рис. 135. *Serpula gordialis*. Верхний мел. Дрезден. Саксония.

Головной мозг иннервирует органы чувств, находящиеся на голове: щупальцы, глаза и статоцисты (органы чувства равновесия).

В каждом сегменте имеются органы движения. Сбоку и вентрально развиваются обособления кутикулы в виде щетинок, расположенные в сегментах пучками. Нижние части щетинок углублены в тело, располагаясь в сумках кожи (см. рис. 134). Дно сумки отдаляется или приближается к поверхности тела действием мускулистых тяжей, прикрепленных к нему и к стенке тела; вместе с тем втягиваются внутрь или выдвигаются наружу щетинки. С увеличением числа и размеров щетинок увеличивался и мускульный аппарат, и все это вело к выпячиванию всего органа с кожей наружу; так возникли ножные бугорки, или параподии. Щетинки, будучи подвижны указанным образом, способствуют движению животного, происходящему также просто вследствие извивов мускулистой стенки тела.

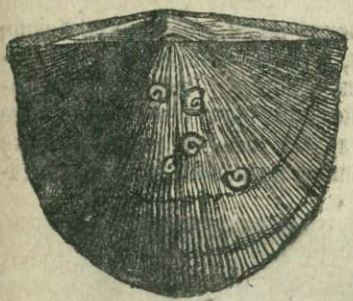


Рис. 136. *Spirorbis omphalodes*, приросшие к раковине брахиоподы *Orthothetes umbraculum*. Средний девон. Эйфель. Германия.



Рис. 137. *Serpula limax*. Средняя юра. Германия Нат. вел.

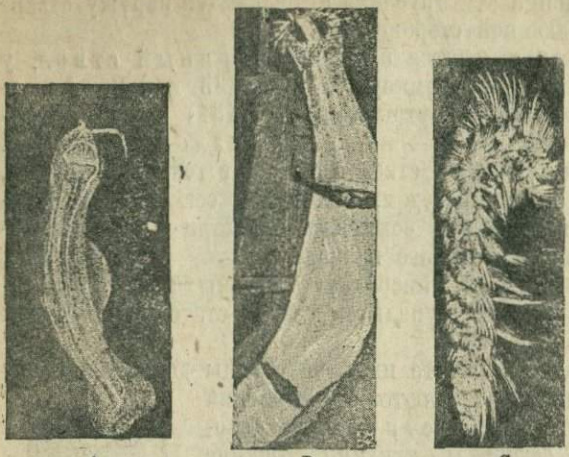
В сегментах тела из целомического эпителия развиваются половые продукты, семенные и яйцевые клетки, выходящие наружу через трубочки, выделительных органов. Кроме полового размножения некоторые кольчатые черви размножаются и бесполым путем, делением, что возможно вследствие однородного сегментирования тела этих червей.

В ископаемом состоянии чаще всего встречаются известковые трубки, отлагаемые поверхностью тела морских кольчатых червей трубкожилов (*Tubicolae*) и заключающие в себе тело червя при его жизни.

К роду *Serpula* (serpo — ползу) из трубкожилов относят круглые или килеватые на поверхности трубки (рис. 135; см. также рис. 137), непра-

вильно извивающиеся или спирально свернутые, замкнутые на одном конце, обыкновенно прирастающие к посторонним телам. Силур — ныне, главнейшие с юры.

К роду *Spirorbis* (spirorbis — спиральный завиток); принадлежат маленькие улиткообразные трубки, прирастающие к раковинам, растениям и т. п. (рис. 136) Силур — ныне.



*A* *B* *C*

Рис. 138. *A* — *Amiskwia sagittiformis* $^{2}/_{1}$ (из *Chaetognatha*). Средний кембрий. Британская Колумбия. Канада. *B* — *Ottoia prolifica* $^{2}/_{3}$ (из *Gephyrea*); оттуда же; *C* — *Canadia spinosa* (из *Chaetopoda*). Вид сбоку $^{4}/_{3}$. Оттуда же.

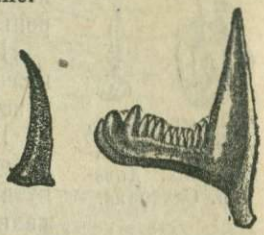


Рис. 139. Слева *Machairodus incurvus*, справа *Prioniodus elegans*. Нижний силур. Ленинградская область. $^{15}/_{1}$.

Кольчатые щетинконогие (*Chaetopoda*) морские черви, живущие свободно, крупные, хищные, имеют зубчатые челюсти, длиною в несколько миллиметров, из вещества, подобного роговому, напоминающие по своей форме зубы акуловых рыб, за каковые даже были приняты первоначально, но отлич-



Рис. 140. *Nereites loomisi*. След червя. Средний девон. Кровельный сланец. Хазельбах. Тюрингеи. Германия.



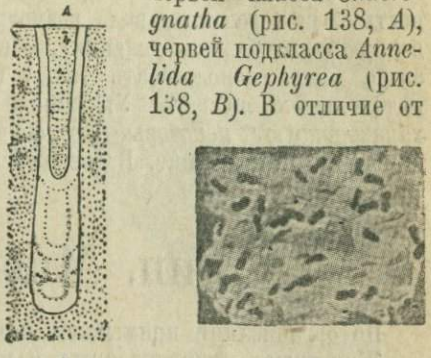
Рис. 141. *Helminthoides labyrinthica*. Следы нескольких червей. Эоцен. Флиш. Брегенцский лес. Германия. $^{1}/_{2}$.

ные от этих зубов по своему строению. Такие челюсти, конодонты (*Prioniodus* и *Machairodus*), у нас известны из силурийских отложений, а вообще встречаются до карбона включительно.

Наши познания относительно ископаемых червей сильно увеличились в 1910 г., вследствие находок, сделанных в кембрийских сланцах Сев. Америки, в Британской Колумбии, где была найдена чрезвычайно богатая фауна разнообразных червей. Найдены представители пелагических червей класса *Chaetognatha* (рис. 138, *A*), червей подкласса *Annelida Gephyrea* (рис. 138, *B*). В отличие от ныне живущих *Gephyrea* кембрийские представители их имеют следы сегментации тела. *Annelida Chaetopoda* также имеют в этой фауне любопытных представителей, отличающихся, подобно ныне живущему роду *Aphrodite*, присутствием чешуевидных образований в коже, у ископаемой формы сосредоточенных на брюшной и спинной стороне (рис. 138, *C*).



Рис. 142. *Rhizocorallium*. Девон. U-образный ход.



A B

Рис. 143. *Fucoides*. Ходы червей *Polidora*, просверленные в породе.

*A* — схема U-образного хода в вертикальном разрезе; *B* — отверстия U-образных ходов на поверхности породы.

В ископаемом состоянии сохраняются разнообразные следы жизнедеятельности червей, — следы ползания на поверхности ила, или ходы вглубь толщи ила. Следы ползания являются конечно углубленными, желобовидными с гладкою поверхностью или с рельефом наподобие заплетенной косы волос (рис. 140, *Nereites*); последнее находится вероятно в связи с присутствием парных параподий. Гладкие следы иногда правильно изгибаются, так что в последовательных изгибах движение червя происходило в противоположные стороны, а самые изгибы весьма сближены между собою у *Helminthoides* (рис. 141), вследствие чего ил, поглощаемый червем при движении для питания, наиболее полно использовывался. Ходы, углубленные в толщу ила, являются U-образными, двухколенчатосогнутыми (*Rhizocorallium*, рис. 142), или кустовидно разветвленными, в связи с чем они получают название фукоидов (рис. 143, *Fucus* — название весьма распространенной водоросли). В трубках *Rhizocorallium*, открывавшихся наружу двумя отверстиями, через эти отверстия выдавались наружу оба



Рис. 144. *Fucoides*. Типичное строение фукоидов. Ходы, разветвляющиеся вниз.

конца животного. Дугообразная нижняя часть хода, соединявшая оба вертикальные колена, перемещается с течением времени все ниже, по мере роста животного, так что старые дуги животное заполняет землистым материалом, причем в расколе породы сохраняются следы этих дуг. *Fucoides* (рис. 144) имеют одно выводное наружу отверстие, но разветвленность хода вероятно давала возможность помещения тела двумя концами в двух соседних разветвлениях, — изобилие последних давало возможность более полно использовать толщу ила в отношении содержащихся в ней питательных веществ. Указанные следы деятельности червей хорошо характеризуют некоторые геологические горизонты, иногда кроме них ничего не содержащие. Встречаются с кембрия доныне.

# V тип. Мшанки. Bryozoa[1]

По организации примыкают к червям.

Животные, прикрепленные к месту обитания, почти исключительно колониальные. Отдельные индивидуумы колонии сидят в ячейках, отлагаемых стенкой тела. Ячейки бывают кожистые, роговые или известковистые.

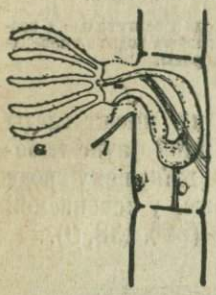


Рис. 145. Мшанка с высунувшейся из ячейки околоротовой частью тела (ныне живущая). Увел.

*a* — щупальца; *c* — ротовое отверстие; *f* — анальное; *l* — крышечка.

Из ячейки, через имеющееся в ней отверстие, устье, высовывается наружу и втягивается обратно часть мягкого тела животного с ротовым отверстием, окруженным щупальцами и находящимся около него анальным отверстием. Иногда имеется подвижная крышечка (рис. 145), прикрывающая устье ячейки. Пищеварительный канал петлеобразно изогнут, свешивается петлей в полость ячейки, состоит из пищевода, желудка и кишки. В области передней части петли находится нервный узел.

Полость тела, наполненная жидкостью, находится в прямом сообщении с внутренностью щупалец, которые полы и исполняют роль органов дыхания, приводя жидкость полости тела в ближайшее соседство с морской водой. Щупальцы иногда помещаются на подковообразной площадке (лофофор), обособленно поднимающейся над околоротовым полем. Щупальцы покрыты ресничками, действием которых производится ток воды, доставляющий ко рту пищевые частицы. В полости тела развиваются яйцевые и семенные клетки.

Яйца иногда помещаются в особых капсулах, овицеллях (рис. 146), расположенных на вершине ячеек. Тела отдельных индивидуумов находятся в некотором сообщении между собою посредством отверстий в стенках ячеек или посредством каналов столонов, от которых иногда отходят индивидуумы. Это сообщение объясняет происхождение почкованием целой колонии из одного индивидуума, получающегося из личинки. Личинка же развивается из оплодотворенного яйца. Мшанки гермафродитны.

[1] Bryon — мох, zoon — животное.

Сообщение между индивидуумами колонии делает возможным разделение труда между ними, диференциацию индивидуумов. Кроме индивидуумов уже описанного типа существуют еще так называемые авикулярии и вибракули. Те и другие прикрепляются к верхней части нормальных ячеек. У некоторых новейших мшанок авикулярии существуют при каждой ячейке, в виде придатка, напоминающего по форме птичью голову, сидящую на коротком стебле (рис. 147). В авикулярии имеются сильные мускулы, приводящие в движение, наподобие нижней челюсти, нижнюю меньшую часть авикулярии. При жизни животного авикулярия качается на своем стебле, с нижнею постоянно двигающеюся «челюстью», причем схватываются и удерживаются сравнительно большие животные, приближающиеся к колонии. Авикулярии возникают видоизменением нормальных индивидуумов колонии, причем мускулы развиваются за счет дегенерировавшего мягкого тела животного, ячейки становятся значительно меньше, имеют отличную от нормальной форму и выдаются наружу среди нормальных ячеек; меньшая подвижная часть авикулярии, представляет видоизмененную крышечку нормальной ячейки. Вибракули, представляющие гибкие, приходящие в колебательное движение хлысты, также соответствуют крышечке нормальных ячеек.

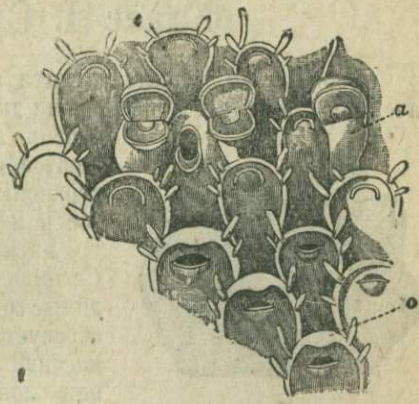



Рис. 146. *Flustra* (ныне живущая). Увел.

*a* — авикулярии; *o* — овицелли; жирным черным закрашены устья, открытые в различной степени.

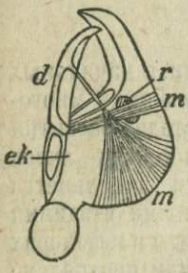



Рис. 147. Авикулярия.

*ek* — ячейка; *d*—крышечка; *r* — рудимент кишки; *m* — мускулы крышечки.

Колонии мшанок представляют большое разнообразие в отношении общей формы, являются кустообразными, в виде корок на камнях, коралловидными и т. п. Отдельные ячейки едва различимы простым глазом.

История индивидуального развития мшанок, особенно стадия личинки, которую они проходят, дает основание предполагать ближайшее родство мшанок с червями. Личинка их, подобно личинке червей, имеет дугообразно согнутый пищеварительный канал, сравнительно большой головной мозг и органы зрения, глазки. У червей организация развивается далее, личинка же мшанок, вследствие прикрепления, испытывает задержку в развитии, не только не приобретает усложняющейся в дальнейшем развитии организации, как у червей, но даже регрессирует. Именно, в связи с прикреплением, совершенно атрофируются органы зрения и головной мозг, остается лишь брюшной нервный узел, сегментация тела также не развивается.

Большая часть современных мшанок живет в море, лишь немногие в пресной воде (последние имеют исключительно кожистые ячейки). Они находятся большею частью скоплениями на различной глубине. В ископаемом состоянии встречаются во всех системах, начиная с нижнего силура,

и иногда образуют рифоподобные массивы в миниатюре. В некоторых отложениях переполняют пласты (нижний силур Сев. Америки, пермь Европы, третичные отложения на юге СССР).

## Класс I. Cyclostomata

*Cyclostomata* характеризуются простыми известковистыми трубчатыми ячейками, иногда с поперечными днищами, с конечными, во все поперечное сечение ячейки, без крышечек, устьями. Встречаются с нижнего силура доныне, но распространены лишь в палеозое и мезозое.

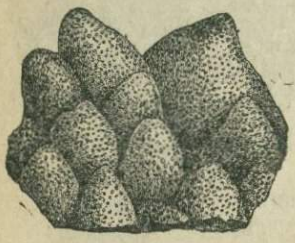
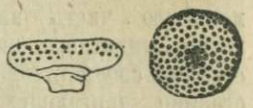


Рис. 148. *Ceriopora irregularis*. Верхний мел. Марсель. Франция. $^1/_2$.

Из этой группы род *Ceriopora* (cerion — пчелиные соты, poros — по́ра) образует корковидные, массивные, ветвящиеся или лопастные полипняки (рис. 148, 149), иногда состоящие из двух или более слоев ячеек, расположенных один на другом. Ячейки почти одинаковы, плотно примыкают друг к другу, и их круглые или многоугольные отверстия покрывают всю верхнюю поверхность колонии. Силур — ныне.



*A* *B*

Рис. 149. *Ceriopora spongites*. *A* — Вид сбоку. Мел. Эссен. Германия. *B* — то же, вид сверху. Нат. вел.

## Класс II. Trepostomata

*Trepostomata* характеризуются известковистыми ячейками, в начальных стадиях роста вплотную прилегающими друг к другу и имеющими многоугольное сечение. У большинства форм этого порядка зрелая стадия развития колонии отличается от начальной тем, что в зрелой стадии сечение ячеек округляется, и пространство между соседними ячейками заполняется добавочными образованиями, сходными по форме с начальными стадиями развития ячеек, называемыми мезопорами. Как в ячейках, так и в мезопорах зачастую имеются днища, в некоторых формах неполные или центрально продырявленные (род *Tabulipora*). По внутреннему строению класс *Trepostomata* разделяется на две группы: *Amalgamata* и *Integrata*. У *Amalgamata* стенки соседних ячеек сливаются в одно целое, без ясно видимого разделения, у *Integrata* — между стенками соседних ячеек проходит прослой иного строения, легко отличимый в сечениях по более темной окраске. В обеих группах кроме мезопор встречаются нередко акантопоры, представляющие тонкие короткие трубчатые полости в стенках ячеек у наружной поверхности колонии.

Форма колоний *Trepostomata* весьма разнообразная, от тонких корковых обрастаний на посторонних предметах до массивных бесформенных рифоподобных тел; часты ветвистые разности, иногда дающие сложные кустовидные или даже сетчатые колонии.

Некоторые представители *Trepostomata* имеют большое внешнее сходство с кораллами *Tabulata*. Известны с нижнего силура до конца мезозоя, имея наибольшее значение в нижнем палеозое.

## Класс III. Cryptostomata

Устье у *Cryptostomata* круглое, как у *Cyclostomata*, но ведет не в самую ячейку, обыкновенно короткую, а в переднее пространство, отделенное от собственно ячейки неполной перегородкой. Наиболее часты в палеозое.



*A* *B* *C*

Рис. 150. *Fenestella retiformis.* Пермские отложения. Пёснек. Тюрингия. Германия.

*A* — общий вид колонии в натуральную величину; *B* — увеличенная часть колонии со стороны устий; *C* — увеличенная часть колонии с противоположной стороны.

Особенно часты и важны такие представители их, ветвистая или листообразная колония которых несет ячейки только на одной стороне, как вееровидные или воронкообразные колонии рода *Fenestella* (рис. 150; fenestella — оконце). У *Fenestella* колония состоит из восстающих ветвей, соединенных поперечными перемычками; первые несут по два ряда, разделенные килеватостью, устий ячеек. Силур — пермь.

## Класс IV. Cheilostomata

Вследствие атрофии переднего пространства и обусловленного этим выступания внутреннего, суженного устья, из *Cryptostomata* вероятно возникли *Cheilostomata*, в ископаемом состоянии известные с юры и с третичных отложений, приобретающие перевес над *Cyclostomata*.

У *Cheilostomata* ячейки разнообразной формы, обыкновенно коротки, овального очертания, с устьями меньшего диаметра, чем ячейки, расположенными сбоку, прикрывающимися подвижной крышечкой. Только в этой группе имеются вибракули, авикулярии и овицелли; конечно в ископаемом состоянии вибракули и авикулярии не сохраняются, но о былом присутствии их свидетельствуют особые поры, через посредство которых происходило причленение названных органов к телу колонии.



*A* *B*

Рис. 151. *Membranipora lapidosa.* Миоцен. Сарматский ярус. Подолия.

*A* — общий вид колонии в натуральную величину. *B* — увеличенная часть колонии; внизу ячейки с тыльной стороны; вверху ячейки вывалились и виден отпечаток на породе их устьевых сторон.

Не все *Cheilostomata* имеют вполне объизвестненные стенки ячеек, у некоторых стенки являются роговыми и гибкими, у других передняя стенка ячеек перепончата, а остальные известковисты.

Так у рода *Membranipora* (рис. 151; membrana — перепонка), у которого колония состоит из одного слоя ячеек, причем все имеют роговые стенки с одной и той же стороны колонии. Мел — ныне.

# VI тип. Плеченогие, Brachiopoda[1]

Мягкое тело плеченогих, подобно тому как у мшанок, представляет пищеварительный канал, изогнутый дугообразно так, что анальное отверстие находится близ ротового на переднем конце тела. Кроме того, опять-таки подобно мшанкам, а также многим кольчатым червям, около ротового отверстия находится два кожистых бахромчатых выроста (рис. 152, 153), соответствующие жабрам, но здесь называемые руками. Руки особенно сходны с лофофором мшанок. Рот помещается между основаниями рук. Тело всегда покрыто раковиной, состоящей из двух обособленных частей — створок. Створки отлагаются



Рис. 152. *Lingula* (ныне живущая).

Мягкое тело животного, удаленное из раковины. Ближняя лопасть мантии отворочена вниз, так что наверху видны спирально закрученные руки; *a* — ротовое отверстие. На обнаруженных внутренних частях поверхности мантии видны впечатления кровеносных сосудов.

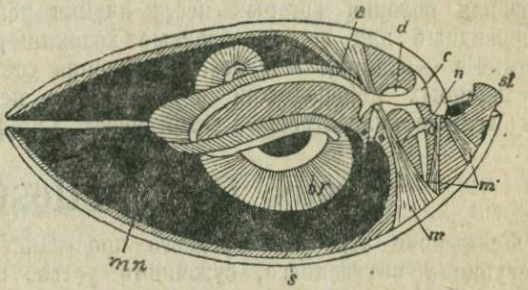



Рис. 153. Вертикальный разрез ныне живущей *Waldheimia*; жирной черной краской показана мантийная полость.

*s* — раковина (брюшная створка); *mn* — мантия; *a* — руки; *br* — бахромчатый край их; *c* — аппарат ручных поддержек; *d* — пищеварительный канал; *n* — органы выделения; *m* — мускулы-закрыватели; *m'* — мускулы-открыватели; *st* — ножка.

поверхностью мягкой кожистой двухлопастной мантии, представляющей два перепончатых выроста стенки тела. Лопасти мантии соответствуют по своей форме створкам, внутреннюю поверхность которых они выстилают.

В подавляющем большинстве плеченогие — животные, прикрепленные к месту обитания (рис. 154). Прикрепление происходит или посредством мускулистой ножки, суженного заднего продолжения тела, или раковина

[1] Brachyon — рука, pous (podos) — нога.

прикрепляется приростанием одной створки; ножка покрыта тонким роговым чехликом, оконечность которого разветвлена в корневидные отростки; этими отростками животное прикрепляется к посторонним предметам, находящимся на морском дне.



Рис. 154. Прикрепление ножками ныне живущих *Waldheimiae.*

Спирально свернутые руки помещаются в большей передней части мантийной полости, задняя же занята собственно телом. Кишка часто оканчивается слепо, если же имеется анальное отверстие, то оно расположено асимметрично. Нервная система представляет два нервных узла—надглоточный (головной мозг), меньший, и подглоточный (брюшной), больший. Эпителий кожи обладает чувствительностью, осязанием, органы слуха и зрения отсутствуют, без сомнения, в связи с сидячим образом жизни и наличностью раковины, прикрывающей тело. Органы выделения имеются в виде двух пар воронкообразных трубочек; только эти органы и представляют, хотя и слабо, первичную, здесь почти утраченную сегментацию тела.

Есть сердце, представляющее орган кровеносной системы, обладающий большой сократимостью, причем он приводит в движение кровь. Полость тела представляет продолжение в мантию в виде сосудов, выдающихся на поверхности мантии (рис. 152); соответственно этому внутренняя поверхность раковины представляет васкулярные впечатления (рис. 155).

Плеченогие размножаются исключительно половым путем, причем почти всегда раздельнополы.

Створки раковины называются брюшною и спинною, плоскость симметрии делит каждую из них пополам. Прикрепление происходит посредством брюшной створки, которая обыкновенно больше спинной. Каждая створка в своей наиболее старой части представляет макушку, обыкновенно более значительную в брюшной створке. Край створок около макушки называется задним, в противоположной части—передним, остальные два края называются боковыми. Расстояние от макушки до переднего края представляет длину створки, размер между боковыми краями—ширину створки, толщина раковины представляет расстояние между центрами створок. Ножка выходит или в промежутке между задними краями створок, или через отверстие в макушке брюшной створки, или под нею. Если отверстие в макушке, то оно круглое (foramen); если под макушкой, то треугольное (delthyrium, delta—дельта, thyra—дверь). Оба могут существовать одновременно. Delthyrium иногда закрыт отчасти или вполне; он может быть закрыт или двумя табличками, дельтидиальными, составляющими deltidium (рис. 156), или одной (pseudodeltidium, рис. 157), покрывающей delthyrium сводообразно от одного бока к другому. Дельтидиальные таблички или могут быть разделены промежутком по плоскости симметрии раковины, или, при более значительном развитии их, притти в соприкосновение в этой плоскости, ограничивая foramen снизу (см. рис. 156) или оставляя для ножки круглое отверстие между собою.



Рис. 155. *Camarophoria humbletonensis.* Внутреннее ядро с васкулярными впечатлениями. Пермь. Англия.

Pseudodeltidium или ограничивает отверстие для ножки сверху, или замыкает его со всех сторон. Треугольное отверстие, соответствующее delthyrium, находится иногда и на спинной створке, под макушкой, здесь оно называется chilidium.

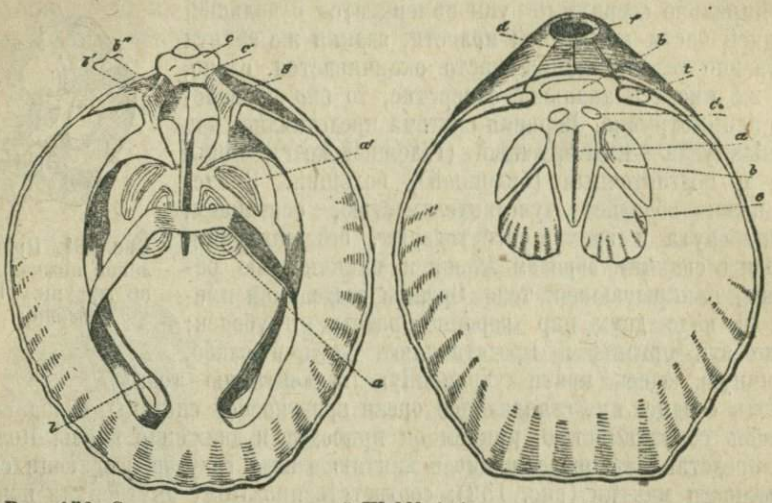


Рис. 156. Створки ныне живущей *Waldheimia*; слева — спинная, справа — брюшная створка (внутренняя сторона).

*a* — впечатление передних замыкателей; *a'* — впечатление задних замыкателей; *bb'b''* — впечатление ножных мускулов; *cc'* — замочный отросток; *l* — ручной аппарат; *s* — зубные ямки; *f* — foramen; *d* — дельтидиальные пластинки; *t* — замочный зуб; *c* — впечатление передних отмыкателей; *t'* — впечатление задних отмыкателей.

Задний край створок иногда бывает прямым и в этом случае обыкновенно является основанием треугольной площадки, вершиною которой является макушка створки, а боковые стороны обособляются резким ребристым перегибом между заднею и боковыми частями поверхности створки. Такая треугольная площадка — area — может быть на брюшной или на обеих створках; в последнем случае она все-таки сильнее развивается на брюшной створке.



Рис. 157. *Orthisina squamata*. Брюшная створка (внутренняя сторона). Нижний силур. Куккерс. Эстония.

Створки раковины соединены между собою или посредством мускулов, проходящих через тело от внутренней поверхности одной створки к другой, или кроме того шарнирно сочленены на заднем краю.

Шарнир, или замок, состоит из двух выступов на краю брюшной створки — зубов, по одному с каждой стороны delthyrium, входящих в зубные ямки спинной створки. Кроме того в сочленении принимает участие замочный отросток спинной створки, расположенный под макушкой ее и входящий между зубами брюшной створки так, что вследствие расширенности оконечности замочного отростка створки можно разнять обыкновенно лишь с повреждением зубов или отростка.

Замочные ямки с внутренней стороны ограничены замочными пластинками (см. рис. 156), которые часто поддерживаются вертикальными или наклонными септальными пластинками, прости-

рающимися до дна раковины. Зубы брюшной створки подобным образом поддерживаются иногда зубными пластинками.

Кроме зубных пластинок, достигающих иногда значительных размеров, внутри створок бывают еще другие пластинчатые образования, служащие большею частью для прикрепления мускулов или ручного аппарата. Чаще всего бывает срединная перегородка, различной высоты и длины, которая начинается под макушкой и иногда доходит до переднего края. Иногда срединная перегородка, или ребро, развита и в спинной створке, начинаясь обыкновенно от замочного отростка. Зубные пластинки в брюшной створке иногда сходятся посредине, ограничивая между собою углубление и продолжаясь впереди от него в перегородку, идущую к переднему краю. Это образование называется spondylium (см. рис. 157).

Аналогичное образование, но реже, бывает в спинной створке.

Раковина закрывается смыканием краев створок или открывается их удалением друг от друга. Открывание и закрывание раковины совершается посредством мускулов. Мускулы закрыватели (adductores) пересекают



Рис. 158. Спинная створка современной *Rhynchonella* с простым ручным аппаратом в виде двух изогнутых отростков.




Рис. 159. Спинная створка *Terebratula* с петлевидным ручным аппаратом. 1/1

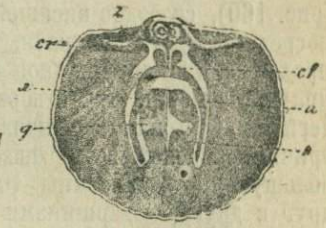



Рис. 160. Спинная створка *Terebratula*.

*a* — нисходящая ветвь crura; *a'* — восходящая ветвь; *cf* — отросток crura; *cr* — crura; *s* — срединная перегородка; *q* — поперечная перемычка; *z*, *z'* — зубные ямки.

тело, прикрепляясь на внутренней поверхности обеих створок на некоторое расстояние от макушек (см. рис. 153). При их сокращении створки смыкаются, притягиваясь одна к другой. Мускулы открыватели (diductores) прикрепляются к брюшной створке на некотором расстоянии от макушки, а в спинной створке к замочному отростку. При сокращении их замочный отросток, перемещаясь в глубину дельтириального отверстия, приближается к внутренней поверхности брюшной створки, спинная створка поворачивается около линии, соединяющей зубы, как около оси, и отходит на переднем и боковых краях от брюшной створки; раковина приоткрывается.

Кроме открывателей и закрывателей есть еще ножные мускулы (adjustores), посредством которых может происходить некоторое движение тела на ножке.

На внутренней поверхности створок места прикрепления мускулов являются в виде более или менее ясных впечатлений и располагаются около плоскости симметрии раковины (см. рис. 156).

У беззамочных плеченогих мускулы более многочисленны, они производят некоторое боковое сдвигание или вращение одной створки относительно другой, закрывание и открывание раковины (последнее достигается частью разбуханием мягкого тела, происходящим по крайней мере в передней его части).

У многих брахиопод существует и имеет весьма важное значение для систематики особенный известковый аппарат, который служит опорой для спирально свернутых рук. Этот ручной аппарат (brachidium) прикрепляется всегда к замочному краю спинной створки.

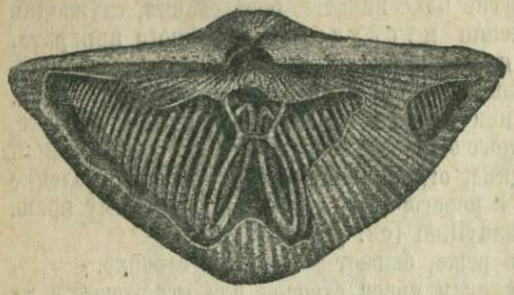


Рис. 161. Раковина *Spirifer*, взломанная так, что видны известковые конические спирали ручного аппарата.

В простейшем случае он состоит из двух более или менее коротких изогнутых отростков, так называемых crura, расположенных симметрично относительно средней линии створки (рис. 158). У других форм эти отростки продолжаются в тонкие лентообразные известковые пластинки, которые образуют род петли, то короткой (рис. 159), то длинной (рис. 160), свободно висящей в полости раковины или прикрепленной еще посредством двух поперечных пластинок к продольной средней перегородке, проходящей на дне спинной створки (см. рис. 160), или же петли, всецело прирастающей к этой створке. Наконец в некоторых случаях ручные поддержки, образовав первоначально петлю, далее продолжаются в две симметрично расположенные известковые конические спирали, выполняющие бо́льшую часть раковины. Эти конические спирали обращены основаниями друг к другу, а вершинами противоположны, обращены к боковым краям (*Spirifer*, рис. 161), или же основаниями обращены к брюшной створке, а вершинами тогда к спинной (*Atrypa*, рис. 162, 163). Для систематики, для установления ближайшего родства важна прежде всего форма рук и их положение относительно друг друга и створок. Наличность более или менее далеко идущих известковых ручных поддержек имеет второстепенное значение. Так существуют ближайшие соотношения между *Atrypa* и *Rhynchonella*, живущей ныне и представляющей прикрепленные к коротким crura руки, так же спирально свернутые и с таким же расположением спиралей как в *Atrypa* с ее аппаратом ручных поддержек, простирающихся на все протяжение рук. У *Terebratula* и ей подобных имеется аппарат ручных поддержек в виде петли, а затем следуют не имеющие твердых поддержек, конически свернутые части рук. К этой группе примыкают спириферы, имеющие не только начальную петлю, но и следующие за нею известковые конусы ручных поддержек.



Рис. 162. *Atrypa aspera* со спинной створкой, взломанной так, что видны обращенные к ней вершинами известковые конические спирали ручного аппарата. Средний девон. Эйфель. Германия.



Рис. 163. *Atrypa reticularis*, спинная створка. Средний девон. Эйфель. Германия.

В случае развития в брюшной, а изредка и в спинной створке spondylium открыватели и закрыватели прикрепляются к ним вместо того, чтобы прикрепляться ко дну створок. Spondylium развивается чаще всего при значительной глубине створки;

такая глубина является обыкновенно следствием прикрепления животного к месту обитания и следствием необходимости удлинять створку в случае быстрого накопления осадков на дне морском. В указанном случае раковина удлиняется у индивидуумов вида, обыкновенно при условиях медленного накопления осадков, представляющего низкую раковину; при переходе животного к глубокой, удлиненной раковине мускулы должны были бы ненормально растягиваться; возникновение spondylium, на который переносятся места прикрепления мускулов, дает возможность компенсировать возрастание глубины створки, так что длина мускулов остается такая же, как у индивидуумов с низкой створкой.

Так как возникновение spondylium связано с возрастанием в высоту (в длину) брюшной створки, то ясно, что spondylium может возникать у представителей совершенно различных групп брахиопод, приобретаясь одними независимо от других. Так, среди *Strophomenacea* spondylium приобретает *Orthisina*, среди *Spiriferacea*—*Spirifer*, *Spiriferina* (превращаясь в *Cyrtina*). Таким образом у представителей различных групп происходит с х о ж д е н и е признаков, к о н в е р г е н т н о с т ь. Конвергентное развитие есть процесс, противоположный процессу развития с расхождением признаков. Вследствие конвергентного развития сближаются в своих особенностях роды, происходящие от различных корней. Конвергентность однако не может итти столь далеко, чтобы от различных корней получилось одинаковое потомство, чтобы совершенно одинаковая организация получилась различными путями. Вследствие конвергентности возникают сходства лишь в некоторых особенностях, но не абсолютное тождество организации. Конвергентность возникает вследствие действия одинаковых внешних условий на различные организмы.

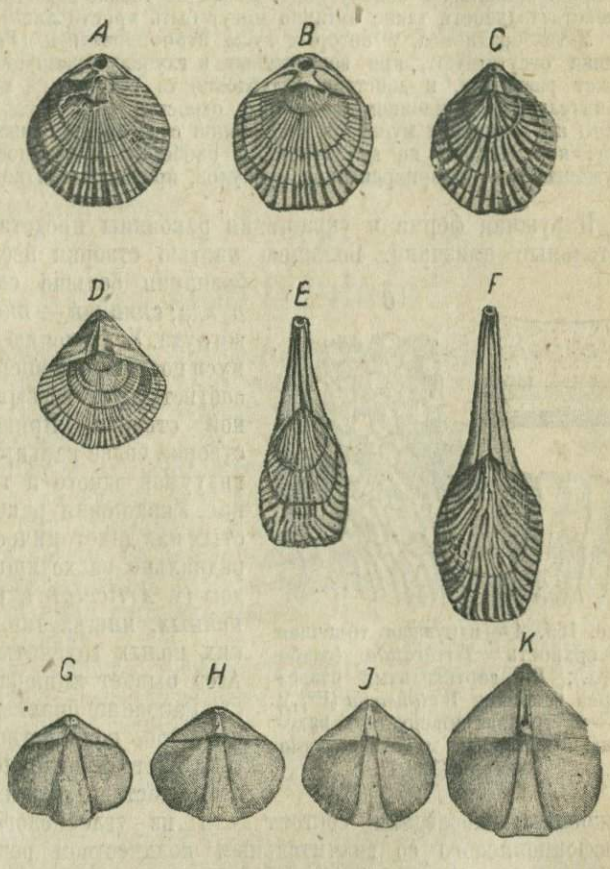



Рис. 164. Ряды форм, связанных между собой и отличающихся лишь удлинением брюшной створки и особенностями, возникающими коррелятивно вследствие этого удлинения.

*A — F* — виды *Terebratella*. Мел. Англия. *A — Terebratella pectita*. *B* — то же; *C — Terebratella (Trigonosemus) incertus*. *D — Ter. (Trigonosemus elegans)*. *E, F — Terebratella (Terebrirostra) lyra*. *G — K — Spirifer (H — K — Cyrtia) cyrtaena*. Силур. Готланд. Швеция.

Приведенные примеры конвергентного развития являются также и примерами

коррелятивного развития признаков. Возрастание глубины брюшной створки влечет за собою развитие spondylium, влечет за собою обыкновенно возрастание area и, в связи с увеличением дельтириального отверстия, развитие на нем pseudodeltidium (*Meekella*, *Cyrtina*); таким образом коррелятивно с возрастанием глубины створки развивается целый ряд особенностей организации, во многих случаях неосновательно принятых в основу обособления не только видов, но даже родов (рис. 164); в действительности такие отличия могут быть просто лишь индивидуальными.

У тех брахиопод, у которых зубы атрофировались (*Productus*) и зубные пластинки отсутствуют, при возрастании в глубину брюшной створки spondylium не может развиться, и действие углубленности створки на мускулы компенсируется значительным удлинением замочного отростка (*Aulosteges*, см. рис. 193); здесь не место прикрепления мускулов в брюшной створке приближается к замочному отростку, перемещаясь на spondylium, а наоборот: оконечность замочного отростка, служащая местом прикрепления мускулов, приближается ко дну брюшной створки.

Наружная форма и украшения раковины представляют важные отличительные признаки. Большею частью створки неодинаковой величины, брюшная больше спинной и более выпукла; спинная — иногда плоска или даже вогнута. Углублению, с и н у с у, находящемуся посредине и впереди брюшной створки, соответствует возвышение или седло спинной створки. Прикрепленная брюшная створка более варьирует по форме у индивидуумов одного и того же вида, чем спинная. Украшения раковины состоят из простых или дихотомически раздваивающихся, радиально расходящихся от макушки складок (у *Articulata*), ребрышек, иногда линейных, иногда также из шипов или тонких полых трубчатых выростов раковины. Area бывает лишена украшений.

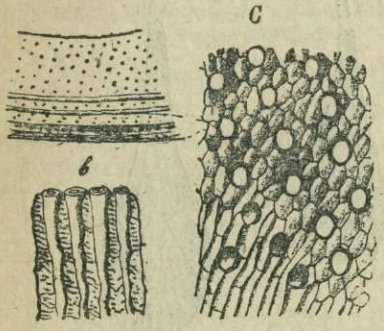



Рис. 165. *A* — наружная точечная поверхность *Terebratula* (слабо увел.); *B* — вертикальный разрез через раковину *Waldheimia* ($^{100}/_{1}$); *C* — внутренняя поверхность раковины *Waldheimia* с отверстиями каналов (100/1).

Раковина брахиопод заключает в себе некоторое количество органического вещества, часто в виде поверхностного тонкого слоя, частью проникающего всю толщу раковины; последняя состоит или из углекислого кальция, или из фосфорнокислого со значительным количеством рогового вещества (хитина, кератина), образующих с поверхностью раковины тупой угол (рис. 165, *c*). Часто такие раковины проникнуты каналами, проходящими через всю толщу раковины, так что на наружной поверхности раковины отверстия этих каналов являются в виде пор, иногда различимых простым глазом. Каналы заключают в себе трубчатые выросты мантии, не имеют сообщения с наружной средой, так как вся поверхность раковины покрыта наружным перепончатым хитиновым слоем. Назначение каналов не выяснено, возможно, что они доставляют органическое вещество, частью рассеянное даже между призматическими фибрами. Вышеупомянутые тонкие трубчатые выросты поверхности раковины находятся в связи с каналами, пронизывающими толщу раковины; полость каналов, иногда в таком случае сравнительно широких, переходит в полость выростов.

Личинки брахионод подвижны, передвигаются посредством ресничек, после прикрепления испытывают атрофию органа зрения и редукцию других органов чувств. Животное производит ресничками рук движение

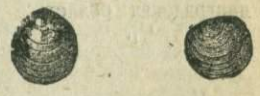
воды, приносящей при этом пищевые частицы, микроскопические водоросли и т. п.

Брахиоподы — животные исключительно морские, живут преимущественно на глубинах до 640 *м*, чаще всего до 200 *м* и все-таки не у самого побережья. Если брахиоподы уже имеются в какой-либо местности, то обыкновенно в большом количестве, или же, напротив, совершенно отсутствуют. Что касается до систематики брахиопод, то прежде всего они подразделяются на беззамочных (*Inarticulata*) и замочно-створчатых (*Articulata*).

Плеченогие и мшанки имеют столько же общего между собою, как и с червями, так что в систематике то соединяют плеченогих и мшанок в один тип, то обособляют каждую группу как самостоятельный тип, то считают за подотделы типа червей.

# Класс I. Inarticulata[1]

Замок и известковые ручные поддержки у *Inarticulata* отсутствуют. Раковина известково-роговая или известковая. На краю мантии имеются длинные щетинки, служащие для недопущения посторонних предметов внутрь раковины.



*A* *B*

Рис. 166. *Obolus*. *A* — брюшная створка *Obolus apollinis*. Верхний кембрий. Ленинградская область; *B* — спинная створка *O. quenstedti*. Детское Село. Ленинградская область. 1/1.

Наиболее примитивные из известных в настоящее время брахиопод являются в то же время и наиболее древними. Они отличаются дельтириальным отверстием для ножки, не закрытым pseudodeltidium, и слабо выраженными мышечными впечатлениями. Такова *Rustella*, широкоовального очертания, из нижнего кембрия.

Следующую стадию развития представляют роды с отверстием для ножки, более или менее прикрытым pseudodeltidium. Такова кембрийская *Paterina* и отличающаяся от нее более глубокой брюшной створкой, с высокой area, *Volborthia* (по имени русского ученого Фольборта) из русского силура.

Из *Rustellacea* выходят, с одной стороны, *Kutorginacea* с зачаточной area, большим дельтириальным отверстием и мускульными впечатлениями, уже напоминающими мускульные впечатления *Strophomenacea* (низших *Articulata*). С другой стороны, из *Rustellacea* выходят *Obolacea*.



Рис. 167. Брюшные створки *Obolus apollinis* с внутренней стороны.



Рис. 168. *Lingula bicarinata*. Средний девон. Сиворицы. Ленинградская область. 1/1.

Род *Obolus* (рис. 166, 167; название древнегреческой монеты). Раковина круглого или овального очертания, умеренно выпуклая, гладкая, известково-роговая, блестящая. В обеих створках имеется area более значительная в брюшной створке. На area брюшной створки находится желобок для ножки, идущий

[1] In — не, articulatus — сочлененный.

от макушки к замочному краю. От последнего по дну створок, на некотором протяжении, идет по направлению к лобному краю срединная перегородка (septum). Наружная поверхность створок покрыта тонкими продольными ребрышками и концентрическими линиями нарастания раковины. Кембрий — нижний силур.

*Lingula* (рис. 168; lingula — язычок). Раковина тонкая, известково-роговая, блестящая, почти равностворчатая, приплющенная, удлиненно-четырехугольная, ложечковидная или овальная, заостряющаяся к макушке, усеченная напереди, обыкновенно гладкая или с тонкими концентрическими, реже с концентрическими и радиальными струйками. Ножка проходит между створками, не имеющими даже желобка для ножки. Нижний силур — ныне, главным образом в силуре и девоне.



Рис. 169. *Siphonotreta verrucosa*. Нижний силур (вагинатовый известняк). Слуцк. Ленинградская область. 1/1.

Форма и тонкостенность раковины *Lingula* связаны с приспособлением животного к совершенно особому, необычному для брахиопод образу жизни, именно: *Lingula* при посредстве необыкновенно длинной гибкой ножки зарывается в песок морского дна. *Lingulacea* могут считаться производными от *Obolacea*.



Рис. 170. *Siphonotreta unguiculata*. Нижний силур (эхиносферитовый известняк). Р. Волхов. Ленинградская область. 1/1. Раковина обломлена с одного бока.

Известково-роговые раковины с отверстием для ножки в брюшной створке имеются у родов *Siphonotreta*, *Discina*.

*Siphonotreta* (рис. 169, 170; siphon — сифон, tretos — просверленный). Раковина удлиненно-овальная, умеренно выпуклая, неравностворчатая. Макушка брюшной створки просверлена отверстием для ножки; поверхность раковины украшена концентрическими линиями и ребрышками и покрыта полыми шипами. Нижний силур.

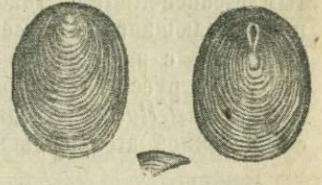
*Discina* (рис. 171, 172; discus — диск). Раковина почти круглого очертания, с коническими створками, украшенными концентрическими, реже радиальными струйками. При почти центральной макушке брюшной створки находится щелевидное отверстие для ножки, протягивающееся отсюда к замочному краю, но все-таки замкнутое перед ним. Силур — ныне.



A B C

Рис. 171. *Discina (Discinisca) lamellosa* (ныне живущая). Нат. вел.

*A* — брюшная створка с внутренней стороны; *B* — вся раковина сбоку; *C* — брюшная створка снаружи.



A B C

Рис. 172. *Discina (Schizotreta) elliptica*. Нижний силур. Р. Поповка. Около Слуцка. Ленинградская область.

*A* — спинная створка; *B* — вся раковина сбоку; *C* — брюшная створка.

Ножка у *Discina* коротка, перпендикулярна к плоскости соприкосновения створок, поэтому брюшная створка приплющена, менее выпукла, нежели спинная, и раковина приобретает круглое очертание. *Discinidae* известны с нижнего силура.

*Crania* (рис. 173; cranion — череп) имеет раковину совершенно известковистую, лишена ножки, прирастает к посторонним предметам макушкой

менее выпуклой брюшной створки. Обе створки конические, имеют широкую приплющенную и иногда с зернистой поверхностью полосу соприкосновения створок. Каждая створка с сильно вдавленными мышечными впечатлениями; из них два перед замочным краем, два близ середины створки; между последними в нижней створке находится треугольный выступ. Мышечные впечатления с этим носовидным выступом сообщают створке вид мертвой головы. От макушек створок по наружной поверхности их расходятся радиальные ребрышки. Нижняя створка, прирастая, приобретает рубец на месте прикрепления. Силур — ныне.



*A* *B* *C*

Рис. 173. *Crania (Ancistrocrania) parisiensis.* Белый мел. С. Языково. Около Ульяновска. Средневолжский край. Нат. вел.

*A* и *B* — спинная и брюшная створки — с внутренней стороны; *C* — вся раковина снаружи — сбоку.

Округленная форма; радиально-лучевая симметрия створок приобретается как следствие совершенного прикрепления. Ножка утрачивается, и отверстие для нее, находившееся между мускульными впечатлениями, зарастает. Вероятно происхождение *Crania* от *Discinidae*.

# Класс II. Articulata

Обе створки соединены посредством замка, постоянно известковисты, с аппаратом ручных поддержек или без него. Край мантии не имеет щетинок, как у *Inarticulata*, но часто является волнистым в связи с присутствием складок на поверхности раковины. В складчатой раковине створки могут быть менее приоткрыты, чем в нескладчатой, и потому нет такой надобности в присутствии щетинок. Кишка оканчивается слепо, так что анального отверстия нет.

## Подкласс I. Strophomenacea

Простейшие замковые плеченогие без аппарата ручных поддержек. Среди позднейших из них, более чем в какой-либо другой группе, происходит зарастание отверстия для ножки и атрофия последней. При этом развиваются особые приспособления, отчасти или вполне исполняющие функции ножки. Именно происходит прирастание брюшной створки, иногда посредством полых шипов, развивающихся в особенном изобилии, а иногда исключительно в околомакушечной части поверхности створки, т. е. в той части, где проходит нормально ножка. На спинной створке шипы или вовсе не развиваются, или во всяком случае развиты менее, нежели на брюшной.

Вместе с тем брюшная створка становится более глубокой и выпуклой, макушка ее более загнутой, и отверстие для ножки совершенно исчезает. Раковина в таком случае не обращена к почве замочным краем, как в слу-

чае присутствия ножки, но лежит на выпуклой поверхности брюшной створки.

Прикрытие дельтириума осуществляется посредством псевдодельтидиума

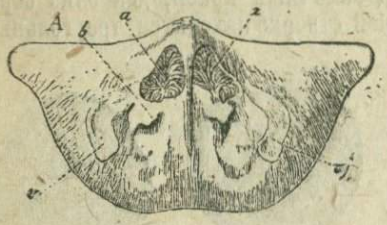



Рис. 174. *Productus giganteus.* Спинная створка снутри.

*a* — впечатление замыкателей; *b* — возвышения, служившие опорою для мягких рук; *v* — почковидные впечатления.



Рис. 175. *Orthis (Schizophoria) resupinata.* Нижнекаменноугольные отложения. Р. Калужка. С. Рождество. Около Калуги. Московская область. $^3/_4$.



Рис. 176. *Orthis (Orthambonites) calligramma.* Нижний силур (вагинатовый известняк). Пулково. Около Ленинграда. Нат. вел.

Иногда имеется рудиментарный ручной аппарат в виде согнутых пластинок, приросших к внутренней поверхности спинной створки и ограничивающих так называемые «почковидные впечатления» (*Chonetes*, см. рис. 185—187; *Productus*, рис. 174).

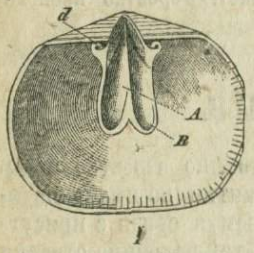



Рис. 177. *Orthis striatula.* Средний девон. Эйфель. Германия.

*I* — брюшная створка; *II* — спинная створка. *d* — зубы; *A, B* — впечатления замыкающих мускулов.

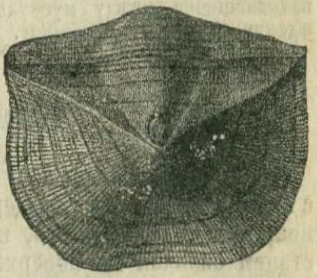


Рис. 178. *Orthisina anomala.* Нижний силур (иевский ярус). Эстония. Нат. вел.

*Orthis* (рис. 175—177; orthis — прямой, по характеру замочного края). Раковина изменяется по очертанию от четырехугольного до овального, поверхность ее покрыта радиальными струйками или ребрышками. Створки




Рис. 179. *Strophomena stephani.* Нижний девон. Чехо-Словакия. Нат. вел.

*A* — брюшная створка со стороны замочного края; *B* — со стороны лобного края.

более или менее выпуклы; спинная иногда почти плоская или слегка вогнутая. Area хорошо развита в обеих створках и обыкновенно представляет открытый дельтириум. Зубы имеют значительную величину и поддер-

живаются хорошо развитыми зубными пластинками. Зубные ямки спинной створки глубокие.

Часто имеются в обеих створках внутренние средние ребра. От силура до каменноугольных, особенно часто в силуре. Подразделяется на многочисленные подроды. Представители *Orthidae* известны уже в кембрии, например, *Nisusia*.

*Orthisina* (рис. 178; см. также рис. 157; inus — подобный) отличается высокою area на

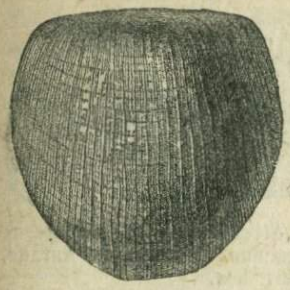


Рис. 180. *Strophomena imbrex*. Нижний силур. Пулково. Около Ленинграда. Со стороны брюшной створки. Нат. вел.



*A* *B*

Рис. 181. *Strophomena planumbona*. Нижний силур. Оксфорд. Огайо. США. $^2/_1$.

*A* — брюшная створка с внутренней стороны в околоушной части; *B* — спинная створка в таком же положении.

брюшной створке, закрытой псевдодельтидиумом; в последнем отверстие для ножки. Зубные пластинки срастаются в spondylium. Нижний силур.

*Strophomena* (рис. 179—181; strophos — согнутый, mene — луна). Раковина изменяется по очертанию от четырехугольного до полукруглого, радиально-струйчатая. Длинный прямой замочный край соответствует

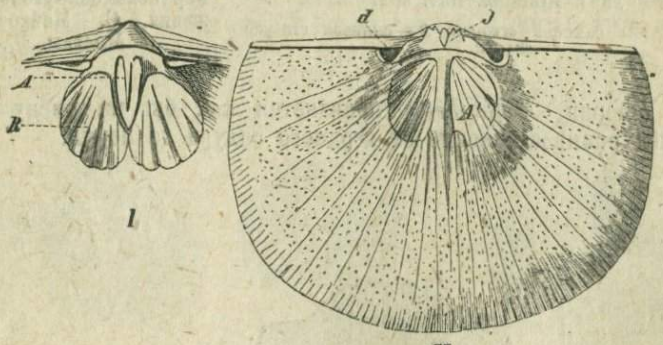



Рис. 182. *Orthothetes crenistria*. Нижнекаменноугольные отложения. Уиксфорд. Англия. Нат. вел.

*I* — внутренняя поверхность брюшной створки около замочного края; *II* — спинная створка с внутренней стороны ($AA_1$ — замыкатели; *R* — отмыкатели; *J* — замочный отросток; *d* — зубные ямки).

наибольшей ширине раковины. Брюшная створка выпуклая, спинная вогнутая, поэтому створки сближены так, что для мягкого тела имеется лишь узкое пространство.

Обе створки с area; макушка большой створки в молодости просверлена, затем замкнута. Имеется псевдодельтидиум; зубы расходящиеся и под-

держиваемые зубными пластинками, два больших мышечных впечатления разделены срединной перегородкой. Нижний силур.

*Orthothetes* (рис. 182—184) отличается от предыдущего раковиной плоско-выпуклой или двояко-выпуклой, иногда делающейся

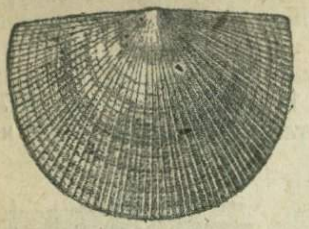


Рис. 183. *Orthothetes arachnoidea*. Нижнекаменноугольные отложения. Валдай. Ленинградская область. Нат. вел.

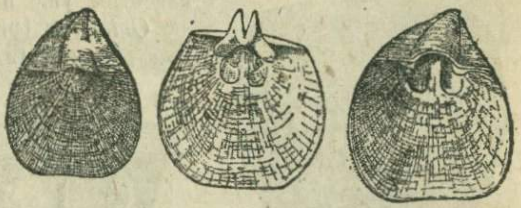
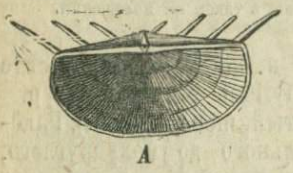


Рис. 184. *Orthothetes (Streptorhynchus) pelargonatus*. Пермские отложения. Тёнстолль. Англия. Нат. вел.

с возрастом вогнуто-выпуклой. Всегда выпукла спинная створка. Более существенным отличием является отсутствие отверстия на макушке



*A* *B*

Рис. 185. *Chonetes striatella*. Верхний силур. Готланд. Швеция. Нат. вел.

*A* — со стороны спинной створки; *B* — спинная створка снутри.



Рис. 186. *Chonetes carbonifera*. Верхнекаменноугольные отложения. С. Мячково. Около Москвы. $^3/_1$.

брюшной створки. *Orthothetes* появляется как бы на смену *Strophomena*, имея распространение от верхнего силура до перми.

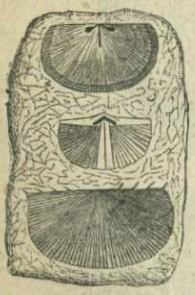


Рис. 187. *Chonetes sarcinulata*. Нижний девон. Кобленц. Германия. Нат. вел.

Наверху спинная створка снутри, со срединной перегородкой и пластинками, ограничивающими зубные ямки.

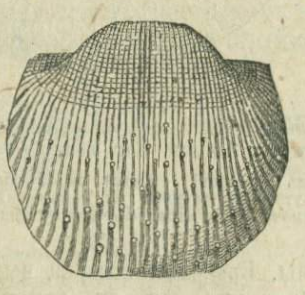


Рис. 188. *Productus semireticulatus*. Нижнекаменноугольный известняк. Визе. Бельгия. Нат. вел.




Рис. 189. *Productus giganteus*. Разрез по длине раковины нормально к обеим створкам.

*A* — спинная, *B* — брюшная створка; *a* — впечатления отмыкателей.

Роды *Chonetes* и *Productus* имеют рудиментарный аппарат ручных поддержек, ограничивающий «почковидные впечатления».

*Chonetes* (рис. 185—187; chone — чашка) имеет раковину поперечно-вытянутую, полукруглую, вогнуто-выпуклую. Обе створки имеют area и pseudodeltidium. Брюшная створка с сильно развитыми зубами; края area, примыкающие к макушке, усажены рядом полых шипов. В спинной створке имеется раздвоенный замочный отросток. Силур — пермь.



Рис. 190. *Productus horridus.* Пермские отложения (цехштейн). Гера. Тюрингия. Германия. 1/2.

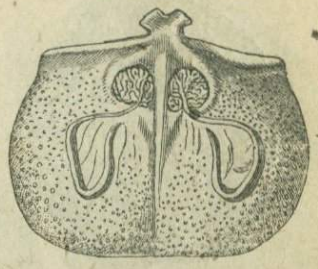


Рис. 191. *Productus horridus.* Внутренняя сторона спинной створки. Пермские отложения. Шёснек. Тюрингия. Германия.

*Productus* (рис. 188—191; см. также рис. 174; productus — продолженный) Area отсутствует или рудиментарна. Брюшная створка сильно выпуклая с большой загнутой макушкой. На поверхности створок, главным образом в околомакушечной части брюшной створки, имеются трубчатые иглы, служившие для прикрепления раковины к посторонним предметам, причем иглы охватывали этот предмет, обрастали вокруг него. Поверхность раковины кроме игол покрыта радиальными ребрышками, концентрическими складками. Зубов нет, замочный отросток развит. Верхний девон, каменноугольные и пермские отложения.

*Strophalosia* (рис. 192, 193; strophos — согнутый, halos — круг) отличается от *Productus* достигающей значительной высоты area на брюшной створке, с pseudodeltidium; покров из трубчатых игол развит в высокой степени; иглы имеются даже и на поверхности pseudodeltidium. Прирастание происходило иногда прямо стенкой раковины, особенно макушкой, отчего на раковине оставался рубец. Каменноугольные и пермские отложения.

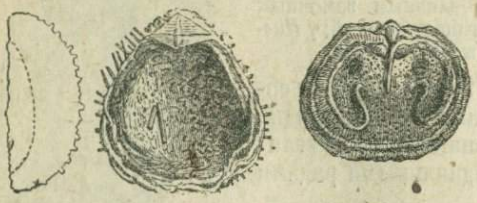


Рис. 192. *Strophalosia goldfussi.* Вид сбоку, со стороны спинной створки, и вид спинной створки с внутренней стороны. Пермские отложения. Гера. Тюрингия. Германия. Нат. вел.

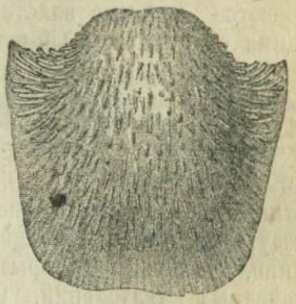


Рис. 193. *Strophalosia horrescens.* Пермские отложения. Усть-Вага. Северный край. Нат. вел.

Различные виды *Strophalosia* повидимому выходят из различных видов *Productus*; тот или другой представитель рода *Productus*, прикрепленный к морскому дну, в местности с быстрым накоплением осадков был поставлен в необходимость быстро

наращивать брюшную створку, особенно в околомакушечной части, посредством которой происходит прикрепление; таким образом возникала area значительной высоты, и усиливался покров трубчатых игол, служащих для прикрепления. Край-



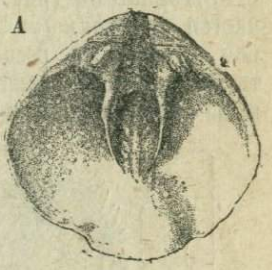

Рис. 194. *Aulosteges wangenheimi*. Пермский известняк. Гребени, Оренбургский край. Нат. вел.

*A* — спинная створка с внутренней стороны; *B* — брюшная снаружи; *C* — то же, со стороны area.

нюю степень развития area в высоту с значительным удлинением замочного отростка и изредка развитие днищ представляет *Aulosteges* (рис. 194).

## Подкласс II. Pentameracea

*Pentameracea* имеют раковины, створки которых большею частью выпуклы. Area и pseudodeltidium слабо развиты или отсутствуют. Брюшная створка с сильно развитыми зубными пластинками, образующими spondylium. В спинной имеются замочные пластины, иногда с отходящими от них crura. Короткий замочный край.




Представители *Pentameracea* известны в кембрии, например *Syntrophia*; отличается длинным замочным краем. Поверхность гладкая, delthyrium открытый; у *Huenella* поверхность складчатая. То же в кембрии.

*Porambonites* (рис. 195—197; poros — отверстие, ambon — возвышение). Раковина шаровидно вздутая, со створками, мало разнящимися по величине, поверхность покрыта радиальными рядами точечных углублений. Обе створки с низкою area, без псевдодельтидиума. Длинные



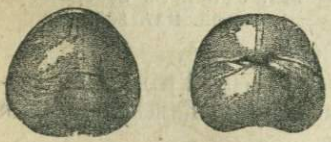



Рис. 195. *Porambonites aequirostris*. Нижний силур. Эхиносферитовый известняк. Пулково. Около Ленинграда.



Рис. 196. *Porambonites reticulatus*. Нижний силур. Глауконитовый известняк. Пулково. Около Ленинграда.

Рис. 197. *Porambonites aequirostris*. Нижний силур (невский ярус). Спитам. Эстония.

*A* — брюшная сторона, *B* — спинная створка.

зубные и замочные пластины, иногда сходящиеся своими концами на дне створки и в брюшной створке даже сливающиеся в срединную перегородку. Нижний силур.

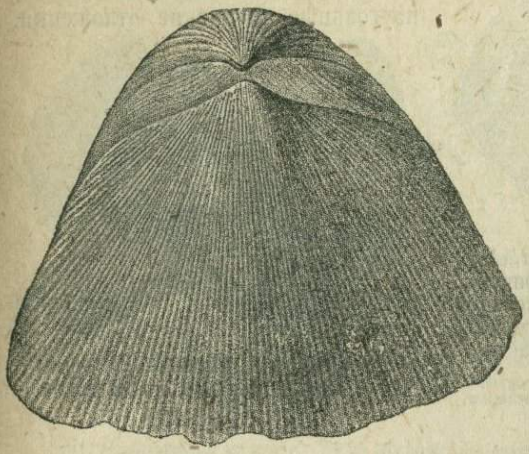


Рис. 198. *Pentamerus vogulicus.* Нижний девон. Нижне-Туринск. Уральская область. Урал. Нат. вел.



Рис. 199. *Pentamerus knighti,* разбитый вдоль по спондилиуму; вид со стороны поверхности разлома. Верхний силур. Англия. Нат. вел.

*Pentamerus* (рис. 198—201; penta — пять, meros — часть). Раковина часто достигает значительной величины, имеет вздутую брюшную створку с большой и сильно загнутой макушкой. Сильно развиты зубные и замоч-



Рис. 200. *Pentamerus esthonus.* Верхний силур. Эстония. Нат. вел.

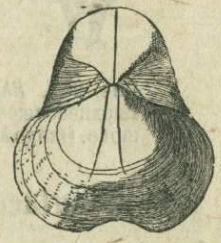


Рис. 201. *Pentamerus galeatus.* Средний девон. Эйфель. Германия. Нат. вел.



Рис. 202. *Pentamerus acutolobatus.* Нижний девон. Богословск. Уральская область. Урал. Нат. вел.



Рис. 203. *Camarophoria superstes.* Нижнепермский известняк. Кириллов. Ленинградская область. Нат. вел.

ные пластины. Первые образуют spondylium. Псевдодельтидиум обыкновенно отсутствует, а если имеется, то в связи с сильной загнутостью макушки является вогнутым. Поверхность раковины гладкая или радиально-ребристая. Силур, девон.

*Camarophoria* (рис. 203—204; см. также рис. 155; camara — сводчатое помещение, phoreo — несу, по-гречески) отличается от *Pentamerus* меньшими размерами и наличностью spondylium в обеих створках. Имеются длинные тонкие crura. Каменноугольные, пермские отложения.

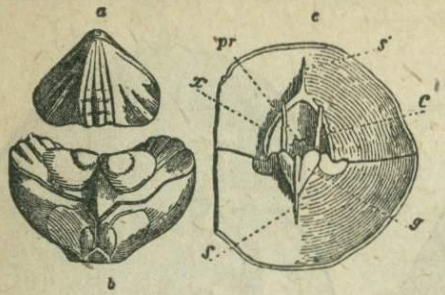



Рис. 204. *Camarophoria schlotheimi.* Пермские отложения. Гера. Тюрингия. Германия. Слева наверху раковина, внизу ядро. Справа — внутренность створок в околомакушечной части.

*pr* — замочный отросток; *c* — crura; *x* — spondylium брюшной створки; *g* — спинной створки, *s* и *s'* — средние перегородки.

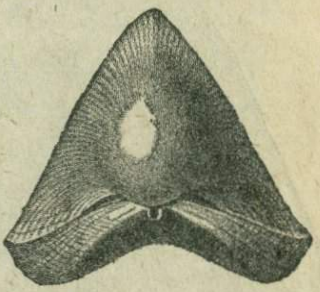


Рис. 205. *Rhynchonella meyendorffi.* Верхний девон. Псков. Нат. вел.

## Подкласс III. Rhynchonellacea

У *Rhynchonella* (рис. 204—206; см. также рис. 158; rhynchos — клюв, rhynchonella — клювик) имеются дельтидиальные пластинки в отверстии дельтириума, иногда соприкасающиеся в плоскости симметрии раковины, ограничивая снизу отверстие для ножки. В спинной створке имеются crura. Силур — ныне.





Рис. 206. *Rhynchonella cuboides.* Верхний девон. Котлубан. Урал. Нат. вел.



Рис. 207. *Rhynchonella loxia.* Верхневолжские слои. Хорошово. Около Москвы. Нат. вел.

## Подкласс IV. Terebratulacea

Отличаются присутствием петлеобразного аппарата ручных поддержек. Прикрытие дельтириума осуществляется посредством дельтидиальных пластинок. *Terebratula* (рис. 208; см. также рис. 159; уменьшительное от terebratus — просверленный) имеет гладкую, редко ребристую раковину, на лобном крае спинной створки часто с выемкой, ограниченной по бокам одной или двумя складками. Ручной аппарат короткий. Триас — ныне, особенно в мезозое.

Палеозойские формы этого типа принадлежат главным образом к роду *Dielasma* (рис. 209) или сходны с ним. *Dielasma* (di — два, elasma —

пластинка) отличается сильно развитыми зубными пластинами. Девон — пермь.

*Waldheimia* (рис. 210; см. также рис. 153, 154, 156; по имени ученого Вальдгейма) отличается весьма длинным ручным аппаратом. Триас — ныне.



Рис. 208. *Terebratula carnea*. Белый мел. Ульяновск. Нат. вел.

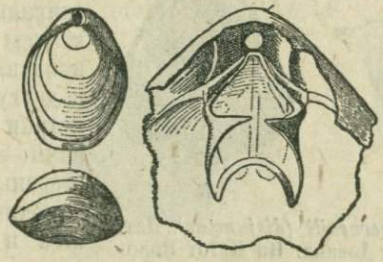


Рис. 209. *Dielasma elongata*. Цехштейн. Гёмблетон. Англия. Справа внутренность раковины в околомакушечной части. Увел.



Рис. 210. *Waldheimia fischeriana*. Верхневолжские слои. Хорошово. Около Москвы.

*Stringocephalus* (рис. 211; stringo — натягиваю, cephale — голова) представляет весьма специализированный род *Terebratulacea*. Раковина большая, гладкая. Брюшная створка с острой большой и сильно загнутой макушкой, под которой находится ограниченный дельтидиальными пла-

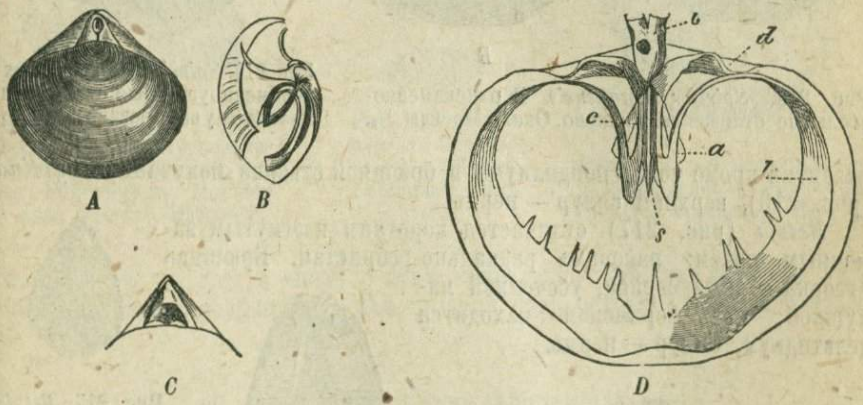


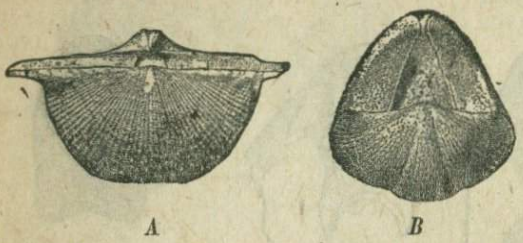

Рис. 211. *Stringocephalus burtini*. Средний девон. Пафрат. Около Кельна. Германия.

*A* — наружный вид раковины; *B* — экземпляр с ручным аппаратом; *C* — молодой экземпляр с большим макушечным отверстием; *D* — спинная створка с ручным аппаратом: *b* — замочный отросток, *d* — зубные ямки; *c* — crura, *l* — ручной аппарат, *s*' — septum, *a* — замыкатель.

стинками foramen. Брюшная створка с сильно развитой срединной перегородкой, спинная с необыкновенно длинным замочным отростком. Brachidium длинный, следующий краю створки приблизительно на всем его протяжении, с радиальными, обращенными внутрь шиповидными отростками в лобной части. Девон.

## Подкласс V. Spiriferacea

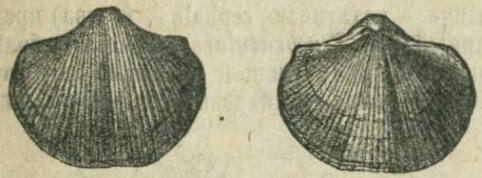
К brachidium типа *Terebratulacea* у *Spiriferacea* присоединяются известковистые ленты, образующие спирально свернутые конусы.



*A* *B*

Рис. 212. *A. Spirifer verneuili (disjunctus).* Нат. вел. Верхний девон. Р. Девица. На Ю от Воронежа. Нат. вел. *B — Spirifer verneuili (archiaci).* Верхний девон. Елец. Курская область. $^3/_4$.

*Spirifer* (рис. 212—215; см. также рис. 161; spiro — спираль, fero — несу) имеет конусы ручных поддержек, направленные основами друг к другу и к плоскости симметрии раковины, вершинами — в противоположные стороны к боковым краям. Замочный край прямой, с area и треугольным отверстием дельтириума. Силур — пермь. Представляет многочисленные подроды. Путем удлинения area с возникновением псевдодельтидиума возникает *Cyrtia*, верхний силур — девон (см. рис. 164, *H — K*, cyrtos — согнутый), при развитии кроме того спондилиума в брюшной створке получается *Cyrtina* (рис. 216), верхний силур — пермь.



*A* *B*

Рис. 213. *Spirifer mosquensis.* Верхнекаменноугольные отложения. Мячково. Около Москвы. $^1/_2$.



Рис. 214. *Spirifer fasciger.* Верхнекаменноугольные отложения. Куткан-тау на Юрезани. Урал. $^3/_4$.

*Retzia* (рис. 217) отличается коротким изогнутым замочным краем; раковина радиально-ребристая. Брюшная створка с выдающейся, усеченной макушкой; под фораменом находится дельтидиум. Силур — пермь.



Рис. 215. *Spirifer undulatus.* Пермские отложения. Цехштейн. Германия. $^1/_2$.



Рис. 216. *Cyrtina carbonaria.* Нижнекаменноугольные отложения. Кендалль. Ирландия. Нат. вел.



Рис. 217. *Retzia tulensis.* Девонско-каменноугольные отложения (малевко-мураевнинский ярус). Малевка. К Ю от Тулы. Московская область. Нат. вел.

*Uncites* (рис. 218; uncus — крючок) вероятно возникает из *Retzia* путем удлинения околомакушечной части, сильно изгибающийся. Девон.

*Athyris* (рис. 219—221; a — без, thyris — маленькая дверь; намек на отсутствие delthyrium) имеет раковину гладкую или с концентрическими украшениями. Силур — пермь, главным образом в девоне и каменноугольных отложениях.

*Atrypa* (рис. 222, 223; см. также рис. 162, 163; a — без, trypa — отверстие), сначала ошибочно предпола-



Рис. 218. *Uncites gryphus*. Средний девон. Бенсберг. Около Кельна. Германия. $^1/_2$.

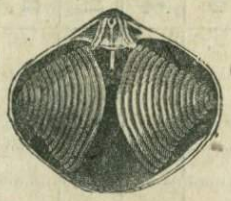


Рис. 219. *Athyris concentrica*. Верхний девон. Спинная створка с ручным аппаратом. Нат. вел.



Рис. 220. *Athyris pectinifera*. Пермский известняк. Байтуган. Средне-Волжский край. $^2/_1$.

галось отсутствие форамена) отличается от вышеописанных *Spiriferacea* расположением конусов ручных поддержек; конусы обращены основаниями



Рис. 221. *Athyris puschiana*. Малевко-мураевнинский ярус. Мураевня, к С от Раненбурга. Московская область. Нат. вел.

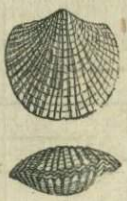


Рис. 222. *Atrypa aspera*. Средний девон. Эйфель. Германия. Нат. вел.



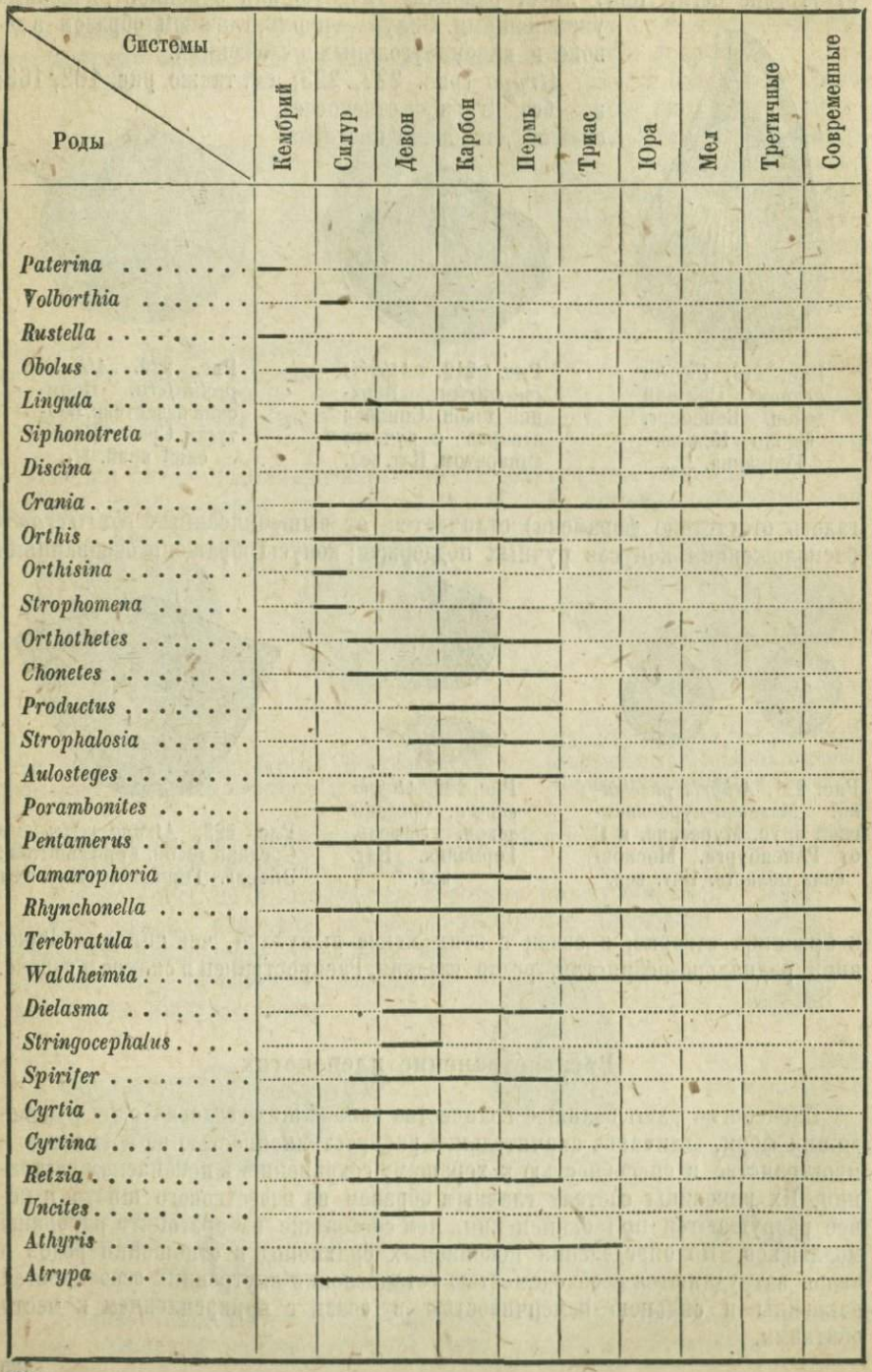
Рис. 223. *Atrypa reticularis* Средний девон. Герольштейн. Эйфель. Германия. Нат. вел

к брюшной створке, в связи с этим менее выпуклой, чем спинная. Раковина радиально-ребристая, редко гладкая. Распространен в силуре и девоне.

## Распространение плеченогих

Плеченогие дают большое количество важнейших геологических руководящих форм, отличаясь значительной распространенностью во времени и в пространстве и способностью к хорошему сохранению в ископаемом состоянии. Их раковины состоят главным образом из известкового шпата и менее разрушаются при окаменении, чем состоящие из арагонита раковины моллюсков. Но определения ископаемых брахиопод в отношении родов и видов затрудняются необходимостью установления внутренних особенностей раковины и сильною изменчивостью в связи с прикреплением к месту обитания.

## Геологическое распространение брахиопод



Из двух главнейших подразделений брахиопод беззамочные являются конечно древнейшими, они особенно распространены и разнообразны в палеозое. Из них простейшие, не имеющие форамена, более всего распространены в кембрии и нижнем силуре (*Obolus*, *Lingula* и др.), менее — в верхнем силуре и девоне и почти вымирают в каменноугольных отложениях, когда остается лишь род *Lingula*.

Беззамочные, имеющие форамен, распространены главным образом в нижнем силуре (*Siphonotreta*, *Crania* и др.), после чего выживают лишь *Discinidae* и *Crania*. *Strophomenacea* и *Pentameracea* встречаются с кембрия, наибольшее количество родов их в силуре: *Orthidae* — главным образом в нижнем силуре, *Strophomenidae* — в верхнем; *Productidae* — в каменноугольных отложениях. *Strophomenacea* имеют и ныне живущих представителей, тогда как *Pentameracea* вымирают в конце палеозоя, за исключением *Rhynchonellidae*. *Spiriferacea* встречаются от силура до юры, а *Terebratulacea* — от силура доныне.

# VII тип. Членистоногие. Arthropoda[1]

Членистоногие (раки, насекомые, многоножки и пауки) во многих отношениях близки к кольчатым червям и прежде даже были соединены с последними в один тип.

Тело членистоногих представляет сегментацию внешнюю и внутреннюю. Внешняя сегментация, членистость тела членистоногих выражена даже более резко, чем у аннелид, вследствие образования твердого наружного кожного панцыря, хитинового или известкового. Такой твердый панцырь делал бы тело животного неподвижным, если бы он не распадался на отдельные части — сегменты; границы частей совпадают с границами внутренних сегментов. С другой стороны, членистоногие отличаются от аннелид в общем большей дифференциацией, специализацией различных отделов тела, слабой у низших членистоногих (многоножки), значительной у высших. Голова всегда состоит из нескольких слитых сегментов, следующая группа сегментов образует грудь (thorax) и наконец третья группа сегментов составляет брюшко (abdomen).

Наиболее характерным для артропод отличием являются их конечности — членистые, что и отразилось в названии типа.

В то время как аннелиды обладают самое большее конечностями в виде параподий, нерасчлененных выступов брюшной стороны тела, не двигающихся самостоятельно, конечности артропод сочленены с телом посредством суставов и способны к самостоятельному движению как в целом, так и в отдельных частях. Здесь по сравнению с аннелидами происходит перемещение двигательной деятельности из стенки тела в конечности. Первично каждый сегмент имеет одну пару конечностей, как и у аннелид, но затем происходит видоизменение конечностей соответственно отделу тела, на котором находятся данные конечности.

---

[1] Arthros — член, podos — нога.

Прежде всего находящиеся на голове конечности частью делаются носителями органов чувств (сяжки, антенны), частью же превращаются в органы для схватывания и пережевывания пищи, т. е. в челюсти. Это происхождение сяжков и челюстей отчасти доказывается непосредственно тем, что у зародышей и личинок многих раков (стадия науплиус), а иногда даже и у взрослых животных названные органы являются в виде настоящих, притом действующих ног.

Но обыкновенно локомоторная деятельность этих самых передних конечностей у артропод исчезает, и происходит сближение и слияние соответствующих сегментов тела, образование из них головного отдела, состоящего у ракообразных, соответственно числу на нем сяжков и челюстей, из пяти сегментов. Происхождение головы слиянием сегментов доказывается также непосредственно тем, что границы между сегментами, впоследствии слившиеся, еще сохраняются у зародыша. Изредка они сохраняются и у взрослых животных.

Локомоторные конечности всегда существуют на среднем отделе тела — груди, тогда как брюшные ноги могут отсутствовать совершенно или быть приспособлены для целей дыхания или размножения.

Дыхание у артропод происходит или через поверхность тела — у животных малых размеров, с мягкими покровными частями, или посредством специальных органов: жабер — у водных животных, легких и трахей — у наземных.

Жабры являются в виде выростов кожи, листоватых или кустоватых, с нитевидными разветвлениями, прикрепляются на конечностях, своими движениями постоянно доставляющих приток воды к жабрам; иногда сами конечности превращены в жабры.

Трахеями называются длинные разветвленные трубочки, наполненные воздухом, открывающиеся наружу и проникающие все части тела; легкие являются складчатыми органами, в полостях с ограниченным сообщением с внешней средой.

При наличии специальных локализованных органов дыхания получает значительное развитие кровеносная система (сердце, кровеносные сосуды); при дыхании же путем диффузии, через кожу поверхности тела, кровеносная система развита слабо или вовсе не развита. Понятно, что если кислород окружающей среды поступает в тело лишь в немногих местах тела, в специальных органах дыхания, то развитие кровеносной системы является необходимым, ибо только при этом кровь может достигать органов дыхания даже из отдаленных частей тела.

Нервная система членистоногих тесно примыкает к нервной системе аннелид по присутствию брюшных нервных стволов, с нервными узлами на них, и по присутствию головного мозга, соединенного по сторонам глотки с брюшным.

Срастание или тесное соединение смежных сегментов в отделы тела влечет за собою слияние соответствующих этим сегментам нервных узлов.

Органы чувств являются в виде расположенных на некоторых местах осязательных волосков, подобных же обонятельных и вкусовых органов, а также глаз, находящихся на голове.

Глаза представляют прозрачные светопреломляющие тела: чечевицеобразный хрусталик (являющийся местным утолщением хитинового покрова тела) и лежащее под ним стекловидное тело (видоизменение эпидермиса); под

стекловидным телом находится сетчатая оболочка с примыкающими к ней нервными клетками. Глаза бывают простые и сложные (фасеточные), представляющие скопление — до нескольких тысяч — простых глаз.

Соответственно высокой организации и специализации отделов тела артропод бесполое размножение у них не встречается.

Членистоногие делятся на пять подтипов: ракообразные, многоногие, насекомые, вымерший подтип трилобитов и паукообразные. У первых трех подтипов первая пара конечностей представляет усики (антенны), следующая пара, если имеется, тоже антенны, третья пара — верхние челюсти и далее — нижние челюсти, одна или несколько пар. У ракообразных и насекомых обыкновенно имеется пара сложных глаз. Трилобиты близки к этим подтипам, но их конечности за первой парой не диференцированы. У паукообразных нет конечностей, имеющих форму усиков или челюстей, первая пара обыкновенно бывает снабжена клешнями, вторая тоже, или имеет вид щупиков или ног, следующие от третьей до шестой пары — ногообразны, хотя частью некоторые из конечностей, следующих за снабженными клешнями, имеют кусающие придатки (гнатобазы) на первом членике. Паукообразные никогда не имеют сложных глаз такого типа, как у ракообразных и насекомых. Ракообразные отличаются от насекомых и многоножек присутствием второй пары антенн и тем, что почти всегда они являются настоящими водными животными. Насекомые отличаются от многоножек присутствием только трех пар ног и обыкновенно присутствием крыльев.

Членистоногие — животные большей частью водного образа жизни и способа дыхания, с антеннами на втором и третьем члениках тела (первый существует только в развитии зародыша, с ним связаны глаза) и с верхними челюстями на четвертом членике.

## Подтип I. Ракообразные. Crustacea[1]

Хитиновый панцырь ракообразных часто делается более прочным вследствие отложения в нем известкового вещества.

Членистость тела никогда не выражена полно, но проявляется присутствием посегментных конечностей. Сегменты головы обыкновенно не выражены; сегменты груди также могут в различной степени сливаться между собою и с головными сегментами (головогрудь). Во всяком случае нет резко обособленной головы. Брюшко всегда расчленено.

Часто со спинной стороны головогруди разрастается на бока обособленная от них складка кожи, отлагающая своею поверхностью раковину или в виде нераздельного спинного щита, или двустворчатую, покрывающую все тело или некоторые части его.

Ракообразные, за немногими исключениями, типичные водные животные; этим определяются характер органов дыхания (жабры) и формы двигательных конечностей — плавательных ножек.

Ножки ракообразных первично являются расщепленными, состоя — или во время всей жизни, или в зародышевом состоянии — из двух ветвей, сидящих на короткой основной части (рис. 224).

Головной отдел типичных ракообразных несет пять пар конечностей.

[1] Crusta — корка.

Кроме пяти сегментов, соответствующих этим пяти парам головных конечностей, в зародышевом развитии наблюдается еще шестой передний сегмент, затем атрофирующийся. Первые две пары, которые у личинок и у низших раков еще часто служат для гребли, обыкновенно становятся исключительно носителями органов чувств осязания, обоняния и других (1 и 2 антенны), три следующие пары головных конечностей окружают рот и действуют как челюсти, посредством превращенной в жевательную пластинку основной части, на которой сидят более или менее незначительные по размерам ветви; далее всего идет это превращение у передних челюстей (мандибул), менее далеко у остальных двух пар.

Часто еще принятию пищи содействуют передние грудные ноги (ногочелюсти), однако превращенные в настоящие челюсти.

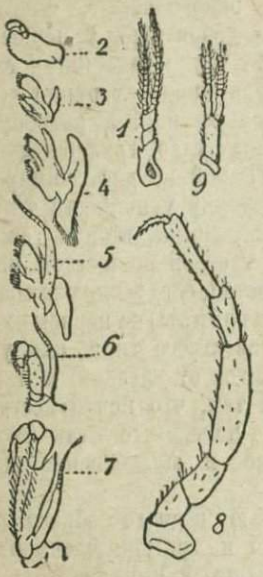



Рис. 224. Важнейшие формы конечностей речного рака.

*1* — первая антенна; *2* — мандибула; *3—4* — максиллы; *5—7* — ногочелюсти; *8* — ходная нога; *9* — брюшная ножка.




Рис. 225. Личинковые стадии развития Crustacea.

*A* — nauplius; *B* — zoëa.

Двигательные ноги могут служить для передвижения различным образом, даже у одного и того же животного в различных частях его тела. Так туловищные конечности у высших раков, утрачивая одну ветвь, превращаются в длинные ходные ноги, которые несут тело, опираясь на почву; поэтому некоторые раки, приобревшие такие ноги, сделались животными наземными вполне или отчасти (мокрицы, крабы). Одновременно с ходными грудными ногами могут быть и плавательные брюшные, сохраняющие расщепленное состояние.

У многих ракообразных переход от конечностей одной категории к конечностям смежного отдела выражен постепенностью изменения характера конечностей при переходе от одного конца тела к другому. Таков переход от челюстей через ногочелюсти к ходным ногам обыкновенного речного рака (см. рис. 224).

У некоторых *Crustacea* индивидуальное развитие является прямым, без метаморфоза, так что молодое животное отличается от взрослого лишь размерами, но не формой и организацией, но обыкновенно развитие совершается с метаморфозом, причем одни раки проходят личинковую стадию, называемую nauplius, а другие zoëa (рис. 225).

У nauplius тело не сегментировано и имеет три пары конечностей, представляющих две пары антенн и мандибулы. У zoëa имеются и некоторые из средних конечностей, а брюшко сегментировано, но без конечностей.

Ракообразные делятся на классы: *Branchiopoda, Ostracoda, Cirripedia, Copepoda* и *Malacostraca.*

## Класс I. Жаброногие. Branchiopoda

Без панцыря, или с панцырем в виде непарного спинного щита или двустворчатой раковины. Ноги большею частью в виде листоножек; или

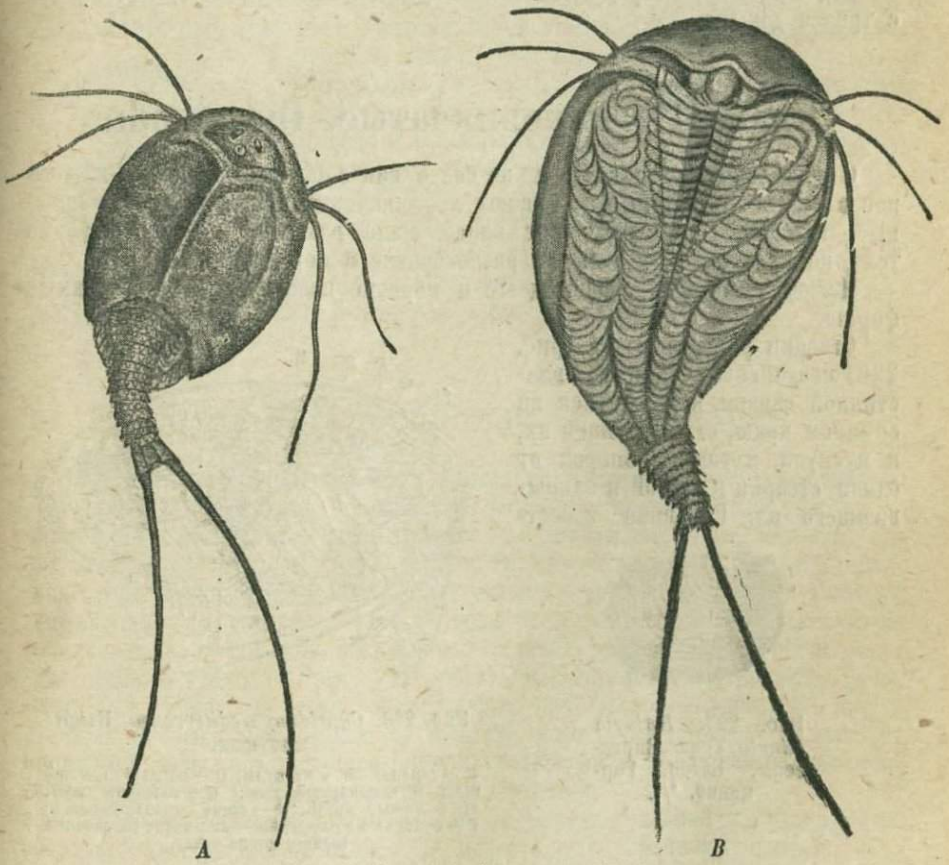



Рис. 226. *Apus cancriformis.*
*A* — вид со спинной, *B* — с брюшной стороны.

все почти сегменты снабжены конечностями, сходными между собою и имеющимися в количестве нескольких десятков пар, или задние лишены конечностей, или наконец и самые эти сегменты, лишенные конечностей,

редуцируются или уничтожаются, остаются по крайней мере четыре пары конечностей туловища, которое иногда становится очень укороченным.

В развитии проходят стадию науплиуса. Большею частью обитатели пресных вод.

По внешнему виду весьма разнообразны. У одних имеется спинной щит (*Apus*, рис. 226), у других двустворчатая раковина (*Estheria*, рис. 227); бывает и отсутствие панцыря. Древнейшие (кембрий) — морские животные, позднейшие — обитатели пресных или солоноватых вод.

*Estheria* (рис. 227; от собственного имени). Раковина равностворчатая, тонкая, роговая, овальная или четырехугольная, с прямым замочным краем; макушки створок находятся впереди или посредине. Наружная поверхность концентрически ребристая или струйчатая, а между ребрышками пересекающиеся или ветвящиеся струйки. Девон — ныне.

Род *Apus*, характеризующийся непарным спинным щитом, встречается с триаса доныне.

## Класс II. Раковинчатые. Ostracoda

С двустворчатым панцырем, не более как с двумя различными парами ног в туловище, которые не бывают листоножками. Маленькие ракообразные, которые составляют этот класс, мало разнятся по общей форме тела, но представляют большое разнообразие в форме конечностей.

Между ними есть пресноводные и морские пелагические и бентонные формы.

Створки раковинчатых (рис. 228) соединены посредством эластичной связки, находящейся на спинном краю, открывающей их, и мускула, идущего поперек от одной створки к другой и закрывающего их. Раковина извест-



Рис. 227. *Estheria minuta*. Триас. Зингстейм. Баден. Германия. $^6/_1$.

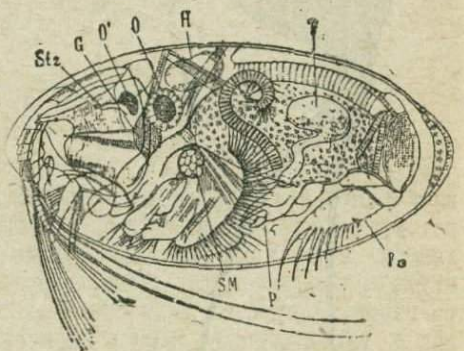



Рис. 228. *Cypridina mediterranea*. Ныне живущая.

*H* — сердце; *SM* — мускулы; *O* — парный сложный глаз; *O'* — непарный глаз; *G* — головной мозг; *St* — лобный орган; *P* — орган оплодотворения; *T* — семенные железы; *Fu* — вильчатое раздвоение заднего конца тела.

ковая или роговая, иногда несет украшения на поверхности в виде бугров, струек и т. п.

Живут стаями в мелкой воде и питаются трупами животных.

*Leperditia* (рис. 229; lepis — чешуя; dittos — двойной). Раковина продолговатая, расширяющаяся назади, спинной край прямой, брюшной —

закругленный. Створки не одинаковы, правая шире и охватывает брюшной край левой створки. Поверхность раковины гладкая, в исключитель-



Рис. 229. *Leperditia hisingeri*. Верхний силур. Готланд. Швеция. Нат. вел.



Рис. 230. *Beyrichia tuberculata*. Из силурийских валунов. Восточная Пруссия.

ных случаях (*L. moelleri*) покрыта бугорками; напереди и близ спинного края находятся глазные бугорки. На внутренней поверхности створок находится приблизительно центральное большое мышечное впечатление. Кембрий — каменноугольные.



Рис. 231. *Cypris faba*. Миоцен. Эннигген. Швейцария. $^{15}/_{1}$.

*Beyrichia* (рис. 230; по имени ученого Бейриха). Раковина маленькая равностворчатая, с прямым замочным краем и немногочисленными крупными буграми, разделенными бороздками; бугры покрыты мелкими бугорками. Силур — каменноугольные.

*Cypris* (рис. 231). Раковина почковидная или овальная, тонкая, гладкая или шиповатая, или с точечною поверхностью. Брюшной край иногда вогнутый. В пресной воде. Третичные — ныне.

## Класс III. Усоногие. Cirripedia[1]

Животные по внешнему виду настолько непохожие на ракообразных, что их долго причисляли к моллюскам. Такое уклонение от типа обусловливается сидячим образом жизни усоногих в зрелом состоянии. Свободно передвигающиеся личинки их близки к типичным ракообразным, представляют так называемую остракодовую стадию cypris. Циприсовые личинки прикрепляются головною частью тела и затем теряют двустворчатую раковину, а в cuticula остающейся мягкой мантии часто развиваются известковые таблички (рис. 232—234). Членистость тела, челюсти, глаза исчезают, жабры и сердце отсутствуют, 4—6 пар двуветвистых, закрученных и высовывающихся из полости мантии «усоножек» производят движение воды, пригоняющее пищу. Гермафродиты. Большей частью морские животные. С каменноугольных отложений.

*Lepas* развивает из прикрепленной переднеголовной части длинный мягкий стебель и в мантии пять известковых табличек, по бокам парные terga (находящиеся наверху), scuta (находящиеся у стебля) и непарную спинную carina (см. рис. 233). Третичные отложения — ныне.

У *Balanus* (см. рис. 232, 234; balanos — жолудь) стебель заменен

[1] Cirri — усики; pes, pedis — нога.

пластинкой, которой животное прирастает к камням, раковинам и другим предметам прибрежной полосы; на периферии этой пластинки от нее

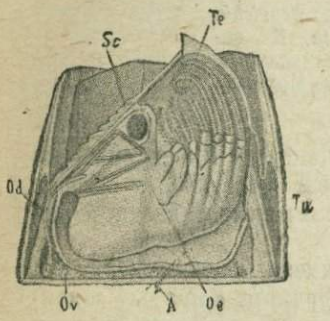



Рис. 232. Разрез *Balanus*.

*Ti* — раковина; *Ov* — яичник; *Od* — яйцепровод; *Oe* — отверстие последнего; *A* — adductor; *Sc* — scutum; *Te* — tergum.




Рис. 233. *Lepas anatifera* (ныне живущий).

*S* — scutum; *T* — tergum; *C* — carina; *P* — стебель.

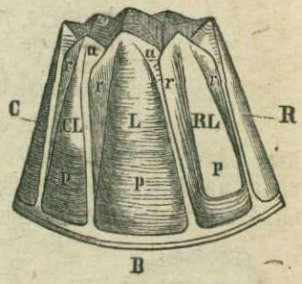



Рис. 234. Схема раковины балануса.

*C* — carina; *R* — rostrum; *B* — basis; *CL* — carino-laterale; *L* — laterale; *RL* — rostro-laterale; *a* — alae; *r* — radii; *p* — parietes.

поднимаются особые известковые пластинки, образуя бокаловидную раковину, в отверстии которой лежат terga и scuta, образуя крышечку отверстия. Третичные отложения — ныне.

# Класс IV. Copepoda

Увеличенные сяжки служат для плавания. Не имеют раковины. Не сохраняются в ископаемом состоянии.

# Класс V. Malacostraca[1]

Ракообразные, нормально имеющие двадцать сегментов тела, включая предщупальцевый сегмент и исключая хвостовой плавник (telson), грудь состоит из восьми сегментов и брюшко из шести (редко семи). Типично грудь покрыта панцырем. Лишь у отряда *Leptostraca* имеется седьмой сегмент брюшка.

## Отряд *Leptostraca*

Кроме 21 сегмента в теле отличается тем, что панцырь не срастается с сегментами (рис. 235), поэтому и по числу сегментов это наиболее

[1] Malacos — мягкий, ostracon — черепок, раковина.

примитивные из *Malacostraca*. Панцырь у них с резким перегибом от средней линии спины на бока, или даже двустворчатый. Это большею частью мелкие морские формы, в изобилии встречающиеся в палеозое Зап. Европы и Сев. Америки.




Рис. 235. *Nebalia geoffroyi*.
*A'* и *A''* — антенны; *O* — стебельчатый глаз; *M* — желудок; *D* — кишка.



Рис. 236. *Echinocaris socialis*. Верхний девон. Пенсильвания.

*Echinocaris* (рис. 236) отличается крупными буграми в передней части створок и килями. Telson состоит из трех игол. Средний и верхний девон Сев. Америки, Урал и Сев.-Западная область СССР.

## Подкласс I. **Syncarida**

Небольшая группа ракообразных, не имеющих панцыря, со слабым обособлением груди от брюшка. Верхний палеозой (часто) — ныне.

## Подкласс II. **Hoplocarida**

Панцырь срастается лишь с тремя передними сегментами груди. Карбон — ныне.

## Подкласс III. **Peracarida**

Панцырь, если имеется, срастается не более, как с четырьмя передними сегментами груди. Сюда принадлежат между прочим современные мокрицы. Девон — ныне.

## Подкласс IV. **Eucarida**

С панцырем, слившимся со всеми грудными сегментами. Это главным образом десятиногие раки *Decapoda*, названные так потому, что у них

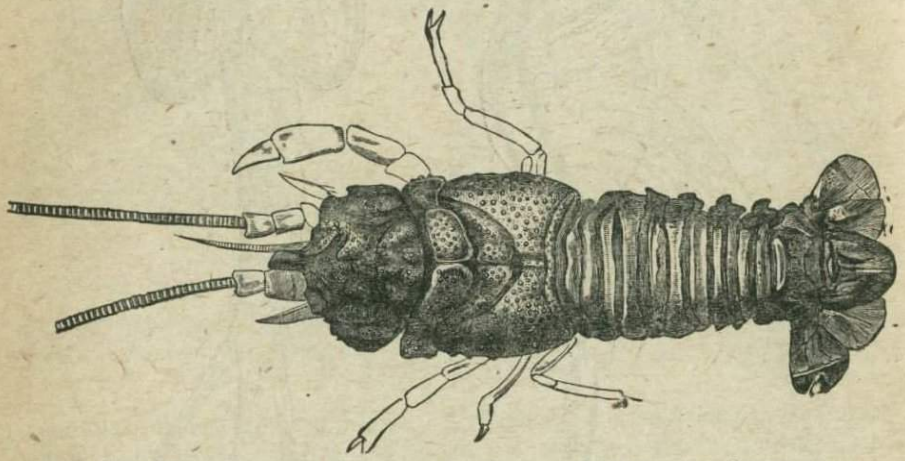


Рис. 237. *Pemphix sueurii*. Раковинный известняк. Крайльсгейм. Вюртемберг. Германия.

задние ноги головогруди в числе пяти пар являются приспособленными для движения, обыкновенно для хождения, но иногда для плавания. Часто впрочем (как у обыкновенного речного рака, см. рис. 240) передняя из этих пяти пар ног непригодна для хождения, будучи снабжена большими клешнями. (? Пермь). Триас — ныне.

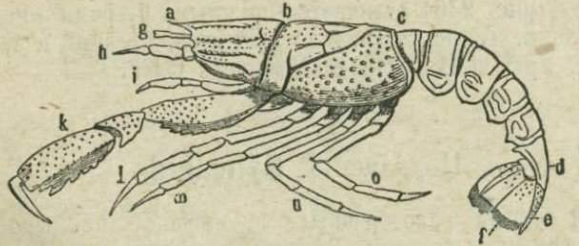



Рис. 238. *Glyphea regleiana*. Верхняя юра.

*a* — *e* — головогрудь; *b* — затылочная бороздка; *a* — rostrum; *g* — глаза; *h*—*o* — конечности головогрудного отдела; *c*—*d* — абдомен; *e*—*f* — хвостовый плавник.

*Decapoda* подразделяются на две группы: долгохвостых *Macrura* и короткохвостых, или крабов *Brachyura*. Первые встречаются с триаса (*Pemphix*, рис. 237), изобилуют в юре (*Glyphea*, рис. 238; *Eryon*, рис. 239).

У *Brachyura*, встречающихся с пермских отложений и достигших наибольшего распространения в настоящее время, abdomen короткий, без

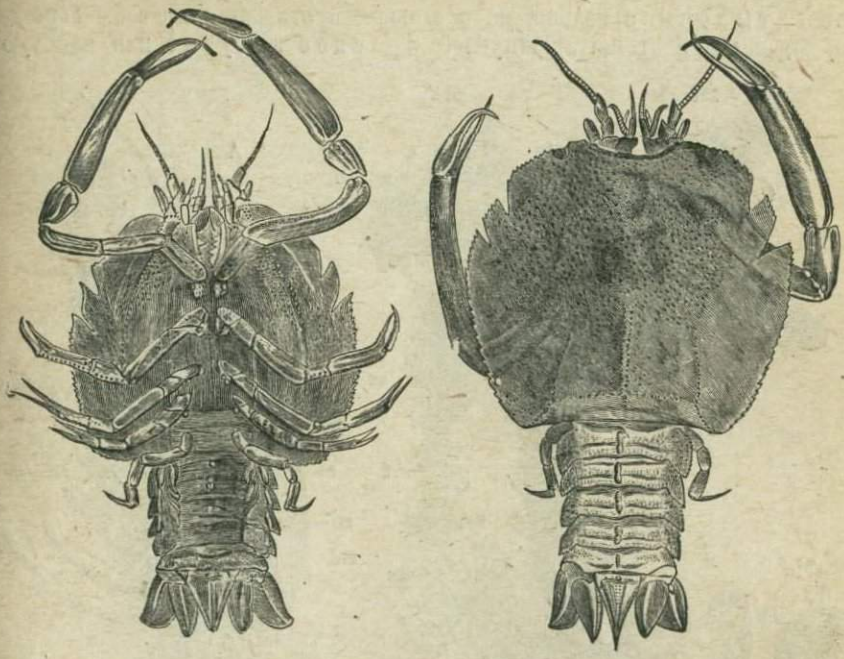


Рис. 239. *Eryon propinquus*. Верхняя юра (литографский сланец). Золенгофен. Бавария. Германия. Нат. вел.

хвостового плавника, загнут на головогрудь, помещаясь в продольной впадине ее брюшной поверхности.

## Подтип II. Трилобиты. Trilobitae

Вымершая палеозойская группа, получившая свое название (trilobos — трехчленный) от разделения тела на три части двумя спинными бороздками, протягивающимися от переднего конца до заднего (рис. 241). Срединная непарная продольная часть тела, заключенная между упомянутыми бороздками, называется осевою (rhachis), она выпукла; две боковые части (pleurae) понижены относительно средней части. Тело покрыто панцырем, отличающимся значительным содержанием хитинового вещества. В передне-заднем направлении тело также подразделено на три всегда явственно обособленные части: головной щит, туловище, состоящее из переменного числа подвижных сегментов, и хвостовой щит (см. рис. 241).

Головной щит обыкновенно полукруглого очертания и примыкает прямым задним краем к туловищу. Осевая часть головного щита назы-

вается глабелью (glabella), боковые — щеками (genae). Краевая часть головного щита обыкновенно отделена от остальной его поверхности бороздками: у заднего края затылочною (рис. 242), обособляющей от щита затылочное кольцо, на остальном протяжении краевою бороздкою, отделяющей от щита выпуклое краевое вздутие или плоскую

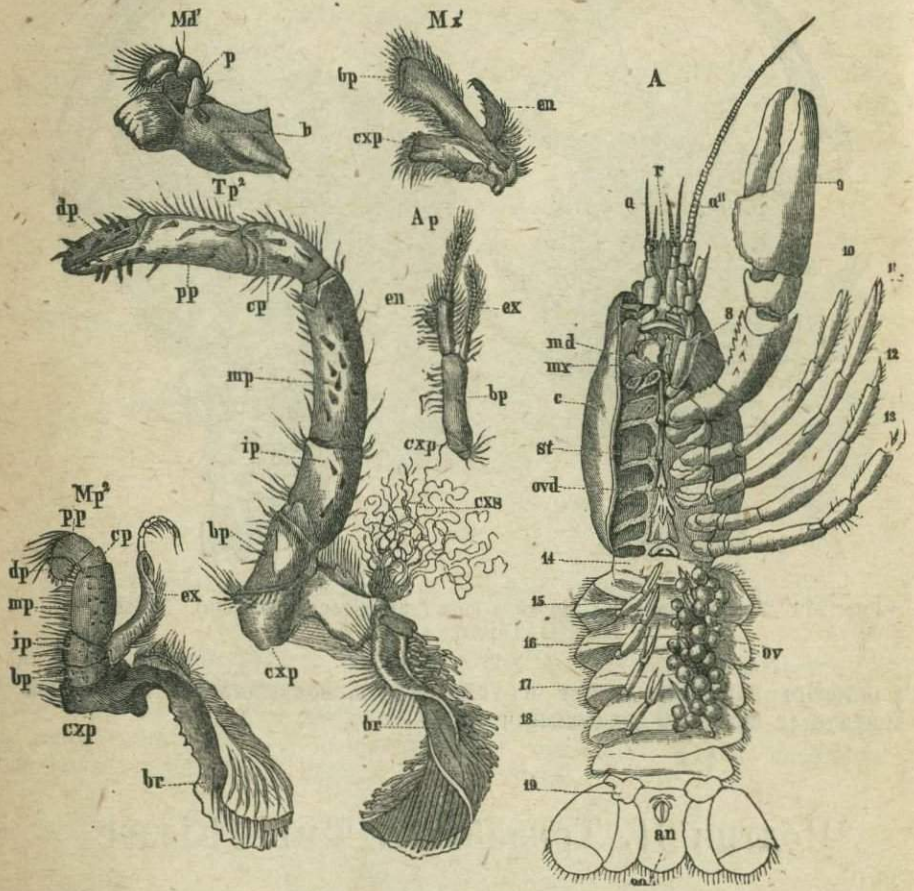



Рис. 240. *Astacus fluviatilis.*

*a*, *a''* — антенны (сяжки); *md—mx* — челюсти; *8* — последняя ногочелюсть; *9—13* — ходные ноги, *14—19* — плавательные ноги; *ov* — яички; *19—20* — хвостовой плавник; *Md'—Ma'* — детали челюстей; *Tp²* — вторая ходная нога; *Ap* — третья плавательная нога; *Mp²* — вторая ногочелюсть.

краевую кайму (limbus). Щит образует заворот на брюшную поверхность. Задние углы щек иногда бывают вытянуты в щечные остроконечия.

Перед затылочной бороздкой глабель представляет обыкновенно парные так называемые поперечные бороздки (sulci laterales) в числе 1 — 3 пар, разделяющие глабель на боковые лопасти. Вся часть глабели, лежащая перед передними боковыми бороздками, называется лобною; иногда боковые бороздки одной и той же пары соединяются посредине

глабели. Надо думать, что боковые лопасти глабели соответствуют конечностям, расположенным на нижней стороне тела около рта.

Щеки подразделяются на части так называемыми *швами*, проходящими по поверхности головного щита в виде линейных бороздок. Предполагается, что в соединении по этим швам существовала некоторая подвижность соединенных частей щита. После смерти животного часто происходит распадение головного щита на части по этим швам (см. рис. 252).

Главным из них является *лицевой* шов (sutura facialis), отсутствующий лишь у немногих родов трилобитов. Он начинается двумя ветвями (по ветви на каждой из щек) на заднем краю щита, или в зад-

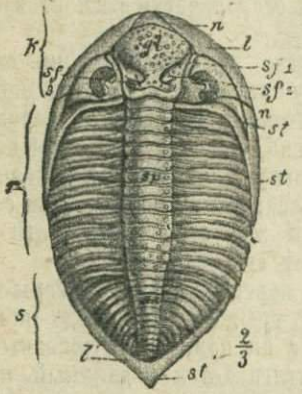



Рис. 241. *Phacops (Dalmania) caudatus*. Верхний силур. Дёдлей. Англия.

*k* — головной щит; *r* — туловище; *s* — хвостовый щит; *sf*, $sf_1$, $sf_2$ — поперечные бороздки глабели; *st* — щечные остроконечия; *sp* — *осевая лопасть* туловища; *l* — краевая каемка головного щита; *l'* — краевая каемка хвостового щита; *st'* — шиповидное продолжение последнего; *n* — *лицевой шов*; *gl* — глабель.

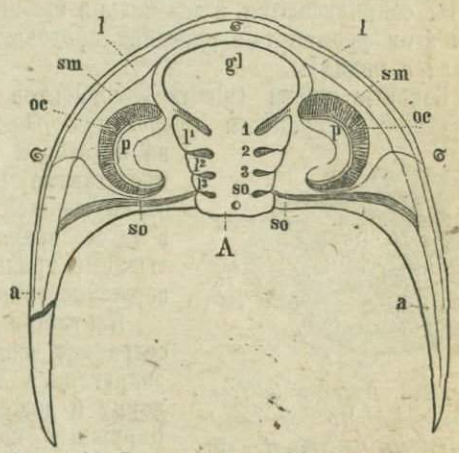



Рис. 242. Головной щит. *Phacops (Dalmania) hausmanni*. Верхний силур. Чехо-Словакия.

*pl* — лимб; *sm* — краевая бороздка; *a* — щечные остроконечия; *gl* — глабель; *1—3* — поперечные бороздки глабели; $1^1$, $1^2$, $1^3$ — передняя, средняя и задняя боковые лопасти глабели; *so* — затылочная бороздка; *A* — затылочное кольцо; *c* — лицевой шов; *oc* — зрительная поверхность глаз; *d* — пальцебральная лопасть; *p* — глазная крышка; *l* — лимб.

них углах щек, или впереди этих углов на наружном краю, идет оттуда к глазам, огибает их с внутренней стороны и затем направляется наперед; при этом обе ветви его или соединяются перед глабелью у лобного края щита, или переходят не соединенными на нижнюю поверхность щита в лобной его части (например, *Calymmene*), будучи часто соединены на завороченной вниз части щита особым параллельным лобному краю *рыльцевым* швом (sutura rostralis). В этом случае лицевые и рыльцевой шов отделяют на завороте *щиток*, также называемый *рыльцевым* (rostrale). Лицевой шов делит щеки на наружную *подвижную* часть и на внутреннюю *неподвижную*, прилегающую к глабели, часть. В лобной части головного щита на брюшной поверхности его к краю заворота примыкает пластинка своеобразной формы, различной у различных трилобитов, называющаяся *гипостомой* (hypostoma) и гомологичная верхней губе ракообразных (см. рис. 244, *B*, 245).

Глаза отсутствуют у немногих сравнительно трилобитов; чаще имеются по одному на каждой щеке, обыкновенно являясь сложными, фасеточными. Линзы (фасетки) в различном числе, обыкновенно в большом, доходящем до 15 000. Обыкновенно весь глаз покрыт сплошной роговой оболочкой, иногда прозрачной, р же общая оболочка непрозрачна и тогда снабжена отверстиями соответственно каждому отдельному глазку.

Туловище (thorax) состоит из подвижно сочлененных между собою сегментов, число которых варьирует между 2—42 у различных родов. Осевые части сегментов имеют напереди продолжение, подходящее под впереди лежащий смежный сегмент. Благодаря этому трилобиты большею частью способны свертываться (рис. 243) так, что головной и хвостовой щиты соприкасаются, а вся мягкая брюшная поверхность закрыта; только при этом упомянутые передние продолжения осевой части сегментов становятся видимы.

Боковые части (pleurae) сегментов иногда представляют на своей наружной поверхности продольную бороздку или ребро. Каждая плевра на некотором расстоянии от спинной бороздки представляет перегиб, так что наружная часть от внутренней отогнута вниз и обыкновенно в то же время назад; таким образом при свертывании трилобита эти отогнутые части совершенно замыкают его тело с боков.




Рис. 243. *Phacops latifrons*. $^1/_1$.

*gl* — глабель; *sf* — глаз; *pf* — продолжение головного щита над глазом; *s* — хвостовой щит.

Наружная от перегиба часть плевры или сохраняет одну и ту же ширину до конца, закругляясь тогда на нем, или суживается к концу и даже вытягивается в длинный шип. Наружный конец плевры представляет заворот панцыря на брюшную поверхность.

Хвостовой щит (pygidium) состоит из слитых в одно целое сегментов, границы которых иногда намечаются бороздками на всей поверхности щита, иногда ясны лишь на осевой части и наконец могут совершенно отсутствовать. Осевая лопасть простирается до заднего края щита, или является укороченной, сосредоточиваясь в передней части его (рис. 244, *B*). Край хвостового щита часто представляет, подобно головному щиту, лимб целый или зазубренный выдающимися концами сегментов. Число сегментов хвостового щита изменяется от 2 до 28.

Конечности у трилобитов имеются в большом количестве, находясь на каждом сегменте (рис. 244) туловища и хвостового щита (за исключением последнего, анального сегмента) у тех немногих трилобитов, у которых вообще были открыты сохранившимися ноги. Конечности являются двуветвистыми (см. рис. 244, *C*), состоят из основного членика и отходящих от него под спинными бороздками двух ветвей: наружной — плавательной, покрытой волосками, и внутренней — ходной, снабженной на концах коготками.

Под головным щитом также имеются конечности, прежде всего четыре пары ногочелюстей и челюстей, расположенных около рта с прикреплением их под задними лопастями глабели и под затылочным кольцом. Впереди челюстей находятся антенны, или сяжки, соответствующие следующей паре лопастей глабели.

Головной щит трилобитов состоит из постоянного числа сегментов, пяти, по мнению некоторых (но может быть более). Это можно думать на основании сегментации глабели (см. рис. 242), а также на основании числа конечностей под головным щитом. Лицевой шов, предполагается, соответствует границе между первым спереди сегментом и следующим.

Наиболее развитый отдел пищеварительной системы, желудок, помещен под головным щи-

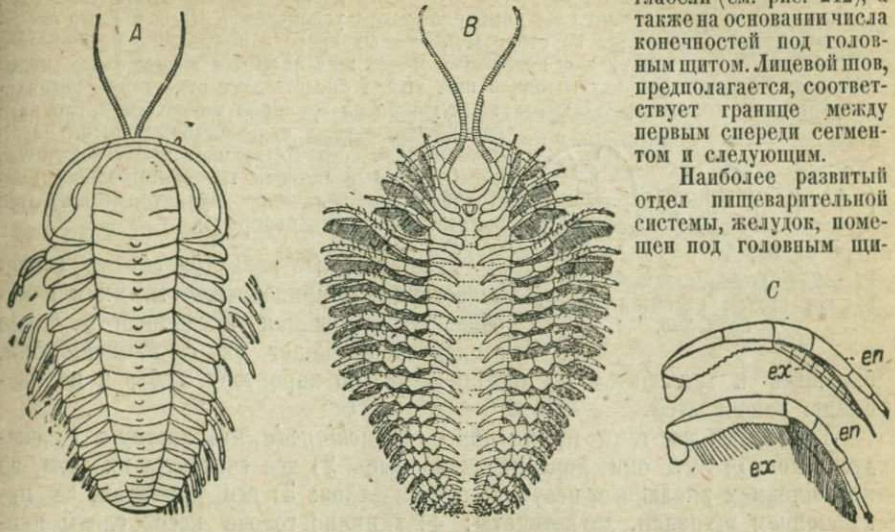



Рис. 244. *Triarthrus becki*. Нижний силур. Штат Нью-Йорк.

*A* — экземпляр с сохранившимися конечностями; вид сверху. *B* — реконструкция нижней стороны. *C* — увеличенные расщепленные ножки туловищного отдела без щетинок и со щетинками; *en* — внутренняя ветвь ножки; *ex* — наружная ветвь.

том (рис. 245), с чем связаны раздвинутость глаз и наблюдаемое нередко расширение глабели в лобной части.

Так как сяжки представляют переднюю пару из пяти пар головных конечностей, то они имеют то же положение, как первая пара сяжек у ракообразных, с которой они вероятно гомологичны, а так как первая пара сяжек у ракообразных соот-

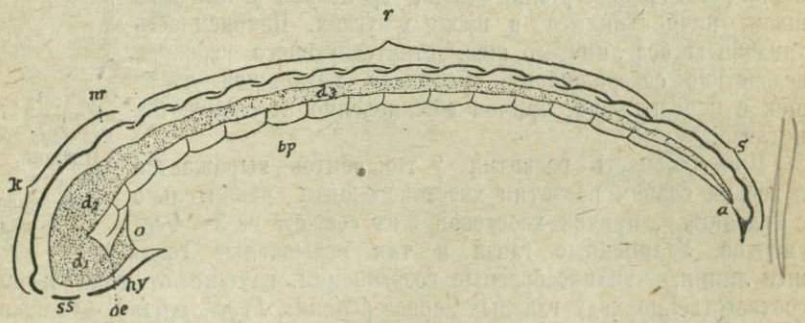



Рис. 245. Схематический продольный разрез трилобита.

*hy* — гипостома; *ss* — рыльцевой щиток; *k* — головной щит; *nr* — затылочное кольцо; *r* — туловищные сегменты; *s* — хвостовой щит; *bp* — перепончатая брюшная поверхность тела; *o* — рот; *oe* — пищевод; $d_1$ — передний желудок; $d_2$ — желудок; $d_3$ — кишка; *a* — анальное отверстие.

ветствует собственно второму сегменту, то можно думать, что у трилобитов в составе головного щита шесть сегментов.

Индивидуальное развитие трилобитов, судя по молодым экземплярам их (размерами от 0,4 *мм*), находимым совместно со взрослыми, в общих чертах протекает следующим образом. Первоначально тело овально и дискондально в очертании и

состоит лишь из головного и хвостового (всегда меньшего по размерам) щитов граница между которыми намечена поперечной бороздкой, сначала развитой в околоосевой части тела и затем распространяющейся до его боковых краев (рис. 246). Сегментация первоначально едва намечена, затем усиливается. Швы и глаза отсутствуют, затем появляются со стороны наружных краев и постепенно подвигаются к глабели. На рис. 246, *b* и *c*, подвижные части щек являются в виде узких полосок, глаз еще нет. Так как головной щит всегда представляет отчетливую пятичленистость, то можно предполагать *присутствие на брюшной поверхности его пяти* пар конечностей, а под хвостовым щитом число конечностей, соответствующее числу сегментов.

Описанные личинки трилобитов можно считать близкими к личинке науплиус, хотя и более примитивными (protonauplius).

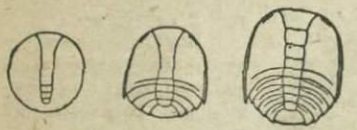


Рис. 246. Три последовательные ранние стадии развития трилобита *Sao*.

Расщепленные ноги трилобитов свидетельствуют о принадлежности их к ракообразным. Большая изменчивость числа сегментов сближает их с *Branchiopoda*, близкими к трилобитам по листоножкам, по характеру жабер и по изобилию конечностей.

Трилобиты все-таки примитивнее *Branchiopoda*, это явствует из следующего: 1) все они морские животные; 2) все сегменты их тела, за исключением анального, несут пару придатков; 3) все придатки, за исключением щупалец, двуветвисты; 4) типично голова несет следы происхождения из пяти сегментов; 5) личиночная форма трилобитов более примитивна, чем личиночная форма (nauplius) *Branchiopoda*.

В систематике трилобитов одним из руководящих оснований является положение лицевого шва, — начало его на заднем краю головного щита или на переднем. Соответственно различают группы *Opisthoparia* и *Proparia*, возможно независимо одна от другой вышедшие из общего корня. К первой группе близки трилобиты с лицевым швом, начинающимся в щечных углах. Наконец есть трилобиты без лицевого шва, отсутствующего вероятно вследствие совершенного срастания подвижной части щек с неподвижной, причем обыкновенно атрофируются и глаза.



Рис. 247. *Trinucleus goldfussi*. Нижний силур. Веселя. Чехо-Словакия. Нат. вел.

Примитивность развития у трилобитов выражается в весьма слабом развитии хвостового щита сравнительно с туловищем, причем хвостовой щит состоит из 3—4 сегментов. Удлиненные глаза и так называемые глазные линии, — валикообразные возвышения, идущие от глаз к глабели соответственно ходу глазных нервов *(Olenus, Ptychoparia)*, — также свойственны примитивным формам. Приближенность глаз к заднему краю головного щита и в то же время к глабели, на основании данных онтогении трилобитов, считается признаком далеко ушедшего вперед развития. Признаком такого же развития является способность свертываться.

При классификации трилобитов надо иметь в виду, что у родственных родов бывают значительные различия, а у неродственных значительные сходства, возникающие вследствие приспособления в первом случае — к различному образу жизни, а во втором, по аналогии, — к сходному образу жизни.

Приплющенный слабо выпуклый головной щит с центральными глазами и хвостовой щит, оканчивающийся острием (у *Olenellus*, *Dalmania*), могут считаться возникающими при бентоническом, роющем образе жизни в полосе мелководья. Вздутая напереди гладкая глабель (*Phacops*) при округленном хвосте принимается за указание на нектонический образ жизни.

Гипертрофированные глаза (*Aeglina*) вероятно связаны с пелагическим ночным передвижением. Головной щит, расплощенный на краю в плоскую кайму, отсутствие глаз и швов (*Harpes*, *Trinucleus*, рис. 247) могут быть связаны с роющим образом жизни на малой глубине, причем предполагается сильное развитие чувствительности в кайме.

Сильное развитие шипов в различных частях тела считается приспособлением к пелагическому образу жизни. Шипы служили также целям защиты животного, иногда развивались особые шипы около глаз для их защиты.

## Группа Opisthoparia

Из *Opisthoparia* род *Olenus* (рис. 248) отличается маленькими глазами, соединенными с глабелью глазными линиями. Свободные щеки и хвостовой щит малы. Бока глабели параллельны. Верхний кембрий.

*Proëtus* (мифологическое имя; рис. 249); отличается краевым возвышением головного щита, рудиментарными, а то и вовсе отсутствующими боковыми бороздками глабели и присутствием на глабели бугровидных задних основных лопастей, примыкающих к затылочной бороздке. Силур — пермь.



Рис. 248. *Olenus truncatus*. Верхний кембрий. Андрарум. Швеция. Нат. вел.



Рис. 249. *Proëtus bohemicus*. Нижний девон. Чехия.

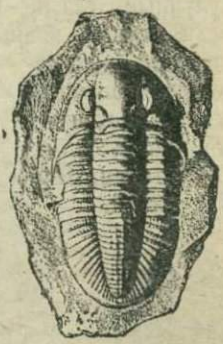


Рис. 250. *Phillipsia gemmulifera*. Нижний карбон. Англия.

К *Proëtus* примыкает род *Phillipsia* (рис. 250, по имени ученого, Филлипса), имеющий глабель более выдающуюся, ограниченную параллельными бороздками, с более резко выраженными основными лопастями глабели. Туловище состоит из 9 сегментов, осевая лопасть хвостового щита представляет до 18 колец. Карбон, пермь.

*Ptychoparia* (рис. 251; ptyche — складка, pareia — щека) имеет лицевые швы, начинающиеся в щечных углах, глабель, суженную напереди, с 3 парами боковых бороздок; имеет глазные линии. Средний кембрий.

*Peltura* (рис. 252; pelte — полулунный щит, ura — хвост) отличается закругленными щечными углами, глабель достигает до лобного края; хвостовой щит с зубчатым свободным краем. Верхний кембрий.

*Dicellocephalus* (рис. 253; dicella — инструмент для копания, kephale — голова). Глабель



Рис. 251. *Phychoparia striata.* Средний кембрий. Гинец. Чехо-Словакия. $^1/_2$.

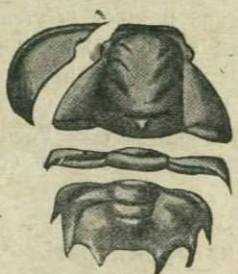


Рис. 252. *Peltura scarabaeoides.* Верхний кембрий. Норвегия.

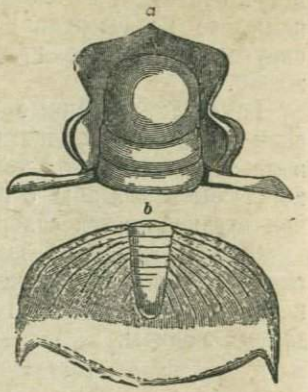



Рис. 253. *Dicellocephalus minnesotensis.* Кембрий. Висконсин. США.

*a* — головной щит; *b* — хвостовой щит.

с параллельными, непрерывно во всю ширину глабели протягивающимися поперечными бороздками. Верхний кембрий.

*Olenellus* (рис. 254, 255) имеет большие узкие полулунные глаза, приближенные к глабели обоими своими концами. Щеки и плевры продолжаются в остроконечия. Конечный сегмент хвостового щита иногда шиповидно удлинен. Нижний кембрий.



Рис. 254. *Olenellus gilberti.* Нижний кембрий. Вермонт. США. Нат. вел.

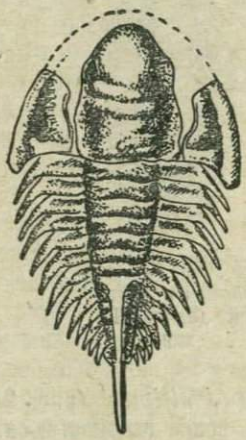


Рис. 255. *Olenellus (Mesonacis) mickvitzi.* Реставрация. Нижний кембрий. Эстония. Нат. вел.

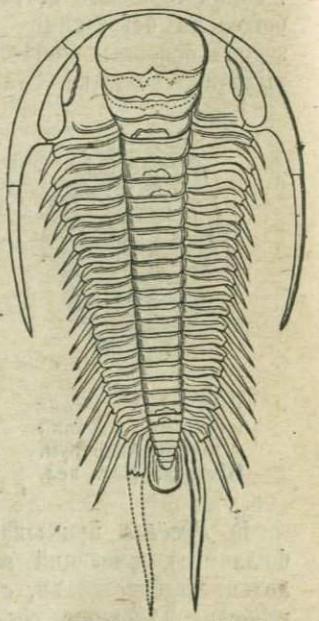


Рис. 256. *Paradoxides bohemicus.* Средний кембрий. Гинец. Чехо-Словакия. $^1/_2$.

*Paradoxides* (рис. 256; paradoxos — удивительный) имеет большое число (от 16 до 20) туловищных сегментов, широкий головной и узкий

маленький хвостовые щиты. Щечные остроконечия сильно развиты; плевры оканчиваются на свободном конце шипами, направленными назад. Глабель расширена напереди, широкая с 3 поперечными бороздками. Лицевые швы, в отличие от *Olenellus*, явственно выражены, они несколько расходятся от глаз взад и наперед. Достигает 0,6 *м* длины. Средний кембрий.



Рис. 257. *Harpes ungula*. Верхний силур. Прага. Чехо-Словакия. Нат. вел.

*Harpes* (рис. 257; harpe — крючок), подобно *Olenus*, имеет глаза, соединенные с глабелью поперечными ребрышками, и маленький хвостовой щит. Вздутыми щеками, глабелью и широким плоским лимбом головного щита, покрытым точечными сквозными отверстиями, напоминает *Trinucleus*. Число туловищных сегментов доходит до 29. Силур, редко девон.

*Trinucleus* (см. рис. 247; tri — три, nucleus — ядро) имеет туловищные сегменты в малом количестве, именно, 6 сегментов. Хвостовой щит значительно меньших размеров, нежели головной. Хвостовой щит явственно сегментирован; головной иногда представляет слабую сегментацию, имеет щечные остроконечия. У взрослых индивидуумов глаз нет. Свободный плоский край (лимб) головного щита широк и покрыт ямками. Нижний силур.

*Calymmene* (рис. 258; kekalymenos — скрытый) имеет лицевые швы, начинающиеся в щечных углах. Боковые бороздки отчетливо обособляют на суживающейся кпереди глабели боковые лопасти округленного очертания. 13 сегментов туловища. *Calymmene* способна свертываться совершенно. Силур — нижний девон.



Рис. 258. *Calymmene conspicua*. Верхний силур. Эзель. Эстония. Нат. вел.

*Homalonotus* (рис. 259; homalos—на том же самом уровне, notos — зад). Удлиненное, суживающееся кзади тело неясно разделяется на три части продольными бороздками; глабель гладкая, приплющенная и почти квадратная. Хвостовой щит удлиненный, треугольный. Силур, девон.

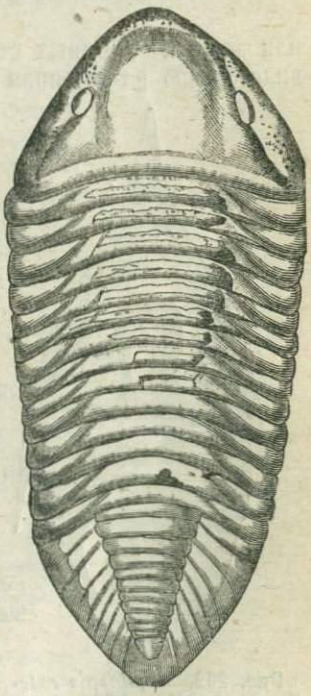


Рис. 259. *Homalonotus delphinocephalus*. Верхний силур. Локпорт. Нью-Йорк. США. Нат. вел.

Со швами, начинающимися на боковых краях головного щита.

*Asaphus* (рис. 260, 261; asaphus — неясный). Головной и хвостовой щиты равновелики, со слабо выраженной сегментацией: на хвостовом щите явственно членистa срединная лопасть, членистость боковых лишь намечена слабыми линиями. Ветви лицевого шва соединяются перед расширенною переднею оконечностью глабели. Глабель не сегментирована. Глаза приближены к заднему краю и сидят на возвышениях




Рис. 260. *Asaphus Weissi.* Нижний силур. Пулково. Около Ленинграда. Нат. вел.
*A* — головной щит; *B* — хвостовой щит.



Рис. 261. *Asaphus kowalewskyi.* Нижний силур. Пулково. Около Ленинграда. Нат. вел.

или даже на длинных стебельках. 8 туловищных сегментов. Гипостома вилообразно раздвоенная на заднем конце. Нижний силур.

Подрод *Megalaspis* (рис. 262; megale — большой, aspis — щит) отличается от *Asaphus* более резко обособленной и цилиндрической глабелью, а также заострением головного и хвостового щитов. Нижний силур.

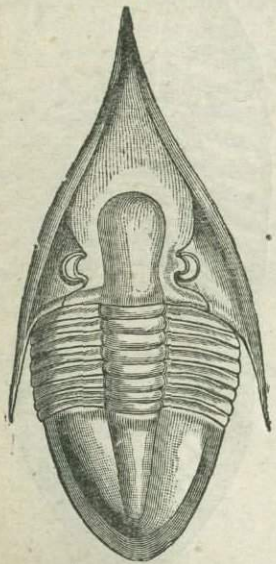


Рис. 262. *Megalaspis extenuatus.* Нижний силур. Швеция. Нат. вел.

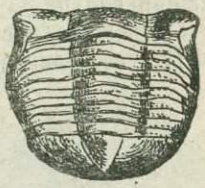




Рис. 263. *Illaenus dalmani.* Нижний силур. Пулково. Около Ленинграда. Нат. вел.



Рис. 264. *Illaenus crassicauda.* Свернувшийся индивидуум. Нижний силур. Далекарлия. Швеция. Нат. вел.

*Illaenus* (рис. 263, 264; illaino — косоглазить) представляет полное отсутствие сегментации не только на глабели, но и на осевой лопасти хвостового щита; и глабель, и осевая лопасть хвостового щита кроме того отграничиваются лишь по бокам от остальной поверхности щитов.

Ветви лицевого шва соединены на завороте головного щита рыльцевым швом. Число туловищных сегментов 10. Силур.

*Bronteus* (рис. 265, 266; мифологическое имя) отличается расширенною напереди глабелью со слабыми следами боковых лопастей. Большой хвостовой щит представляет крайне укороченную осевую лопасть, от которой радиально расходятся бороздки, отграничивая плоские участки хвостового щита, соответствующие вошедшим в состав его сегментам. Силур, девон.

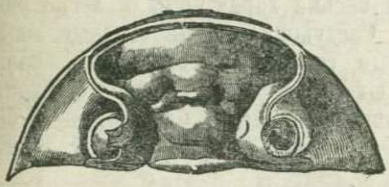


Рис. 265. *Bronteus palifer*. Головной щит. Нижний девон. Коньепрусс. Чехо-Словакия. Нат. вел.



Рис. 266. *Bronteus umbellifer*. Хвостовой щит. Нижний девон. Сливенец. Чехо-Словакия. Нат. вел.

*Agnostus* (рис. 267; agnostus — неизвестный) имеет только два туловищных сегмента. Головной щит подобен хвостовому; последний представляет следы трех-четырех сегментов, его составляющих. Следы сегментации есть и на глабели. *Agnostus* является специализированным в некоторых отношениях, именно по способности свертываться и по слабой сегментированности осевой части тела. Кембрий, нижний силур.

*Phacops* (рис. 268, 269; phakos — линза, ops — глаз) имеет вздутую, расширяющуюся напереди глабель; впереди ее соединяются ветви лице-



Рис. 267. *Agnostus pisiformis*. Кембрий. $^{2}/_{1}$.

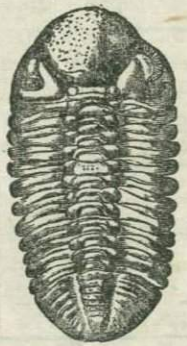


Рис. 268. *Phacops sternbergi*. Девон. Гастин. Чехо-Словакия.



Рис. 269. *Phacops latifrons*. Средний девон. Эйфель. Германия. Нат. вел.



Рис. 270. *Chasmops odini*. Нижний силур. Таллин. Эстония. $^{3}/_{4}$.

вого шва, начинающиеся на боковых краях головного щита. Боковые бороздки выражены в различной степени отчетливо или отсутствуют; щечные углы закруглены или продолжаются в щечные остроконечия. Глаза

большие, выдающиеся, с крупными фасетками. 11 туловищных сегментов. Подрод *Dalmania* отличается менее вздутою глабелью и явственными бороздками глабели (см. рис. 241, 242). Силур, девон, нижний карбон.



*A* *B*

Рис. 271. *A* — *Encrinurus punctatus*. Силур. Готланд. Швеция. Нат. вел. *B* — *Encrinurus multisegmentatus*. Слур. Эстония.

*Chasmops* (рис. 270; hasma — пасть, ops — глаз) отличается от *Dalmania* сходящимися к плоскости симметрии тела двумя передними боковыми бороздками глабели, так что ими ограничиваются с обеих сторон глабели большие треугольные передние боковые лопасти; эти лопасти весьма характерны и легко распознаются. Следующие кзади боковые лопасти напротив стеснены в развитии, зачаточны и имеют вид короткого бокового острия, не достигающего вершиной до спинных бороздок тела. Задние боковые лопасти образуют как бы ножку чашевидного абриса глабели. Нижний силур.

**Геологическое распространение трилобитов**

| Роды \ Системы | Кембрий | Силур | Девон | Карбон | Пермь |
|---|---|---|---|---|---|
| *Olenus* | | | | | |
| *Ptychoparia* | | | | | |
| *Peltura* | | | | | |
| *Dicellocephalus* | | | | | |
| *Calymmene* | | | | | |
| *Homalonotus* | | | | | |
| *Olenellus* | | | | | |
| *Paradoxides* | | | | | |
| *Harpes* | | | | | |
| *Trinucleus* | | | | | |
| *Asaphus* | | | | | |
| *Megalaspis* | | | | | |
| *Illaenus* | | | | | |
| *Proëtus* | | | | | |
| *Phillipsia* | | | | | |
| *Bronteus* | | | | | |
| *Agnostus* | | | | | |
| *Phacops* | | | | | |
| *Chasmops* | | | | | |
| *Encrinurus* | | | | | |

*Encrinurus* (рис. 271; crino — разделять, ura — хвост). Головной щит бугорчатый; глабель, расширяющаяся напереди, выпуклая; свободные части щек разделены в лобной части узким рыльцевым щитком; глаза маленькие, на конических возвышениях; 11 туловищных сегментов; хвостовой щит треугольной формы, с большим числом сегментов на срединной лопасти и с меньшим на боках. Бороздки глабели слабо развиты. Силур.

### Распространение трилобитов

Уже нижнекембрийские трилобиты свидетельствуют о глубокой древности этой группы, — они настолько разнообразны, что возникновение группы трилобитов надо отнести к далекому докембрийскому времени. Наибольшее распространение трилобиты имеют в кембрии и нижнем силуре, после чего быстро уменьшаются в количестве и разнообразии.

Для кембрия характерны *Agnostus, Olenellus, Paradoxides, Olenus, Ptychoparia, Peltura, Dicellocephalus.*

Для силура — *Trinucleus, Harpes, Calymmene, Asaphus, Illaenus.* Для девона — *Bronteus, Proetus, Phacops.* Для каменноугольных отложений — *Phillipsia.* В пермских вымирают последние трилобиты сем. *Proetidae,* род *Phillipsia.*

Некоторые роды трилобитов космополитичны в своем распространении, но большею частью распространение их ограниченное.

## Подтип III. Паукообразные. Arachnida

Передняя часть тела никогда не подразделяется на голову и грудь, состоит из шести сегментов, первый (предротовой) с хватательными конечностями (хелицеры), снабженными клешнями или когтями, второй (послеротовой) — с хватательными или осязательными (педипальпы) и остальные четыре с ходными конечностями. Паукообразные отчетливо отличаются от остальных членистоногих характером их конечностей и особенно их хелицерами, которые представляют такой контраст с чувствительными антеннами, имеющимися у других членистоногих. Кроме того нигде как здесь не отсутствуют настоящие челюсти, у паукообразных взамен их служат продолжения ко рту (гнатобазы) основных члеников передних конечностей. Передняя часть тела называется п р о с о м а, а задняя — о п и с т о с о м а. Последняя содержит 13 сегментов и конечный придаток — telson. Первый из этих 13 сегментов всегда развит в эмбриогении и имеет тенденцию исчезать у взрослых животных. Индивидуальное развитие без личинковых стадий, за исключением рака-мечехвоста.

## Класс I. Мечехвосты. Xiphosura[1]

Водные паукообразные с широкой просомой (рис. 272, 273), подвижно сочлененной с опистосомой, в которой первые шесть сегментов слиты

[1] xiphos — меч, ura — хвост.

дорзально вместе, они несут шесть пар двуветвистых конечностей, из которых первая образует крышечку, прикрывающую остальные задние конечности, несущие жабры; хелицеры обычного для паукообразных типа, педипальпы не отличаются от четырех пар следующих за ними конечно-

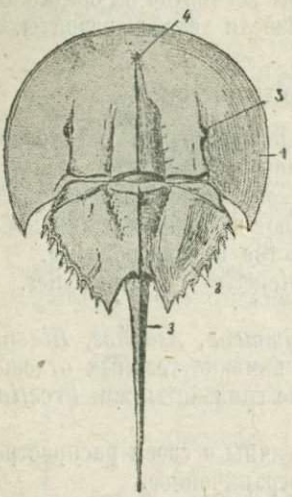



Рис. 272. *Limulus polyphemus* (ныне живущий).

*1* — головогрудь; *2* — abdomen; *3* — хвостовый шип; *4* — глазки; *5* — глаза. 1/3.

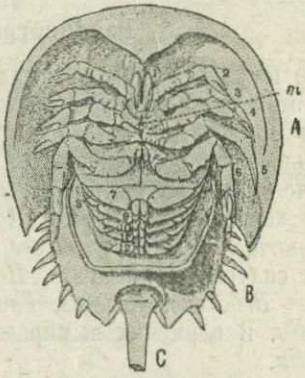



Рис. 273. *Limulus polyphemus* (ныне живущий).

*A* — головогрудь; *B* — abdomen; *C* — часть хвостового шипа. *1—6* — конечности головогруди; *7—12* — конечности абдомена; 7 — operculum; *8—12* — конечности, несущие жабры; *m* — рот. Уменьш.

стей, снабженных клешнями; ротовое отверстие окружено гнатобазами всех задних конечностей, хвостовой шип вероятно представляет недостающие сегменты опистосомы и тельсон. Абдомен личинок восьмичленист (рис. 274), тельсон листовиден. Единственный ныне живущий представитель *Xiphosura* — *Limulus* — мечехвост, живущий на тихоокеанском побережьи Азии, в Малайском архипелаге и в Сев. Америке.



Рис. 274. Трилобитовая стадия личинки *Limulus*. Увел.



Рис. 275. *Bellinurus reginae*. Каменноугольные отложения. Ирландия. Нат. вел.

Трехраздельность в продольном направлении, широко расставленные сложные глаза, помещающиеся при килеватых возвышениях головогрудного щита, напоминающих лицевой шов трилобитов, и абдомен личинки в «трилобитовой» стадии развития *Limulus* сближают *Limulus* с трилобитами. Встречаются от перми доныне. Пермские и триасовые представители малы величиною, юрские достигают более значительных размеров, а третичные и современные — наибольших. Интересны палеозойские представители *Xiphosura* (известны с девона), по своей организации в зрелом возрасте соответствующие трилобитовой стадии *Limulus* и трилобитам.

Таков, например, *Bellinurus* (рис. 275, belos — копье, ura — хвост). Головогрудный щит представляет широкую краевую каемку, продолжаю-

щуюся на задних углах щита в длинные остроконечия. Абдомен из восьми сегментов, не считая длинного тонкого шипа; последние три (6—8) срастаются, остальные свободны. Девон и каменноугольные отложения Европы и Сев. Америки.

# Класс II. Eurypterida

Водные паукообразные. Распространены исключительно в палеозое, размером достигают 2 *м* в длину. Числом и расположением сегментов в зрелом возрасте походят на скорпионов, но представляют разнообразие во внешнем виде.

*Под просомой* находятся шесть пар одновет-вистых ног; ноги передней пары малы, находятся впереди рта и снабжены клешнями; абдомен состоит из 13 сегментов; хвостовой сегмент иногда лопатообразной формы; шести передним сегментам абдомена на брюшной поверхности соответствуют парные пластинчатые образования, видимо гомологичные ногам *Limulus*, несущим жабры.

*Eurypterus* (рис. 276, 277; eurus — широкий, pteron — крыло). На верхней стороне просомы кроме *больших почковидных* боковых глаз находится пара маленьких точечных глазков, *приближенных* к срединной линии, а на брюшной стороне его расположены конечности. Из них 2 — 4-я пары покрыты шипами, задняя пара наибольшая по величине с незначительными основными члениками, представляющими жевательные лопасти, и широкими дистальными концами, превращенными в плавательные лопасти. Между основными члениками задней пары ног расположена *большая* яйцевидная пластинка (metastoma). Шести передним сегментам абдомена, снабженным лишь коротким внутренним заворотом, соответствуют

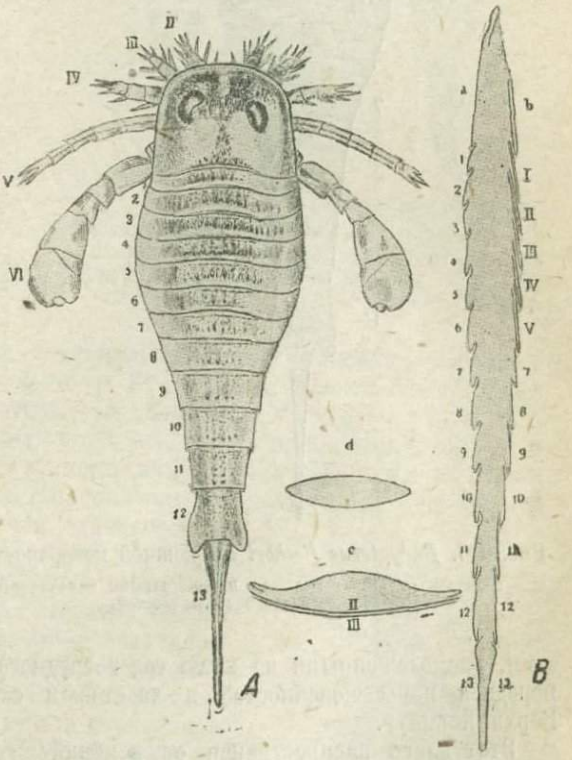



Рис. 276. *Eurypterus fischeri*. Верхний силур. Ротцикюль. о. Эзель. Эстония.

*A. II—VI* — конечности, расположенные под головогрудным щитом; *1—6* — абдоминальные сегменты, под которыми *расположены* жабры; *B* — разрез тела по срединной оси и дорзовентрально; *c* — третий абдоминальный сегмент в поперечном разрезе; *d* — поперечный разрез абдоминального сегмента из *задних*, *не* несущих конечностей.

на брюшной стороне пять пар пластинчатых образований, которые черепицеобразно налегают на смежные сзади пластинки. Из них передняя первая пара, аналогичная крышечке *Limulus*, представляет еще непарный средний члени́стый отросток, кроме того подразделена поперечной бороздкой на две части и соответствует двум сегментам спинной стороны. От верхнесилурийских до каменноугольных отложений.

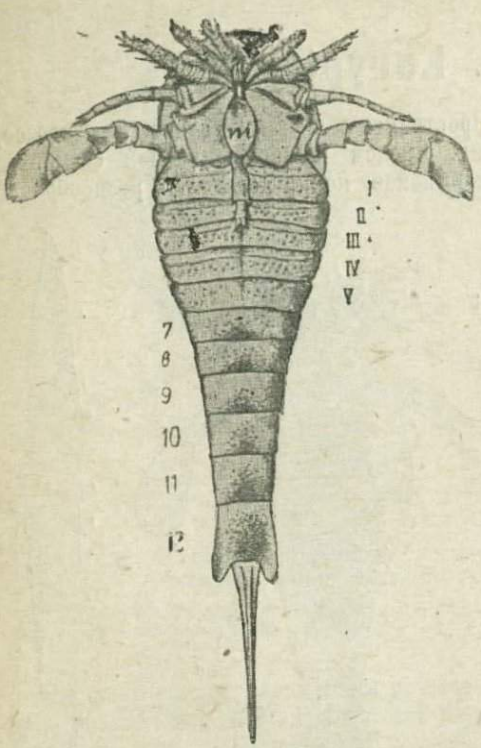



Рис. 277. *Eurypterus fischeri* с брюшной поверхности.
*m* — метастома; *I—V* — сегменты с пластинчатыми конечностями; *7—12* — сегменты без конечностей.

*Pterygotus* (рис. 278; pteron — крыло, ous — ухо) отличается от *Eurypterus* боковыми гла-

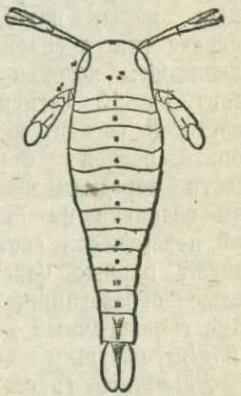


Рис. 278. *Pterygotus osiliensis* со спинной стороны. Верхний силур. Ротцикюль, о. Эзель. Эстония. Уменьш.

зами, расположенными на краю головогрудного щита, сильным развитием передней пары конечностей и хвостовым сегментом овальной формы. Верхний силур.

Этот класс распространен от кембрийских до пермских отложений, наиболее в верхнем силуре и девоне.

## Класс III. Паукообразные. Arachnoidea

Членистоногие, дышащие внутренними воздухоносными полостями, с головогрудью, несущею шесть пар конечностей; абдомен лишен конечностей (имеет их лишь в состоянии зародыша), глаза простые. Преимущественно наземные животные.

Конечности (рис. 279) сходны между собою; подобно тому как у *Eurypterida*, оканчиваются клешнями или коготками. Органами

дыхания являются иногда легкие, возникающие на брюшной стороне абдомена из мешкообразных впяченностей, на передней стенке которых развиваются листообразные выросты с находящимися в них кровеносными

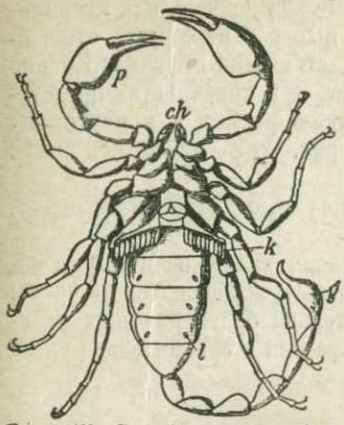



Рис. 279. *Scorpio europaeus* (ныне живущий). С брюшной стороны.

*k* — гребни (pectina); *l* — стигмы; *p* — клешни; *ch* — предротовые придатки (хелицеры); *g* — жалящий аппарат.



Рис. 280. *Palaeophonus nuntius*. Со спинной стороны. Верхний силур. Готланд. Швеция.

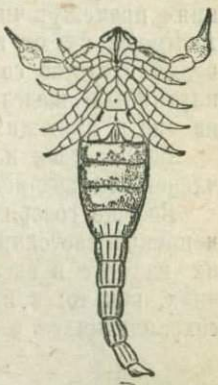


Рис. 281. *Palaeophonus caledonicus*. С брюшной стороны. Верхний силур. Ленаркшайр. Англия.

сосудами. Эти легочные мешки открываются наружу парными отверстиями на брюшной поверхности сегментов — стигмами. Иногда вместо легких имеется система трахей, открывающихся наружу также стигмами.

В палеозое есть скорпионы, столь же высоко организованные, как и современные, и существенно от последних не отличающиеся, но есть и низко организованные. Таков *Palaeophonus* (рис. 280, 281). Ходные ноги *его состоят из члеников почти* одинаковой величины и повидимому не имеют когтей. Позади шести пар передних конечностей есть пара видоизмененных конечностей, вероятно соответствующих так называемым pectina[1] скорпионов. В отличие от других позднейших скорпионов *Palaeophonus* повидимому является водным животным, *так как он найден вместе с окаменелостями*, принадлежащими к морской фауне. В соответствии с этим он повидимому не имеет стигм и дышал вероятно жаберными ножками, подобно *Eurypterida*. Встречается в верхнем силуре.



Рис. 282. *Eophrynus prestwitchii*. Верхнекаменноугольные отложения. Англия.

Интересно, что верхнепалеозойские представители *Eurypterida*, сходные по всем существенным особенностям организации с ныне живущими скорпионами, находятся в отложениях пресных вод, тогда как древнейшие — в морских отложениях. Эти особенности распространения *Euryp-*

[1] Органы осязания, как предполагают.

*terida* и скорпионов, а также соприкосновение представителей обеих групп в анатомической организации делают несомненной связь скорпионов с *Eurypterida*.

В палеозое уже встречаются паукообразные жгутоногие, или скорпионовые пауки (*Pedipalpi*), существующие и ныне, в некоторых отношениях промежуточные между скорпионами и настоящими пауками. Именно *Pedipalpi* имеют явственно членистый абдомен и в конечностях представляют сходство со скорпионами, а по отсутствию pectina и присутствию паутинных желез сходны с пауками. На рис. 282 изображен паук из числа имеющих членистый абдомен.

Из палеозоя известны уже и настоящие пауки, отличающиеся нерасчлененным абдоменом.

Вообще говоря все пауки имеют сравнительно малую величину, в ископаемом состоянии, как и все наземные животные, встречаются не часто; их находят в изобилии только при исключительно благоприятных условиях, как то: в иле угленосных болот, в янтаре или в сравнительно редко сохраняющихся озерных отложениях.

## Подтип IV. Многоножки. Myriopoda

Животные с удлиненным телом, содержащим не менее 12 (а иногда значительно более) одинаковых, за исключением головы, сегментов.

Голова, как у насекомых, несет сяжки и три пары челюстей, затем глазки, обыкновенно простые. Дышат сегментально расположенными трахеями. Сегменты тела, за исключением конечного, анального, снабжены конечностями.



Рис. 283. *Euphoberia armigera*. Каменноугольные отложения. Иллинойс. США. (Из *Diplopoda*).

По общей форме тела и однородности сегментов его напоминают аннелид.

Современные многоножки распределяются в два подкласса: *Chilopoda* и *Diplopoda*.

Первая группа может считаться более примитивною; на голове развито полное число конечностей (4 пары). За ними следует пара ногочелюстей первого туловищного сегмента. Каждому сегменту туловища соответствует пара конечностей. Хищники.

*Diplopoda* (рис. 283) имеют редуцированное число конечностей на голове, так как во время эмбрионального развития исчезает задняя пара челюстей. Растительноядные, в связи с этим лишенные ногочелюстей. Сегменты тела слиты попарно, так что каждый имеет две пары конечностей.

Палеозойские многоножки распределяются также в эти две группы и известны с девона.

## Подтип V. Насекомые. Insecta

Тело насекомого подразделяется на голову, грудь и брюшко. Голова состоит из слитых сегментов; она несет четыре пары придатков — пару

сяжков и три пары челюстей. В туловище три сегмента, каждый с парою ног; кроме того грудь обыкновенно несет две пары крыльев на своей спинной поверхности. Брюшко состоит из нескольких (обыкновенно 10) сегментов, которые лишены конечностей. Насекомые дышат трахеями. В индивидуальном развитии насекомые испытывают так называемый метаморфоз: из яичка вылупляется животное в состоянии, значительно разнящемся от состояния зрелого животного, к которому подходит, постепенно изменяя свой вид. Иногда, как например, у чешуекрылых (бабочки), метаморфоз весьма значителен, резок, из яйца выходит первоначально червеобразная личинка; в других случаях собственно личинки не бывает или вовсе, или личинковая стадия отличается от зрелого состояния только отсутствием крыльев (тараканы, саранча и пр.).

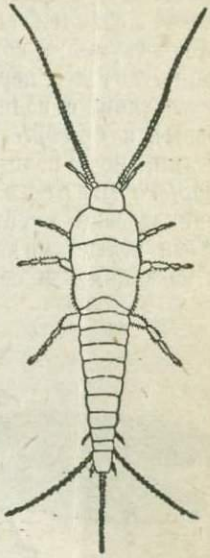


Рис. 284. *Lepisma saccharina* (ныне живущая).

Приобретение насекомыми личинковых стадий, коренным образом разнящихся от образа взрослого животного, есть явление ценогенетическое, представляющее нарушение филогении, воспроизводимой в онтогении. Чем далее ушла какая-либо группа насекомых от их прототипа, тем более было в ее истории так сказать вводных элементов, тем резче могут разниться стадии метаморфоза; напротив, примитивные типы в своей онтогении представляют постепенное развитие, отдельные стадии которого мало разнятся между собою, так же как и от состояния зрелого животного; в общем можно сказать, что насекомые с неполным метаморфозом примитивнее насекомых с полным метаморфозом. Этому положению соответствует и геологическая последовательность появления порядков насекомых: ранее существуют порядки с неполным метаморфозом, позже появляются порядки с полным метаморфозом.

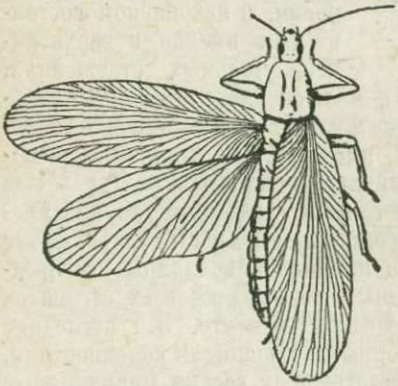


Рис. 285. *Eucaenus ovalis*. Каменноугольные отложения Мезон-крик. Иллинойс. США. $^4/_9$.

Древнейшие насекомые известны из девонских отложений. Это маленькие бескрылые насекомые, подобные современным *Apterygota*, считающимся крайне примитивными; они имеют на члениках брюшка с боков палочковидные придатки, — вероятно основные членики исчезнувших конечностей (рис. 284); глаза иногда простые.

Другим показателем примитивного состояния или ушедшего значительно вперед развития является состояние челюстного аппарата; жевательные челюсти, лежащие симметрично по бокам ротового отверстия, представляют первичное состояние, а сосательный ротовой аппарат, образуемый сращением челюстей с изменением их, есть производное образование.

В палеозое известны представители *Orthoptera* (прямокрылые), с жевательными челюстями, с неполным метаморфозом: тараканові (рис. 285) в палеозое; кузнечики, саранча — с юры, *Hemiptera* (полужесткокрылые, с сосущими челюстями, с неполным метаморфозом; это — группа, к которой принадлежат цикады, известные с перми, клопы, вши, тли) и с перми *Neuroptera* (сетчатокрылые, с жевательными челюстями, с полным или неполным метаморфозом, например муравьиные львы), и *Coleoptera* (жуки, хотя и с первичными жевательными челюстями, но с полным метаморфозом). С юры становятся известны *Hymenoptera* (перепончатокрылые, с полным метаморфозом, к которым принадлежат муравьи с жевательными челюстями, пчелы — с сосательными челюстями), *Diptera* (двукрылые, например мухи, комары, — с колющими и сосущими челюстями и полным метаморфозом), *Lepidoptera* (чешуекрылые, бабочки — с сосущими челюстями и полным метаморфозом).

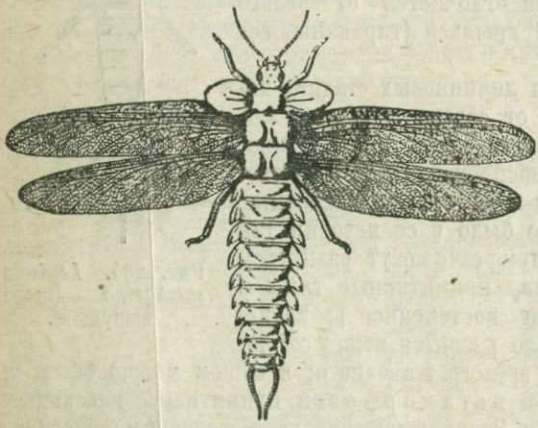


Рис. 286. *Stenodyctia lobata*. Представитель *Palaeodictyoptera*. Комментри. Альс. Франция. Каменноугольные отложения. $^1/_3$.

Три последние отряда, к которым исключительно или отчасти принадлежат насекомые, питающиеся соками, высасываемыми из цветов растений, естественно могли развиться лишь тогда, когда возникли и сколько-нибудь значительно распространились цветковые растения, т. е. с мезозоя.

Кроме представителей отрядов, живущих в настоящее время, в ископаемом состоянии, а именно в верхнекаменноугольных отложениях, встречаются *Palaeodictyoptera* (рис. 286), мало специализированные большие насекомые, личинки которых вероятно жили в воде и постепенно развивались в крылатых взрослых насекомых, имевших, как и личинки, жевательные челюсти. *Palaeodictyoptera* отличаются тем, что их грудь еще сохраняет следы происхождения из трех слитых сегментов, так как промежуточные между этими сегментами бороздки еще не изгладились. Кроме того у них имеется третья пара крыльев небольшой величины на переднем сегменте груди, а боковые крыловидные выросты на всех сегментах брюшка и так называемые cerci на последнем сегменте. Эти последние членистые придатки являются видоизмененными брюшными конечностями. Присутствие их и членистость груди представляют весьма примитивные особенности. Наличность крыловидных придатков на всех сегментах груди и брюшка позволяет предполагать развитие крыльев из боковых выростов, первоначально имевшихся на всех сегментах тела. Крылья двигались лишь вертикально.

Другие верхнекаменноугольные насекомые хотя и примыкают к современным отрядам (*Orthoptera*, *Hemiptera* и др.), но отличаются от них

более примитивными особенностями, так что их собственно выделяют в особые отряды. Верхнекаменноугольные насекомые достигают по сравнению с современными необыкновенно большой величины, до 75 *см* между концами раскрытых крыльев. Такая величина, а также то обстоятельство, что все палеозойские насекомые обладали неполным метаморфозом, ставится в связь с теплым климатом того времени на том основании, что в настоящее время насекомые особенно большой величины и с неполным метаморфозом являются по преимуществу обитателями теплых стран, без резко выраженной зимы, тогда как насекомые с полным метаморфозом большею частью живут в местностях с холодным климатом. Вымирание палеозойских насекомых и появление в триасе порядков с полным метаморфозом ставятся в связь с переменою теплого климата на холодный (пермская ледниковая эпоха). В конце мезозоя вымирает большое число мезозойских семейств, а с эоцена существуют уже почти одни современные семейства с формами, часто уже близкими к ныне живущим. В Европе в третичное время господствовала теплолюбивая фауна с присутствием целого ряда тропических родов. Решительное вымирание этой фауны произошло с наступлением ледникового периода.

Развитие насекомых в прошлые геологические периоды таким образом представляет яркий пример связи с изменением окружающих неорганических и органических условий жизни (климат и растения).

# VIII тип. Иглокожие. Echinodermata

Один из наилучше охарактеризованных и наиболее отличимых типов животного царства. Почти все животные этого типа представляют пятилучевую симметрию, имеют подэпидермический скелет, состоящий из углекислого кальция, с характерной решетчатой микроструктурой (рис. 287), и обладают системой мешочков и трубок (амбулякральная система), несущих воду по всему телу. Главнейшими частями амбулякральной системы являются пять радиальных сосудов, дающих наружу с обеих сторон маленькие ветви, известные под названием ножек (рис. 288).

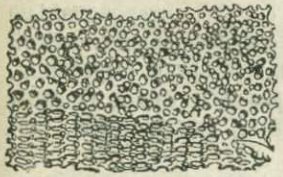


Рис. 287. Разрез параллельно поверхности панцыря современного морского ежа *(Sphaerechinus)*. Сильно увеличено.

Радиальные сосуды отходят от кольцевого околоротового сосуда, в который вода, поступая извне, проходит через каменистый канал (*Stc* канал с отложениями извести в стенках), снаружи оканчивающийся ситовидно-продырявленной мадрепоровой пластинкой *(M)*. Амбулякральные ножки *(p)* представляют мешочки с мускулистыми сократимыми стенками; при наполнении водою, загоняемой

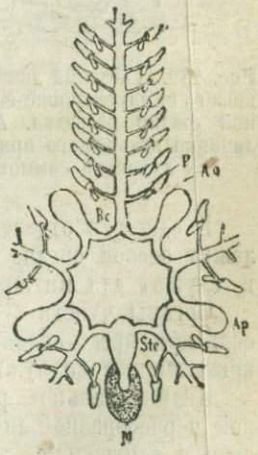
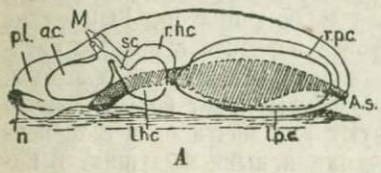


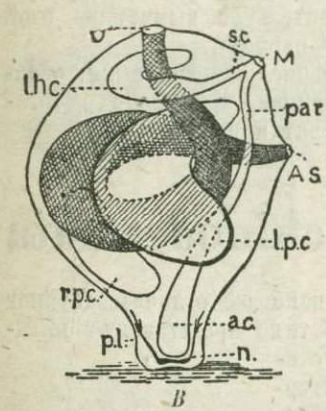

Рис. 288. Схема амбулякральной системы морской звезды.

сократимыми пузырьками — ампулами *(A)*, ножка вытягивается, при сокращении стенок — укорачивается. При движении животное вытягивает ножки и пользуется или как ходулями, или при наклонном дне присасывается ими к предмету, по которому ползет, и затем сокращением ножек передвигает тело.

Внешним образом, по существованию лучистой симметрии, иглокожие сближаются — и еще не так давно были *соединяемы* — с кишечнополостными, но достаточно присутствия обособленных кишки и общей полости тела (coelom), чтобы считать иглокожих более высшими животными, чем кишечнополостные.



A



B

Рис. 289. *A*—схема личинки иглокожего на двусторонне-симметричной стадии развития. *B* — схема личинки иглокожего при переходе к лучистой симметрии.

Подобно амбулякральной системе, различные органы животного представляют большею частью *пятилучевое расположение*.

Амбулякральная система образуется, обособляясь в молодых стадиях животного от его общей полости тела; последняя кроме того у взрослого животного состоит из нескольких отделов.

Кровеносная система не представляет сосудов с самостоятельными стенками, но образована промежутками между органами.

Дыхание происходит при посредстве амбулякральной системы и через стенку тела, если она достаточно тонка, причем в стенке иногда развиваются специальные выросты или складки; наконец дыхание происходит также при поглощении воды через ротовое или анальное отверстие; в *последнем случае вода выбрасывается* обратно наружу.

У иглокожих нет особой выделительной системы; гомологом ее по происхождению может быть является амбулякральная система.

В одном из отделов общей полости тела, в осевом синусе, интеррадиально *лежит осевой орган. Он образован преимущественно кровеносной системой* и служит для питания половых клеток и отчасти как орган выделения.

Органы чувств — осязания, зрения и слуха — развиты слабо. Органы осязания представлены амбулякральными придатками, или шипами, покрывающими снаружи стенку тела.

Индивидуальное развитие иглокожих идет от двусторонне-симметричной червеобразной личинки (рис. 289, *A*), у которой рот *(O)* лежит напереди и вентрально, анус *(As)* — назади или задневентрально. *От одного* конца тела к другому по длинной оси тела проходит кишка с желудочным расширением. Слева и справа от кишки симметрично расположены отделы общей полости тела *(rpc, lpc, rhc, lhc)*. Личинка реснитчата, причем реснички располагаются лишь в некоторых областях, образуя обыкновенно полосу, замкнутую кольцом.

Проплавав некоторое время, личинка прикрепляется спинною частью поверхности (рис. 289, *B*), лежащею позади ротового отверстия, так что рот *(O)* переходит на задний конец личинки, теперь обращенный кверху; рот располагается справа от анального отверстия *(As)*, чем объясняется происходящее возрастание органов левой стороны на счет органов правой стороны, причем некоторые органы правой стороны совершенно не развиваются, а кишка изгибается не в простую плоскую петлю, но несколько винтообразно, свиваясь по направлению часовой стрелки.

Следствием прикрепления животного было не только усиленное развитие органов одной стороны тела, ослабление органов другой стороны и развитие лучистой симметрии; в связи с прикреплением развиваются бороздки, идущие от рта по направлению лучей и несущие реснички, производящие приток воды ко рту; эти бороздки снабжены радиальными ответвлениями амбулякральной системы. Анус и мадрепорит, находящиеся на боковой поверхности тела, представляя препятствие распространению амбулякров в направлении их местонахождения, оказываются лежащими между амбулякрами, интеррадиально, что служит вообще исходным пунктом для разнообразных уклонений от лучистой симметрии, наблюдаемых у различных иглокожих.

Органы пищеварения и мадрепорит не подчиняются пятилучевой симметрии, нарушают ее, причем два луча, задние, заключающие анус и мадрепорит, составляют bivium, а три остальные (передний, правый передний и левый передний) известны под названием trivium. Половые продукты у иглокожих образуются в осевой полости и первоначально повидимому выводились через отверстие в стенке тела между ртом и анусом, как у голотурий и некоторых *Cystoidea*. Впоследствии у позднейших иглокожих и половые органы становятся в более тесную связь с лучистой симметрией.

Иглокожих разделяют на прикрепленных в зрелом возрасте (*Pelmatozoa*) и на свободно живущих (*Eleutherozoa*), каковы, например, морские звезды и ежи. *Eleutherozoa* оказывается в своем индивидуальном развитии проходят прикрепленную стадию, частью сохраняя связанные с нею особенности и в зрелом состоянии, что заставляет считать *Pelmatozoa* более примитивною группою, давшею происхождение *Eleutherozoa*. Иглокожие исключительно морские животные.

## Подтип I. Pelmatozoa[1]

## Класс I. Морские лилии. Crinoidea

Нормальная лилия (рис. 290) состоит из кроны (*K*, corona), прикрепленной ее спинной (т. е. противоротовой) оконечностью к стеблю (*S*, columna), который прикрепляется к морскому дну или к какому-либо твердому телу посредством корня (*R*, radix).

Крона состоит из теки *(cu)*, содержащей внутренности, и из пяти рук (*ar*, brachia), которые могут более или менее ветвиться. Часть теки,

[1] Pelma, atos — стебель, zoon — животное.

ниже места отхода от нее свободных рук, называется дорзальною (т. е. спинною) чашечкою или просто чашечкою; брюшная часть, лежащая выше мест отхода рук, т. е. околоротовая поверхность, называется tegmen или иногда диском.




Рис. 290. *Bothryocrinus decadactylus.* Общий вид лилии. Силур.

Скелетная и некоторые другие системы имеют радиальное расположение, в котором преимущественно выражены пять лучей. Вследствие этого все животное может быть разделено на пять почти одинаковых отделов пятью воображаемыми радиальными плоскостями, проходящими через вертикальную спинно-брюшную ось и через места отхода рук. Элементы скелета по своему положению являются радиальными или интеррадиальными.

Дорзальная чашечка в ее простейшей форме составлена двумя или тремя горизонтальными рядами табличек, венцами, каждый из пяти табличек, так что таблички одного венца чередуются с табличками соседних венцов (рис. 291). Из них наиболее важными являются

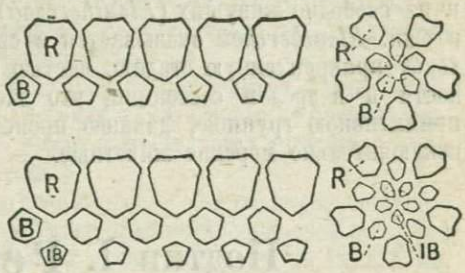



Рис. 291. Анализ двух типов устройства чашечки.

*Вверху*—с одноцикловым основанием; *внизу*—с двуцикловым. *Справа* и *слева* разные приемы изображения одной и той же разложенной чашечки.

таблички, поддерживающие руки, так называемые радиальные таблички *(R)*; таблички, под ними интеррадиально лежащие, называются базальными *(B)*, потому что у многих лилий они образуют основание чашечки, покоясь на стебле.

У некоторых лилий имеется венец радиально расположенных infrabasalia *(IB)*, находящихся под базальными, которые иные авторы назы-

вают парабазальными. Первый тип основания называется одноцикловым, последний — двуцикловым.

Подобным образом tegmen в его простейшей форме (рис. 292) состоит из пяти оральных табличек — oralia *(O)*, чередующихся с радиальными *(R)*, но здесь всегда почти находятся также ambulacralia *(Amb)*, покрывающие желобки, которые радиально идут к рукам над соприкасающимися краями oralia или между ними. Рот — или под oralia, или между ними; в последнем случае он прикрыт амбулякральными табличками. Задняя оральная табличка во многих примитивных формах бывает просверлена отверстием, представляющим сообщение амбулякральной системы с наружною средою *(M)*; иногда это отверстие занято мадрепоровой пластинкой. Анус *(As)* лежит между заднею оральною и прилегающею *(R)* и закрыт табличками.

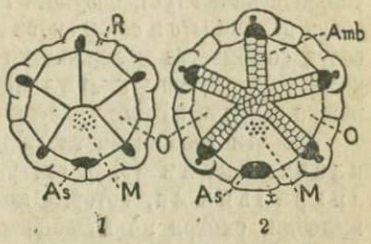



Рис. 292. Две формы диска морской лилии.

*1* — простейшая (один oralia); *2* — более сложная (между oralia образуются ambulacralia).

Руки в их простейшей форме состоят из ряда члеников, называемых brachialia *(Br)*, идущих прямо от радиальных табличек (рис. 293). Каждый членик руки округлен на наружной или спинной поверхности и выемчат на внутренней или брюшной поверхности.

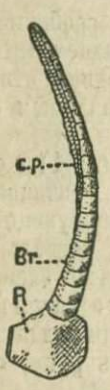



Рис. 293. Простая неразветвленная рука *(Hybocrinus)*.

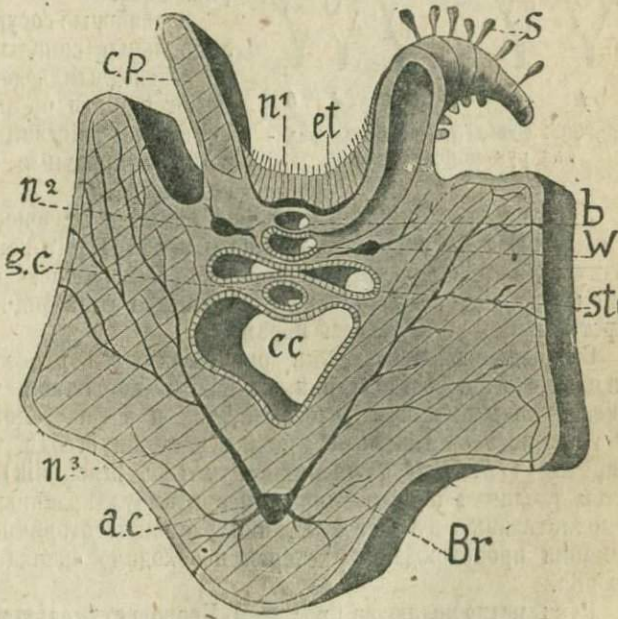



Рис. 294. Расположение мягких частей в желобке руки морской лилии; сильно увеличено.

$n^1 - n^3$ — нервы.

Желобки рук (рис. 294), таким образом получающиеся на брюшной поверхности, выстланы на поверхности ресничатым эпителием *(et)*, который производит и направляет струю воды, а она приносит ко рту

пищу — инфузорий, микроскопические диатомовые водоросли и ракообразных. Непосредственно под реснитчатым покровом желобка находится нервный ствол (показан жирным черным), под ним — кровеносный сосуд (*b*), еще ниже — водоносный сосуд (*w*) амбулякральной системы, еще глубже — генитальный канал (*gc*), несущий половые продукты; каналы, представляющие ветви цёлома (*stc* и *cc*), и снова нервный ствол. Амбулякральный радиальный сосуд сообщается с лежащими по бокам желобка амбулякральными ножками, служащими у лилий только для дыхания и осязания. Амбулякральные ножки (справа наверху рисунка) снабжены чувствительными сосочками (*s*).

Все эти мягкие части защищены в брюшной бороздке кроющими пластинками (*с. р.* см. рис. 293, 294), также называемыми амбулякральными, которые могут закрывать и открывать амбулякральные желобки, смотря по надобности.

От рук можно проследить ход различных органов в текальную полость.

Пищеприводные желобки проходят поверх tegmen ко рту, в который они вливают приносимую ими воду. Рот ведет во внутренние пищеварительные органы, делающие оборот спирали; у некоторых ископаемых лилий в средине текальной полости находится свернутая пластинка, представляющая остаток обизвестненной стенки пищеварительного пути (см. рис. 301).

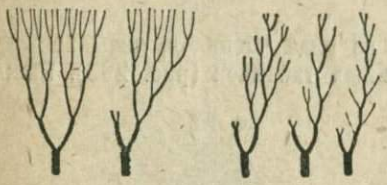


Рис. 295. Схемы различного ветвления рук морских лилий.

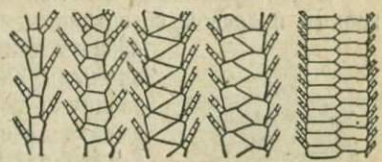
Водоносные сосуды (радиальные амбулякральные каналы) соединяются с околопищеводным водоносным кольцом (hydrocircus); эти органы снабжены мускулами, при действии которых вода входит в амбулякральные ножки, и они вытягиваются.

У более просто организованных лилий водоносное кольцо сообщается с полостью тела посредством одного реснитчатого канала в заднем интеррадиусе, а полость тела сообщается с наружною средою одним отверстием в задней оральной табличке, иногда сливающимся с анальным отверстием или несколькими порами.

Скелетные элементы теки распределяются в две категории: 1) первичные элементы, или элементы первичной чашечки, развивающиеся первыми как в онтогении, так и в филогении, иннервирующиеся от камерного органа; это именно: членики стебля, таблички дорзальной чашечки (*IB*, *B*, *R*), членики рук (*Br*, brachialia) и их разветвлений, затем таблички tegmen — оральные и амбулякральные; 2) вторичные, дополнительные элементы, или элементы вторичной чашечки, для понимания происхождения которой необходимо сначала изучить руки, или brachia.

Руки редко являются простыми. Первою ступенью в изменении простых рук (рис. 295) является ветвление раздвоением, постоянно повторяемое определенным образом (*1*, правильная дихотомия, или изотомия). Но в каждой половине руки первая ветвь справа, затем первая слева и т. д. могут быть менее, нежели другие ветви (*2*, *3*). Таким образом возникает главный ствол, дающий маленькие ветви справа и слева попеременно.

При тенденции к уничтожению разветвлений этих ветвей (см. рис. 295, *4*, *5*) получается наконец главный ствол руки с маленькими ветвями, правильно размещенными по противоположным сторонам его последовательных brachialia (см. рис. 295, *5*); эти ветви тогда называются pinnulae, и рука является снабженной pinnulae (см. рис. 290, *p*). Pinnula представляется совершенно гомологичной с маленькими конечными ветвями простой дихотомирующей руки (см. рис. 295, *1*), но в руке с pinnulae последние, служа целям размножения и сосредоточивая в себе зрелые половые клетки, приобретают назначение, отсутствующее у разветвлений первоначальной дихотомирующей руки.



*1* *2* *3* *4* *5*

Рис. 296. Схема эволюции от однорядной руки к двурядной.

В простой дихотомирующей руке каждое brachiale, поддерживающее две ветви, делает это двумя верхними покатыми сторонами, или плечами, равной величины (рис. 296, *1*), каждая с вентральной выемкой. Такой членик называется плечевым (axillare). Если размеры части руки, помещающейся на одном плече, уменьшаются, уменьшается и это плечо. При дальнейшем ходе этого процесса широкое плечо становится близким к положению, параллельному с нижнею сочленовною поверхностью плечевой таблички (см. рис. 296, *2*). Таким образом рука с pinnulae состоит из серии плечевых табличек, в которых попеременно правое и левое плечи широки и почти параллельны, между тем как другие плечи стали малы и несут pinnulae.

Рука с pinnulae может быть простой или ветвистой, хотя и никогда не ветвится в столь значительной степени, как рука без pinnulae; в соответствии с ветвлением различают ручные и плечевые таблички различных порядков.




Рис. 297. *Ichthyocrinus piriformis*. Стебель, чашечка и руки.

Вследствие атрофии некоторых рук число их бывает у некоторых верхнепалеозойских лилий не 5, а 3 (*Indocrinus*), 1 (*Monobrachiocrinus*), и даже все руки могут уничтожиться, как это бывает у *Embryocrinidae*.

Ряды амбулякральных табличек (*Amb*) необходимо ветвятся вместе с brachialia, также образуя различные серии или порядки.

Руки и их разветвления, в которых членики расположены в один ряд, представляя более или менее параллельные поверхности соприкосновения, называются однорядными. Простые руки у *Crinoidea* всегда однорядны. Руки с pinnulae претерпевают изменение. Так как в таких руках плоскости сочленений попеременно покаты направо и налево, brachialia имеют наклонность приобрести клиновидную форму, приобретаемую онтогенетически и филогенетически в позднейших стадиях (см. рис. 296, *3*). Наконец brachialia располагаются в два чередующихся ряда, и тогда рука называется двурядной (см. рис. 296, *4*, *5*). Такое строение, удваивая число pinnulae в данной длине руки, дает выгоды в отношении сбора пищи и в отношении функции размножения.

Рука, таким образом построенная, может претерпеть еще дальнейшие изменения. Прилегающие правый и левый членики двурядной руки могут сливаться, образуя сложное brachiale (в противность простому первичному brachiale), несущее непременно две pinnulae, по одной с каждой стороны.

Первичная чашечка, расширяясь, переходит во вторичную. Расширение дорзальной чашечки происходит таким образом, что в нее входят

нижние части рук, а брюшная сторона передвигается вверх по отношению этих частей рук. Расширение дорзальной чашечки может произойти, как у *Ichthyocrinus* (рис. 297), вследствие непосредственного бокового соединения проксимальных [1] brachialia, причем проксимальные ambulacralia входят в tegmen.

У некоторых современных лилий проксимальные brachialia соединены гибким покровом, содержащим маленькие дополнительные таблички; таким образом текальная полость замкнута не только первичными, но и вторичными элементами. Маленькие таблички могут возрастать в размерах и прочно связывать вместе руки и их ветви (рис. 298); такие таблички называются interbrachialia различных порядков. Подобным образом есть interambulacralia различных порядков. Interbrachialia иногда, хотя редко, опускаются, раздвигая радиальные таблички. За исключением примитивных форм, interbrachialia располагаются в определенном порядке и сходны в различных интеррадиусах. Эта правильность часто нарушается в заднем интеррадиусе, который расширяется введением анальных табличек, называемых так потому, что они непосредственно примыкают к табличкам, поддерживающим анальную трубку (proboscis, хоботок), если этот орган имеется (см. рис. 301, 304).




Рис. 298. *Sagenocrinus expansus*. В состав чашечки кроме brachialia (*Br*) входят interbrachialia (*iBr*) различных порядков (заштрихованы).

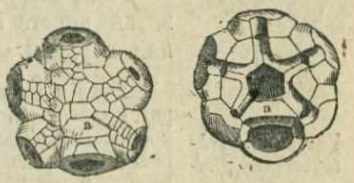
Итак первичными элементами чашечки являются *IB*, *B*, *R*, *Br*, *Amb*, а вторичными *IBr*, *Iamb*.

Видоизменения чашечки не ограничиваются введением в нее brachialia и interbrachialia, но выражаются и в изменениях первичной дорзальной чашечки.

Данные палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии свидетельствуют, что некоторые лилии с одноцикловым основанием произошли от лилий с двуцикловым основанием путем атрофии *IB*.

Затем надо отметить наклонность к слиянию табличек проксимального венца *B* или *IB*. В этом венце бывают 5, 4, 3, 2 таблички и наконец иногда все сливаются в одну.

Рассмотрим видоизменения tegmen. Мы уже упоминали о часто находящихся в нем интеррадиальных oralia, имеющихся у некоторых ныне живущих лилий в зрелом возрасте, временно существующих у некоторых лилий в молодых стадиях развития, наконец встречающихся и у ископаемых форм.



*А* *Б*

Рис. 299. Диск лилии *Cyathocrinus malvaceus*. Нат. вел.

*А* — амбулякральные таблички на месте; *Б* — амбулякральные таблички сняты, видны края oralia.

Вообще можно считать примитивным tegmen, образованный указанными оральными табличками.

---

[1] Проксимальная — часть, ближайшая к месту прикрепления, дистальная — часть, находящаяся наиболее далеко от места прикрепления.

От этого примитивного палеозойского типа выходят три линии развития:

1) Амбулякры проходят над краями oralia (рис. 299, *Cyathocrinus*, *Cupressocrinus*) — отряд *Fistulata*.

2) Амбулякры проходят между oralia, оставляя открытым рот, между тем как oralia (рис. 300, *O*) постепенно атрофируются (*Taxocrinus*) — отряд *Articulata*.

3) Амбулякры проходят под оральными табличками и под другими тегминальными, которые развились одновременно со включением brachialia в чашечку — отряд *Camerata* (рис. 301).

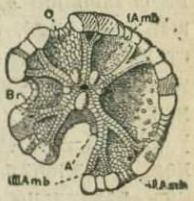



Рис. 300. Диск *Taxocrinus intermedius*.

*A* — анальный интеррадиус; *iAmb*, *iIIAmb*, *iIIIAmb* — interambulacralia I, II, III порядка.

В группе *Camerata* таблички тегмена утолщаются и, плотно примыкая одна к другой, образуют прочную сводообразную кровлю чашечки, не изменяющуюся в форме; амбулякры у них следуют внутренней поверхности тегмена (см. рис. 301), заключаются в трубках из мелких табличек; происхождение такого тегмена и амбулякров ставится в связь с удобствами, обусловленными постоянством формы тегмена. При гибкости тегмена брюшная поверхность прилющивается, когда руки раскрыты, и выпячивается вверх, когда руки сомкнуты; эти изменения сопровождаются перемещениями внутренностей — неудобством, исчезающим при развитии негибкого тегмена. Амбулякральные таблички может быть были сомкнуты вначале, но так как, вследствие выпячивания тегмена, бороздки стали более открыты, потребовалась защита их иным образом. В связи с этим они опустились ниже поверхности, а тегминальные таблички сомкнулись над ними. Опустившиеся сосуды были заключены в трубку, частью (сверху) состоящую из ambulacralia.

Стебель достигает у некоторых лилий длины в несколько метров; у других же он укорочен или даже атрофирован, так что чашечка прикрепляется непосредственно основанием или является совершенно свободной, не прикрепленной. Стебель состоит из коротких члеников, в примитивном стебле располагающихся пентамерно, так что стебель является сложенным из пяти вертикальных рядов шестиугольных табличек, причем таблички смежных рядов чередуются (рис. 302).



Рис. 301. *Actinocrinus proboscidialis*. Нат. вел.

Диск вскрыт; видны: трубчатые амбулякральные каналы и остаток обизвествленной стенки пищеварительного пути (в середине).

Следующей стадией в развитии стебля была та, в которой таблички уже не чередуются, но расположены рядами как вертикально, так и горизонтально. Наконец пентамеры каждого горизонтального ряда сливаются, образуя членики стебля columnalia, еще с широким центральным отверстием.

Наружная пентамерность находится в соответствии и вероятно в связи с пентамерностью внутреннею; от каждого из пяти отделов камерного органа в стебель идут кровеносные сосуды и нервные стволы. Полость стебля часто подразделяется в желобки выростами твердой наружной стенки его; эти желобки содержат в себе нервные стволы, а иногда даже могут образовать замкнутые каналы, заключающие стволы. Осевой канал стебля некоторых ископаемых форм отличался значительным поперечником и, возможно, содержал некоторые мягкие части сверх тех, что у ныне

живущих лилий. Членики стебля бывают круглыми, эллиптическими, многоугольными (пятиугольными). Боковые члениcтые придатки стебля называются cirri, усики (см. рис. 311).

Различные таблички или соединены неподвижно между собою, плотно примыкая одни к другим, или подвижно.

Подвижное сочленение существует, например, часто в таком виде, что на сочленовных поверхностях табличек развиваются валикообразные возвышения (рис. 303, *f*), рядом с возвышениями между члениками существуют полости; полости эти заполнены мускулами (см. рис. 303, *mf*) или эластичными связками (*dl*, *il*). Таблички чашечки всегда соединены между собою неподвижно; членики стебля у одних лилий — подвижно, у других — неподвижно; членики рук — всегда подвижно. При неподвижном соединении примыкающие поверхности могут быть неровны, например, радиально струйчаты у члеников стебля (см. рис. 306).

Мы рассмотрим несколько морских лилий, принадлежащих к трем отрядам: *Fistulata*, *Articulata* и *Camerata*, характеризующимся тремя вышеуказанными типами tegmen.

Другое подразделение морских лилий основано не на характере тегмена, а на характере дорзальной чашечки, причем руководящим является состав ее основания из одного или двух венцов базальных табличек. Таким образом морские лилии раз-

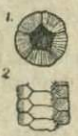
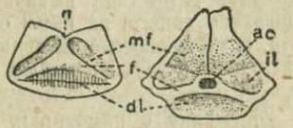


Рис. 302. Строение примитивного стебля.

*1* — сечение; *2* — вид сбоку.




*A* *B*

Рис. 303. Сочленовные поверхности радиальных табличек.

*A* — *Pisocrinus ollula*, *B* — *Bathycrinus aldrichianus*.

деляются на *Monocyclica* и *Dicyclica*. Надо не упускать из виду, что кроме *Monocyclica*, ряд предков которых всегда представлял одноцикловое основание, есть *Monocyclica*, приобретшие одноцикловый базис вторично, происшедшие от *Dicyclica*, у которых один венец основания подвергся уменьшению в размерах и наконец исчез. За исключением этого группы *Monocyclica* и *Dicyclica* существуют обособленно с древнейших отложений, повидимому будучи в главной массе не связаны между собою отношением происхождения одной от другой (см. ниже, в главе о *Cystoidea*), а происходят независимо одна от другой из общего корня, от класса *Cystoidea*. Группы *Monocyclica* и *Dicyclica* обнаруживают в своем развитии параллелизм, причем у некоторых представителей их независимо развиваются, например, proboscis и tegmen типа *Camerata*; таким образом группа *Camerata* не является единою в своем происхождении, но сборною, содержа представителей как *Monocyclica*, так и *Dicyclica*.

## Отряд I. *Fistulata* [1]

Руки без pinnulae или с ними. Чашечка первичная: членики рук не входят в состав чашечки; амбулякры расположены над табличками последней.

Для морских лилий этой группы характерно также присутствие

[1] Fistula — трубка.

анальной трубки (proboscis), конической, цилиндрической или ретортообразной (рис. 304); таблички этой трубки часто снабжены маленькими щелевидными или круглыми порами. В анальном интеррадиусе кроме интеррадиальной анальной таблички большею частью находится еще одна табличка (бывает и более одной), расположенная между радиальными, а внизу вдвигающаяся между базальными табличками. Это так называемая радианальная табличка (*ra*, рис. 305), некоторыми исследователями считающаяся табличкой, отчленившейся от одной из радиальных (*r*).



Рис. 304. Лилия (*Cyathocrinus*) с загнутой анальной трубкой.

Типичным представителем этой группы является род *Cyathocrinus* (рис. 306; см. также рис. 299; cyathos — чаша, crinon — лилия).

Чашечка кубкообразная. 5 *IB*; *B* — большие; *R* — с широкой выемкой





*B*

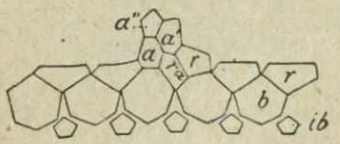
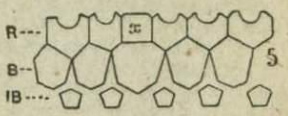



Рис. 305. Анализ чашечки *Cromyocrinus*.

*ib* — infrabasalia; *b* — basalia; *r* — radialia; *ra* — radianale; *a*, *a'*, *a''* — interradialia analia.




*A* *C*

Рис. 306. *Cyathocrinus longimanus*. Верхний силур. Готланд. Швеция.

*A* — общий вид; *B* — сочленовная поверхность членика стебля; *C* — анализ чашечки.

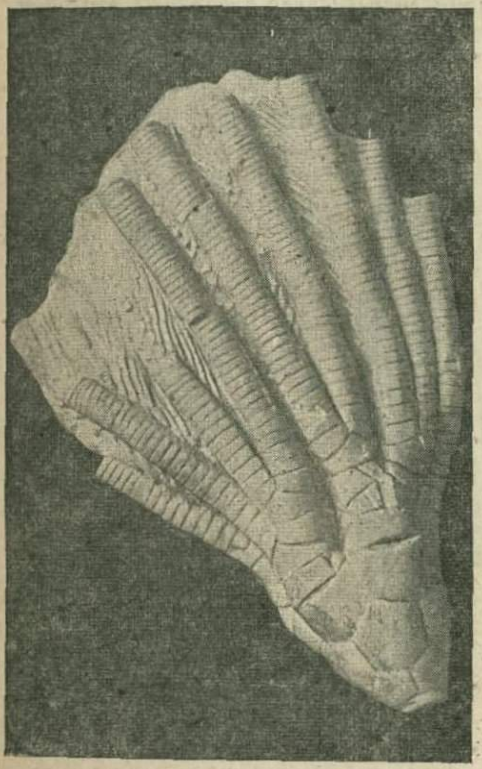
для причленения рук. Имеется только одна интеррадиальная анальная табличка (см. рис. 306, *x*). Руки дихотомически ветвящиеся, без pinnulae. Стебель круглый, с пятилопастным каналом и с радиальною струйчатостью на соприкасающихся поверхностях члеников. От силура до пермских отложений.

К роду *Cyathocrinus* примыкают палеозойские роды *Poteriocrinus* (рис. 307; poterion — кубок) и *Cromyocrinus* (рис. 308; см. также рис. 305) с руками, снабженными pinnulae, с 2 — 3 анальными табличками.

*Cromyocrinus* отличается от *Poteriocrinus* менее разветвленными руками и низкой чашечкой с венцом *IB*, маленьких, но все-таки выдающихся из-под стебля на наружную поверхность чашечки.

В то время как у *Cyathocrinus* и *Poteriocrinus* радиальные таблички выемчаты наверху, в месте сочленения с руками, у *Cromyocrinus* этот край прямой. Руки состоят из одного ряда члеников, каждый с одной pinnula; pinnulae смежных члеников расположены поочередно, то с одного, то с другого бока руки.

*Poteriocrinus* — в девоне и каменноугольных отложениях. *Cromyocrinus*—в каменноугольных отложениях.



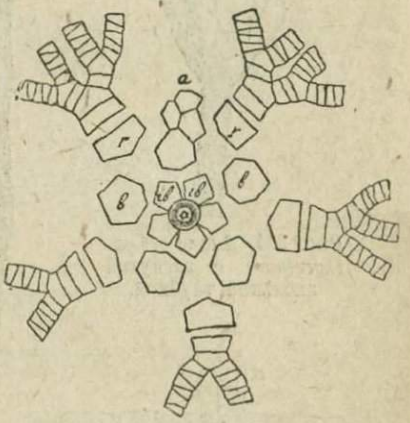



Рис. 307. *Poteriocrinus multiplex*. Верхний каменноугольный известняк. Мячково. Около Москвы.

*Справа* — анализ чашечки; *a* — таблички анального интеррадиуса.

С рассмотренной группой родов, типом которой является *Cyathocrinus*, представляет некоторые соотношения род *Cupressocrinus* (собственно *Cypressocrinus*, по сходству с кипарисом — *Cypressus*), являющийся весьма оригинальным, специализированным. Чашечка (рис. 309) отличается совершенным отсутствием анальных табличек, *IB* сливаются в одну; массивные руки не ветвятся, составлены из одного ряда малочисленных широких *Br*, опираются на радиальные таблички во всю их ширину: tegmen не представляет совершенно замкнутого покрова из табличек, как у *Cyathocrinus;* в таком покрове здесь нет надобности, так как tegmen защищают плотно смыкающиеся руки, но 5 oralia, характерных

для *Cyathocrinus*, сохранены в виде пятилопастной розетки («консолидационный аппарат»; см. рис. 307, 3), анальная *O* более остальных и про-

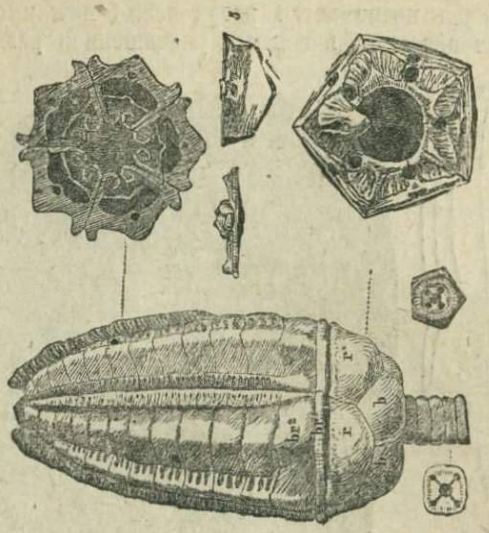


Рис. 309. *Cupressocrinus crassus*. Средний девон. Эйфель. Германия. Нат. вел.

*1* — сочленовная поверхность членика стебля; *2* — центральная пластинка в основании чашечки; *3* — консолидационный аппарат с анальной выемкой в верхней табличке; *4* — поперечный разрез рук со спирально свернутыми pinnulae; *5* — два вида радиальной таблички.

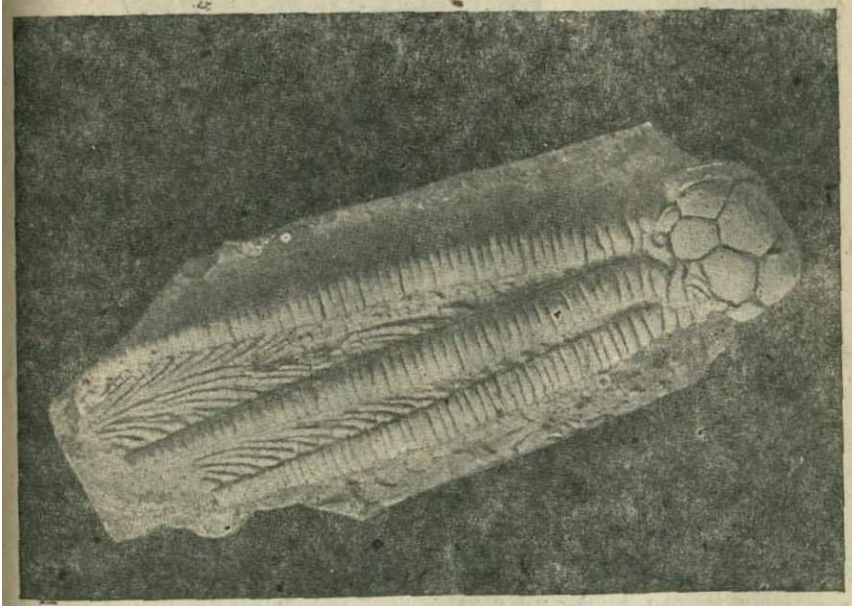


Рис. 308. *Cromyocrinus simplex*. Верхний каменноугольный известняк. Мячково. Около Москвы.

Ниже правой руки анальные интерадиальные таблички.

сверлена отверстием, к которому примыкает анальный хоботок. Стебель четырехугольного сечения с осевым и четырьмя периферическими каналами.

Руки бывают довольно сильно разветвлены, хотя имеют pinnulae. Первичная чашечка существует лишь в ранних стадиях индивидуального развития, а затем tegmen поднимается вверх между нижними частями рук. Анальные таблички исчезают в связи с уменьшением размеров proboscis; одна анальная табличка существует у зародыша. Оральные таблички существуют у зародыша, редко в зрелом состоянии: обыкновенно в этом состоянии tegmen кожистый с заключенными в нем известковыми частицами, или состоит из мелких табличек, неправильно расположенных; амбулякральные желобки и рот открыты. *IB* отсутствуют или малы и

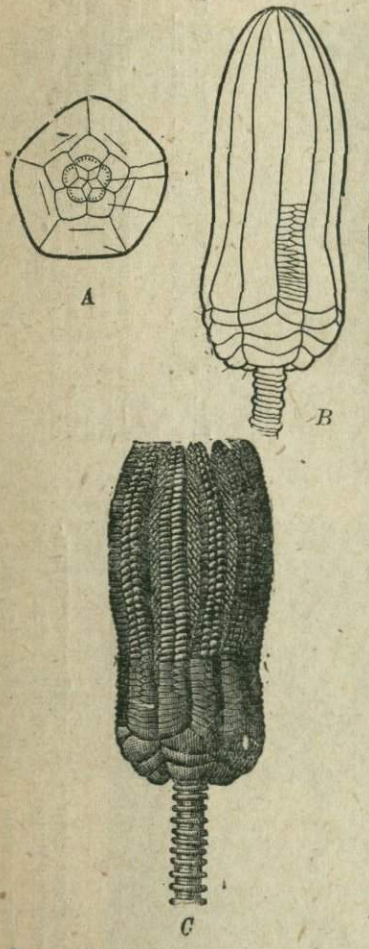



Рис. 310. *Encrinus*. *A* и *B* — *E. moniliformis*. *C* — *E. liliformis*. Триас.




Рис. 311. *Pentacrinus briaroides*. Лейас.
*1* — стебель *P. basaltiformis*; *2* — стебель *P. subangularis*.

[1] Articulatus — членистый

сливаются с верхним члеником стебля. Редкие представители этой группы (*Basleocrinus*) находятся уже в верхнепалеозойских отложениях; большое распространение с мезозоя доныне.

*Encrinus* (рис. 310). Низкая чашечка с дицикловым базисом. *IB* 5 очень маленьких, скрытых под верхним члеником стебля. *B* 5 больших. В состав чашечки входят два порядка *Br*.

Руки состоят из двух ветвей, внизу из одного, но немного выше из двух рядов члеников. Стебель круглый, с круглым центральным каналом, с радиально струйчатыми соприкасающимися поверхностями члеников. Триас.

*Pentacrinus* (рис. 311; penta — пять). *IB* существуют лишь у различных юрских видов. Руки ветвятся вполне или почти дихотомически, состоят из одного ряда члеников. Стебель снабжен усиками, расположенными мутовчато.

Сечение стебля пятиугольное, соприкасающиеся поверхности члеников стебля представляют углубления, со-

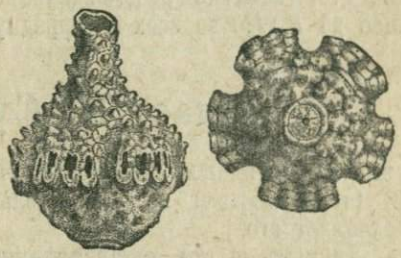


Рис. 313. *Actinocrinus stellaris*. Нижний каменноугольный известняк. Турнэ. Бельгия.




Рис. 312. *Platycrinus symmetricus*.

*A* — общий вид; *D* — сочленовная поверхность члеников винтообразно изгибающегося стебля; *ac* — осевой канал; *k* — сочленовное ребро.

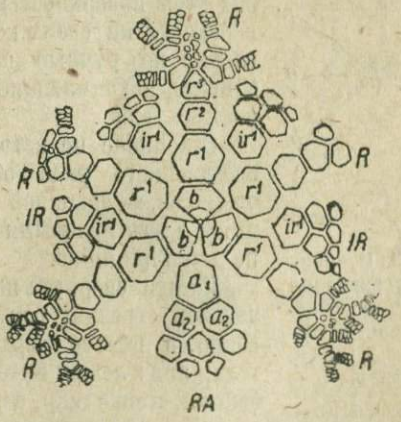



Рис. 314. Анализ чашечки *Actinocrinus*.

ставляющие пятилопастную розетку; в этих углублениях помещаются связки. С триаса доныне, всего чаще в юре.

## Отряд III. *Camerata*

Тегмен, лишенный гибкости, состоящий из довольно больших толстых табличек, руки нижнею частью иногда входят в состав чашечки при

участии интербрахиальных табличек. Ротовое отверстие под поверхностью тегмена. Анальное отверстие часто расположено на конце хоботкообразного выроста. Руки однорядно- или двурядночленистые, снабжены pinnulae. Исключительно палеозойская группа.

*Platycrinus* (рис. 312; platys — плоский). Чашечка состоит из одного венца базальных табличек (3 таблички) и одного радиальных. Руки ветвятся 2—3 раза, внизу однорядно-, выше двурядночленистые. Стебель близ чашечки состоит из круглых, а далее из эллиптических члеников. Последние сочленены между собой так, что стебель является скрученным. Каменноугольные отложения, редко девон.

*Actinocrinus* (рис. 313, 314; см. также рис. 301; aktin—луч). Коническая чашечка, представляет на своих табличках украшения в виде радиальных складок. 3 *B. R* в анальном интеррадиусе раздвинуты анальною табличкой ($a^1$), доходящей до *B. IBr* во всех интеррадиусах. Каменноугольные отложения.

# Класс II. Cystoidea[1]

Группа примитивных *Pelmatozoa*, скелетированная часть стенки тела которых (тека) состоит из многоугольных табличек, снабжена стеблем или утрачивает его.

Тека замкнута до рта, оставляя лишь у последнего выход для амбулякральных радиальных сосудов; таблички ее пронизаны особыми порами.

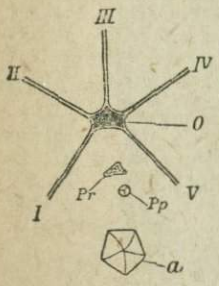



Рис. 315. Относительное расположение отверстий на теле цистоидей.

*O* — рот; *a* — анус; *Pr* — гидропор; *Pp* — гонопор; *I—V* — радиусы амбулякральной системы.

Амбулякральные сосуды, по выходе из теки, распространяются по ее поверхности или прямо от рта поднимаются над этой поверхностью; в том и в другом случаях они переходят на своих концах или на концах своих разветвлений на ручные придатки (brachiolae), поднимающиеся над поверхностью теки.

Brachiolae не ветвятся, состоят из двойного ряда обизвестненных члеников, на брюшной стороне снабжены лишь краевыми пластинками, не имея pinnulae.

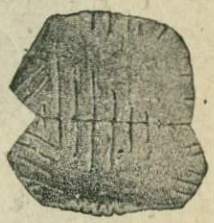


Рис. 316. Расположение краевых складок на табличках цистоидей *(Lichenoides priscus)*.

Кишка свернута по направлению часовой стрелки; рот лежит обыкновенно в центре верхней стороны тела; anus лежит интеррадиально, в боковой стенке теки, большею частью закрывается клапаном, состоящим из треугольных створок, в сомкнутом состоянии образующих пирамиду, выдающуюся на поверхности теки.

Имеются иногда сливающиеся (рис. 315) отверстие первичного каменистого канала (гидропор) и отверстие канала, выводящего половые продукты (гонопор).

Число brachiolae изменяется в обратном соотношении с их величиною, бывая минимум — два (при двух амбулякрах животного).

[1] Cystis — пузырь.

Число табличек, входящих в состав теки, изменяется в больших пределах у различных родов — от десятков до сотен. Уменьшение числа табличек сопровождается приобретением ими больших размеров и более правильной формы, обыкновенно шестиугольной, вместе с тем становится более определенным относительное положение табличек, они располагаются в горизонтальные венцы с чередованием элементов соседних венцов.



Рис. 317. *Chirocrinus atavus.*

*A* — чашечка со стеблем; *B* — часть чашечки (в дны два амбулякральных желобка и поровый ромб между ними).

Определенность (пентамерность) в расположении табличек теки возникает в значительной мере благодаря влиянию амбулякральных сосудов и стебля. Последний и brachiolae, движимые мускулами, создавая напряжение в теке, дают импульс к определенной группировке табличек соответственно с этими напряжениями; так приамбулякральные таблички группируются в ряды соответственно амбулякрам, в то время как интеррадиальные таблички расположены еще без порядка. С другой стороны, на нижнем конце чашечки, опирающемся на стебель, замечается по крайней мере один венец пяти табличек, даже тогда когда на остальной поверхности теки таблички расположены без порядка.

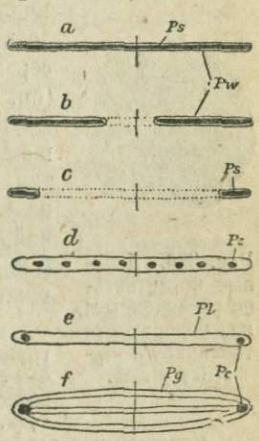



Рис. 318. Различные типы ромбовых порцистоидей. Вид снаружи.

Текальные поры имеют правильную форму и расположение и приводят в сообщение пространство внутри теки с наружной средой. По внутреннему строению пор и их отношению к табличкам теки различают два типа пор: ромбовые поры и двойные.

1. Ромбовые поры располагаются ромбами, причем половина ромба находится на одной табличке, другая половина на другой, смежной табличке, форма отдельных пор, входящих в состав ромбов, весьма различна у различных цистоидей.

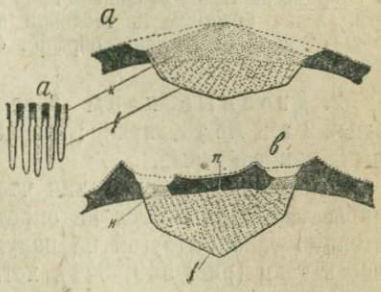



Рис. 319. Ромбовые поры цистоидей в вертикальных разрезах.

$a_1$, *a*, *b* — *Chirocrinus* (соответствуют *a* и *b* рис. 318): *a*, *b* — продольные, $a_1$ — поперечный разрез.

Простейшие поры существуют у некоторых представителей древнего и во всех отношениях примитивного рода *Chirocrinus* (рис. 317); отверстие поры представляет (рис. 318, *a*) удлиненную щель, ведущую в такой же длины внутреннюю складку (рис. 319, *a*, $a_1$), выдающуюся на внутренней поверхности теки (самое большее на несколько миллиметров). Наиболее распространенными являются поры с щелью, замкнутой в средине срастанием ее стенок (см. рис. 322, *b*; см. также рис. 318, *b* и *c*). Щель у типа *d* (см. рис. 318) смыкается с промежутками, оставляя между

последними дырчатые отверстия, иногда же имеются лишь два крайние отверстия, наиболее удаленные одно от другого, разделенные значительною заросшею частью щели (см. рис. 318, *e*), причем эти два отверстия иногда прикрыты снаружи ситовидно продырявленной кнопкой.

У *Echinosphaerites* поры наиболее оригинальны, более стоят особняком, представляя кроме поровых каналов, пронизывающих таблички теки перпендикулярно к ее поверхности, еще каналы, параллельные поверхности стенки, идущие под наружным слоем ее; эти последние каналы соединяют поровые каналы (см. рис. 319; см. также рис. 318, *f*).



Рис. 320. Двойные поры (сильно увеличенные) на поверхности таблички *Pyrocystites pirum*.

Как сказано выше, кроме собственно пор, находящихся в самых табличках теки, у цистоидей иногда бывают еще так называемые поровые складки, лежащие выдаваясь на внутренней поверхности теки. Такие складки, чрезвычайно тонкостенные, были найдены у некоторых форм (см. рис. 319, *a*, *b*), но у других, даже часто встречающихся, их не было найдено.

Объяснить последнее, ввиду родственности форм той и другой группы, будет всего естественнее, предположив, что эти складки были и у форм, у которых их не найдено, но были мягкими, необизвествленными, так что не могли сохраниться на окаменелостях.

Наконец, что касается до самых простых пор типа, изображенного на рис. 319, *a* и *b*, то надо сказать, что они, а следовательно и поры вообще, выводятся из еще более простых образований другой категории, из складок, покрывающих поверхность табличек теки многих древних иглокожих, складок, направленных перпендикулярно к краям табличек и находящих себе продолжение в подобных же складках смежных табличек (см. рис. 316); надо только предположить, что эти складки стали глубже, уже и, в части выдающейся внутрь теки, тонкостенны, — и мы получим поровые складки.

Складки, идущие на поверхности табличек теки древних иглокожих перпендикулярно к их сторонам, расположены соответственно напряжениям, возникающим в соприкасающихся табличках при их росте; складки эти, делая поверхность таблички волнистою, сообщают последней таким образом большую прочность.

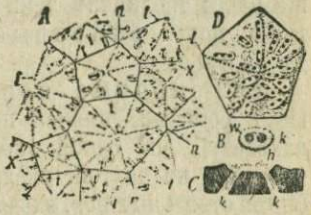


Рис. 321. Двойные поры.
*A* — *Glyptosphaerites leuchtenbergi*; *B* — вид снаружи; *C* — разрез; *D* — *Mesocystis*.

2. Двойные поры располагаются на одной и той же табличке, а не на двух смежных, как ромбовые.

Эти поры — парные, так что поры каждой пары всегда находятся на определенном расстоянии одна от другой на наружной поверхности теки (рис. 320, 321), хотя внутренние концы поровых каналов могут этой определенности не представлять. Наружные парные отверстия пор расположены в овальном углублении, окруженном выдающимся на поверхности теки валиком (подобные валики существуют иногда и вокруг поровых ромбов).

Поры цистоидей по всей вероятности служили для дыхания; возникновение их естественно ввиду слабого развития ручных придатков.

Как ни отличны на первый взгляд двойные поры от пор, расположенных ромбами, и те и другие поры в действительности приводятся к одному типу. Бывает, что двойные поры табличек чашечки — или все,

или отчасти — располагаются перпендикулярно к краям табличек (см. рис. 321, *A*, *D*), иногда даже двойная пора бывает разделена надвое границей смежных табличек, так что одна пора лежит на одной табличке, другая — на другой.

Стебель цистоидей отличается большею частью своею малою длиною; часто совершенно отсутствует. Повидимому лишь в редких случаях стебель служит для прикрепления, так как он большею частью суживается, заостряясь к нижнему концу. Существует предположение, что такой стебель служил для плавания. Стебель состоит или из ряда кольцеобразных члеников, заключающих широкий канал, или он состоит, по крайней мере в своей верхней части, из вертикальных рядов табличек с чередованием табличек смежных рядов. Полость стебля иногда очень широка, так что вероятно заключала в себе значительную часть внутренностей.

Пятилучевая симметрия у цистоидей проявляется с меньшим постоянством, нежели в других классах иглокожих. Не говоря уже о расположении табличек чашечки, в котором иногда отсутствует не только пентамерность, но и вообще какая-либо определенность, половые органы не представляют лучевого расположения; число амбулякров не всегда бывает пять.

*Cystoidea* распространены в силуре, встречаются в кембрии и девоне.

## Отряд I. *Rhombifera*

С поровыми ромбами.

*Chirocrinus* (рис. 322, 323; cheir — рука). По строению чашечки является исходным типом для целой группы родов. Чашечка состоит

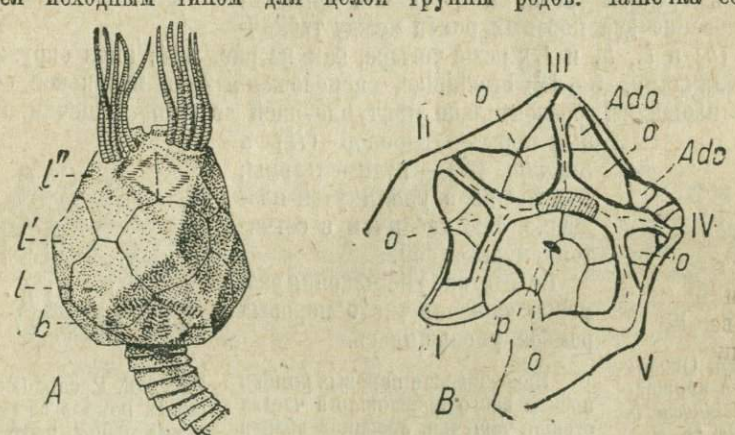



Рис. 322. *A* — *Chirocrinus penniger*. Нижний силур. Эстония. *B* — *Chirocrinus*. Верхняя сторона чашечки.

*I—V* — амбулякральные желобки; *O* — оральные (дельтоидные) таблички; *Ado* — адоральные пластинки; *p* — гидропор.

(см. рис. 323) из пяти горизонтальных венцов табличек: одного венца из 4 базальных табличек (*b*), трех венцов боковых латеральных (*l*, *l'*, *l''*) — по 5 табличек в каждом, и одного венца дельтоидальных (*l'''*). У более примитивных видов этого рода (например, у *Ch. radiatus*, см. рис. 323)

два нижние венца латеральных табличек совершенно замкнуты, так что таблички каждого венца соприкасаются между собою вертикальными краями. В верхнем венце латеральных табличек одна из дельтоидальных табличек ($l_1'''$) нарушает правильность, опускаясь под гидропором и гонопором ($Pp'$) между верхними латеральными $l_1''$ и $l_5''$, так что может казаться на первый взгляд принадлежащей к венцу последних, приобретая и соответствующую величину. У других видов рода *Chirocrinus* есть отличия, обусловленные перемещением латеральных табличек вниз в латеральные венцы других порядков. Поры у некоторых древних видов имеют вид щелей, открытых во всю длину поры, у большинства же — с частичным срастанием продольных стенок щели. Из базальных ромбов находятся постоянно, по крайней мере, оба нижние, идущие на $l_1$ и $l_2$, вместе с ними часто еще полуромбы между $b_2$ и $b_1$ или $b_3$. Амбулякры пентамерны, дают по 3—5 ветвей; ручные придатки не длиннее высоты теки. Большое географическое распространение: окрестности Ленинграда, Чехо-Словакия, Канада. Нижний силур.

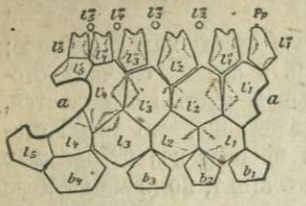


Рис. 323. Анализ чашечки *Chirocrinus radiatus*.

*Echinoencrinus* (рис. 324, 325; echinos — морской еж) отличается малым числом поровых ромбов. Поровые щели со стенками, срастающимися в средней части. В основании чашечки обыкновенно два поровых ромба между табличками ($b_2$ и $l_2$, $b_2$ и $l_1$), реже четыре, как на рис. 324; anus окружен 3—4 табличками. 5—12 brachiolae, расположенных на маленькой околоротовой площадке, горизонтально притупляющей вершину чашечки. Первичные поры — гидропор ($H$) и гонопор ($G$) — рудиментарны; заключены в упомянутой площадке. Все таблички с сетчатой скульптурой.

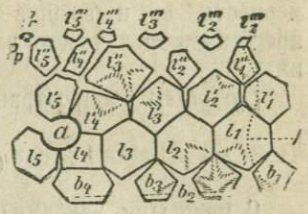


Рис. 324. Анализ чашечки *Echinoencrinus lahuseni*.

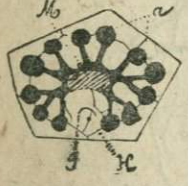


Рис. 325. Околоротовая площадка *Echinoencrinus*. $^3/_1$.

*a* — места отхода brachiolae, *H* — гонопор, *G* — гидропор, *M* — ротовое отверстие.

Вследствие уменьшения размеров чашечки число поровых ромбов уменьшилось.

Исчезновение поровых ромбов прежде всего произошло в частях стенки чашечки, лежащих вблизи кишки (рис. 326): при уменьшении размеров чашечки кишка прилегала к стенкам и, стесняя дыхательную деятельность прилежащих пор, была причиною их неразвития.

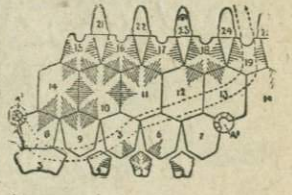


Рис. 326. Расположение поровых ромбов на табличках примитивной цистоидеи: в местах прилегания кишки к теке (см. пунктир) ромбы исчезли.

*As* — анус.

Так было у *Chirocrinus*; у *Echinoencrinus*, кроме того, поры не развиваются между табличками $l''$ вследствие малых размеров этих табличек.

*Echinoencrinus* встречается в нижнем силуре в окрестностях Ленинграда и в Швеции.

*Echinosphaerites* (рис. 327; echinos — морской еж, sphaira — шар). Тека — шаровидная или грушевидная — образована многочисленными, неправильно многоугольными и без порядка расположенными табличками; без стебля или с коротким многорядночленистым полым стеблем. Амбулякры сосредоточены около рта, каждый с одной брахиолей. Околоротовое поле, несущее brachiolae, большею частью хоботкообразно приподнято над окружающею поверхностью теки. Число brachiolae 2—4, реже 5—8. Anus в верхней трети теки. Над ним и несколько влево находится гидропор. Поры оригинальны по своему строению и расположены ромбами с несколькими

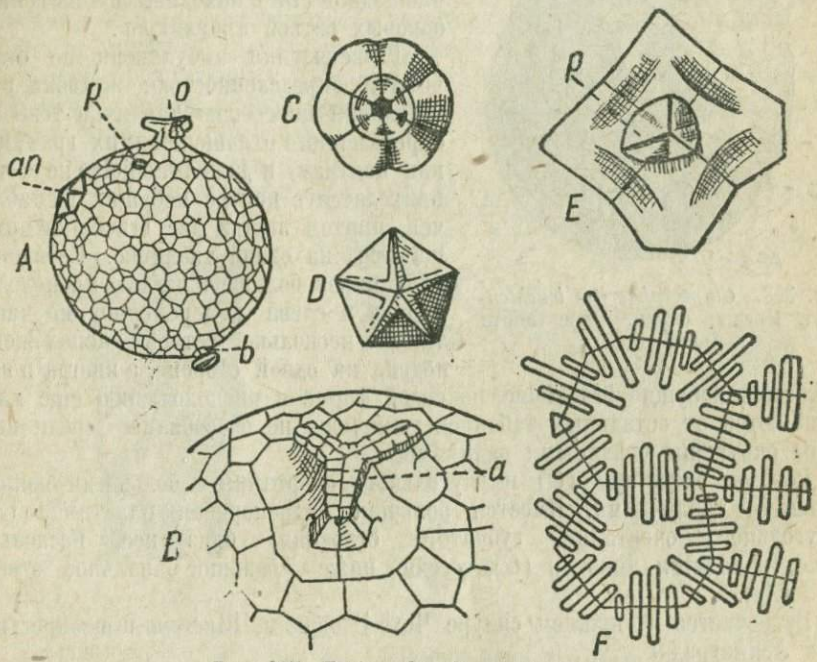



Рис. 327. *Echinosphaerites aurantium.*

*A* — тека с околоротовым возвышением (*o*), венцом базальных табличек (*b*), с пирамидками *p* (гонопор? гидропор?) и *an* (анальная); *B* — часть околоротового поля, *a* — три амбулякра, прикрытые мелкими покровными табличками; *C* — венец из шести базальных табличек; *D* — пятигранная анальная пирамидка; *E* — пирамидка *p*; *F* — группа поровых ромбов (все кроме *A* увеличено).

рядом расположенными тангенциальными поровыми ходами, лежащими в стенке теки; имеются два, реже три тангенциальных хода; они находятся в средней части стенки теки (см. рис. 318, *f*), отходя под очень острыми углами от поровых каналов, и идут далее параллельно между собою. Поры закрыты наружным слоем стенки теки, что указывает на ослабленность функционирования пор. Нижний силур. Ленинградская обл., Эстония, Чехо-Словакия и Англия.

## Отряд II. *Diploporita* [1]

Таблички теки с двойными порами.

*Glyptosphaerites* (рис. 328; glyptos — скульптурный). Тека яблоковид-

[1] Diploos — двойной, poros — пора.

ная, образована многочисленными, довольно большими, неправильно многоугольными и без порядка расположенными тонкими табличками; снабжена коротким многорядночленистым стеблем. Пять амбулякров распространяются на всей верхней половине поверхности теки, где им соответствуют слабо врезанные бороздки, прикрывавшиеся краевыми табличками; последние не сохраняются, но на краях бороздок заметны следы их прикрепления. Амбулякры с малым числом ветвей и brachiolae; последние малы, судя по соответствующим им сочленовным площадкам (*Br'*), находящимся на концах боковых ветвей амбулякров.

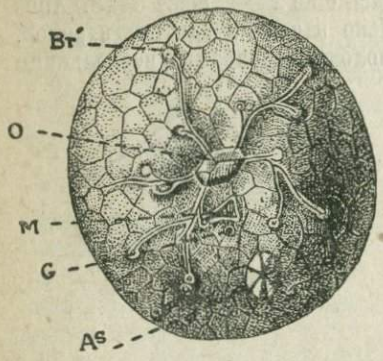



Рис. 328. *Glyptosphaerites leuchtenbergi*. Нижний силур. Окрестности Ленинграда.

Разветвления амбулякров не отличаются определенностью; желобки разветвлений пересекают таблички теки без определенного отношения к их границам или центрам, и даже brachiolae не всегда приходятся в центре несущих их табличек, притом иногда две brachiolae помещаются на одной табличке. Ветвление амбулякров большею частью происходит справа и слева попеременно, но часто также несколько ветвей расположены подряд на одной стороне, а иногда и все. Таблички, несущие brachiolae, по своей форме и расположению еще мало отличаются от остальных табличек теки, еще не обособились среди них. Поры окружены овальными валиками.

Ротовое отверстие (*O*) пятиугольного очертания с большими покрывающими табличками. Имеется большая мадрепоровая пластинка (*M*) треугольного очертания, губчатого строения; близ нее, несколько ниже, находится гонопор (*G*), а еще ниже — большое анальное отверстие (*As*).

Встречается в нижнем силуре Чехо-Словакии, Швеции и в окрестностях Ленинграда.

## Класс III. Blastoidea[1]

У *Blastoidea* текальные таблички распределяются в определенном положении и числе в три венца (см. рис. 330, 332), а именно: три базальных таблички (*B*) — две большие (образованные слиянием по две четырех из пяти первичных базальных табличек) и одна маленькая; пять радиальных (*R*), часто вильчатой формы, образующих замкнутый венец; пять дельтоидальных, интеррадиальных по положению, опирающихся на отростки радиальных и часто окружающих ротовое поле своими верхними концами.

Пять амбулякральных радиальных сосудов идут от рта, располагаясь на поверхности ланцетовидной пластинки, окаймленной краевыми табличками, несущими brachiolae.

[1] Blaston — бутон, eidos — вид.

Радиальные и дельтоидальные таблички с каждой стороны амбулякров образуют складки, расположенные вкрест шва между этими табличками; эти складки свешиваются в текальную полость, образуя гидроспиры, служащие для дыхания.

*Codaster* является наименее специализированным из *Blastcidea* (рис. 329, 330; codon — колокол, aster — звезда), 3 *B* образуют коническую чашечку (см. рис. 330, *3—5*), за которой следует более цилиндрический венец из пяти *R*, отростки которых наверху отгибаются почти под прямым углом, образуя часть усеченной вершины чашечки. Примыкая к верхним краям радиальных табличек, идут пять дельтоидальных, окружающих пятиугольное ротовое отверстие (см. рис. 330, *1—3*, Δ). Эти таблички снабжены срединным возвышением.

Между прилегающими дельтоидальными табличками и проходя вниз в выемку каждой радиальной, находится длинная пластинка, соответственно форме ее называемая ланцетовидной (см. рис. 330, *2*, *6—L*); края ее частью

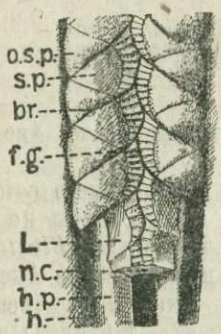



Рис. 329. Детали строения амбулякрального желобка *Codaster trilobatus*. *nc*—нервный канал ланцетовидной пластинки *L*; *h*—щель гидроспиры; *h*, *p* — край таблички.

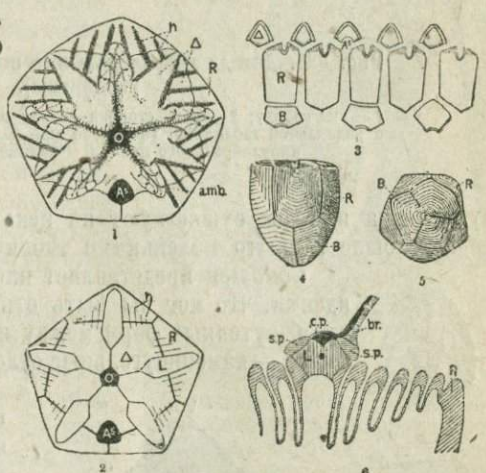



Рис. 330. *Codaster trilobatus*.

*1* — околоротовая поверхность; *2* — то же, с обнаженными ланцетовидными пластинками; *3* — анализ чашечки; *4* — чашечка сбоку; *5* — чашечка снизу; *6*—поперечное сечение через радиальную пластинку.

прикрывают радиальные и дельтоидальные таблички; ее верхняя поверхность представляет бороздку, проходящую ко рту между смежными дельтоидальными.

По бокам ланцетовидной пластинки (см. рис. 329 *L*; 330, *6*) лежат маленькие боковые таблички (*sp* и *osp*), но не в простом ряду, а зигзагом, так что каждая пара образует ромбоэдр, разделенный швом между табличками. На этих швах помещаются места отхода brachiolae (*br*). Амбулякральные бороздки были прикрыты подвижными маленькими краевыми табличками (см. рис. 329, *fg*), впечатления которых (рубчики) видны по бокам бороздок. Рот был прикрыт подобным же образом. Прилегающие края дельтоидальных и радиальных табличек образуют ряд резко выраженных складок (гидроспир), идущих вкрест шва между этими

табличками (см. рис. 330, *1*, *2—n*; *6*). Складки эти очевидно одинакового происхождения и назначения с поровыми складками в поровых ромбах цистоидей. Ясно выраженная пятилучевая симметрия в строении чашечки нарушается только анальным отверстием (*As*), расположенным в одном из интеррадиусов на границе между дельтоидальной табличкой и радиальными. В этом интеррадиусе складки гидроспир обыкновенно отсут-

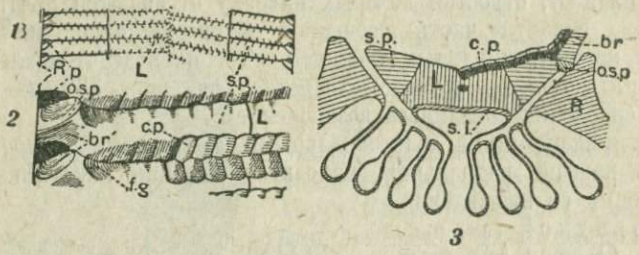



**Рис. 331. Детали амбулякрального поля *Pentremites* (сильно увеличены).**

*1* — вид сверху; *2* — одна сторона между ланцетовидной пластинкой и радиальной табличкой; увеличено еще более; *3* — сечение поперек амбулякрального поля; *R* — радиальные таблички.

ствуют (одна или две существуют на некоторых экземплярах). Анальное отверстие было закрыто маленькими табличками.

*Codaster* представляет настолько много общего с цистоидеями, что мог бы быть отнесен к ним, если бы не было промежуточных форм между ними и типичными *Blastoidea*. Силур — каменноугольные отложения в Европе и Сев. Америке.




**Рис. 332. *Pentremites godoni*. Каменноугольные отложения. Иллинойс. США.**

*A*—сбоку, *B*—сверху, *C*—со стороны основания.

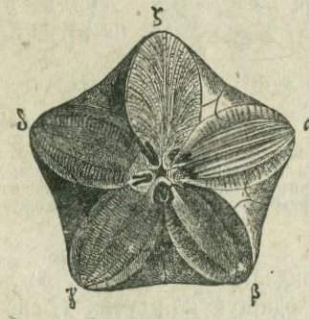



**Рис. 333. *Pentremites godoni*. Каменноугольные отложения. Иллинойс. США.**

φ — brachiolae покрывают амбулякральное поле; δ и γ — brachiolae сняты; β—ланцетовидная пластинка без краевых; α — снята ланцетовидная пластинка, видны щели гидроспир.

Род *Pentremites* (pente — пять, remos — табличка), встречающийся в изобилии в каменноугольных отложениях Сев. Америки (рис. 331—334) является уже сильно специализированным представителем *Blastoidea*. Складки гидроспир (см. рис. 331) здесь сосредоточиваются на более тесном пространстве, и над ними распространяются, скрывая их, боковые таблички (*sp*, *osp*) и частью ланцетовидная (*L*). Соединением ближайших складок гидроспир правой и левой стороны образуется вторая, внутренняя ланцетовидная пластинка, лежащая под наружною (см. рис. 331, *1*, *sl*).

Боковые таблички также двоякого рода: большие внутренние (*sp*) и маленькие наружные (*osp*); между последними находятся поры (*p*). Через

эти поры вода входит в гидроспиры, омывает их, выходит же через отверстия у ротового поля — спиракули (см. рис. 332,*b*; рис. 333); спиракули сообщаются с каналом, лежащим между ланцетовидной пластинкой и гидроспирами с каждой стороны амбулякра, так что в каждое spiraculum одновременно открываются два канала, принадлежащие смежным амбулякрам. В одном из спиракулей помещается анальное отверстие.

Прикрытие гидроспир боковыми табличками, возникновение spiracula — это черты, типичные для *Blastoidea*; развитие же пор между наружными боковыми табличками, развитие каналов между гидроспирами и ланцетовидной пластинкой — явления, характеризующие *Pentremites*.

*Blastoidea* встречаются от силура до пермских отложений включительно.

Эта группа несомненно должна считаться за происшедшую от *Cystoidea*: общее между ними указано частью при описании рода *Codaster*; что касается до табличек ланцетовидных и боковых, то подобные прямбулякральные таблички, независимо от табличек собственно теки, развиваются у довольно многих *Cystoidea*, выше при описании этой группы оставленных без рассмотрения.

Все предыдущие классы *Pelmatozoa* объемлют прикрепленных животных, живущих со ртом, обращенным кверху, и получающих пищу посредством тока морской воды, направляемого ко рту вдоль реснитчатых пищеприводных желобков. У этих *Pelmatozoa* пищеприводные желобки помещаются на особых образованиях, brachia или brachiolae, обыкновенно поднимающихся от тела, и амбулякральные сосуды хотя могут проходить в эти придатки, но не проходят через таблитчатую стенку чашечки.

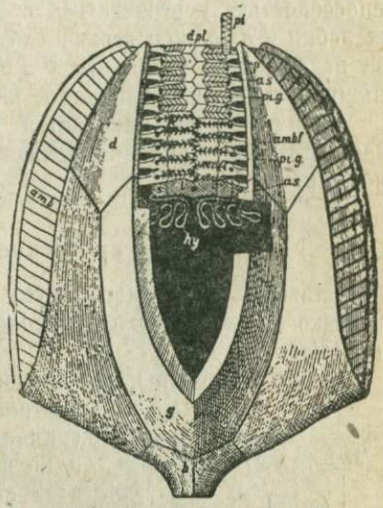



Рис. 334. *Pentremites godoni*. Вскрытое послойно амбулякральное поле, внизу боковые края вырезаны, видна полость чашечки, *pi*-pinnula (остальные удалены); 5 пар верхних боковых разветвлений амбулякральных желобков представлены с сохранившимися двурядными табличками, прикрывающими желобки; на нижних 5 парах эти таблички сняты. Увел.

*as* — краевые таблички с порами (*p*) между ними; *S* — наружные таблички, примыкающие к ланцетовидной пластинке (*l*); *hy* — гидроспиры.

# Класс IV. Edrioasteroidea[1]

Иглокожие, выделяемые в класс *Edrioasteroidea*, ведут образ жизни подобно *Pelmatozoa* и причисляются к последним, но имеют пищеприводные желобки, расположенные непосредственно на поверхности

[1] Edraios — сидящий.

табличек чашечки, и — по крайней мере в некоторых случаях — эти таблички чашечки пронизаны отверстиями для прохода амбулякральных ножек.

Некоторые из *Edrioasteroidea* (как *Agelacrinus*, agele — стадо; *Cyathocystis*) вероятно были животными, прикрепленными во время всей своей жизни. У них не было найдено пор между табличками чашечки, образующими дно пищеприводных желобков. Другие представители *Edrioasteroidea* (как *Edrioaster*, рис. 335; edrion — сидение) вероятно обладали способностью передвигаться с одного места на другое. Пищеприводные желобки *Edrioaster* весьма сходны с таковыми желобками морских звезд, за исключением того, что у *Edrioasteroidea* они покрыты амбулякральными кроющими табличками, как у морских лилий.

Таким образом намечается путь развития *Eleutherozoa* из *Pelmatozoa*. *Edrioasteroidea* встречаются от силура до каменноугольных отложений.

## Геологическое развитие Pelmatozoa

Близость различных групп *Pelmatozoa* видна уже из того, что нередко *Blastoidea* и *Edrioasteroidea* считаются за отряды класса *Cystoidea*.

С другой стороны, несомненна близость *Crinoidea* и *Cystoidea*, именно *Cystoidea Rhombifera*, приближающихся к морским лилиям по правильности строения чашечки и по числу венцов ее. Главное отличие цистоидей от лилий в конце концов составляет присутствие у первых пор на табличках чашечки. Но путь к превращению *Cystoidea* в *Crinoidea* намечается ясно выраженной тенденцией к уменьшению числа поровых ромбов у *Cystoidea Rhombifera*. Есть основание думать, что превращение цистоидей в морских лилий произошло путем уничтожения двух венцов, на которых всего упорнее удерживались последние ромбы, а именно базального и верхнего латерального (базальный венец лилий затем образовался заново, свободным от пор). Уничтожение венцов одних табличек при сохранении табличками других венцов своей величины могло происходить только путем скачкового изменения, так что постепенных переходов в этом случае быть не может. Уничтожение происходило сразу, в одном поколении, в молодых стадиях индивидуума.

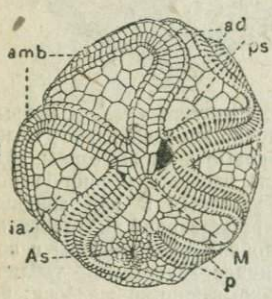



Рис. 335. *Edrioaster bigsbyi* с ротовой стороны. Нижний силур. Оттава. Канада.

*amb* — кроющие таблички двух амбулякров; в остальных эти таблички удалены и видны снабженные амбулякральными порами таблички чашечки (*ad*); *ps* — рот; *As* — anus; *p* — поры.

Встречаются изредка аномальные экземпляры, у которых вследствие задержки в индивидуальном развитии сохраняются уничтожающиеся таблички уменьшенной величины.

Что касается *Blastoidea*, *Edrioasteroidea* и вымершей группы *Carpoidea* (кембрий, силур), небольшой, недолго существовавшей и отличавшейся приспособленностью к лежанию на дне, — нет сомнения, эти группы вышли из *Cystoidea*.

# Подтип II. Eleutherozoa[1]

## Класс I. Морские звезды. Stelleroidea[2]

### Подкласс I. Asteroidea

В теле настоящих морских звезд, *Asteroidea*,[3] можно различать центральный диск и отходящие от него — большею частью в числе пяти — руки (рис. 336). У одних морских звезд преобладающе развиваются руки, у других преобладает центральный диск, так что руки являются лишь в виде пяти углов его. Бывают и промежуточные состояния. Рот и амбулякральные ножки расположены на нижней, брюшной стороне тела животного; рот в центре тела, амбулякральные ножки вдоль рук, в амбулякральных желобках, идущих посредине рук. На спинной стороне, почти в центре ее, располагается анальное отверстие (если оно не атрофировано), а эксцентрически, в одном из интеррадиусов — мадрепоровая пластинка.

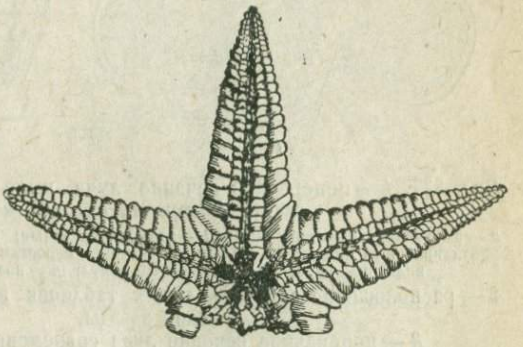


Рис. 336. *Palaeaster eucharis*. Девон. Нью-Йорк. США. С нижней стороны рисунка два луча оборваны. Нат. вел.

Кожа морских звезд отлагает скелет из известковых пластинок, соединенных между собою подвижно, так что руки звезд при жизни животного гибки.

Скелет рук в их поперечном сечении представляет: амбулякральные пластинки, находящиеся на брюшной стороне (рис. 337), образующие скелет дна амбулякральных желобков; менее постоянны бывают адамбулякральные пластинки, лежащие по краям амбулякральных желобков, и краевые, образующие боковые стенки рук. Спинная поверхность рук покрыта мягкой кожей с заключенными в ней различными более или менее мелкими табличками. Органы морских звезд располагаются частью в полости тела, частью в амбулякральном желобке. В полости тела помещаются пищеварительный канал, половые железы, центральные части амбулякральной системы, каменистый канал, опускающийся от мадрепоровой пластинки к кольцевому околоротовому водоносному сосуду.

На дне амбулякральных желобков проходит радиальный водоносный сосуд с ампулами, отходящими от него внутрь между амбулякральными табличками, и с отходящими наружу амбулякральными ножками.

Концы амбулякральных ножек могут присасываться к посторонним предметам, к которым затем притягивается тело животного сокращением

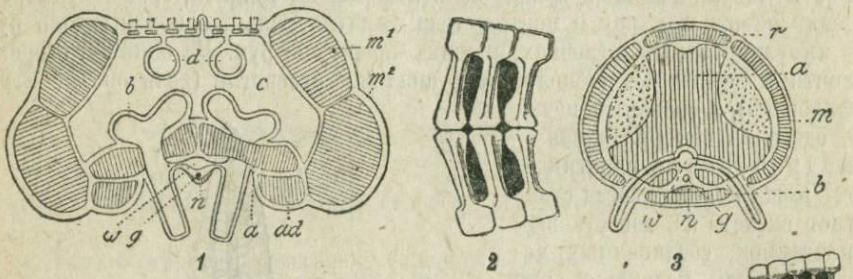
---

[1] Eleutheros — свободный, zoon — животное.
[2] Stella — звезда (лат.).
[3] Aster — звезда (греч.).

ножек. Таким образом животное передвигается. В амбулякральных желобках помещаются также радиальный кровеносный сосуд и радиальный нерв. Лучи оканчиваются дистально глазками. На спинной поверхности тела, а иногда также и на других частях его, находятся трубчатые выросты кожи, служащие для дыхания, — кожные жабры.

После смерти морских звезд скелет их тела обыкновенно разваливается на образующие его таблички.

Значительная часть палеозойских морских звезд противополагается остальным в том отношении, что первые имеют амбулякральные таблички, расположенные, чередуясь, справа и слева (см. рис. 337, *4*), тогда как последние (к которым относятся все современные) отличаются расположением амбулякральных табличек поперечными рядами (см. рис. 337, 2).





4

Рис. 337. *1* — поперечное сечение луча ныне живущей морской звезды *Astropecten aurantiacus*.

*a* — амбулякральные таблички; *ad* — адамбулякральные; $m^1$, $m^2$ — краевые; *b* — амбулякральные ножки; *c* — цёлом; *d* — слепые отростки пищеварительного канала; *n* — нерв; *g* — кровеносный сосуд; *w* — водоносный сосуд.

*2* — расположение амбулякральных табличек ныне живущей морской звезды.

*3* — поперечное сечение луча современной офиуры.

*a* — «позвонок» (сросшиеся амбулякральные таблички); *m* — боковые таблички; *r* — спинная, *b* — брюшная табличка; *w*, *g* и *n* — сосуды и нерв.

*4* — расположение амбулякральных табличек ископаемой звезды *Aspidosoma petaloides*. Нижний девон. Рейн. Германия.

Первая группа вымерла в конце палеозоя, представляя руки менее гибкие вследствие чередования табличек, чем руки современных звезд, у которых каждая пара амбулякральных пластинок, лежащих поперечно одна против другой, образует так называемый «позвонок».

Морские звезды являются распространенной в настоящее время группой животных; они наиболее часто живут на умеренной глубине, но встречаются также и на большой. В ископаемом состоянии встречаются с силура.

## Подкласс II. Офиуры. **Ophiuridea**

Подкласс *Ophiuridea*, или змеехвостки, отличается от вышеописанных настоящих морских звезд многими особенностями.

Руки офиурид тонки и резко отграничены от центрального кружка (рис. 338, 339). Главная масса руки состоит из амбулякральных пластинок, срастающихся между собою в каждом «позвонке», так что общая

полость тела *является сдавленною*, сохраняется лишь в виде щелевидных пространств (см. рис. 337, *3*). Вследствие этого, в отличие от настоящих морских звезд, в общей полости тела рук офиур нет внутренностей — печеночных мешков, половых желез. С другой стороны, боковые края первоначально существующих амбулякральных желобков срастаются снизу, превращая амбулякральные желобки в совершенно замкнутые каналы.

Кроме непарных (вследствие срастания в каждом позвонке) амбулякральных *пластинок скелет* рук представляет еще при каждом позвонке одну спинную, две боковые и одну брюшную табличку; последняя развивается во вновь возникшем снизу покрове. Амбулякральные ножки оттеснены с брюшной стороны рук на бока широкими брюшными пластинками,

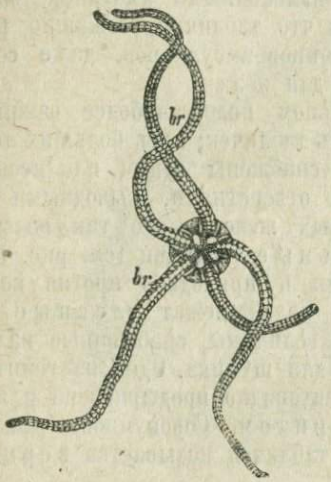



Рис. 338. *Ophiocten ferrugineum*. С ротовой стороны. Юра. Баден. Германия. $^1/_1$

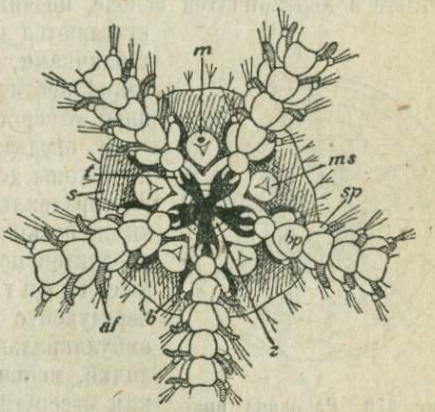



Рис. 339. *Ophiothrix echinata* (ныне живущий). С ротовой стороны дистальные части рук опущены.

*af* — амбулякральные ножки; *b* — выводные отверстия для половых продуктов; *bp* — брюшные пластинки рук; *sp* — боковые пластинки; *s* — центральный кружок; *m* — мадрепоровая пластинка с гидропором; *ms* — ротовые щитки; *z* — зубы.

а так как ножки притом еще утрачивают присоски, то они перестают *служить органами движения*, превращаются в о с я з а т е л ь н ы е и д ы х а т е л ь н ы е органы, а движение животного на морском дне происходит вследствие гребли руками.

В ископаемом состоянии известны с силура. Палеозойские офиуры не представляют всех вышеуказанных отличий от морских звезд; у некоторых из них бороздки рук не вполне замкнуты, а амбулякральные таблички еще расположены, чередуясь, и не срослись в позвонки.

## Класс II. Морские ежи. Echinoidea

Морские ежи имеют тело шаровидное, сердцевидное или дискоидальное, покрытое шипами. Наружный скелет представляет раковину, образованную многочисленными известковыми табличками, в большинстве случаев *неподвижно* между собою соединенными.

У ежей более древнего, исходного типа, так называемых правильных, рот и анальное отверстие расположены на противоположных, нижнем и верхнем, полюсах тела. Большая часть раковины образована меридиональными рядами табличек, радиальными амбулякральными и интерамбулякральными (рис. 340).

Амбулякральные таблички снабжены отверстиями для прохода изнутри раковины амбулякральных ножек, каждой ножке соответствуют два рядом лежащие отверстия, так что ножка проходит через пару пор двумя корнями.

В каждом радиусе расположены по крайней мере два меридиональных ряда амбулякральных табличек, в интеррадиусах может быть иногда только по одному ряду. Таблички околоротового поля (перистома) залегают в перепончатой основе, подвижно соединены между собою и представляются видоизмененными амбулякральными табличками, так что таблички, лежащие радиально против концов амбулякров, даже сохраняют отверстия для ножек.

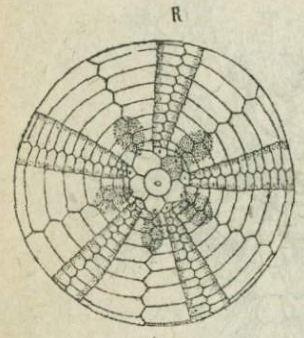



Рис. 340. Раковина правильного ежа с аборального (анального) полюса.

*R* — амбулякральное поле; *I* — интерамбулякральное поле. В правом переднем поле расположена мадрепоровая пластинка.

В околоанальном поле наиболее важны и постоянны десять табличек; пять больших лежат интеррадиально, снабжены одним или несколькими большими отверстиями, выводными для продуктов половых желез, — это так называемые генитальные таблички (см. рис. 340); чередуясь с ними и приходясь против концов амбулякральных полей, лежат глазные таблички, меньшей величины, снабженные маленьким отверстием для щупика. Одна из генитальных табличек ситовидно продырявлена и является мадрепоритом. Совокупность глазных и генитальных табличек называется вершинным щитком.

Кишка спирально свернута (рис. 341). Начальная, околоротовая часть ее окружена жевательным аппаратом, в виде куполообразной основы («аристотелев фонарь»), состоящей из пяти секторов, челюстей; каждая челюсть снабжена твердым зубом, челюсти соединены подвижно и приводятся в движение мускулами, так что зубы смыкаются и размыкаются.

Кольцевой канал водоносной системы лежит над жевательным аппаратом, от которого отходят радиальные каналы, идущие вдоль амбулякральных полей по внутренней поверхности раковины.

Амбулякральные таблички ежей бывают простые и сложные. Простые имеют только одну пару пор, сложные представляют несколько пар, состоя из соответственного числа сросшихся простых табличек. Иногда на поверхности сложной таблички еще сохраняются в виде бороздок границы между простыми табличками, вошедшими в состав сложной (рис. 342, *A*).

Срастание простых табличек в сложную происходит вследствие взаимного давления, возникающего при увеличении с возрастом числа табличек в меридиональном ряду и при увеличении размеров табличек.

Не все ежи проявляют способность к образованию сложных табличек. Эта способность наблюдается у тех ежей, у которых амбулякральные поля при границе

их с околоротовым имеют так называемые auriculae, известковистые выступы внутрь раковины, к которым прикрепляются мускулы-двигатели аристотелева фонаря. Иногда auriculae, как например у рода *Cidaris*, располагаются интерамбулякрально, и тогда не возникает сложных амбулякральных табличек, иногда же auriculae располагаются при нижнем конце амбулякров, и тогда развиваются сложные таблички. Вероятно потому, что находящиеся внизу auriculae представляют так сказать устои, при которых взаимное давление табличек становится особенно сильным.

Последствием взаимного давления простых табличек при срастании их в сложную является приобретаемая некоторыми из них клиновидность формы, причем они не доходят до бокового края сложной таблички, к которому обращены клиновидные концы. Такие укороченные в ширину простые пластинки называются полупластинками (см. рис. 342, *B*).

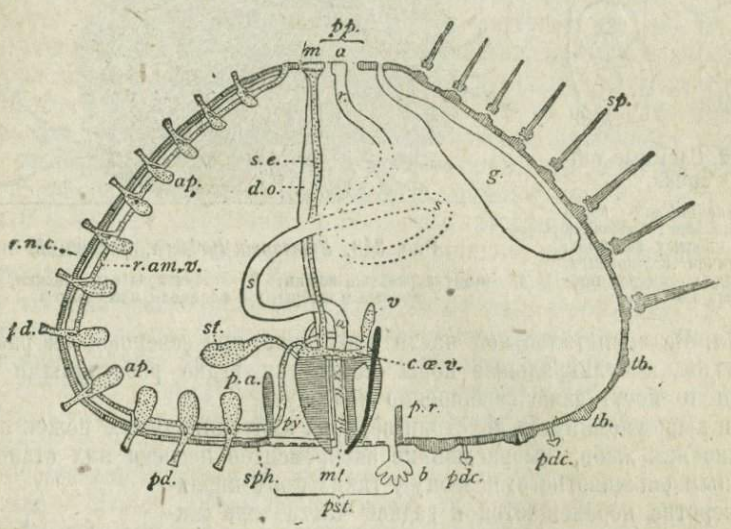



Рис. 341. Схематический вертикальный разрез морского ежа *(Echinus)*.

*a* — анус; *ap* — ампулы; *b* — жабры; *c. oe. v* — околопищеводное кольцо водоносной системы, *do* — спинной орган; *g* — гонада; *m* — мадрепорит; *mt* — рот; *nr* — нервное кольцо; *p. a, p. r* — отростки края *околоротового поля*; *pd* — ножки; *ph* — глотка; *pp* — околоанальное поле; *py* — пирамиды (секторы) жевательного аппарата; *s, r* — пищеварительный канал; *r, n, c* — нервный радиальный ствол; *s. e* — каменистый канал; *p* — шип; *th* — бугорок; *v* — Полиев пузырь на околопищеводном кольце. Слева сечение проходит по стенке раковины через амбулякральные таблички, справа — через интерамбулякральные.

Если поверхность раковины в направлении снизу вверх представляет более или менее равномерную кривизну, то амбулякральные ножки в разных частях одного и того же амбулякра находятся в сходных условиях действия; не то у новейших ежей, у которых раковина резко делится на верхнюю и нижнюю половины. При таком разделении амбулякральные ножки, расположенные *близ верхнего полюса* тела, не могут служить для движения животного и служат как жабры (рис. 343). В связи с этим возникают так называемое петалоидные амбулякры, названные так по сходству с венчиком цветка. Именно, в то время как обыкновенно ряды пор амбулякров идут равномерно и прямолинейно сверху донизу, в петалоидных амбулякрах обе поровые полоски каждого амбулякрального поля при макушке очень сближены между собою, затем расходятся и далее

при совершенном образовании петалоидов (см. рис. 356), снова сближаются еще на верхней поверхности раковины, сообщая таким образом здесь амбулякральному пространству форму лепестка. Петалоиды у некоторых родов совершенно замкнуты внизу, у других же обе ветви петалоида не соединяются, так что лепесток остается открытым. Во внепеталоидной части амбулякра, при совершенном развитии петалоидов, амбулякральные поры становятся редко рассеянными и неясными и могут даже совершенно исчезнуть.

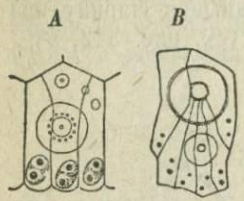



Рис. 342. Сложные таблички.

*A* — *Pseudodiadema hemisphaericum* (юра) образована из трех простых табличек; *B* — табличка *Echinometra*, состоящая из шести простых табличек

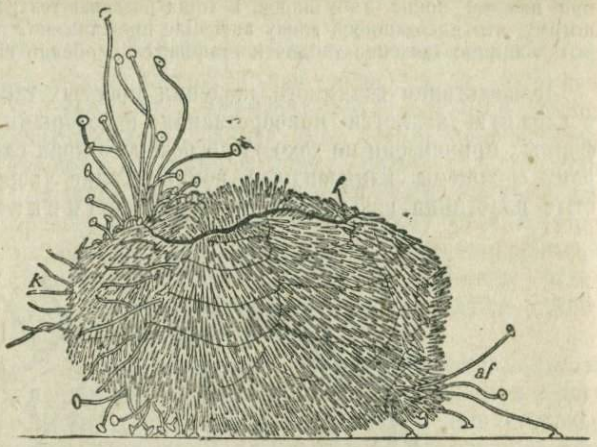



Рис. 343. *Brissopsis lyrifera*, ползущий.

*af* — амбулякральные ножки; *k* — амбулякральные ножки, превращенные в жабры; *f* — фасциоли или семиты.

При вышеупомянутом действии верхних амбулякральных ножек исключительно как жабр, выбрасывание экскрементов посреди них становится неудобным для животного; поэтому у таких форм анальное отверстие перемещается к задней части тела животного.

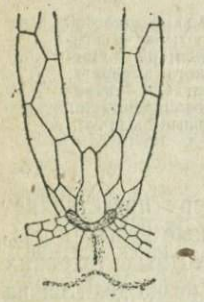


Рис. 344. Двугубый рот *Micraster coranguinum*.



Рис. 345. Вершинный щиток *Echinobrissus scutatus*. Увел.

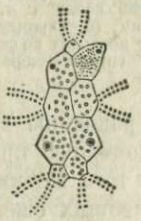


Рис. 346. Вершинный щиток *Echinocorys ovatus*.

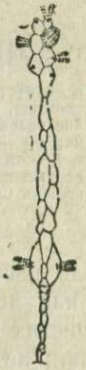


Рис. 347. Вершинный щиток *Collyrites elliptica*. Увел.

Это перемещение назад анального отверстия обыкновенно балансируется перемещением вперед ротового отверстия.

Анальное отверстие последовательно перемещается из вершинного положения на бок раковины, на границу боковой и нижней стороны, на

нижнюю сторону. Ротовое отверстие получает более ограниченное перемещение в пределах лишь нижней стороны, становясь из центрального эксцентричным. Таким образом еж лишается пятилучевой симметрии, приобретая двустороннюю. В этом отношении, коррелятивно с перемещением анального и ротового отверстий, возникает целый ряд изменений организации.

Рот становится сжатым, двугубым (рис. 344), с переднею и заднею губою. Первая помещается на краю впадины, отступая таким образом, впячиваясь внутрь тела; при задней губе поверхность раковины, наоборот, несколько выпячивается наружу так, что губа приобретает вид черпака; при движении животного по морскому дну вперед нижнею губою загребается ил и песок с заключенными в них мелкими животными, идущими в пищу ежу. Челюстной же аппарат атрофируется вследствие затруднительности работы челюстями при сжатом, двугубом рте. Образ жизни ежа в отношении питания изменяется. Передвижение анального отверстия происходит в интеррадиусе, обращенном назад при движении животного. Поэтому при выходе анального отверстия из вершинного щитка, генитальная табличка последнего, соответствующая названному интеррадиусу, сначала получает от анального отверстия выемку, становится вильчатой, а затем прорывается анальным отверстием при дальнейшем его движении и, будучи разрушена таким образом, атрофируется. У неправильных ежей, двусторонне-симметричных, вершинный щиток становится состоящим лишь из девяти табличек (рис. 345), причем иногда является вытянутым в направлении спереди назад, как у рода *Ananchytes* (рис. 346). У *Ananchytes* глазные и генитальные таблички становятся попарно соприкасающимися. Далее тот же процесс удлинения вершинного щитка спереди назад ведет к обособлению двух задних глазных табличек от остальных. Между теми и другими вдвигаются интеррадиальные таблички боковой поверхности раковины, напр. у *Collyrites* (рис. 347). Три передние амбулякра, обособленные таким образом от задних, получают название trivium, два задние — bivium. Обособление trivium от bivium, менее резкое чем у *Collyrites*, существует у всех двусторонне-симметричных ежей. У двусторонне-симметричных, сердцевидных ежей амбулякры помещаются в углублениях поверхности раковины. В этих углублениях у родителей помещаются, пока достаточно не вырастут, молодые ежи. Название иглокожих в наибольшей степени приложимо к ежам благодаря их наружному покрову из известковых игол. Этот покров иногда является тонким, состоя из тонких коротких щетинковидных иголочек (см. рис. 348), в других случаях иглы хотя коротки, но довольно толсты (см. рис. 351), наконец бывает покров из игол сравнительно малочисленных, но длинных, длина которых в несколько раз превышает поперечник тела. Все иглы на нижнем конце имеют утолщенную головку с углублением; этим углублением головка иглы сидит на бугорке поверхности раковины; за головкой следует сжатая часть иглы, шейка и затем тело иглы. Иглы служат для защиты животного от неприятелей, употребляются иногда и для ходьбы по морскому дну.

Бугорки поверхности раковины, к которым причленяются иглы, бывают мелкие и крупные. В амбулякрах последние бывают лишь при наличности сложных амбулякральных табличек.

Фасциолями, или семитами (fasciolae, semitae), называются

гладкие пространства поверхности раковины (рис. 343, *f*; 360), покрытые исключительно тонкими щетинками. Эти пространства обыкновенно имеют вид узких полосок с сомкнутыми концами. Фасциоли по положению их называются: перипетальная (околопеталоидная), анальная и пр.



*A* *B* *C*

Рис. 348. *Bothriocidaris pahleni*. Нижний силур. Неммис. Эстония.

*A* — сбоку (нат. вел.); *B* — вершинный щиток; *C* — рот с пятью челюстями (увел.).

Морские ежи, в отличие от морских лилий, представляют группу, усилившуюся в распространении к настоящему времени.

Морские ежи, разделяются на два отряда: правильных ежей (*Regularia*) и неправильных (*Irregularia*). Первые отличаются центральным положением рта и анального отверстия, пятилучевой симметрией и равномерным развитием амбулякров; неправильные ежи имеют по крайней мере эксцентрично расположенное анальное отверстие, а также двустороннюю симметрию с более или менее ясно выраженным обособлением bivium и trivium. *Regularia* являются древнейшей исходной для развития *Irregularia* группой, существовавшей с древнего палеозоя. *Irregularia* существуют с юры.

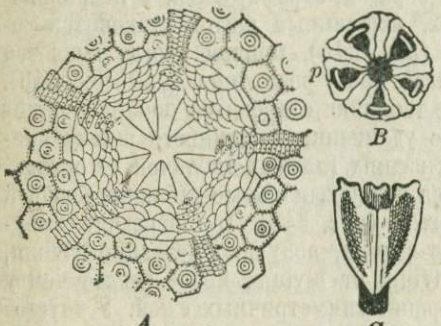



Рис. 349. *Archaeocidaris wortheni*. Нижнекаменноугольные отложения. С. — Луи. Миссури. США. *A* — околоротовая поверхность. Амбулякральные и интерамбулякральные таблички продолжаются на перистом, но неплотно, чешуевидно налегая. В центре видны раздвинувшиеся части челюстного аппарата. *B*, *C* — *Archaeocidaris rossica*. Верхнекаменноугольный известняк. Мячково. Московская область.

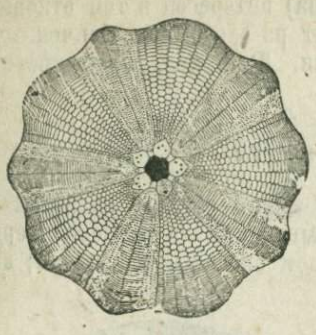
Челюстной аппарат: *B* и *C* — с аборальной стороны и сбоку; *p* — сектор с зубом; *r* — вводная часть.

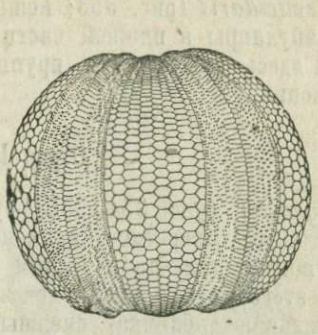
## Отряд I. *Regularia*

Палеозойские представители *Regularia* (regularis — правильный) существенно отличаются от позднейших, представляя число меридиональных рядов табличек или меньшее, или большее двадцати, тогда как послепалеозойские представители *Regularia* имеют 20 меридиональных рядов табличек, по два ряда в каждом радиусе и интеррадиусе.

*Bothriocidaris* (рис. 348). Небольшая шаровидная раковина. В каждом интерамбулякре лишь один ряд табличек, в амбулякре два ряда. Ни глазные, ни генитальные таблички не имеют пор (вопреки рис. 348). Иглы в амбулякрах, а иногда и в интерамбулякрах, мелкие. Нижний силур.

*Archaeocidaris* (рис. 349; archaios — древний, cidaris — тюрбан). Раковина обладает некоторой гибкостью вследствие несколько черепитчатого налегания одних табличек на другие. В интерамбулякрах 4 меридиональ-




ных ряда табличек. В амбулякрах по два ряда. Длинные веретенообразные иглы усажены спирально расположенными шипами. Каменноугольные, пермские отложения.

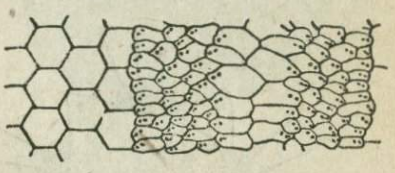



Рис. 350. *Melonites multipora*. Каменноугольные отложения. Сев. Америка.

*A* — со стороны анального полюса; *B* — сбоку (в половину нат. вел.); *C* — часть амбулякрального поля (увел.)

*Melonites* (рис. 350; melon—дыня). Раковина весьма значительных размеров, сферическая, с меридиональными складками. Амбулякры широкие, вогнутые с обоих боков срединного ребра, с 6—16 рядами табличек; средние ряды наиболее широкие. Интерамбулякры с 4—11 рядами табличек. Бугорки очень мелкие, многочисленные, иглы маленькие. Каменноугольные отложения Европы и Сев. Америки.

*Cidaris* (рис. 351, 352), также как и все последующие описываемые ежи, имеет по два ряда табличек в каждом амбулякре и интерамбулякре.



Рис. 351. *Cidaris coronata*. Сбоку, с сохранившимися частью иглами. Верхняя юра. Вюртемберг. Германия. $^3/_4$.

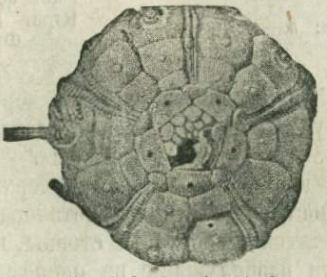


Рис. 352. *Cidaris subvesiculosa*. Со стороны верхнего полюса. Верхнемеловые отложения. Англия. $^1/_2$.

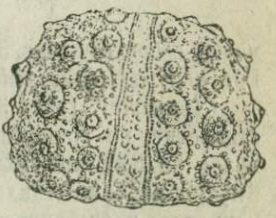


Рис. 353. *Hemicidaris crenularis*. Юра. Шатель. Сензуар. Франция.

Раковина сфероидальная. Амбулякры волнистые или почти прямые. Интерамбулякры украшены двумя рядами больших бугорков, на которых сидят крупные иглы. Последние бывают весьма разнообразной формы — цилиндрические, шестовидные, веретенообразные, призматические и т. д. и

усажены шипами или зернышками, которые располагаются на них продольными рядами. Один из самых примитивных родов, живущих в настоящее время. С триаса.

*Hemicidaris* (рис. 353; hemi — половина) интересен в том отношении, что амбулякры в нижней части их состоят из сложных табличек, в то же время с тем здесь развиваются крупные бугорки. Юра, мел, нижнетретичные отложения.

## Отряд II. *Irregularia*

*Pygaster* (рис. 354, 355; pyge — зад, aster — звезда) является ежом с анальным отверстием, наименее всего вышедшим из пределов вершинного щитка, так что передним своим концом оно касается щитка; вследствие этого, хотя в щитке исчезла задняя генитальная табличка, смежные с нею глазные еще не пришли в соприкосновение

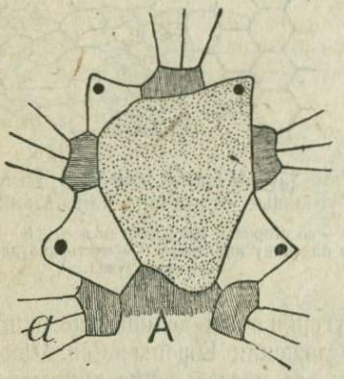



Рис. 354. Вершинный щиток *Pygaster*.

A — анальное отверстие; a — амбулякры.

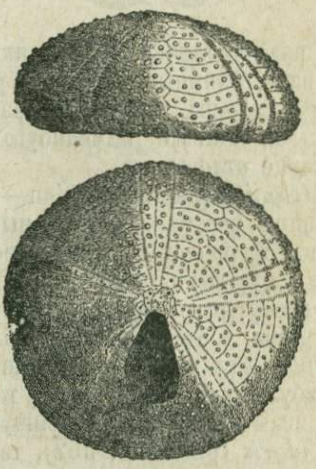


Рис. 355. *Pygaster umbrella*. Юра. Шатильон на Сене. Франция. Нат. вел.

между собою (см. рис. 354). Раковина сжата в вертикальном направлении. Рот центральный. Амбулякры простые, апеталоидные. Юра, мел.

*Clypeaster* (рис. 356; clypeus — щит, aster — звезда) имеет анальное отверстие на границе верхней и нижней поверхности раковины или на краю нижней поверхности. Амбулякры петалоидные. Рот центральный. Внутри раковины находятся известковые столбы, протягивающиеся от дна к кровле, в особенности изобилующие на периферии. Образованием столбов увеличивается прочность раковины, ослабленная приплощенностью тела ежа, отклонением его раковины от куполообразной формы. Сохранение прочности для этого ежа существенно при жизни его в прибрежной полосе. Третичные отложения — ныне.

*Echinoconus* (рис. 357). Коническая раковина с апеталоидными амбулякрами. Центральное ротовое отверстие, анальное — на границе нижней и верхней поверхности раковины. Рудиментарные auriculae. Челюсти отсутствуют. Мел.

Далее следуют ежи, утратившие челюстной аппарат.

Род *Echinocorys* (рис. 358) имеет высокую раковину, в плане овального очертания, ротовое (эксцентричное) и анальное отверстия на ниж-

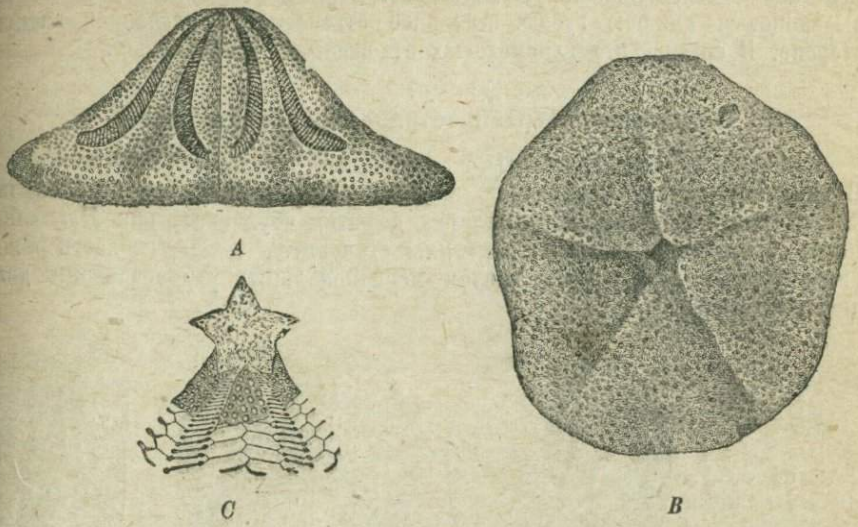



Рис. 356. *Clypeaster aegiptiacus.* Плиоцен. Каир. Египет.
*A* — сбоку; *B* — снизу; *C* — вершинный щиток (увел.)

ней стороне. Перистом двугубый, овальный, ширина более длины. Вершинный щиток (см. рис. 346) вытянут в длину. Верхнемеловые отложения.

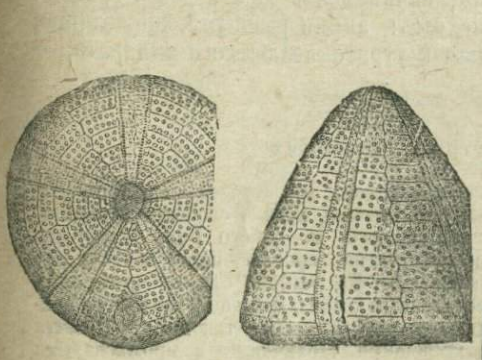


Рис. 357. *Echinoconus albogalerus.* Белый мел. Англия. Нат. вел.

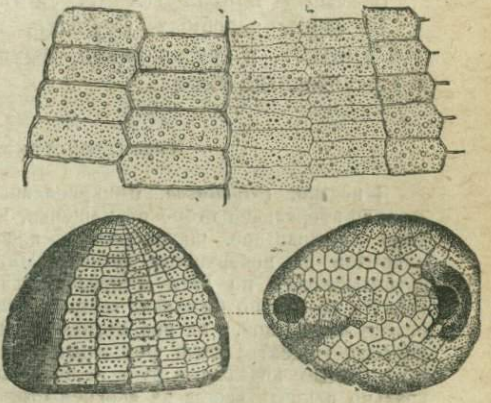


Рис. 358. *Echinocorys ovatus.* Белый мел. Вестфалия. Германия. Сверху увеличено.

*Toxaster* (рис. 359; τοξον — лук для стрельбы) принадлежит уже к древнейшим сердцевидным ежам. Передний амбулякр расположен в широ-

кой бороздке. Fasciolae отсутствуют. Перистом поперечный, почти круглый или пятиугольный. Нижний и средний мел.

*Micraster* (рис. 360). Имеет все амбулякры в бороздках (передний непеталоидный), субанальную фасциолю. Перистом явственно двугубый с выдающеюся нижнею губою. Анальное отверстие на усеченной задней стороне. В средне- и верхнемеловых отложениях, в третичных.

## Геологическое распространение морских ежей

Ископаемые ежи известны с силурийской системы (*Bothriocidaris*). В каменноугольных отложениях и девоне встречаются ежи с большим числом рядов табличек в амбулякрах и интерамбулякрах, как *Melonites*. Когда со временем таблички раковины становятся толще, гибкость раковины утрачивается, ежи с числом меридиональных рядов большим двадцати исчезают.

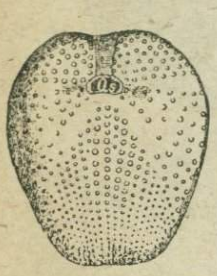
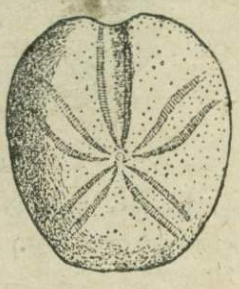


Рис. 359. *Toxaster complanatus*. Неоком. Оксер. Франция. $^3/_1$.



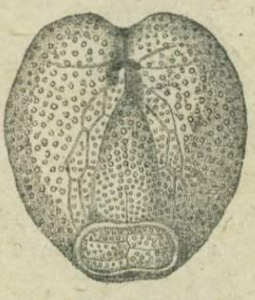


Рис. 360. *Micraster corangunum*. Сенон. Франция. $^3/_4$.



В мезозое появляются *Irregularia*, начинаясь в юре родом *Pygaster*. От форм, подобных *Pygaster*, исходят: линия развития, приводящая к *Clypeaster*, и другая линия, ведущая к утрате челюстного аппарата, — к сердцевидным ежам.

### Характеристика групп иглокожих

I подтип. *Pelmatozoa*. Прикрепленные к морскому дну стеблем, или непосредственно аборальной стороной чашечки, или неподвижно, хотя и свободно лежащие. Тело мешковидное, шарообразное, или сплющенное от одного бока к другому, покрытое на поверхности известковыми табличками, проявляющими наклонность группироваться по пяти в горизонтальные венцы. На ротовой стороне пища приводится ко рту по большею частью разветвленным амбулякральным желобкам действием находящихся на них мерцательных ресничек. Желобки, так же как и почти постоянно центральный рот защищены кроющими табличками и продолжаются в членистые подвижные ручные придатки. Заднепроходное отверстие интерамбулякрально и почти всегда на верхней стороне. Кембрий — ныне.

1 класс: *Crinoidea*, морские лилии. Редко бесстебельчаты и свободно двигаются. Чашечка со стороны, противоположной рту, и на боках представляет наружный скелет из горизонтальных венцов табличек, по пяти (или в кратном от пяти), а на ротовой стороне (крышечка чашечки) реже представляет пентамерность и пятикратность в расположении табличек, чем неправильное расположение. На периферии крышки отходят от чашечки пять обыкновенно разветвленных рук, часто снабженных pinnulae. Кембрий — ныне.

1 отряд: *Larviformia*. Большею частью маленькие формы с круглым стеблем, чашечка представляет по одному венцу *B*, *R* и *O*. Руки простые, большею частью неразветвленные, редко двурядночленистые. Силур — пермь.

2 отряд: *Fistulata*. Чашечка часто с *IB* и постоянно с *IRA*, крышечка из тонких табличек со значительным анальным хоботком. Руки большею частью разветвленные, часто двурядночленистые. Силур — пермь.

3 отряд: *Articulata*. Нередко бесстебельчатые, большею частью с толстыми табличками чашечки. *IB* большею частью в редукции. *IR* редко встречаются; крышечка чашечки, покрытая тонкими табличками или кожистая, заключающая в себе основания рук. Руки почти постоянно разветвленные, очень редко двурядночленистые. Руки с pinnulae. Триас — ныне.

4 отряд: *Camerata*. Часто большой величины, постоянно стебельчатые. Большей частью с многочисленными *IR*. Крышечка прочно сложенная табличками. Нижняя часть разветвленных, большею частью двурядночленистых рук неподвижна, будучи заключена в стенку чашечки. Силур — пермь.

2 класс: *Cystoidea*. Большею частью короткостебельчаты. Чашечка со всех сторон прочно образована табличками, имея их в пятикратном числе и группировке строго радиальной и интеррадиальной, или в неправильном расположении и в изменчиво большом количестве; чашечка пронизана порами; руки короткие, не ветвятся, не имеют pinnulae, находятся или непосредственно около рта, или при удлиненных амбулякральных желобках, в числе от двух до пяти идущих от рта по поверхности тела. Кембрий — девон.

1 отряд: *Rhombifera*. С поровыми ромбами. Силур, девон.

2 отряд: *Diploporita*. С двойными порами. Кембрий, девон.

3 класс: *Blastoidea*. Чашечка правильно пятилучевая; основание из трех табличек; затем следуют пять радиальных со значительными, а иногда и очень большими выемками для амбулякральных полей и с гидроспирами, возникшими из ромбовых пор цистоидей, наверху еще пять околоротовых табличек. Многочисленные ручные придатки без pinnulae. Анальное отверстие поблизости от ротового. Силур — пермь.

4 класс: *Edrioasteroidea*. Бесстебельчатые, часто свободно лежащие или прирастающие поверхностью тела, шаровидного, мешкообразного или дискообразного; амбулякральные желобки не ветвящиеся и без ручных придатков. Кембрий — нижний карбон.

5 класс: *Carpoidea*. Лежащие на дне с телом сжатым с двух сторон и покрытым различными одна от другой табличками. Кембрий, силур.

II подтип. *Eleutherozoa*. Неприкрепленные, свободно двигающиеся иглокожие.

1 класс: *Asterozoa*. Тело из центрального диска и пяти лучей. Рот и пять амбулякральных бороздок, от него отходящих, на нижней, брюшной стороне тела. Постоянно имеется особенный внутренний ротовой скелет и пять радиальных двойных рядов табличек ambulacralia и adambulacralia. Обитатели морского дна. Средний кембрий — ныне.

1 подкласс: *Asteroidea*, морские звезды. Кружок переходит в нередко обособленные, иногда очень короткие лучи. Амбулякральные бороздки на них открыты и в них находятся амбулякральные ножки. Кембрий — ныне.

2 подкласс: *Ophiuridea*, змеехвостки. С цилиндрическими лучами, резко обособленными от диска. Внутри их имеются только ambulacralia, слитые в ряд ручных позвонков, и амбулякральная бороздка закрыта кожею. Вместо ножек имеются щупальцы. Нет анального отверстия. Силур — ныне.

2 класс: *Echinoidea*, морские ежи. Шаровидные, конические, дискообразные или сердцевидные с плотным панцырем из табличек (изредка черепитчато налегающих), расположенных в пятикратном числе меридиональными рядами. От рта, расположенного на брюшной стороне, идут пять амбулякральных полей (снабженных двойными порами) к верхнему полюсу, где находится вершинный щиток из особенных табличек. Заднепроходное отверстие находится в нем или в заднем междуамбулякре. Амбулякральные ножки частью нередко превращены в органы дыхания. Силур — ныне. Свободные обитатели морского дна.

1 отряд: *Regularia*, правильные ежи; шаровидны, рот и анальное отверстие на противоположных полюсах; развит челюстной аппарат. Силур — ныне.

2 отряд: *Irregularia*, неправильные ежи. Различной формы; заднепроходное отверстие в заднем интеррадиусе, рот большею частью без челюстного аппарата, иногда впереди, таким образом с ясной двусторонней симметрией. Амбулякральные поля часто петалоидные или углубленные. Триас — ныне.

3 класс: *Holothurioidea*. Морские кубышки. Червеобразные свободные обитатели морского дна, большею частью лишь с рассеянными маленькими кожными скелетными тельцами. Рот на переднем конце. Изредка пелагические формы. Кембрий — ныне.

# IX тип. Мягкотелые. Mollusca

К моллюскам принадлежат такие животные, как улитки, двустворчатые пластинчатожаберные, головоногие (осьминоги). Это несегментированные животные с головой, обыкновенно хорошо развитой, мускулистой ногой на брюшной стороне и внутренностным мешком на спинной стороне, с мягкой кожей, выделяющей на спинной стороне раковину, главнейше состоящую из углекислого натрия. Нога служит для ползания, плавания, зарывания и т. д.

Самые древние мягкотелые, подобно более примитивным из ныне живущих, являются животными с двусторонней симметрией, без первичной продольной сегментировки.

В развитии всей организации мягкотелых определяющим моментом явилась концентрация, стяжение кожномускульного мешка [1] на брюшной стороне тела, где затем развился особый мускулистый орган передвижения, служащий для ползания, плавания, зарывания и т. п., — нога. Вследствие возникновения ноги стала невозможною членистость тела, как она выражена у *Arthropoda* и *Annelida*, со всеми ее последствиями, как то: расчлененными кожным скелетом, членистыми придатками туловища, сегментальными органами и т. п.; кроме того мягкая, богатая слизеотделительными железами и во многих местах богатая ресничками кожа могла выделить защищающую тело раковину только со спинной стороны.

Затем нарастающий край раковины оттянул от тела кожную складку (мантия или епанча), огибающую спину.

В этом типичном наружном строении мягкотелых у различных групп произошли во многих случаях изменения, так что не только утратился первоначальный червеобразный вид тела, но у значительной части мягкотелых развилась и асимметрия всего организма.

При всех изменениях организма моллюски все-таки представляют известные общие особенности внутренней организации, которые свидетельствуют о тесном родстве этих животных между собою, как бы ни разнились они по наружному виду.

Раковина состоит в основе своей из рогового или хитиноподобного вещества, конхиолина, отделяемого кожей спины и позднее проникнутого минеральными солями, главным образом углекислым кальцием (повидимому арагонитом). Типично раковина состоит из следующих слоев: 1) рогового наружного слоя, который вообще тоньше остальных слоев, 2) срединного слоя, состоящего из тонких известковых призм, расположенных под углом к поверхности слоя (призматический или фарфоровидный слой), 3) внутреннего перламутрового слоя из пластинок, параллельных поверхности слоя.

Роговой и призматический слои раковины наращиваются утолщенным краем мантии, так что при этом возрастает поверхность раковины; перла-

[1] Т. е. кожи с подлежащим, прилегающим к ней мускульным слоем.

мутровый слой, напротив, отлагается всею поверхностью мантии, так что от него по преимуществу увеличивается толщина раковины.

Пищеварительный канал нормально разделяется на три отдела: передний — ротовую полость и пищевод, средний — желудок, задний — кишку.

В ротовой полости у большинства мягкотелых находятся двоякого рода роговые образования: челюсти и radula. Челюсти бывают обыкновенно парными: боковыми (у большинства *Gastropoda*) или спинною и брюшною (у *Cephalopoda*).

Радула представляет хитиновый покров языка, покрыта хитиновыми же зубчиками различной формы, расположенными симметрично продольными и поперечными рядами. Радула служит для измельчения пищи, существует как у наиболее примитивных, так и у обладающих усложненной организацией мягкотелых, и отсутствует, очевидно будучи утрачена, у представителей наиболее специализированных типов, например у пластинчатожаберных, пища которых не требует измельчения, причем у них отсутствует обособленная ротовая полость. В ротовую полость открываются слюнные железы, в средний отдел пищеварительного канала доставляет свои выделения пищеварительная железа — «печень».

Общая полость тела мягкотелых сильно сокращена, редуцирована по своим размерам, разделяется на отделы: околосердечный, половой, содержащий половые железы, и почечный. Эти отделы иногда соединены между собою, что представляет более примитивное состояние. Почки — в виде парных трубочек.

В связи с ограниченными размерами цёлома пространство между внутренностями в значительной степени заполнено соединительной тканью, в которой остаются промежутки, служащие путями кровообращения. Из них кровь собирается поблизости от жабер в настоящие сосуды, имеющие свои собственные стенки, — жаберные артерии, несущие кровь к жабрам (реже легким), и затем из жабер кровь поступает в непарное или парные (соответственно числу жабер) предсердия, а из них в единственный желудочек сердца.

Нервная система мягкотелых в простейшей форме (*Amphineura*) подобна нервной системе некоторых червей, состоя из головного мозга (окологлоточное кольцо), двух брюшных и двух боковых стволов с многочисленными поперечными перемычками; у остальных моллюсков брюшные стволы редуцируются, так что остается на них всего лишь одна пара узлов (ножные), а на боковых стволах возникают три пары нервных узлов.

Кроме слабо развитых органов чувств, находящихся в коже (осязания — обыкновенно в щупальцах, вкуса и обоняния), моллюски имеют статоцисты, расположенные на ноге, и пару глаз с сетчатой оболочкой, выстилающей кубкообразную поверхность, полость которой или остается открытой, или замкнута и заполнена светопреломляющим стекловидным телом.

Моллюски размножаются исключительно половым путем, раздельнополы или гермафродитны. В своем развитии проходят стадию личинки, которая сходна с личинкой червей по присутствию предротового реснитчатого кольца; при дальнейшем развитии это кольцо большею частью превращается в лопастной орган (velum), служащий для плавания животного.

Моллюски являются животными по преимуществу водными, но даже члены одного и того же класса ведут самый различный образ жизни.

Большинство живет в море, немногие в пресной воде, один порядок гастропод и еще немногие отдельные их представители приспособлены к наземному образу жизни. Моллюски представлены во всех трех больших группах водных организмов, именно: в бентосе, состоящем из ползающих или прикрепленных животных, приспособленных к жизни на дне моря; нектоне, состоящем из активно плавающих животных; планктоне, содержащем животных, плавающих пассивно по течению.

Первая группа заключает моллюсков прибрежных и моллюсков больших глубин, дающих также представителей нектона. Другие две группы состоят из пелагических моллюсков; ныне живущие цефалоподы принадлежат почти исключительно к нектону, тогда как свободно плавающие гастроподы и личинки различных групп моллюсков принадлежат к планктону.

Современные моллюски распределены по всей поверхности земли и под всеми широтами. Наземные найдены на высочайших горах, пелагические не только распространены по поверхности моря, но могут нисходить до глубины в 750 *м*, не достигая дна морского. Бентонические гастроподы были находимы на глубине в 4 500 *м*.

Обыкновенно моллюски — животные, живущие свободно, и плавают, зарываются в почву или сверлят твердые предметы, в которых помещаются, но некоторые являются прикрепленными в зрелом состоянии, именно некоторые гастроподы и пластинчатожаберные.

Современная прибрежная (литторальная) фауна моллюсков разделяется, в зависимости от климата, на три области: северную и южную полярные области и тропическую.

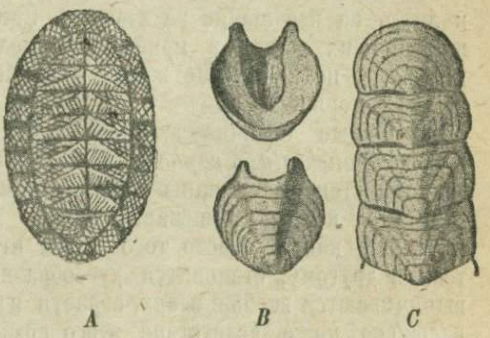
Фауна больших глубин, или абиссальная, не распределяется в отдельные области, и некоторые из ее видов обладают универсальным распространением как в северной, так и в южной части одного и того же океана или в нескольких различных океанах.

Пелагическая фауна состоит из видов, весьма широко распространяющихся, но все-таки распределяющихся в две полярные и одну тропическую области. Лишь небольшое число групп моллюсков покинуло море, перейдя к пресноводному образу жизни, именно некоторые пластинчатожаберные и гастроподы. Наземный образ жизни ведут лишь некоторые гастроподы, главным образом легочные.

Морские группы проникли в пресные воды особенно в странах с теплым климатом и чаще всего там, где море является опресненным.

Хотя неизвестно, как в точности выглядели ближайшие предки известных нам моллюсков, мы можем делать правдоподобные догадки об их строении. Они имели особенности, указанные в первых строках данной здесь характеристики, и были двусторонне-симметричны, подобно нижеописываемым червеобразным моллюскам (*Amphineura*); возможно, что они не имели сплошной раковины, но лишь многочисленные известковистые спикули в мантии или роговую раковину. От этой прародительской группы в различных направлениях вышли современные классы мягкотелых: *Amphineura*, менее всего отличающиеся от общего корня, но уже с раковиной из восьми отдельных частей (рис. 361), дающих впечатление наружной сегментации. Брюхоногие, *Gastropoda* (улитки), характеризуются разрастанием внутренностного мешка в спинную сторону и неравномерным его ростом с различных сторон, так что он свернут в спираль,

покрытую цельной, не разделенной на части раковиной. Такой рост получился вследствие сохранившегося у брюхоногих, так же как у *Amphineura*, первоначального способа передвижения ползанием, при котором внутренностный мешок свешивался на бок. В классе пластинчатожаберных (*Lamellibranchiata*) тело сплющено от одного бока к другому и покрыто двумя створками, расположенными по бокам и соединяющимися подвижно на спинной стороне; жабры внутри сильно увеличенной мантийной полости покрыты колеблющимися ресничками, создающими направленные токи воды; жабры служат не только для дыхания, но развились и в могучие органы автоматического собирания пищи, и в связи с пассивным питанием голова редуцирована с утратой органов чувств и жевания (глаз, щупалец, радулы). Нога утратила приспособленность к ползанию, служит для вбуравливания в ил и для передвижения животного выдвигается наружу между створок. У головоногих (*Cephalopoda*), хотя внутренностный мешок опережает в своем развитии остальное тело, подобно тому как у брюхоногих, он свернут в плоскую, а не в винтовую, как у последних, спираль, так что не происходит его скручивание, с которым у гастропод связано недоразвитие некоторых внутренних органов и даже совершенное их уничтожение, а кроме того изменение первоначального положения одних органов по отношению к другим. Древнейшие, примитивные формы в этой группе имели наружную раковину, разделенную поперечными перегородками на камеры, из которых лишь последняя, позднейшая по времени образования, открывалась наружу и содержала в себе тело животного, а задние камеры были наполнены воздухом. Это имело большое значение в развитии группы, так как вследствие уменьшения удельного веса животного у него облегчился переход к движению активным плаванием, а в связи с быстротою передвижения получили сильное развитие органы зрения, головной мозг и щупальцы, служащие для схватывания добычи.



*A* *B* *C*

Рис. 361. *A* — *Chiton squamosus* (ныне живущий) *B*, *C* — *Chiton priscus*. Каменноугольные отложения. Бельгия.

Обособление классов моллюсков произошло вероятно еще в докембрии.

## Класс I. Червеобразные моллюски. Amphineura

Двусторонне-симметричные моллюски с удлиненным червеобразным телом. Главные представители *Amphineura*, *Chitonidae* (см. рис. 361), животные с широким, сжатым дорзо-вентрально телом, с приплющенной подошвообразной ногой на брюшной стороне и умеренно выпуклой спинной стороной. Спинная сторона одета мантией и покрыта раковиной,

состоящей из 8 пластинок, поперечно вытянутых и соединенных между собою подвижно, с черепичатым налеганием каждой пластинки на переднюю часть пластинки, позади лежащей. Таким образом части раковины соединены между собою подвижно, что дает возможность животному свертываться с загибанием переднего и заднего концов на брюшную сторону.

Двусторонняя симметрия существует не только во внешнем виде животного, но и во внутреннем его строении. Рот и анальное отверстие находятся на противоположных концах тела. Голова слабо обособлена, в ротовой полости есть радула, но нет челюстей. Симметрично с обоих боков тела, в желобке между ногой и мантией, расположены многочисленные жабры. Вдоль тела тянутся четыре нервных ствола. Обособления нервных узлов нет. Гонада (половая железа) одна, обособлена так, что открывается своими выводными отверстиями прямо наружу. Парным жабрам соответствуют парные предсердия. Силур — ныне.

*Chitonidae* — морские животные, передвигающиеся ползанием, медленно и лишь на небольшие расстояния. Они обыкновенно травоядны, и большинство их живет в прибрежной полосе, присасываясь подошвой ноги к скалам, но некоторые живут и на больших глубинах. Распространены во всех морях.

Основные отличия всех остальных классов моллюсков (*Gastropoda*, *Lamellibranchiata*, *Scaphopoda* и *Cephalopoda*) от *Amphineura* в значительной степени вызваны сокращением брюшной стороны тела животного так, что концы пищеварительного канала становятся сближенными, а самый канал, вместо того чтобы итти прямолинейно от одного конца тела к другому, становится дугообразно изогнутым вверх. Внутренности выпячиваются вообще вверх, образуя внутренностный мешок; как изложено ниже, вследствие этого возникают отклонения в организации от двусторонней симметрии.

У всех этих моллюсков развивается между мантией и телом особая мантийная полость, содержащая жабры. Нервная система представляет обособленные нервные узлы.

## Класс II. Брюхоногие. Gastropoda

Асимметричные моллюски с более или менее ясно обособленной голов ой, на которой находятся щупальцы, глаза и radula; с хорошо обособленной ползательной или плавательной ногой, с мантийной полостью, находящейся на спине и открывающейся наперед. Все мягкое тело заключено в раковину, не представляющую частей, обособленных совершенно, имеющую вид конуса, свернутого спирально или не свернутого. Признак, которым брюхоногие уже внешне отличаются от всех остальных моллюсков, это — асимметрия их организации, обусловленная определенным поворотом задней части тела по отношению к передней.

Асимметрия возникает прежде всего на формах, которые отличаются уже от *Amhineura* с их червеобразно вытянутым телом, — развитием внутренностного мешка; эти формы обладают, вместо первоначально задней жаберной полости (с анальным отверстием, устьями почек и гонад, жабрами), полостью, расположенною под отвисающим назад

(при движении животного вперед) внутренностным мешком, как это видно на личинках гастропод (рис. 362, *I*). Такое брюшное положение жаберной полости с вышеперечисленными расположенными в ней органами не наносит ущерба действию их лишь у животных плавающих, у которых тело находится в воде во взвешенном состоянии, так что внутренностный мешок не производит давления на жаберную полость. Таковы плавающие личинки гастропод и цефалоподы. У животных, ползающих на ноге, каковы все типичные гастроподы, внутренностный мешок давит сверху на мантийную полость с заключенными в ней органами, делая невозможным или затруднительным их действие (см. рис. 362, *I*); этого давления при ползании не будет лишь в том случае, если внутренностный мешок при движении будет наклонен не назад, а вбок. Последнее происходит вследствие асимметричного роста, при котором внутренностный мешок так поворачивается, что примыкающая к нему мантийная

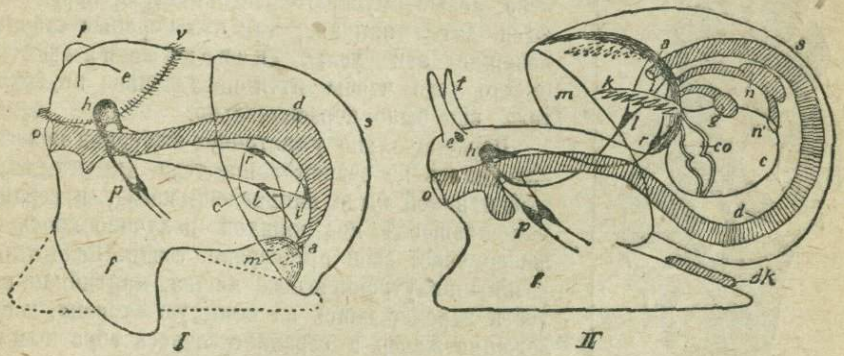


Рис. 362. Две стадии зародыша лужанки *(Paludina vivipara)*.

*a* — анальное отверстие; *c* — околосердечная сумка *(целом)*; *co* — предсердие, *d* — кишка; *dk* — крышечка; *e* — глаз; *f* — нога (в *I* показано пунктиром расположение ноги зрелого индивидуума, чтобы выяснить ее несовместимость с брюшным положением мантийной полости *m*); *g* — гонада; *h* — мозг; *i* — висцеральный узел; *k* — первоначально правая жабра (в *II* вторая жабра и в *I* обе жабры дополнены пунктиром); *l* — левый париетальный узел; *m* — мантийная полость; *n* — почка; *n'* — отверстие почечного канала; *o* — рот; *p* — ножной узел; *r* — правый париетальный узел; *s* — внутренностный мешок, покрытый мантией и раковиной; *t* — щупальце; *v* — velum.

полость отворачивается от брюшной стороны вбок и в сторону спины, устьем своим наперед, совершенно освобождаясь этим от давления внутренностного мешка (см. рис. 362, *II*).

Вращение может быть или направо [1] (у большинства гастропод; см. рис. 362, *II*), или налево (у меньшинства гастропод). Это вращение и возникающая вследствие него асимметрия многих внутренних органов были у древнейших гастропод необходимым последствием усвоения передвижения ползанием.

К этому присоединилось дальнейшее изменение первоначально симметричной организации. Растущий внутренностный мешок мог уже у симметричных предков гастропод удлиняться не только в прямом направлении, но также спирально свертываться в срединной плоскости вверх и вперед, на спинную сторону (эктогастрически), не нарушая двусторонней симметрии, как это бывает в особенности у головоногих.

[1] От наблюдателя, если стать лицом к головной части тела улитки.

У гастропод же, при асимметричном строении их мягкого тела, и раковина получает асимметричный вид конической спирали (рис. 363), которая представляет то преимущество, что при одинаковой длине является более компактною, чем спираль плоская.

Действие поворота задней части тела на организацию проявляется в органах кровообращения и дыхания, на нервной системе и почках. Головной мозг и близлежащие ножные нервные узлы не подвержены действию поворота тела вследствие своего расположения напереди, но поворот тела действует на задние нервные узлы, изменяя их положение.




Рис. 363. Продольный разрез *Triton*. Верхняя часть раковины многократно обособлялась перегородками.

*a*—макушка; *su*—шов; *S*—спираль; *L* — наружная губа апертуры; *ac* — передний канал; *pc*— задний канал.

Именно так называемые париетальные нервные узлы и лежащие под кишкой висцеральные (внутренностные) узлы перемещаются с поворотом задней части тела, правые поднимаются вверх и перемещаются над кишкой налево, левые опускаются под кишку и перемещаются затем направо, так что нервные стволы, несущие эти узлы, перекрещиваются, вместо того чтобы итти параллельно по бокам тела, как было первоначально.

Первоначально у гастропод жаберная полость находилась на заднем конце тела, так что пара жабер в ней была направлена назад, и сердце, помещавшееся под кишкой, получало кровь из жабер через свои предсердия сзади. Вследствие развития внутренностного мешка, мантийная полость переместилась на спинную сторону, и положение жабер и сердца сделалось обратным — жабры напереди, сердце позади; таким образом возникли переднежаберные (*Prosobranchiata*) гастроподы.

Но жабры и сердце не просто принимают обратное положение.

То обстоятельство, что животное стало носить спирально свернутую коническую раковину на одном боку, чаще всего на правом, повлияло на органы, расположенные на этом боку; эти органы от давления раковины испытывают затруднение в своем развитии и развиваются слабее таких же органов левого бока или совершенно атрофируются. Та жабра и то предсердие, которые должны были бы лежать на правом боку, теперь не развиваются, так что различают более примитивных прозобранхиат с двумя жабрами и двумя предсердиями (*Diotocardia*) и производных от них с одною жаброю и одним предсердием (*Monotocardia*).

Подобно жабрам, на правой стороне стесняется развитие почки, так что у *Monotocardia* одна почка.

Раковина бывает двух типов: симметричная и спиральная. Первая бывает блюдцеобразная или низкоконическая и встречается у немногих сравнительно гастропод. Спиральная раковина состоит из свернутой в спираль конической трубки. В исключительных случаях спиральная раковина бывает неправильно свернутою (у *Vermetus*) или дискоидальной, свер-

нутой в плоскую спираль (например *Bellerophon*). Обыкновенно раковина представляет коническую винтовую спираль.

*Держа раковину вертикально, так чтобы макушка была наверху*, а устье, или апертура, внизу и обращено к наблюдателю, называют раковину завитой направо, когда устье ее приходится с правого боку, и завитой налево, когда оно на левом боку.

Спирально свернутая раковина состоит из завитков, или оборотов; линия, разграничивающая на раковине смежные завитки, называется шовною (*su*, см. рис. 363). Все обороты раковины, за исключением *последнего, образуют вместе спираль раковины (S). Нижняя часть* последнего завитка представляет основание раковины. Спираль представляет различие у различных видов и родов; иногда она образована значительным числом оборотов, иногда небольшим, и может быть длинна, коротка или сжата. В соответствии с этим изменяется вершинный угол спирали, т. е. угол между линиями, проведенными от макушки к основанию раковины по противоположным сторонам наружной поверхности оборотов (угол между образующими конуса спирали, лежащими в одной плоскости, проходящей через ось конуса). Часто внутренние части оборотов соприкасаются, сливаясь между собою в ось раковины, идущую от макушки к середине основания раковины (см. рис. 363) и известную под названием столбика (columella). В других случаях внутренние части не сливаются, и вместо столбика получается трубчатое пространство, суживающееся в поперечнике от основания раковины кверху; это пространство называется пупком (umbilicus). Отверстие пупка иногда является отчасти заполненным отложением вещества раковины, образующим мозолистость (callus). Животное прикреплено к столбичной части раковины посредством мускула, сокращение которого втягивает тело животного в раковину; когда же животное не втянуто, раковина вмещает в себе лишь внутренностный мешок.

Обыкновенно полость раковины гастропод непрерывно тянется от макушки до устья, но в некоторых случаях в более старых частях раковины образуются поперечные перегородки, совершенно обособляющие пространство позади них от пространства, впереди них лежащего (см. рис. 363). *Форма апертуры значительно изменяется в различных* родах и имеет большое значение в классификации; апертура по форме может быть круглою, овальною, продолговатою и т. д. Устьевой край раковины состоит из наружной губы (*L*) и лежащей в околостолбичной части внутренней губы.

При ползании гастропод раковина помещается на спинной поверхности тела, с макушкой, обращенной назад и вверх, и с апертурой вниз; вследствие этого дальнейшая от макушки часть апертуры будет передней, а ближайшая к макушке задней. Иногда, как у *Natica*, край апертуры непрерывен и тогда называется цельным, или голостомным; в других случаях передний край выемчат, или выемчатость переходит в удлиненный раструб (*ac*), в котором помещается приводящий воду в жаберную полость трубчатый сифон; такие формы называются сифоностомными; иногда имеется также другой канал на заднем краю апертуры с помещающимся в нем выводящим или анальным сифоном.

Наружная губа может быть тонкою и острою или утолщенною. Вну-

тренняя губа бывает образована или стенкой предпоследнего оборота раковины, или налегающим на него мозолистым утолщением.

Наружные украшения обыкновенно состоят или из врезанных на поверхности раковины бороздок, или из ребрышек, складок, бугорков, шипов и т. п. Различают продольные или спиральные украшения, идущие параллельно швам, и поперечные, направленные более или менее поперечно по направлению к швам.

Многие гастроподы имеют крышечку, закрывающую устье раковины, когда животное скрыто в ней. Эта крышечка прикреплена к задней части ноги, бывает известковая или роговая и нарастает или концентрически круговыми линиями, или спирально.

Все гастроподы, снабженные жабрами, являются животными водными. Есть пресноводные и наземные с легочною полостью, приспособленною для воздушного дыхания. Большею частью гастроподы — обитатели мелководья, прибрежной полосы моря; распространены преимущественно до глубины в 100 *м*.

Большая часть гастропод питается растениями; но некоторые плотоядны. Есть и хищники (*Natica*, *Buccinum*, *Murex*), которые пробуравливают посредством radula раковины других моллюсков и поедают их мягкое тело.

## Подкласс I. **Prosobranchiata** [1]

Роды *Prosobranchiata* описаны ниже, начиная с принадлежащих к группе *Diotocardia*, как наиболее примитивных, сохранивших еще все парные органы в полном числе.

*Pleurotomaria* (pleura — бок, tome — разрез) проходит через все геологические периоды, из которых известны ископаемые фауны, т. е. от кембрия доныне. Коническая, умеренно высокая раковина (рис. 364) представляет на наружной губе вырезку (синус) с параллельными между собою и со швом краями. Эта выемка при росте раковины зарастает в более старых частях ее, простираясь всегда лишь на небольшое сравнительно протяжение назад от апертуры [2]. Заросшая синусовая выемка является в виде полоски на боках завитков, отграниченной от остальной поверхности раковины по крайней мере потому, что синусовая полоска пред-

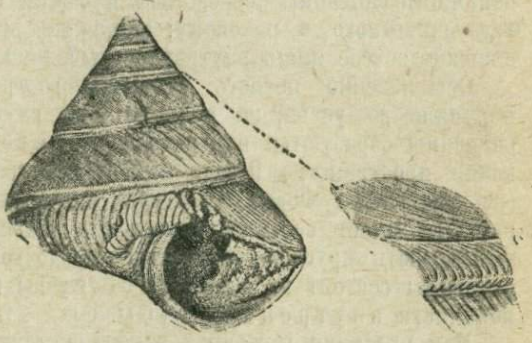


Рис. 364. *Pleurotomaria elliptica*. Нижний силур. Справа часть синусовой полоски, увеличенная.

[1] Proso — впереди, branchia — жабры.

[2] Синусовая выемка соответствует разрезу мантийного края, а этот разрез по своему положению соответствует оконечности кишки и дает возможность более скорого удаления экскрементов и воды из жаберной полости.

ставляет на своей поверхности лишь линии нарастания, дугообразные и обращенные выпуклостью дуги назад, к вершине раковины.

Форма раковины весьма разнообразна, с боками завитков круглыми (см. рис. 364) или угловатыми вследствие присутствия продольных киле-



Рис. 365. *Pleurotomaria buchi*. Юра. Макарьев на р. Унже. Ивановская область.

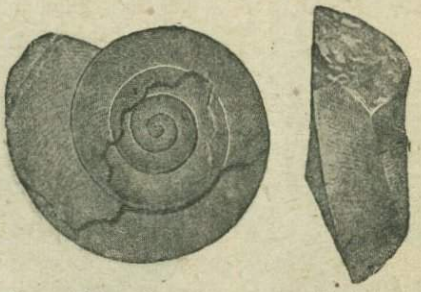
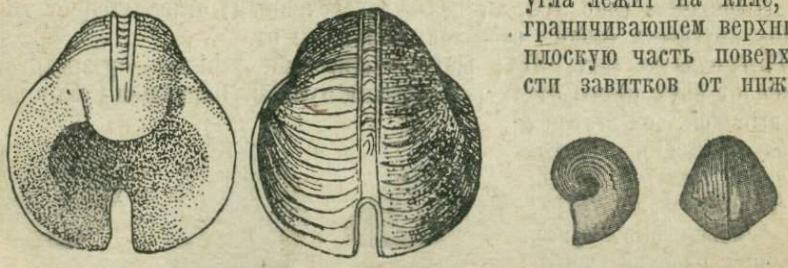


Рис. 366. *Rhaphistoma qualteriatum*. Нижний силур. Таллин. Эстония.

ватостей (рис. 365), гладкими или покрытыми спиральными и поперечными ребрышками или рядами бугорков, раковина с пупком или без него, с оборотами в разной степени объемлющими, так что выделяют значительное число подродов, проходящих иногда через несколько геологических систем. В настоящее время представители *Pleurotomaria* редки, в фаунах палеозоя и мезозоя многочисленны и разнообразны.

*Murchisonia* (по имени ученого, Мурчисона) отличается от *Pleurotomaria* своею удлиненною башенковою раковиною. Кембрий — триас.

У *Rhaphistoma* (рис. 366) синус не является закругленным на конце своем, обращенном назад, но угловатым, причем вершина этого острого угла лежит на киле, отграничивающем верхнюю, плоскую часть поверхности завитков от нижней



*A* *B*

Рис. 367. *A* — *Bellerophon bicarenus*. Каменноугольные отложения. Бельгия. *B* — *Bellerophon (Euphemus) urii*. Каменноугольные отложения. Эдинбург.

округленной. Раковина с пупком, с низкою спиралью. Кембрий — силур.

*Bellerophon* (рис. 367; мифологическое название) имеет вполне симметричную завитую в плоскую спираль раковину с синусовыми выемкой и полоской, находящимися в области плоскости симметрии раковины. Поперечная или кроме того и продольная скульптура. Силур — пермь.

Возможно, что *Bellerophon* сохраняет симметрию благодаря передвижению плаванием, а не ползанием.

*Fissuridea* (fissus — отверстие) имеет коническую колпачковидную раковину с отверстием на вершине конуса (рис. 368). Карбон — ныне.

Коническая колпачковидная форма раковины возникает у представителей различных групп гастропод как приспособление при жизни в полосе прибоя, дающее возможность раковине примыкать, присасываться к поверхности скал. Индивидуальное развитие ныне живущих *Fissuridea* представляет в первых стадиях раковину спирально свернутую, слабо асимметричную, с синусом на наружной губе наподобие раковины *Bellerophon*. Затем при росте раковины синус превращается в отверстие, сначала лежащее на боку раковины а затем на ее вершине.



Рис. 368. *Fissuridea italica*. Миоцен. Грунд. Около Вены. Австрия.



Рис. 369. *Euomphalus catillus*. Каменноугольные отложения. Кильдар. Ирландия.



Рис. 370. *Straparollus dionysii*. Нижнекаменноугольные отложения. Визе. Бельгия.

*Euomphalus* (рис. 369; eu — широкий; omphalus — пупок) представляет раковину с широким пупком, с низкою, иногда почти плоскою или даже углубленною спиралью, обороты продольно-килеватые или иногда усажены буграми. Наружная губа выемчатая на уровне верхнего киля. Силур — триас.

*Straparollus* (рис. 370; strabos — завороченный) отличается от *Euomphalus* круглыми боками оборотов. Силур — юра.

*Platyschisma* (рис. 371; platys — широкий, schisma — разрез) отличается от двух предыдущих родов узким пупком. Наружная губа с широкой выемкой, чем этот род приближается к *Pleurotomaria*. Силур — пермь.



Рис. 371. *Platyschisma uchtensis*. Средний девон. Р. Ухта.



Рис. 372. *Haliotis volhynica*. Миоцен. Венский бассейн. Австрия.

*Haliotis* (рис. 372; hals — море, otis — ухо). Раковина плоская, ушкообразная, с весьма значительным расширенным последним оборотом и устьем, с рядом отверстий на наружном левом краю; отверстия эти соответствуют синусовой вырезке *Pleurotomaria* и, подобно этой вырезке, впоследствии зарастают в верхней части раковины. Верхний мел — ныне.

*Turbo* (рис. 373, 374; turbo — вершина). Раковина конусовидная или волчкообразная; бока оборотов округленные и устье почти круглое. Украшения в виде бугорков и ребрышек, имеется известковая спирально нарастающая крышечка. Силур — ныне, типичные формы с мела.

*Trochus* (рис. 375; trochus — колесо) отличается приплющенными бокамл и основанием, с угловатым перегибом между ними; в связи с этим апертура имеет угловатое очертание. Роговая концентрически нарастающая крышечка. Силур — ныне.

*Patella* (рис. 376; patella — чашка) по форме раковины сходна с *Fissuridea*, отличается лишь отсутствием отверстия. Кембрий — ныне.



А В

Рис. 372. *Turbo chersonensis*. Третичные отложения. Сарматский ярус. Д. Анновка на Ингуле. Около Кирова. УССР.



Рис. 374. *Turbo puschi*. Юра. Оренбургский край.



Рис. 375. *Trochus corderianus*. Миоцен. Кишинев. Бессарабия.

Отличается от *Diotocardia*, имея лишь одно предсердие и одну жабру. Примыкает к *Diotocardia* и отличается от *Monotocardia* по наличию двух почек.

Древнейшие представители *Monotocardia* вероятно обособляются в палеозое от *Trochidae*.

К таковым принадлежит вероятно род *Naticopsis* (рис. 377; nato — плавать). Спираль короткая, слабо выдающаяся над значительным последним оборотом. Раковина гладкая или с линиями нарастания, утолщающимися в ребрышки в верхней части оборотов у шва, или с бороздками расположенными подобно ребрышкам. Внутренняя губа с утолщениями наверху и с продольными ребрышками. Девон — триас.



Рис. 376. *Patella rugosa*. Юра. Франция.

*Platyceras* (рис. 378; platys — широкий, keras — рог) представляет раковину, по форме напоминающую головной колпак, образованную главным образом последним оборотом; макушка еще довольно развита, представляя несколько оборотов спирали, тогда как она редуцирована у послепалеозойских форм, принадлежащих к роду *Capulus*. *Platyceras* встречается от кембрия до триаса. *Capulus* — триас — ныне. Формы мало передвигающиеся, почти всю жизнь остающиеся на одном месте; так *Platyceras* живет на морских лилиях, вероятно питаясь их экскрементами и прикрепляясь над их анальным отверстием, или на камнях, причем устье раковины принимает неправильную форму в зависимости от субстрата.

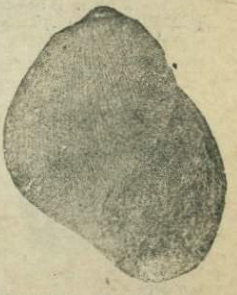


Рис. 377. *Naticopsis carbonarius*. Нижнекаменноугольные отложения. Из окрестностей Скопина. Московская область.

*Natica* (рис. 379) имеет раковину шаровидную или полушаровидную, обыкновенно гладкую, без пупка или с пупком, иногда прикрытым отчасти

мозолистым утолщением. Роговая или известковая крышечка. Триас — ныне.

*Paludina* (рис. 380; paludis — болото). Коническая или башенковая раковина; обороты выпуклые, гладкие, бугорчатые, или с продольными ребрами. Без пупка или с узким пупком. Роговая крышечка с концентрическими линиями нарастания и эксцентрическою начальною частью. Апертура ограничена непрерывным краем вследствие отложения известкового вещества на внутренней губе. Эпидермический слой раковины толстый, как это вообще часто бывает у пресноводных. Живет в пресной или слабо соленой воде. Юра — ныне.



*A* *B*

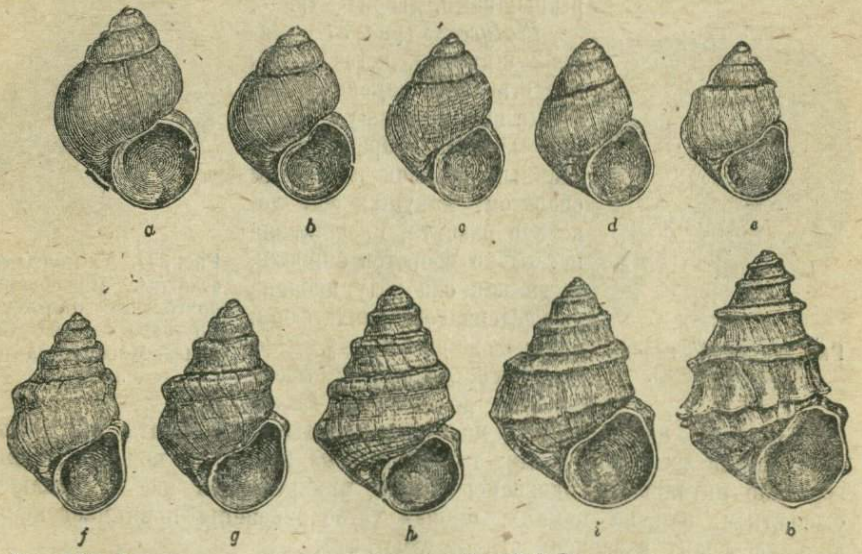
Рис. 378. *A* — *Platyceras neritoides* Phill. Каменноугольная эпоха. Визэ. Бельгия. *B* — *Platyceras parasiticus*, сидящий в анальном интеррадиусе лилии *Cromyocrinus simplex*. Из подмосковных среднекаменноугольных отложений.



*a* *b*

Рис. 379. *Natica millepunctata*. Плиоцен. Монте Марио. Около Рима. Италия.
*a* — раковина; *b* — крышечка.

Из верхнетретичных отложений юго-восточной Европы Неймайром описаны знаменитые ряды палюдин, постепенно изменяющихся от нижних горизонтов к высшим. Развитие начинается от гладких форм и приводит к килеватым; происходило оно в морях внутренних, опресненных, находящихся в слабом сообщении с океаном. При таких условиях эмиграции были затруднительны; предки и потомки находятся в одном местонахождении



*a* *b* *c* *d* *e*

*f* *g* *h* *i* *k*

Рис. 380. Ряд форм постепенно изменяющейся *Paludina* из нижнеплиоценовых отложений Славонии.
*a* — *Paludina neumayri* из самых нижних слоев; *k* — *Paludina hoernesi* из самых верхних слоев; *b* — *i* — промежуточные формы из промежуточных слоев.

*Turritella* (рис. 381, 382; turritella — башенка). Раковина высокая, башенковая. Устье круглое или четырехугольное, цельное. Наружная губа тонкая. Раковина покрыта продольными спиральными ребрышками. Юра (?) — ныне.

*Vermetus* (рис. 383; vermis — червь). Раковина прирастающая, развернутая трубчатая, с макушечной частью все-таки спирально свернутой, снабженной поперечными перегородками. Напоминает *Serpula*, а иногда *Spirorbis* из червей. Триас — ныне.

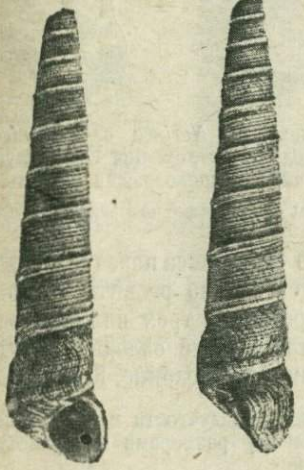


Рис. 381. *Turritella carinifera*. Эоцен. Франция. $^2/_1$



Рис. 382 *Turritella atamanica*. Миоцен. Окрестности Новочеркасска.



Рис. 383. *Vermetus intortus*. Плиоцен. Флоренция. Италия.

Некоторые раковины сломаны так, что видно внутреннее строение.

*Loxonema* (рис. 384; loxos — косой; nema — нить). Раковина башенковая; обороты выпуклые с S-образно изогнутыми линиями нарастания. Высота устья раковины более ширины. Силур — юра.

*Zygopleura* (рис. 385; zygon — иго, pleura — бок). Отличается от предыдущего рода поперечными ребрышками, образующимися по линиям нарастания. Девон — нижнемеловые отложения.



Рис. 384. *Loxonema sinuosum*. Верхн. силур.



Рис. 385. *Zygopleura hybrida*. Триас.



Рис. 386. *Cerithium margaritaceum*. Олигоцен. Гессен-Дармштадт. Германия.



Рис. 387. *Cerithium serratum*. Эоцен. Франция.

*Promathildia* отличается от предыдущей распадением поперечных ребрышек на бугорки, а иногда еще и развитием спиральных ребрышек. Пермь — юра.

Через посредство *Promathildia* и некоторых других родов на границе палеозоя из голостомных *Monotocardia* выходят сифоностомные, простейшим представителем которых является род *Cerithium* (рис. 386, 387), представляющий башенковую раковину с коротким сифонным каналом напереди устья. Соединение поперечной скульптуры с продольною. Юра — ныне.



Рис. 388. *Nerinea eichwaldi*. Верхняя юра. Каменка на р. Донце. УССР.

К *Cerithium* примыкает своеобразный род *Nerinea* (рис. 388, 389). При той же общей форме раковины, как у *Cerithium*, и нередко S-образных линиях нарастания, как бывает у всего комплекса перечисленных родов, начиная с *Loxonema*, *Nerinea* отличается сильно развитыми продольными килями, находящимися внутри оборотов на трех или на всех четырех сторонах поперечного сечения оборотов. Такие складки иногда бывают и у представителей рода *Cerithium*, но лишь на столбике. Юра—мел.





Рис. 389. *Nerinea astrakhanica*. Меловые отложения. Оз. Баскунчак. Нижневолжская область.

Вид сбоку и разрез по вертикальной оси.

Складчатость внутри раковины является следствием складчатости мантии, а последняя складчатость — следствием несоответствия между размерами поверхности мантии и поперечником полости оборотов, который непропорционально мал, почему мантия может прилегать к внутренней поверхности оборотов, лишь образовав складки.



Рис. 390. *Aporrhais pespelicani*. Миоцен. Сарматский ярус. Вишневец. Польша.

*Aporrhais* (рис. 390) отличается спиралью, несколько укороченною сравнительно с ближайшими предыдущими родами, апертурой, представляющей два канала — передний и задний, и пальцевидные отростки на наружной губе. Юра — ныне.



Рис. 391. *Strombus coronatus*. Миоцен. Венский бассейн. Австрия.

*Strombus* (рис. 391; strombos — сосновая шишка) имеет короткую спираль с весьма значительным последним оборотом. Узкая, длинная апертура, с коротким согнутым каналом напереди. Наружная губа крыловидно расширенная, напереди с выемкой. Третичные отложения — ныне.

*Cypraea* (рис. 392) представляет крайне укороченную спираль, в зрелом возрасте объемлемую более или менее совершенно весьма большим последним оборотом. Длинное щелевидное устье на обоих концах с коротким каналом. Губы зазубрены с внутренней стороны. Мел — ныне.

*Buccinum* (рис. 393; римская военная труба). Раковина вздутая, брюшистая; спираль сравнительно короткая. Обороты гладкие или с ребрами поперечными. Апертура широкая с коротким, но широким и согнутым каналом, наружная губа тонкая, внутренняя губа мозолиста и со складкой. Третичные отложения — ныне.

*Tretospira* (рис. 394) с короткою спиралью и весьма значительным последним оборотом. Линии нарастания представляют в верхней



Рис. 392. *Cypraea subexcisa*. Олигоцен. Вейнгейм, Гессен-Дармштадт. Германия.



Рис. 393. *Buccinum baccatum*. Сарматский ярус. Таганрог.



Рис. 394. *Tretospira dives-ouralica*. Пермские отложения. Поволжье.

части завитков синусовый выгиб назад. Канал короткий. Поверхность покрыта спиральными ребрышками или бороздками. Наклонность к периодическому возникновению утолщений вдоль линий нарастания. Пермь — юра.

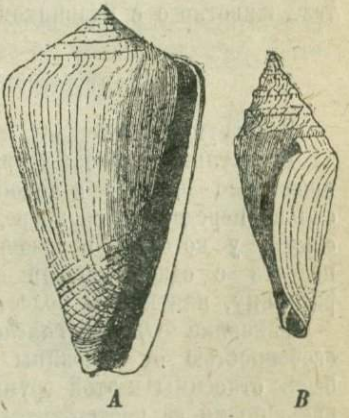
*Fusus* (рис. 395; fusus — веретено). Веретенообразная раковина с длинною спиралью и длинным прямым сифонным каналом. Апертура овальная, наружная губа острая, внутренняя — гладкая. Верхняя юра — ныне.



Рис. 395. *Fusus longirostris*. Миоцен. Баден. Около Вены. Австрия.



Рис. 396. *Pleurotoma asperulata*. Миоцен. Венгрия.



A B

Рис. 397. *A* — *Conus ponderosus*. Миоцен. Венгрия. *B* — *Conus parisiensis*. Эоцен. Франция.

*Pleurotoma* (рис. 396; pleura — бок, tome — разрез). Веретенообразная раковина с прямым сифонным каналом имеет на наружной губе под швом довольно глубокую сифонную выемку. Мел — ныне.

*Conus* (рис. 397) отличается от предыдущего рода весьма укороченною спиралью. Апертура длинная, узкая, с параллельными краями, с сифонной выемкой на переднем конце. Наружная губа острая. Внутренний

слой раковины впоследствии утончается (рассасываясь) до предпоследнего оборота включительно. Мел — ныне.

От *Monotocardia* отделяют как равноценный им подотряд *Heteropoda*, киленогих, отличающихся, впрочем, только ногой, большею частью превращенной в вертикальный плавник, на котором еще сохраняется рудимент ползательной ноги. Раковина иногда отсутствует, а если имеется, то симметрична, тонка и легка. Особенности раковины и ноги возникают

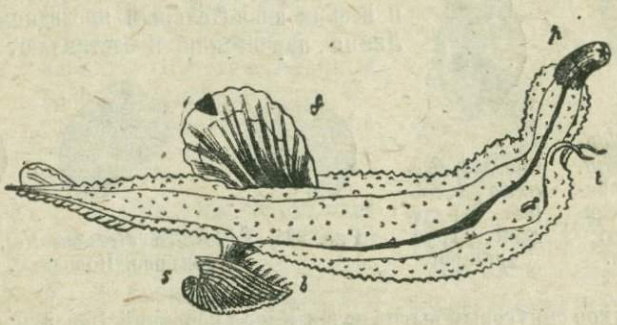



Рис. 398. *Carinaria* (ныне живущая).

*p* — хоботок; *t* — щупальце; *f* — нога; *d* — рудимент ползательной ноги; *b* — жабры; *s* — раковина; животное изображено в нормальном положении в состоянии плавания на поверхности моря.

как приспособление к пелагическому образу жизни, который ведут киленогие, передвигающиеся плаванием (рис. 398), причем брюшная сторона тела животного с плавником обращена кверху, а раковина вниз.

## Подкласс II. **Opisthobranchiata**[1]

Эта группа совмещает гастропод весьма различных анатомически.

Есть типы, у которых вращение внутренностного мешка (см. рис. 362) произошло еще не в такой сильной степени, чтобы мантийная полость сильно передвинулась вперед, и есть другие, производные от *Prosobranchiata*, у которых произошло обратное вращение, так что мантийная полость с одной жаброй очутилась назади сердца. Многие утратили раковину, мантийную полость, жабры.

Раковина *Opisthobranchiata* не отличается никакою существенною особенностью от раковины *Prosobranchiata*. Ископаемые формы могут быть относимы к этой группе, лишь исходя от родового сходства с современными ее представителями. Животные морские. Девон — ныне.

*Actaeonella* (рис. 399 — 400; от мифологического имени). Толстостенная раковина, вздутая, гладкая. Обороты объемлющи так, что спираль коротка или даже углублена. Столбик напереди утолщенный, с тремя острыми складками. В средне- и верхнемеловых отложениях.

Возможно, что к *Opisthobranchiata* принадлежит род *Nerinea*.

Крылоногие, *Pteropoda*, находятся в таком же отношении к *Opisthobranchiata* как *Heteropoda* к *Prosobranchiata*, представляя группу, отличительные особенности которой обязаны своим возникновением приспо-

[1] Opisthen — сзади, branchia — жабры.

соблению к пелагическому образу жизни. Нога их превращена в две крыловидных плавательных лопасти (рис. 401); тело вытянуто или свернуто в спираль, иногда покрыто прозрачной тонкой раковиной, но чаще голое. Животные малых размеров, живущие массами в открытом море на некоторой глубине и только на ночь поднимающиеся к его поверхности. Раковинки их часто скопляются в огромном количестве на морском дне, образуя известковистый птероподовый ил.

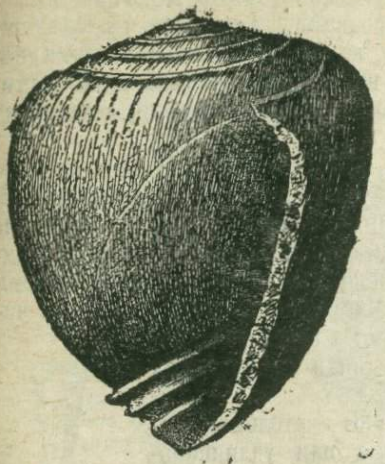


Рис. 399. *Actaeonella gigantea.* Турон. Австрия.



Рис. 400. *Actaeonella caucasica.* Мел. Закавказье.



Рис. 401. *Styliola recta* (ныне живущая).

Ископаемые крылоногие известны из верхнемеловых и третичных отложений; в палеозое есть ископаемые, скорее всего принадлежащие к птероподам, хотя большею частью и отличающиеся необычно большими для последних размерами.





Рис. 402. *Conularia cancellata.* Верхний силур. Хотин. р. Днестр. Бессарабия. Справа — часть поверхности в увеличенном виде.



Рис. 403. *Conularia quadrisulcata.* Верхнекаменноугольные отложения. Шотландия.



Рис. 404. *Tentaculites ornatus.* Верхний силур. Англия.

В палеозое и позже встречаются крылоногие еще со спирально свернутой раковиной, как например, низкоконическая раковинка *Spirialis* (третичные отложения).

*Conularia* (рис. 402, 403). Раковина тонкостенная, прямая, пирамидальная, с квадратным или ромбическим поперечным сечением, пристренная или усеченная на заднем конце. В молодости прирастает, позже —

свободная. Каждая из поперечно-струйчатых или ребристых боковых поверхностей разделена вдоль пополам наружной бороздкой, соответствующей внутреннему ребру. Задняя часть раковины разделена поперечными перегородками. Апертура сужена четырьмя треугольными или языкообразными лопастями переднего края, загнутыми к продольной оси раковины. Достигает длины в 20 *см*. Часто в силуре и девоне, доходит до нижнеюрских отложений.



Рис. 405. *Tentaculites acuarius*. Нижний девон. Покровское. Восточный склон Урала. Уральская область $^{10}/_{1}$.

*Tentaculites* (рис. 404, 405; tentaculum — щупальце, lithos — камень). Раковина толстостенная, удлиненно-коническая с круглым поперечным сечением, на заднем конце приостренная или оканчивающаяся шарообразным расширением. Поверхность украшена выдающимися поперечными параллельными кольцами. Макушечная часть раковины часто разделена поперечными перегородками. Иногда наполняет целые слои в силурийских и девонских отложениях.

*Styliolina* (рис. 406; stylos — столбик). Раковина маленькая, игловидная или удлиненно-коническая, прямая или слегка согнутая, с неравномерным углом возрастания. Поперечное сечение круглое. Задний конец раковины тупо-округленный или снабженный шаровидным раздутием первичной раковины. Поверхность гладкая или покрыта продольными струйками. Верхний силур — девон.



Рис. 406. *Styliolina nucleata*. Девон. Покровское Восточный склон Урала. Уральская область.

*Styliolina* интересна в том отношении, что является одним из палеозойских родов, наиболее определенно относимых к *Pteropoda* на основании сходства с ныне живущими представителями этой группы. Именно *Styliolina* весьма сходна с ныне живущею *Styliola*; последняя отличается главным образом отсутствием вздутой первичной раковины и продольных струек.

## Подкласс III. Легочные. **Pulmonata**

Повидимому под этим названием группируются формы различного происхождения, но приспособившиеся к более или менее одинаковому образу жизни.

Мантийная полость видоизменена так, что представляет легкое. Жабер нет. Дыхание производится посредством сплетения кровеносных сосудов, находящегося на внутренней поверхности легкого. Главным образом наземные и пресноводные формы. Анатомически имеют некоторые общие с *Opisthobranchiata* особенности, например, не перекрещивающиеся нервные стволы, но вообще вероятно обособлялись в различные периоды от разных групп морских брюхоногих. Дышат воздухом, и поэтому водные формы должны периодически подниматься на поверхность воды для возобновления запаса воздуха. Древнейшие *Pulmonata* изредка встречаются в девоне и каменноугольной системе, немногочисленные в юре и мелу, чаще встре-

чаются в третичных отложениях и достигают максимума распространения в настоящее время в пресной воде.

*Limnaeus* (рис. 407; limus — ил) имеет острую, умеренно высокую спираль. Апертура широкая, овальная; наружный край острый. Верхняя юра — ныне.

*Hercynella* (рис. 408; от географического названия) является нижнепалеозойским представителем *Pulmonata*, притом из живущих в прибрежной полосе моря или в солоноватых лишь водах эстуариев. Раковина подобная тому, что у *Patella*, отличается складкой,



Рис. 407. *Limnaeus pachygaster*. Миоцен. Ульм. Вюртемберг. Германия.



Рис. 408. *Hercynella bohemica*. Девон. Лошков. Чехо-Словакия.



Рис. 409. *Helix brocchii*. Плиоцен. Италия.

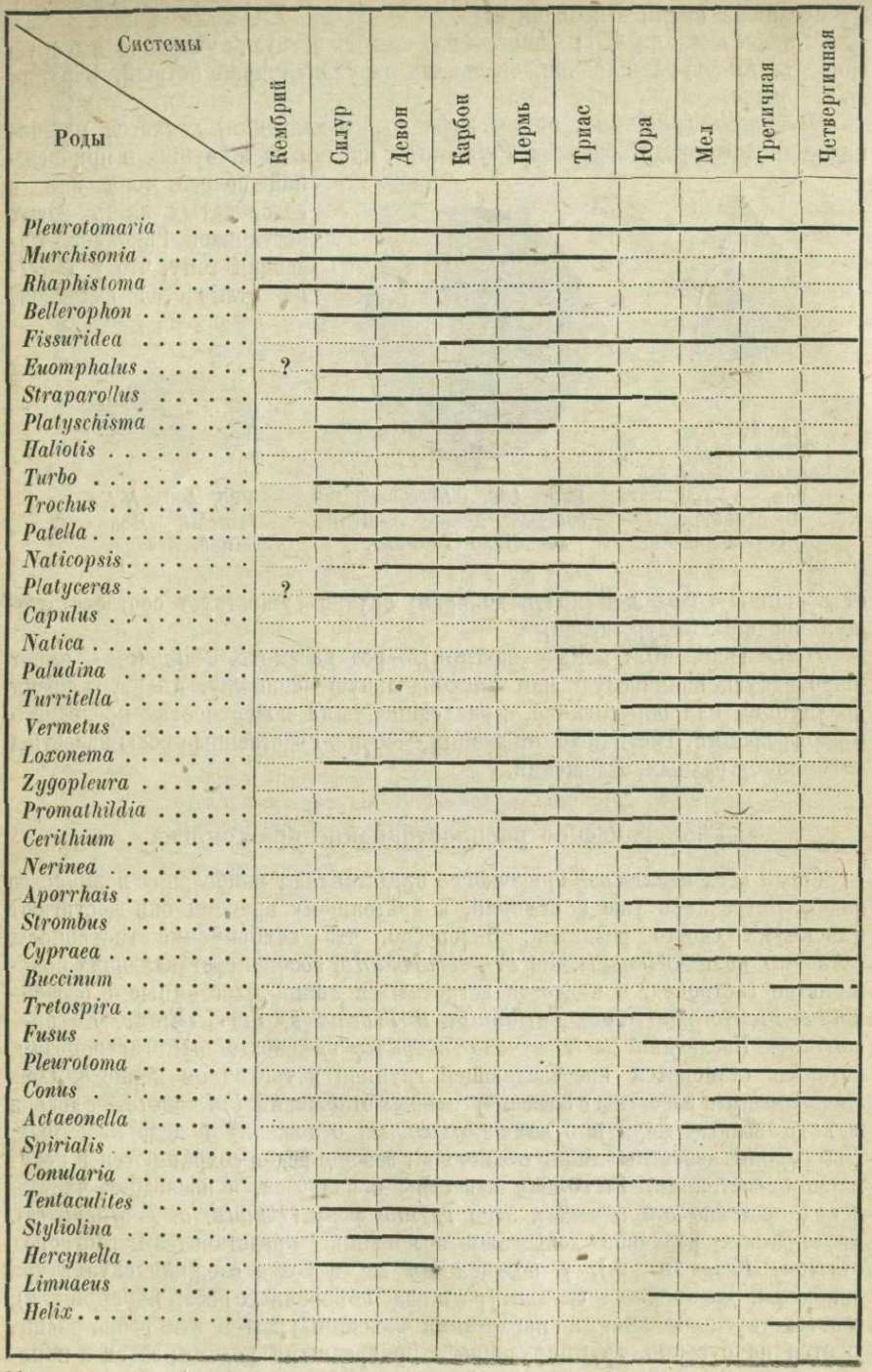
от вершины доходящей почти до края; внутри существует соответствующая впадина. Силур, девон.

*Helix* (рис. 409; helix — завиток) — род наземных *Pulmonata*, имеет шаровидную, коническую или дискоидальную раковину. Апертура косая полулунная или округленная, с разъединенными поверхностью последнего оборота краями. Третичные отложения — ныне. Родственные роды известны с каменноугольных отложений.

## Геологическое распространение брюхоногих

Среди всех моллюсков брюхоногие представляют наибольшее количество видов. Встречаясь уже в кембрии, к настоящему времени они достигают максимума своего развития. Интересно, что кембрийские гастроподы зачастую колпачковидны. Из *Prosobranchiata*, вообще составляющих большинство гастропод, в палеозое встречаются лишь голостомные, в особенности *Pleurotomariidae*, *Turbinidae* и *Trochidae*, *Turritellidae*, *Loxonematidae*. Последние дают начало в триасе сифоностомным гастроподам, которые становятся преобладающей группой в третичном периоде. *Opisthobranchiata* известны с каменноугольных отложений. *Pulmonata* — с девона в виде водных форм и с каменноугольных отложений в виде наземных. *Heteropoda* известны лишь с миоцена; вообще редко сохраняются в ископаемом состоянии. *Pteropoda* известны с палеозоя, в последнем частью в виде условно относимых к этой группе форм (*Conularia*, *Tentaculites*). Крупнейших размеров достигают позднейшие представители гастропод (*Triton*, *Fusus* и др.), у позднейших же и более сложная скульптура раковины. Древнейшая скульптура в виде поперечных ребер (*Zygopleura*), соответствующих линиям нарастания раковины; затем эти ребра распадаются на бугорки, группирующиеся поперечными рядами; затем к попе-

## Геологическое распространение брюхоногих



речной скульптуре присоединяется и продольная (*Promathildia*). Изредка продольная скульптура, хотя и слабо выраженная, бывает первичною уже у некоторых палеозойских гастропод.

# Класс III. Головоногие. Cephalopoda

Головоногие имеют целый ряд особенностей организации, общих им с брюхоногими, а именно: обособленную от туловища голову, сходно устроенный внутренностный мешок, нераздельную раковину и т. д. При всем том головоногие резко отличаются от брюхоногих вполне двусторонней симметрией своего строения и расположением мантийной полости на брюшной стороне тела животного (рис. 410). Такое положение мантийной полости у головоногих возможно благодаря тому, что головоногие — животные водные и притом передвигающиеся главным образом плаванием, в отличие от ползающих брюхоногих.

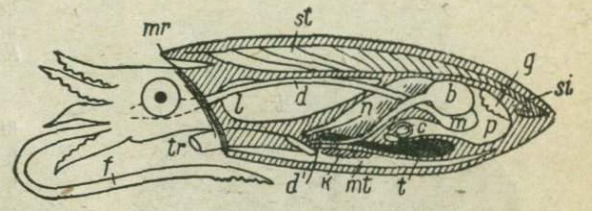



Рис. 410. Боковой вид головоногого каракатицы, *Sepia* с нанесенными органами.

*b* — слепой придаток желудка; *c* — сердце; *d* — кишка; *d'* — анальное отверстие; *f* — хватательная рука; *g* — гонада; *k* — жабра; *l* — певень; *m* — желудок; *mr* — край мантии; *mt* — мантийная полость; *n* — почка; *p* — околосердечная сумка (coelom); *si* — сифонная полость; *st* — раковина с перегородками; *t* — чернильный мешок (закрашен жирным); *tr* — воронка.

Позади головы на брюшной стороне тела находится трубчатый мускулистый орган — воронка (см. рис. 410, *tr*), открывающийся передним узким концом наружу, а основанием в полость мантии. В мантийную полость, в щель вокруг шейной части тела животного, извне входит вода, выходящая через воронку из мантийной полости при сокращении ее мускулистых стенок. Сокращение это происходит быстро, вода с силою выбрасывается из воронки, благодаря узости ее наружного конца, и животное перемещается толчками в направлении, противоположном истечению, т. е. назад. Воронка гомологична ноге моллюсков, возникая из двух боковых лопастей брюшной стенки, срастающихся или только соприкасающихся; кроме того воронка иннервируется от ножного нервного узла. Но воронка гомологична лишь части ноги моллюсков; другая часть ноги представлена околоротовыми придатками — руками; руки у всех

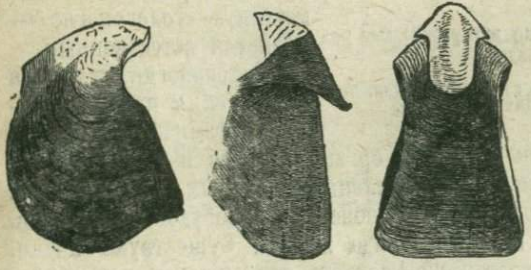



Рис. 411. Челюсти ныне живущего *Nautilus pompilius*.

*A* — нижняя челюсть сбоку; *B* — верхняя челюсть сбоку; *C* — та же челюсть снизу.

ныне живущих представителей головоногих, за исключением вообще особняком стоящего *Nautilus*, представляют вытянутые от проксимального конца к дистальному придатки, снабженные щупальцами, присосками или крючочками.

Число рук у головоногих доходит до 10; они или сильно вытянуты и снабжены присосками (*Sepia*), или укорочены по сравнению с предыдущим случаем, но имеют удлиненное основание и покрыты рядом щупалец (*Nautilus*).

Аналогичные рукам головоногих, усаженные чувствительными осязательными сосочками, щупальцы имеются у личинок более архаичных гастропод *Trochidae*, в числе четырех пар на задней части ноги. Есть аналогия также со *Scaphopoda* (см. ниже).

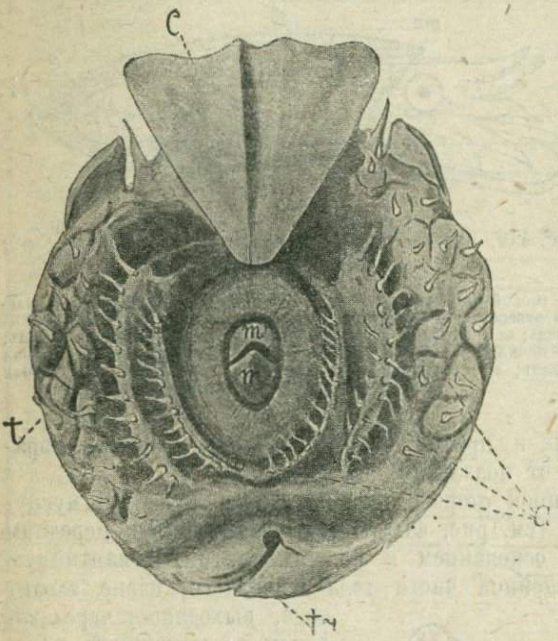



Рис. 412. *Nautilus pompilius* (ныне живущий) без раковины. Вид спереди.

*a* — руки; *t* — щупальца; *tr* — воронка; *c* — капюшон; *m*, *m* — челюсти; капюшон сдвинут к спинной стороне.

В индивидуальном развитии головоногих руки развиваются попарно, сначала ближайшие к брюшной стороне тела, а затем более далекие, так что при развитии последних рот становится окружен руками, чего не бывает сначала. Ход развития рук и иннервация их от ножного нервного узла заставляют считать руки гомологичными части ноги моллюсков. Перемещение их на голову является вторичным.

После вышеизложенного ясно, что название класса — «головоногие» — является естественным.

Головоногие являются моллюсками наиболее высоко организованными по строению нервной системы, кровеносной, органов чувств и т. д.

Нервная система характеризуется скоплением нервных узлов в голове.

Кровеносная система состоит из сети кровеносных сосудов и из сердца. Органами дыхания являются перистого вида жабры. Существуют почки, печень, слюнные железы. В мантийную полость открывается, между прочим, выводное отверстие так называемого чернильного мешка, железы, выделяющей сепию — жидкость черного цвета. Выделенная животным сепия, выброшенная через воронку, делает мутною окружающую воду, облегчая этим бегство от преследователей.

В ротовом отверстии находятся две челюсти, верхняя и нижняя, совместно напоминающие клюв попугая, роговые, иногда, у позднейших форм, начиная с триаса, с известковыми оконечностями (рис. 411, 412). В ротовой полости находится radula.

На верхней конечности головы помещаются два большие глаза, которые у ныне живущих головоногих (за исключением *Nautilus*) почти так же высоко организованы, как глаза позвоночных животных.

Головоногие всегда раздельнополы. Некоторые формы не имеют раковины; если же она существует, то бывает наружною (рис. 413) или внутреннею (см. рис. 410); в последнем случае она заключена под мантией в спинной части тела животного.

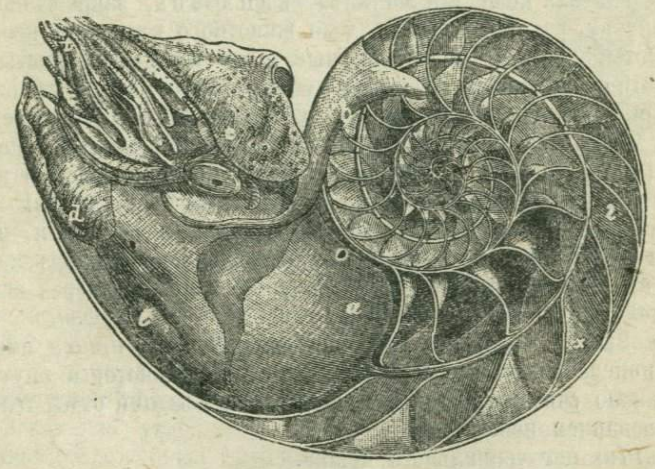



**Рис. 413.** *Nautilus pompilius* с раковиной, разрезанной в плоскости симметрии.

*a* — мантия, *b* — спинная лопасть мантии; *c* — капюшон; *d* — воронка; *t* — щупальца; *o* — глаз; *h* — боковой мускул; *x* — воздушная камера.

Головоногие — животные исключительно морские; передвигаются плаванием, но иногда и ползают при посредстве рук. Разделяются на два подкласса: четырехжаберных и двужаберных. [1]

## Подкласс I. Четырехжаберные. **Tetrabranchiata**

Четырехжаберные головоногие имеют четыре жабры и наружную многокамерную раковину; разделяются на два отряда *Nautiloidea* и *Ammonoidea*; последние — животные совершенно вымершие; из первых сохранился доныне род *Nautilus*, исходя от организации которого можно составить себе представление об организации вымерших форм.

### Отряд I. *Nautiloidea*

Судя по ныне живущему *Nautilus*, животные этой группы помещались в передней, всего позже образующейся камере раковины; эта камера и называется жилою в отличие от остальных, так называемых воздушных камер (см. рис. 413). Руки *Nautilus* являются в виде шести дуго-

[1] В настоящее время вместо названия *Tetrabranchiata* некоторыми учеными (Абель) принято употреблять название *Ectocochlia* (с наружной раковиной), а вместо названия *Dibranchiata* (двужаберные) названия *Endocochlia* (с внутренней раковиной).

образных пластинчатых образований, расположенных симметрично по обе стороны рта (см. рис. 412). Руки снабжены многочисленными щупальцами. Есть основание думать (см. ниже), что у вымерших палеозойских *Nautiloidea* число рук колебалось от 2 до 8.

Воронка, состоящая из не срастающихся двух лопастей, находится на наружной, периферической стороне раковины; эта поверхность раковины называется брюшною. На противоположной, спинной части головы находится плотная кожистая лопасть — капюшон,[1] закрывающая отверстие, апертуру раковины, когда тело животного втянуто в нее. Основание челюстей роговое, но вершинные части их известковисты. Мягкое тело животного прикреплено двумя мускулами по бокам к стенкам жилой камеры. Мантия в промежутке между мускулами также прирастает к стенке раковины на протяжении кольцеобразно идущей вокруг и поперек тела полоски (annulus); таким образом раковина с заднею частью животного герметически отделена от передней части. Как мускулы, так и annulus оставляют след прикрепления на внутренней поверхности раковины. Благодаря мускулам животное может несколько высовываться из раковины и втягиваться в нее. От задней стенки тела через все камеры ее до самой старой тянется полый кожистый тяж — сифон.

Сифон многих более древних палеозойских *Nautiloidea* имел значительный поперечник и вероятно заключал в себе некоторые внутренности. Вообще можно считать, что сифон представляет задний отдел тела, суженный образованием перегородок.

У *Nautilus* нет чернильного мешка.

Раковина *Nautiloidea* представляет трубку с поперечным сечением различной формы, округленным или многоугольным, суживающуюся наподобие конуса к наиболее старой части. Эта трубка бывает прямою, дугообразно согнутою или спирально свернутою; в спиральных формах обороты могут быть обособлены один от другого, или соприкасаться на всем протяжении, или лишь в известной части длины раковины; последующие обороты могут значительно охватывать предыдущие, закрывая бока их (инволютные раковины).

Полость раковины не непрерывна во всю длину, как у брюхоногих, но разделена на камеры перегородками (septa); [2] величина камер возрастает к апертуре раковины. Сифон проходит через отверстия в перегородках; перегородки часто представляют трубчатое продолжение, охватывающее сифон снаружи; эти сифонные дудки (см. рис. 422) обыкновенно направлены от перегородок назад. Длина их составляет часть расстояния между смежными перегородками, равна ему или даже несколько больше, так что свободные задние концы дудок входят в предыдущие дудки. Внутри сифон часто представляет различные известковые образования определенной формы и расположения.

Апертура раковины имеет в некоторых случаях края простого очертания, лежащие в одной плоскости или немного от нее отклоняющиеся; в других случаях от краев апертуры отходят отростки, иногда полые, трубчатые (см. рис. 428). У некоторых форм: *Gomphoceras* (см. рис. 424),

---

[1] Считается возникшим из слияния двух спинных щупалец.

[2] Напомним, что и у некоторых брюхоногих (например, *Euomphalus*, *Triton*, *Vermetus*) бывают перегородки в вершинной части раковины.

*Hexameroceras* (рис. 414) апертура сильно сужена сравнительно с поперечным сечением жилой камеры и является разделенною на лопасти. В апертуре последнего типа непарная часть ее отверстия приближена к брюшной стороне и, предполагается, соответствует воронке, а симметрично расположенные парные части — рукам.

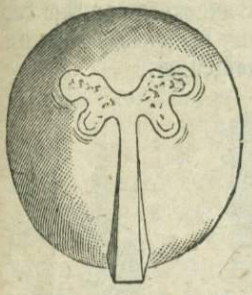


Рис. 414. *Phragmoceras (Hexameroceras) panderi.* Силур. Чехо-Словакия.

Линия, по которой край перегородки примыкает к наружной стенке раковины, называется сутурной, или шовной (sutura — шов); она хорошо видима на внутренних ядрах раковины, где наружная стенка отсутствует.

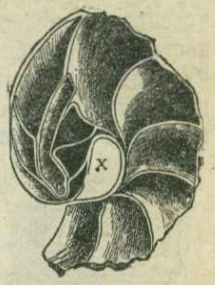



Рис. 415. Первый оборот раковины *Nautilus pompilius*, разрезанный продольно.

*s* — сифон; *c* — слепой конец его; *x* — свободное пространство.

Отличительною особенностью раковины *Nautiloidea* является простая форма сутурной линии; она бывает, как говорят, прямая (лежащая в одной плоскости) или изгибающаяся (так называемая лопастная). Изгибы сутурной линии расположены симметрично относительно плоскости симметрии; кривая сутурной линии попеременно уклоняется своими изгибами то вперед, то назад; части кривой, обращенные выпуклостью вперед, называются седлами, а промежуточные между ними части, обращенные выпуклостью назад, называются лопастями.

Первичная раковина *Nautiloidea* редко сохраняется вероятно вследствие слабого обизвествления или полного его отсутствия; если раковину *Nautilus* разрезать по плоскости симметрии, то в центре ее видно небольшое свободное пространство (рис. 415), в котором у ископаемых форм находится отпечаток первичной раковины.

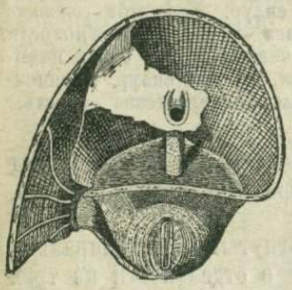


Рис. 416. Первая воздушная камера *Nautilus pompilius* с рубцом от прикрепления первичной раковины.

У *Nautilus* первичная раковина может быть развивается в виде не сохраняющегося кожистого пузырька, оставляющего на задней стенке первой воздушной камеры рубец (рис. 416).



Рис. 417. *Orthoceras michelini.* Верхний силур. Чехо-Словакия.

У рода *Orthoceras* известна яйцевидная известковая первичная раковина, впоследствии обыкновенно не сохраняющаяся, отламывающаяся от позднейшей части раковины. Сифон у *Orthoceras* свешивался своим задним концом в полость первичной раковины.

Каждая из воздушных камер в свое время была жилою; затем животное наращивало раковину, перемещалось в ней вперед, а задним концом тела отлагало новую перегородку.

Камеры называются воздушными, так как они наполнены воздухом у пойманных близ морской поверхности животных. Есть однако предположение, что камеры не всегда наполнены воздухом, что на значительной глубине они содержат воду с растворенными в ней в изобилии под значительным давлением газами. Когда животное быстро поднято на поверхность, газы, расширяясь, вытесняют из камер воду. Возможно, что совокупность воздушных камер играет роль гидростатического аппарата, изменяя вес животного при втягивании его в раковину и при выдвигании из нее и способствуя этим его вертикальному перемещению.

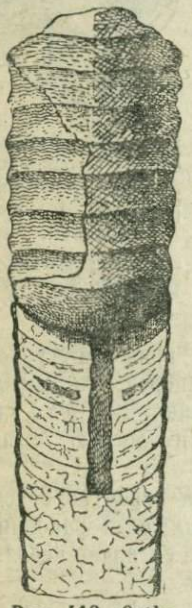


Рис. 418. *Orthoceras annulatum.* Верхний силур. Чехо-Словакия.

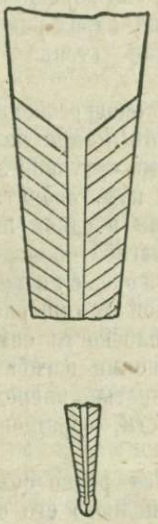


Рис. 419. Схема строения *Volborthella tenuis.* Нижний кембрий. Ревель.

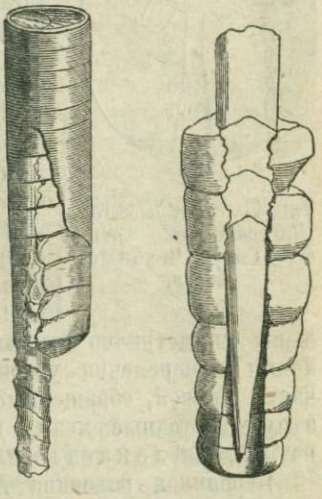


Рис. 420. *Endoceras duplex* (слева)—с раскрытым внизу ядром сифона. Киннекуле. Швеция. Нижний силур. *Endoceras commune* (справа)—в сифональной полости коническое острие одной из воронок. Нижний силур. Ораниенбаум. Ленинградская область.

Поверхность раковины *Nautiloidea* бывает гладкая или представляет различную скульптуру — продольные кили, поперечные ребра, бугорки, различным образом группирующиеся в ряды.

Раковины *Nautiloidea* бывают прямыми, согнутыми и спирально свернутыми. Нельзя утверждать, что в каждой в отдельности из трех этих групп ее представители находятся между собою в ближайших отношениях родства, происхождения. Возможно, что различные представители *Nautiloidea* с прямой раковиной приобретают согнутую раковину независимо одни от других. Роды, ближайшие к какому-либо представителю *Nautiloidea* с согнутой раковиной, могут быть не среди родов с такою же раковиной, а среди родов с прямой.

Присутствие апертур, сжатых выростами с боков, также не составляет принадлежности какой-либо одной группы. Такие апертуры бывают среди *Nautiloidea* с прямой раковиной, так же как и среди имеющих согнутую или свернутую раковину.

Род *Orthoceras* (рис. 417, 418; orthos — прямой, keras — рог) принадлежит к числу наиболее распространенных. Имеет прямую или слабо согнутую, коническую или почти цилиндрическую раковину, круглого или овального поперечного сечения, с сифоном малого поперечника, центральным или эксцентричным. Сифонные дудки короткие; шовная линия прямая. Апертура иногда сжата с боков, представляя три лопасти. Раковины с различной продольной и поперечной скульптурой. Силур — триас.

В нижне- и среднекембрийских отложениях встречается род *Volborthella*, являющийся древнейшим представителем цефалопод. Он близок к *Orthoceras*, но отличается малыми размерами раковины — до 1 *см* и коническими перегородками (рис. 419).

*Endoceras* (рис. 420—423; endos — внутри, keras — рог). Раковина прямая, достигающая до 2 *м* в длину, с сифоном необыкновенно большого диаметра, приближенным к краю раковины. Длина сифонных дудок превосходит расстояние между смежными перегородками. Внутри сифона имеются известковые отложения в виде вложенных друг в друга полых конических воронок, обращенных вершиной к начальной части раковины. Через отверстия вершин воронок в сифоне проходит узкий внутренний канал — эндосифон, имеющий собственную стенку. Нижний силур.

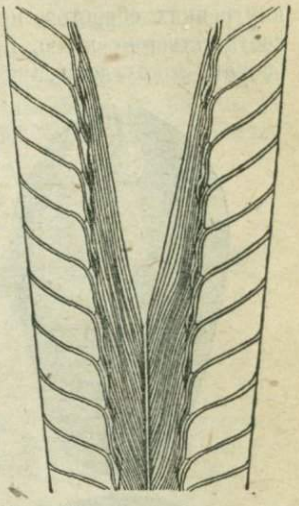


Рис. 421. *Endoceras proteiforme*. Продольное сечение, обнаруживающее воронки сифональной полости и эндосифон. Нижний силур. Нью-Йорк. США.

*Gomphoceras* (рис. 424; gomphos — палица). Короткие, прямые раковины; поперечник круглый, наибольших размеров в средней части раковины, так что она нередко имеет грушевидную форму. Апертура суженная Т-образной формы. Перегородки сближены. Сифон центральный или эксцентричный, цилиндрический или представляет междукамерные раздутия. Силур — каменноугольные отложения.

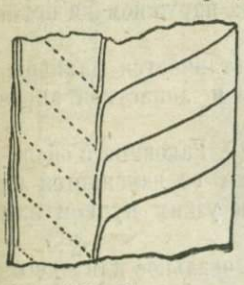


Рис. 422. Схема продольного сечения *Endoceras commune*, показывающая сифональные дудки.

*Phragmoceras* (рис. 425; см. также рис. 414; phragmo — разделение) отличается от *Gomphoceras* главным образом согнутостью раковины. Размеры последней быстро возрастают к апертуре. Овальное поперечное сечение. Сифон обыкновенно приближен к вогнутой стороне раковины, почти цилиндрический, иногда содержит радиальные, листоватые, известковые внутриобразования. Силур.



Рис. 423. *Endoceras vaginatum*. Нижний силур. Вайвара. Ленинградская область.

*Estonioceras* (рис. 426) имеет раковину с обособляющеюся от спирали конечною частью. Внутренние обороты лишь касаются друг друга, наружные слабо объемлющи, так что раковина дискоидальна. Поперечное сечение внутренних оборотов подобно сечению линзы, с приостренными по бокам соответственно килю, проходящему по бокам оборотов. Бока наружного оборота закруглены. Сифон приближен к наружной стороне оборотов, при-

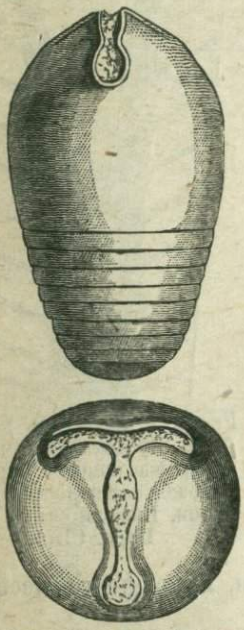


Рис. 424. *Gomphoceras bohemicum*. Верхний силур. Чехо-Словакия.

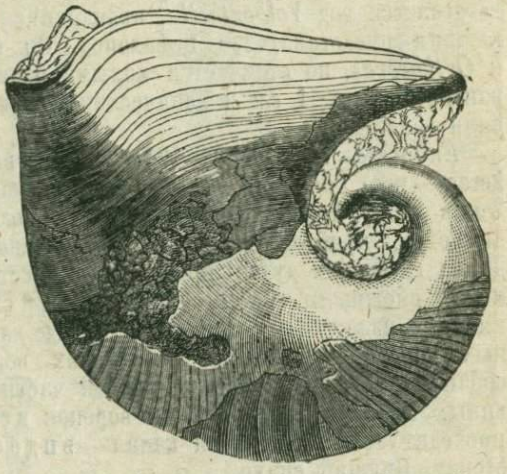


Рис. 425. *Phragmoceras broderipi*. Верхний силур. Чехо-Словакия.

чем на внутренних оборотах лежит вплоть у нее, а на наружном на некотором расстоянии. Нижний силур.

*Lituites* (рис. 427; lituus — музыкальная труба) отличается длинною, прямолинейно вытянутою конечною частью раковины и лопастной апертурой. Нижний силур.

*Nautilus* (рис. 428, 429; nautilus — мореплаватель). Раковина с оборотами весьма различно объемлющими, так что форма ее изменяется от дискоидальной до эллипсоидальной, с широким или узким пупком или совершенно без него.

Поперечное сечение оборотов весьма разнообразно, овальное или многоугольное. Сифон центральный или приближен к наружной, реже ко внутренней стороне оборотов, узкий. Поверхность раковины гладкая или представляющая скульптуру в виде поперечных ребер, струек, бугорков, продольных килей и т. п. Формы с широким пупком и украшениями встречаются в палеозое и триасе; в позднейших отложениях лишь гладкие формы с узким пупком. Силур — ныне. Род *Nautilus* разделен на значительное число групп, считаемых подродами и даже самостоятельными родами (*Metacoceras*, *Discites*, *Pteronautilus* и др.).

## Отряд II. *Ammonoidea*

Различия между *Nautiloidea* и *Ammonoidea* (по крайней мере древнейшими палеозойскими представителями последних) не могут считаться резко обособляющими обе группы. Все особенности организации являются присущими представителям обеих групп, но со временем накопляются значительные различия в степени развития тех или других особенностей.



Рис. 426. *Estonioceras imperfectum.* Нижний силур. Таллин. Эстония. $^1/_2$.

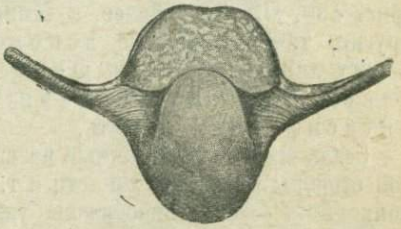


Рис. 428. *Nautilus (Pteronautilus) cornutus.* Пермь. Красновидово на Волге, близ Казани. $^1/_4$.

Так в отношении сифона для *Ammonoidea* является характерным признаком малый диаметр его, отсутствие в нем внутренних известковистых отложений и положение сифона обыкновенно вплотную у брюшной стороны раковины. Характерна постоянно известковистая яйцевидная или шаровид-



Рис. 427. *Lituites lituus.* Из нижнесилурийских валунов Восточной Пруссии. $^1/_2$.

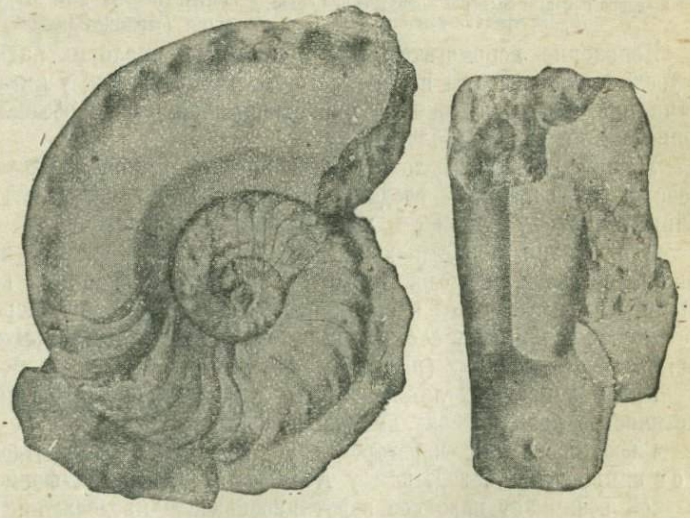


Рис. 429. *Nautilus (Metacoceras) trigonotuberculatus.* Справа изображена отдельно жилая камера. Пермокарбон. С. Никитовка. Донецкий бассейн. $^1/_2$.

ная первичная раковина вместо состоящей из органического вещества первичной раковины *Nautiloidea*, быстро развивающаяся во всех группах сложность, сильная расчлененность лопастной линии. Только у древнейших *Ammonoidea* лопастная линия такого же характера, как у большинства *Nautiloidea*, а затем очень скоро, уже в девоне, возрастает число лопастей и седел и их глубина или длина. Во всех случаях возникает наружная или сифонная лопасть (рис. 430, *el*), находящаяся при *плоскости симметрии раковины на брюшной, наружной стороне ее*, затем возникают верхняя и нижняя, или первая и вторая, боковые лопасти (рис. 430, $sl_1$ $sl_2$) и далее, к линии, разграничивающей смежные обороты, другие, так называемые вспомогательные лопасти; приходящаяся на эту линию называется шовной, а находящиеся на внутренней стороне оборотов — внутренними, в том числе при плоскости симметрии — антисифонная лопасть.

Седла имеют аналогичные названия: наружные — по одному с каждой стороны наружной лопасти и т. д. Не только число, но также и форма лопастей и седел разнообразны уже у девонских аммоноидей.

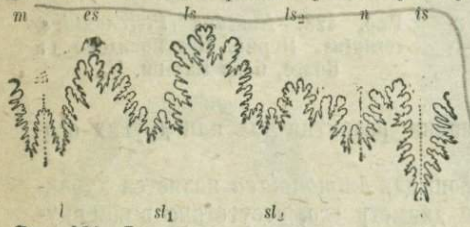



Рис. 430. Лопастная линия аммонита, представленная в одной плоскости.

*m* — средняя плоскость оборота; *n* — шов; *el* — наружная лопасть; $sl_1$ и $sl_2$ — первая и вторая боковые лопасти; *es* — наружное седло; $ls_1$ и $ls_2$ — первое и второе боковые седла; *ts* — внутреннее седло; *il* — внутренняя лопасть.

В конце палеозойской эры у большинства *Ammonoidea* лопастная линия испытывает дальнейшее усложнение: становится более сложным очертание лопастей и седел; края седел и лопастей, бывшие прежде цельными, при дальнейшем развитии получают мелкие зазубрины или более крупные зубцы. Далее лопасти и седла становятся в своем очертании рассеченными, типичными для отдела аммонитов (мезозой).

Появление вспомогательных лопастей и число их находятся в связи с увеличением высоты поперечного сечения оборотов; у аммонитов с оборотами низкими и только соприкасающимися, но не объемлющими, число лопастей не бывает более шести.

Увеличение числа лопастей и седел и большая разветвленность их делают более прочным соединение перегородок с наружною стенкою раковины, а потому прочность всей раковины возрастает.

В развитии лопастных линий отдельного индивидуума выражается филогения рода, последовательные перегородки являются все более сложными. Так *Medlicottia* в своем развитии представляет перегородки, соответствующие зрелому состоянию родов: *Ibergiceras, Prodaraelites, Subprionorites* и *Prosicanites* (рис. 431, *1—9*).

Кроме лопастных линий важные указания на филогению дает онтогенетическое развитие скульптуры раковины.

Сифонные дудки перегородок у древнейших форм отдела гониатитов направлены назад, как у *Nautilus*; у новейших форм перед перегородкой возникает короткое воротникообразное продолжение дудки, и наконец обращенная назад часть дудки уничтожается, так что дудка является вполне обращенною наперед. Что касается до формы раковины, то в различное время (триас, юра, мел) и у представителей различных генети-

ческих линий проявляется наклонность к переходу от раковины с сомкнутыми оборотами к различным образом развернутой раковине (см. рис. 434—456, 477—479).

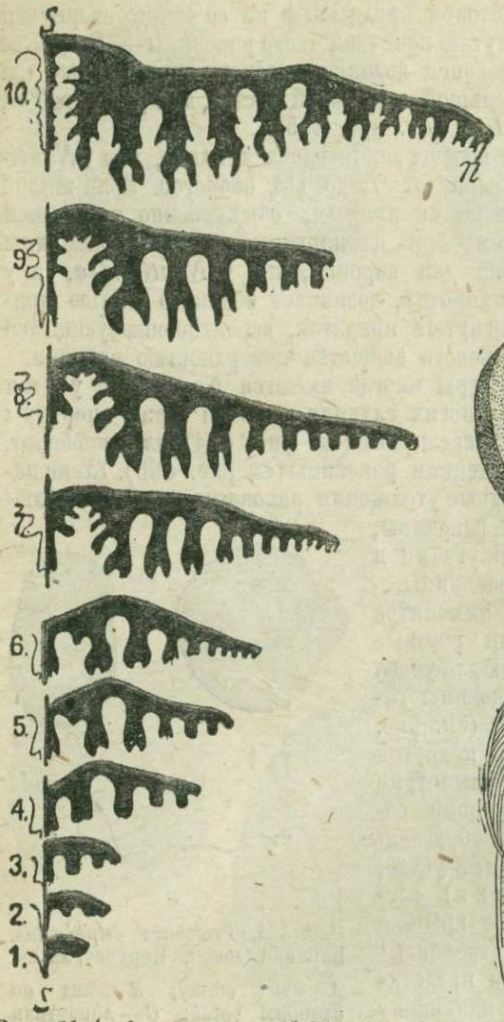



Рис. 431. *1—9* — онтогения *Medlicottia artiensis*. Пермокарбон. Урал. *10* — лопастная линия *Medlicottia primas*. Пермокарбон. Индия. Развитие лопастной линии: *1* — стадия *Ibergiceras*. *3* — стадия *Prodaraelites*. *4* — стадия *Subpronorites*. *5* — стадия *Prosicanites*. В *9* — лопастная линия изображена незаконченно справа.

*s* — плоскость симметрии раковины; *n* — шовная линия.

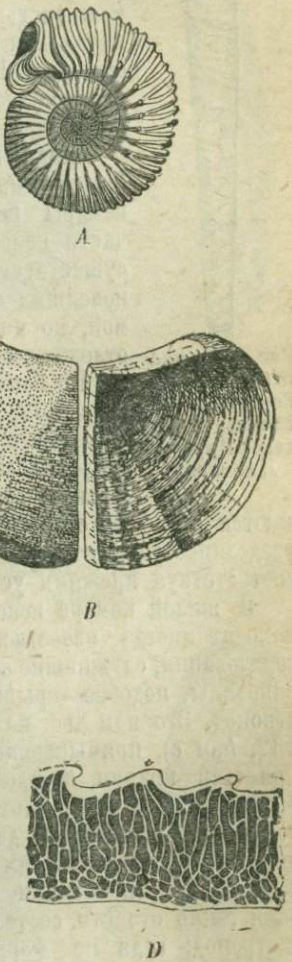



Рис. 432. *A* — *Stephanoceras braikenridgi*. Апертура с боковыми ушками. Средняя юра. Франция. *B* — *Aptychus laevis*. Верхняя юра. Золенгофен. Бавария. Германия; *C* — аммонит, устье которого прикрыто аптихом. *D* — вертикальный разрез аптиха.

Этот процесс в большинстве случаев происходит так, что прежде всего обособляется от предшествующего оборота жилая камера, а затем последо-

вательно всё более внутренние обороты. Обороты остаются при этом в одной плоскости — *Crioceras* (см. рис. 477) или делаются извитыми по винтовой конической спирали, как у гастропод — *Turrilites* (см. рис. 459). Бывают также раковины со срединною прямою частью, к которой примыкают на ее концах свернутая начальная и согнутая конечная части раковины — *Scaphites* (см. рис. 479). Наконец возникают совершенно прямые (за исключением небольшой начальной части), как у *Orthoceras*, раковины — *Baculites* (см. рис. 455).



Рис. 433. *Bactrites elegans*. Верхний девон. Эйфель. Рейнская Пруссия. Германия.

Жилая камера вообще значительно длиннее, чем у *Nautiloidea*. Она составляет от $^1/_2$ до $1^1/_2$ оборотов. Край жилой камеры редко является прямым; обыкновенно у большей части палеозойских форм на наружной стороне раковины существует выемка для воронки, как у *Nautiloidea*, а у новейших форм, напротив, возникает большею частью прямой, но иногда согнутый придаток, вероятно образующийся отложением известкового вещества поверхностью воронки.

По бокам апертуры иногда имеются боковые ушки (рис. 432, *a*). Во многих случаях ротовой край апертуры ограничен позади пережимом (см. рис. 434) или, наоборот, ребровидным утолщением раковины (см. рис. 460). Такие пережимы и ребровидные утолщения раковины нередко наблюдаются и на более старых частях раковины, разделяясь равномерными промежутками и соответствуя прежним устьям раковины.

В жилой камере некоторых аммонитов находят иногда известковые или роговые образования, служившие крышкою для устья раковины, подобно крышке раковины гастропод. Это или две пластинки (см. рис. 432, *b* и *c*), примыкающие одна к другой прямыми краями в плоскости симметрии раковины, или одна, соответствующая совокупности упомянутых двух. Эти образования иногда находили замыкающими устье; известковые пластинки (аптихи) все-таки лишь отчасти соответствуют крышке гастропод: судя по форме и строению [1] аптихов, предполагают, что они представляют образование, аналогичное капюшону *Nautilus*, но объизвестненное. Тонкие, по преимуществу роговые, одиночные пластинки называются анаптихами; такие пластинки некоторыми исследователями считаются за панцыри ракообразных.

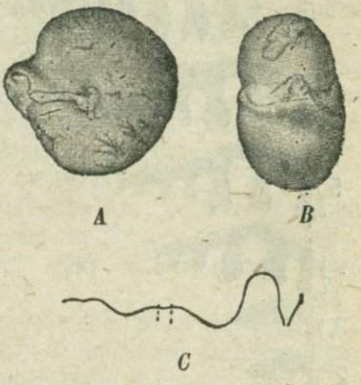



Рис. 434. *Prolobites delphinulus*. Верхний девон. Верхнеуральск. *A* — вид сбоку; *B* — вид со стороны устья; *C* — лопастная линия.

Древнейших представителей аммоноидей соединяют под названием гониатитов, имея в виду, как характерные общие признаки, цельно-

[1] Позволяет предполагать в срединном слое пластинки значительное присутствие органического вещества.

крайную лопастную линию, слабое развитие скульптуры раковины и др. Число лопастей бывает часто менее шести, нормального для позднейших аммоноидей — аммонитов.

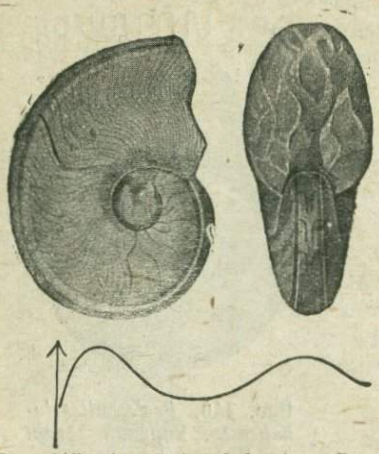


Рис. 435. *Agoniatites bohemicus*. Девон. Хлубочеп. Чехо-Словакия.

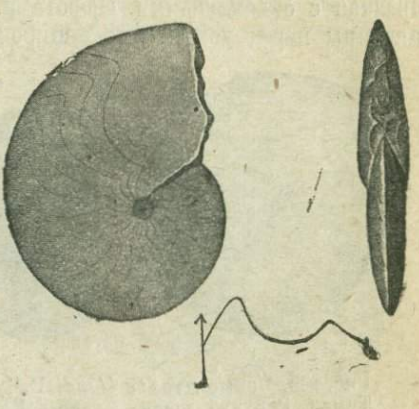


Рис. 436. *Pinacites emaciatus*. Девон. Хлубочеп. Чехо-Словакия.

Обе группы — гониатиты и аммониты — связаны переходами и не могут быть резко отграничены одна от другой.

*Bactrites* (рис. 433; bactron — палка) имеет раковину такой же формы, как у *Orthoceras*, и вообще настолько близок к последнему, что считается



Рис. 437. *Tornoceras simplex*, Верхний девон. Тиман. Устье р. Чути.

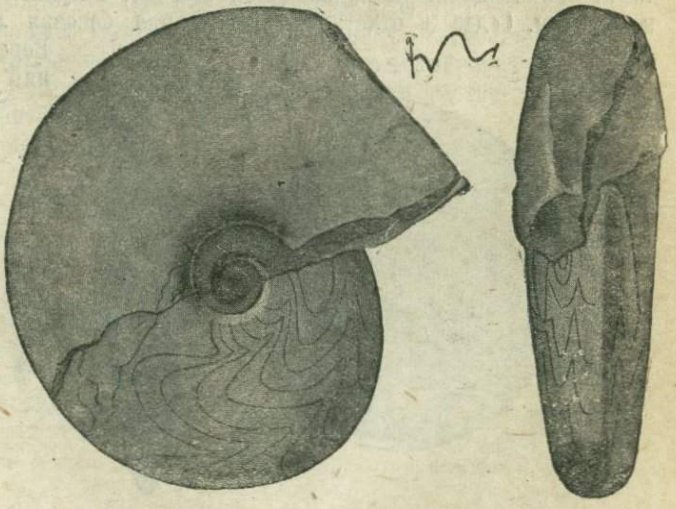


Рис. 438. *Manticoceras intumescens*. Верхний девон. Тиман. Р. Лыа-иоль. Область Коми. $^1/_2$.

связующим звеном между *Nautiloidea* и *Ammonoidea*. Лопасти в сутурной линии едва намечены, и едва ли не одно лишь краевое положение сифона заставляет отнести этот род к *Ammonoidea*. Средний и верхний девон.

Существуют роды, близкие к *Bactrites* по простоте сутурной линии, с раковиною в разной степени свернутости, подобно древнейшим *Nautiloidea*.

У *Prolobites* (рис. 434) раковина шарообразная с объемлющими оборотами. Стенка раковины перед устьем имеет широкий попе-

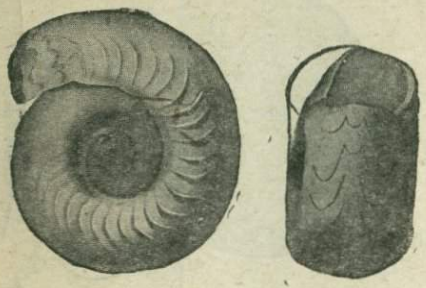


Рис. 439. *Manticoceras backlundi*. Р. Чуть. Тиман. Верхний девон. Область Коми. Нат. вел.



Рис. 440. *Prolecanites lunulicosta*. Верхний девон. Нассау. Германия.

речный пережим. Такие пережимы имеются и на внутренних оборотах. Поверхность раковины гладкая или покрыта поперечными струйками. Лопастная линия представляет глубокую наружную лопасть и по одной слабо выраженной боковой лопасти. Верхний девон.

*Agoniatites* (рис. 435; a — без, gonia — угол) имеет раковину с оборотами, приплющенными на брюшной стороне, с пупком умеренно широким или узким. Седла и отчетливо выраженная боковая лопасть округлены. Верхний силур — средний девон.

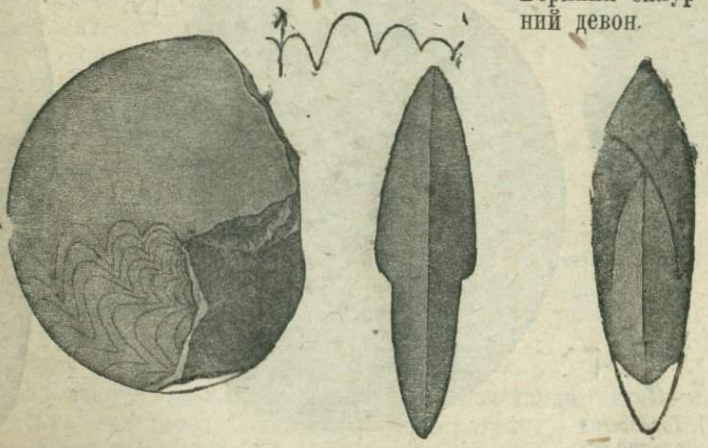


Рис. 441. *Timanites acutus*. Верхний девон. Тиман. Р. Ярега-ноль. Область Коми. 1/2.

*Pinacites* (рис. 436; pinax — планка). Раковина инволютная, сжатая с боков. Седла приострены. Средний девон.

*Tornoceras* (рис. 437) имеет округленную раковину с узким пупком и глубокую боковую лопасть. Верхний и средний девон.

Следующие роды являются большею частью уже усложненными по строению раковины, представляя наружную лопасть, подразделенную вторичным седлом, и нередко скульптуру в виде более или менее крупных поперечных ребер.



*Manticoceras* (рис. 438, 439) имеет глубокую наружную лопасть, разделенную широким вторичным седлом, боковая лопасть ограничена широким выдающимся наружным седлом. Раковина инволютная или со слабо объемлющими оборотами. В первом



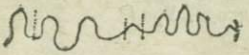


Рис. 442. *Gastrioceras jossae*. Пермокарбон. Артинский завод, Урал.

случае — собственно *Manticoceras*, в последнем *Gephyroceras*. Скульптура иногда в виде поперечных ребер. Верхний девон.

*Timanites* (рис. 441; по нахождению в Тиманском кряже). Сжатая с боков раковина с приостренной наружной стороной. Лопастная линия имеет две боковых лопасти и два седла. Верхний девон.

*Prolecanites* (рис. 440; lekane — широкая чашка). Раковина с широким пупком, дискоидальная, гладкая или поперечно-струйчатая. Седла простые узкие, напереди округленные, булавовидные вследствие некоторой суженности при основании. Лопасти приостренные. Верхний девон, каменноугольные отложения.

*Gastrioceras* (рис. 442) с оборотами мало







Рис. 443. *Pronorites cyclolobus* var. *uralensis*. Верхнекаменноугольные отложения. Р. Шартымка на восточном склоне Южного Урала.

*A*, *B* — внутренние обороты; *D*, *E* — наружный оборот; *C* — лопастная линия.

объемлющими, трапецоидального сечения. Поверхность раковины представляет тонкие продольные (спиральные) ребрышки, поперечные струйки (иногда короткие поперечные ребра на боках оборотов) и поперечные пережимы. Сифонная лопасть разделена срединным седлом. Основания лопастей иногда приострены. Каменноугольные отложения, пермь.

Далее следуют роды с зазубренными кроме сифонной лопастями.

*Pronorites* (рис. 443; от географического названия). Бока оборотов раковины параллельны между собою, гладкие, лишь со струйками нарастания.

Сифонная лопасть в основании трехзубчатая или раз-

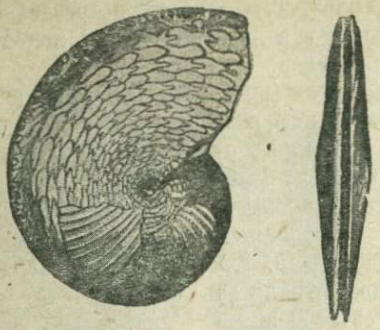


Рис. 444. *Medlicottia orbignyana*. Пермокарбон. Гора Кашкобаш. Окрестности Артинского завода. Урал.



Рис. 445. *Medlicottia artiensis*. Пермокарбон. Холдинская гора на р. Косьве. Нат. вел.

деленная седлом с вырезкой на вершине, первая боковая лопасть двузубчатая, остальные лопасти простые заостренные. Каменноугольные отложения, пермь.

*Medlicottia* (рис. 444, 445; см. также рис. 431; по имени ученого Медликотта). Раковина плоская, подобно тому как у *Pronorites*. На узкой наружной стороне проходит срединная бороздка, ограниченная с обеих сторон килями, иногда бугорчатыми. Обороты сильно объемлющие, так что пупок очень мал. Сифонная лопасть глубокая и ограниченная высокими узкими наружными седлами с вырезками на боках седел. Все лопасти в основании двузубчаты, седла на боках иногда зазубрены. Пермь.

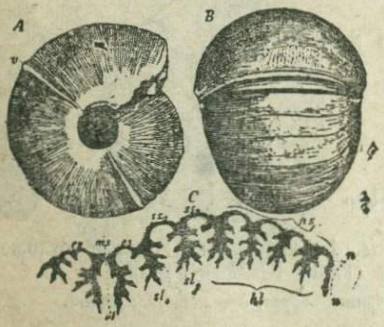



Рис. 446. *Cyclolobus stachei*. Пермокарбон. Сицилия. Италия.

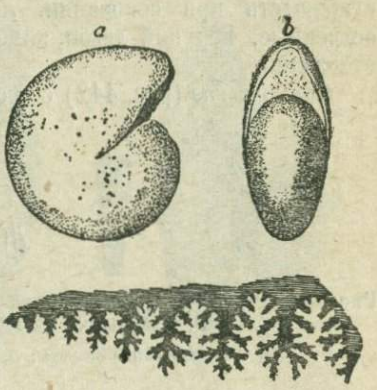



Рис. 447. *Arcestes intuslabiatus*. Триас. Гальштадт. Альпы. Австрия.

*Cyclolobus* (рис. 446; kyklos — круг, lobus — лопасть). Шарообразная раковина с узким пупком. Имеет поперечные пережимы или ребровидные утолщения и покрыта тонкими поперечными струйками. Седла с боковыми

зубцами, а на вершине округленные. Лопасти в основании дву- и трехзубчатые. Пермь.

*Arcestes* (рис. 447) отличается от *Cyclolobus* главным образом сильно рассеченными аммонитовыми лопастями и седлами. Триас.

*Gymnites* (рис. 448). Древние представители этого рода имеют широкий пупок, более молодые большею частью с узким пупком. Устье высокое. Наружные обороты иногда с серповидными складками и с плоскими бугорками на середине боков. Наружная сторона округлена, иногда заострена. Лопастная линия сильно рассеченная. Ряд вспомогательных лопастей и седел сливаются со вторым боковым седлом и образуют круто свисающую ко шву лопасть. Средний и верхний триас.

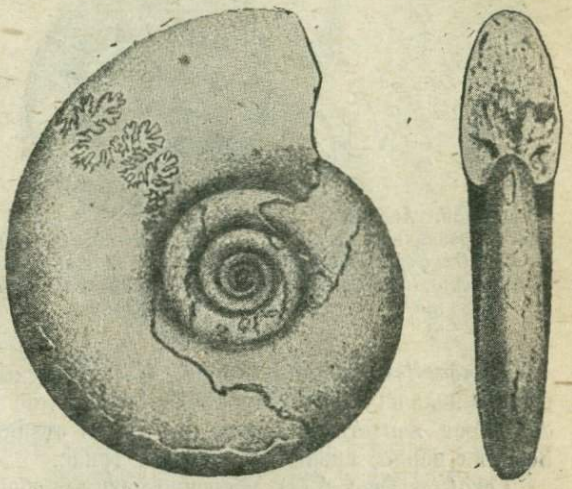


Рис. 448. *Gymnites incultus*. Средний Триас. Босния.

*Pinacoceras* (рис. 449). Сюда принадлежат формы с наиболее высоким устьем среди аммонитов триасового периода. Наружная сторона обыкновенно заострена. Лопастная линия у наиболее характерных видов имеет тончайшим образом рассеченную лопастную линию с наружным широким седлом, разделенным на части дополнительными лопастями и седлами, и многочисленные дополнительные седла и лопасти между вторым боковым седлом и швом. Средний и верхний триас.

В то время как девонские и каменноугольные гониатиты большею частью развиваются в пермском и триасовом периодах в аммонитов, в девоне

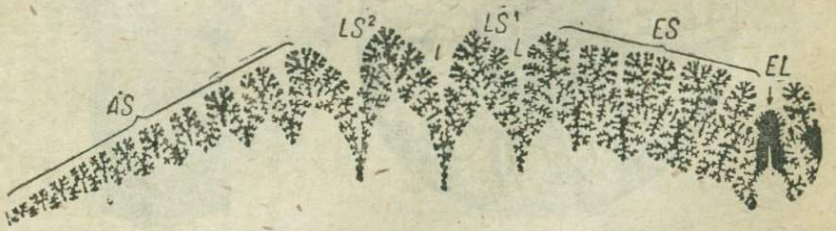



Рис. 449. *Pinacoceras metternichi*. Верхний триас. Лопастная линия.

гониатиты дают две специализированные боковые ветви — климений, характерных для верхнего девона, и цератитов — для триаса.

*Clymenia* (рис. 450, 451; klimax — лестница) отличается малообъемлющими ступенчатыми оборотами, положением сифона на спинной стороне их, с сифонными дудками, обращенными назад. Лопастная линия

гониатитового характера, но наружная лопасть обыкновенно отсутствует, а на ее месте развивается широкое наружное седло. Верхний девон.

Цератиты отличаются мелкозазубренным основанием лопастей сутурной линии при гладких седлах.

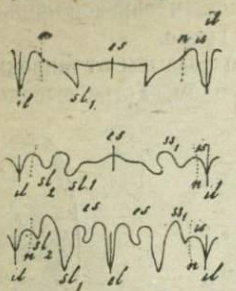


Рис. 450. Лопастные линии различных климений (*Oxyclymenia, Cymaclymenia, Gonioclymenia*).



Рис. 451. *Clymenia (Oxyclymenia) undulata*. Верхний девон. Эльберсрейт. Фихтельгебирге. Германия.

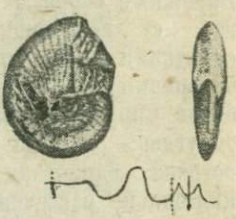


Рис. 452. *Hungarites raddei*. Пермские отложения. Джульфа. Закавказье.

*Hungarites* (*Otoceras*) (рис. 452; Hungaria — Венгрия) имеет заостренный киль на брюшной стороне и стрельчатое поперечное сечение. *H. raddei* имеет лопастную линию, еще мало отличающуюся от гониатитовой. Верхняя пермь, нижний и средний триас.

*Ceratites* (рис. 453). Умеренно-навитые обороты, широкий пупок. Поперечное сечение почти квадратное, обыкновенно высота больше ширины.

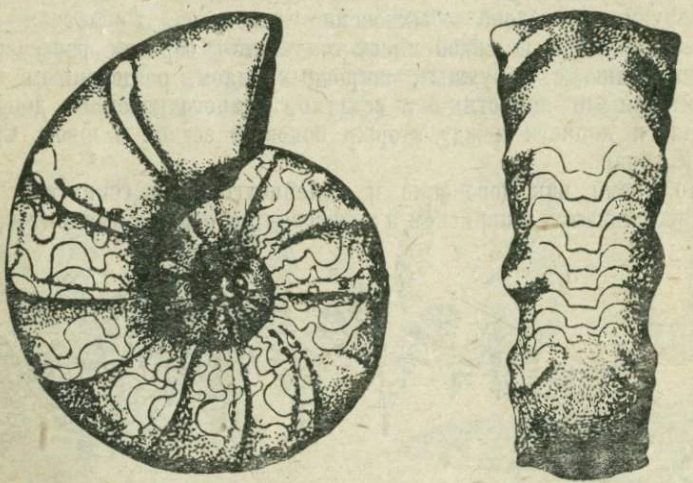


Рис. 453. *Ceratites nodosus*. Раковинный известняк. Триас. Вюрцбург. Бавария. Германия.

Скульптура состоит из поперечных ребер на боках оборотов, начинающихся бугорками у пупка. Триас.

Нижеследующие аммониты юры и мела перечислены, начиная с простейших.

*Phylloceras* (рис. 454; phyllon — лист) имеет более или менее глубоко, отчасти тонко рассеченные лопасти; оконечности седел и их разветвлений округленно листовидны. Лопасти и седла многочисленны. Без пупка или с узким пупком. Раковина округленная и обыкновенно гладкая или струйчатая. Юра — мел.

*Lytoceras* (рис. 455). Обороты округлены и мало объемлющи, гладки или покрыты простыми, не ветвящимися ребрами. Вспомогательные лопасти отсутствуют или слабо развиты. Концы разветвлений седел неявственно листоваты. Лопасти и седла обыкновенно являются двусторонне-симметрично и двукратно разветвленными. Юра, нижнемеловые отложения.

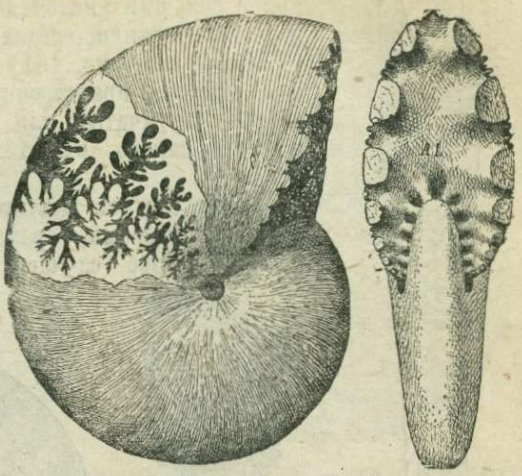


Рис. 454. *Phylloceras heterophyllum*. Верхний лейас. Иоркшайр. Англия.

К *Lytoceratidae* принадлежат многие, преимущественно меловые роды, представляющие наклонность к образованию развернутой крюкообразной (*Hamites*, рис. 456; hamus — рыболовный крючок), прямолинейно вытянутой (*Baculites*, рис. 457; baculum — палка) или улиткообразной, башенковой (*Turrilites*, рис. 458; turris — башня) раковины.



Рис. 455. *Lytoceras liebigi*, Титон. Штрамберг. Моравия. Чехо-Словакия.

*Arietites* (рис. 459; aries — баран). Плоская дискоидальная, с широким пупком раковина, с крупными простыми изгибающимися вперед ребрами. Наружная сторона с килем, ограниченным двумя бороздами. Число лопастей и седел близко к нормальному. Нижний лейас.

В верхнем лейасе отсюда выходит род *Harpoceras* (рис. 460; harpe — серп) с серпообразно изо-

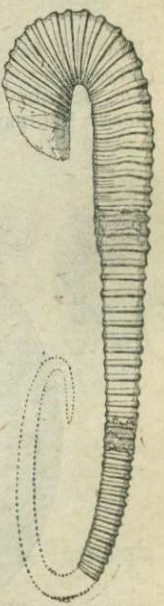


Рис. 456. *Hamites rotundatus*. Гольт. Фолькстон. Англия.

гнутыми линиями нарастания, или ребрами, с килем, с умеренно широким или узким пупком. Лопастная линия с большим числом лопастей и седел. Верхний лейас и доггер (нижняя, средняя юра).

*Amaltheus* (рис. 461) большею частью с узким пупком; снаружи приостренный или узловатый киль; бока гладкие струйчатые или с простыми ребрами. Лопасти и седла сильно разветвлены, в увеличенном числе. Лейас.

Далее следует значительная группа родов с поперечными ребрами, разделяющимися у округленной в большинстве случаев наружной поверхности рако-



Рис. 457. *Baculites anceps.* Обломок Верхние меловые. Маастрихт. Лимбург.



Рис. 458. *Turrilites catenatus.* Гольт. Франция.

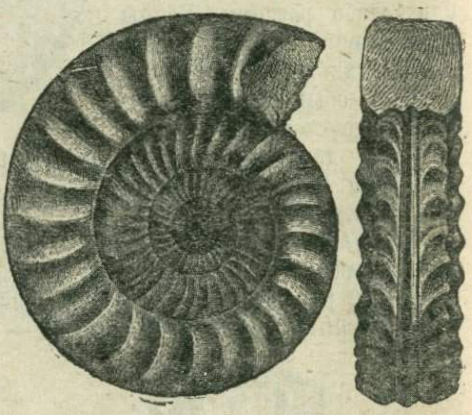


Рис. 459. *Arietites bucklandi.* Нижний лейас. Англия.



Рис. 460. *Harpoceras serpentinum.* Верхний лейас. Англия.



Рис. 461. *Amaltheus margaritatus.* Средний лейас. Вюртемберг. Германия.

вины. Лопастная линия сильно рассеченная, кроме двух боковых лопастей имеется еще шовная[1] лопасть, образуемая несколькими неглубокими и в совокупности своей отступающими назад вспомогательными лопастями. Апертура нередко с боковыми ушками; при ней обыкновенно пережим на раковине.

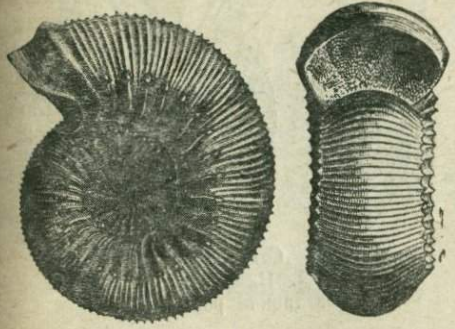


Рис. 462. *Stephanoceras humphriesi.* Доггер. Англия.

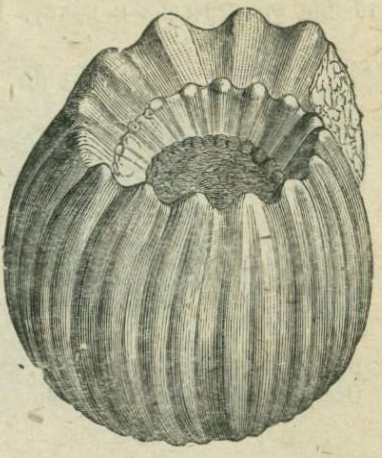


Рис. 463. *Stephanoceras coronatum.* Келловей. Франция. 1/3.

*Stephanoceras* (рис. 462, 463; см. также рис. 432; stephanos — корона) Обороты развиваются в ширину больше, чем в высоту. Пупок умеренно широкий (до широкого) и глубокий. Бока у пупка с короткими, относительно толстыми прямыми ребрами, образующими бугорки на перегибе к наружной стороне оборотов. От бугорка ребро разделяется на

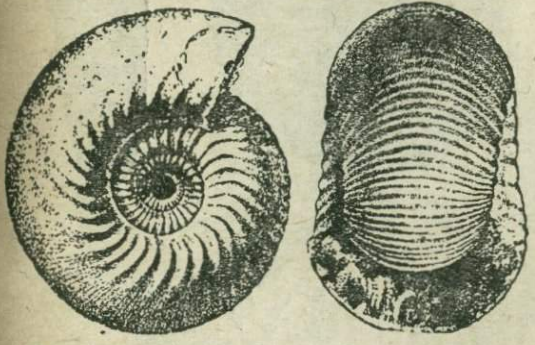


Рис. 464. *Cadoceras elatmae.* Нижний келловей. Елатьма на р. Оке, в районе Тамбова. 2/3.

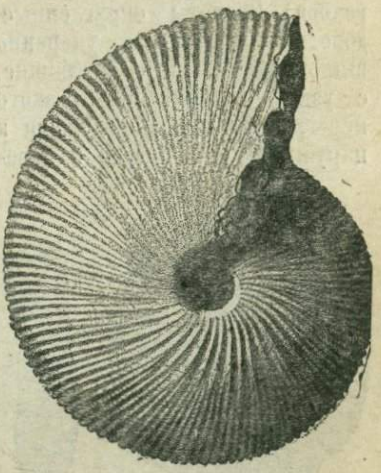


Рис. 465. *Macrocephalites macrocephalus* Келловей. Эннинген. Вюртемберг. Германия. 1/2.

2 — 3 более тонких ребра. Пережимов нет. Доггер — оксфорд (средняя, верхняя юра).

*Cadoceras* (рис. 464). С узким и глубоким пупком. Наружные обороты

[1] Швом называется линия, разграничивающая смежные обороты раковины в пупке.

низкие и широкие с исчезнувшей скульптурой или ослабевшей, так что на наружной стороне ребра слабо развиты, исчезая на небольшом расстоянии от перегиба к пупку. По направлению назад от жилой камеры

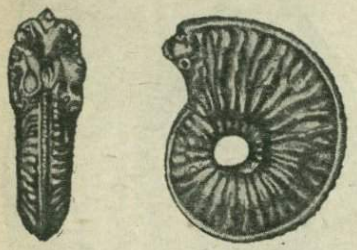


Рис. 466. *Cardioceras alternans.* Оксфорд. Мневники. Около Москвы. Нат. вел.

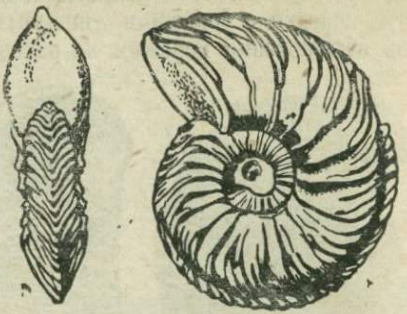


Рис. 467. *Cardioceras cordatum.* Оксфорд. Д. Никитина на р. Оке. Рязанский район. $^1/_2$.

скульптура (поперечные ребра) все усиливается, а поперечное сечение оборотов изменяет форму, становясь постепенно высоким и менее широким. Позади апертуры пережим. Верхняя юра (нижние горизонты).

*Macrocephalites* (рис. 465; macros — длинный, cephale — голова). Обороты округленные, довольно высокие и умеренно широкие, сильно объемлющие, с узким пупком. Нет резкого перегиба от пупочной части к наружной, нет бугров и пережимов. Ребра раздваиваются сравнительно недалеко от пупка. Скульптура и форма оборотов изменяются, как у *Cadoceras*, но в менее резкой степени. Средняя и верхняя юра.

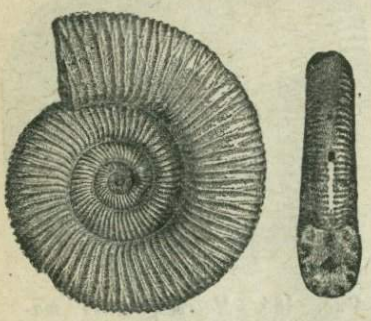


Рис. 468. *Perisphinctes nikitini.* Нижневолжский ярус. Кашпур на р. Волге Средне-Волжский район. $^1/_3$.

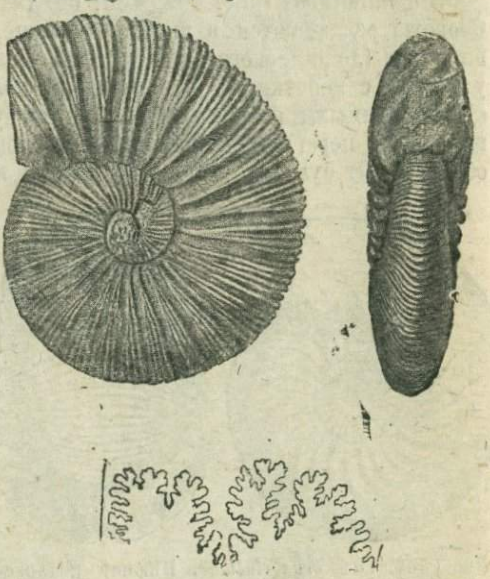


Рис. 469. *Olcostephanus virgatus.* Нижневолжский ярус. Мневники. Около Москвы. $^2/_3$.

*Cardioceras* (рис. 466, 467; cor — сердце). Довольно инволютные формы с килеватой наружной стороной, покрытые редкими ребрами, которые

кнаружи делятся на две или более ветвей, делающих киль зубчатым; часто еще имеются многочисленные короткие наружные вводные ребра. Верхняя юра.

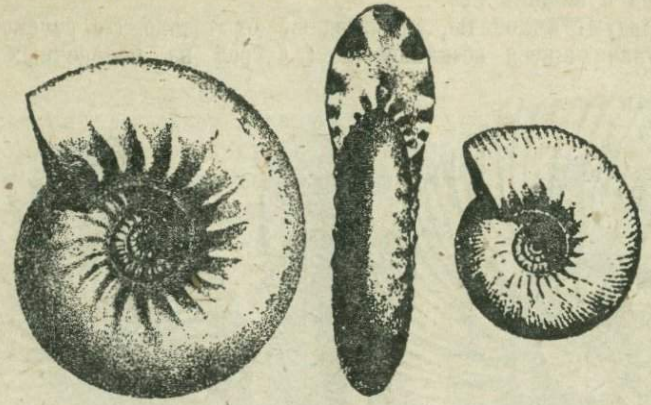


Рис. 470. *Craspedites subditus*. Нижний мел, волжский ярус. С. Хорошово. Около Москвы. Уменьш.

*Perisphinctes* (рис. 468; sphincter — кольцевой мускул). Раковина плоская, большею частью с широким пупком; скульптура состоит из

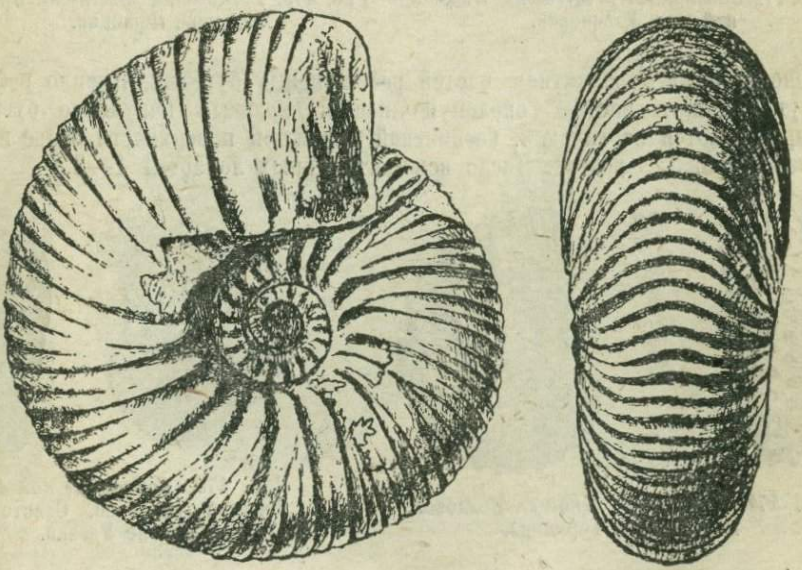


Рис. 471. *Polyptychites quadrifidus*. Нижний мел. Германия. $^{3}/_{4}$.

прямых, расщепляющихся (на 2 и более) безбугорчатых ребер, место деления их близко к наружной стороне. Длина жилой камеры около одного оборота. Бывают ушки и пережимы. Средняя и верхняя юра.

*Olcostephanus* (рис. 469) отличается от *Perisphinctes* более короткой жилой камерой, ребрами, расщепляющимися пучкообразно или повторно, с одного боку. Нередко бугры на месте первоначального деления ребер. Верхняя юра и нижний мел.

Далее следуют аммониты, производные от только что рассмотренной группы, отличающиеся возникновением бугров на поперечных ребрах

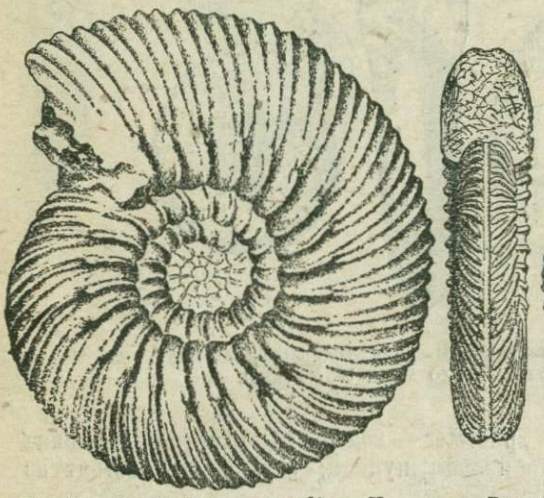


Рис. 472. *Simbirskites progrediens.* Нижний мел. Ульяновск.

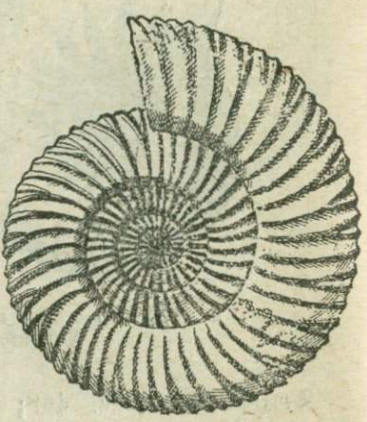


Рис. 473. *Parkinsonia parkinsoni.* Средняя юра. Франция.

и иногда слабым развитием частей ребер между буграми. Именно ребра несут большею частью околопупочные и краевые наружные бугры и прерываются на гладкой, бескилевой наружной поверхности более или менее широкой бороздой. Число вспомогательных лопастей 1—2.

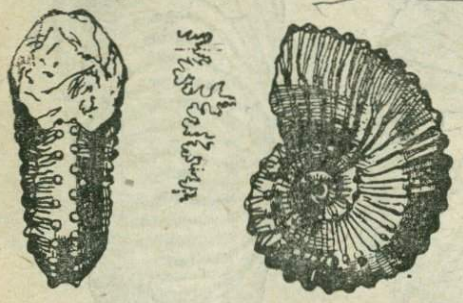


Рис. 474. *Cosmoceras ornatum.* Келловей. Вюртемберг. Германия.

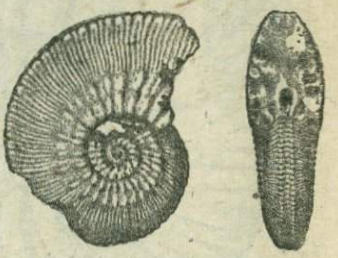


Рис. 475. *Cosmoceras duncani.* Верхний келловей. Свистово, в районе Рязани.

Род *Olcostephanus* в настоящее время расчленен на несколько подродов или даже родов. Вышеприведенная для *Olcostephanus* характеристика относится теперь к *Virgatites* (верхняя юра); к *Craspedites* относятся формы, отличающиеся узким пупком и тем, что от ребер остаются или части их на наружной стороне раковины (рис. 470), или ребровидные

бугорки в части ребер до их разветвления; верхняя юра, нижний мел; *Polyptychites* отличается вздутой раковиной (рис. 471); нижний мел; *Simbirskites* (рис. 472) имеет значительно выдающиеся ребра; нижний мел.

*Parkinsonia* (рис. 473). Пупок широкий, раковина дискоидальной формы. Ребра острые, кнаружи раздваивающиеся; на наружной стороне прерываются продольной бороздой; иногда возле нее и на местах раздвоения ребер появляются слабые бугорки. Наружная лопасть обыкновенно короче 1-й боковой. Средняя юра.

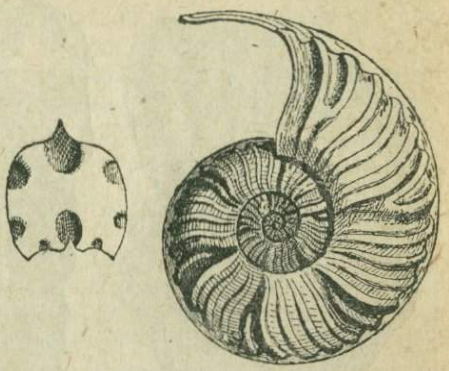


Рис. 476. *Schloenbachia cristata.* Гольт. Франция.

*Cosmoceras* (рис. 474, 475). Пупок невелик, пережимов нет. Ребра многочисленные, тесно сближенные, вилообразно расщепляющиеся; у наружной борозды, а часто и у пупка и в месте раздвоения ребер находятся бугры или шипы. Средняя и верхняя юра.

*Schloenbachia* (рис. 476, по имени ученого Шленбаха). Раковина с довольно широким пупком. Наружная сторона с острым, редко расчленяющимся в бугры килем, который при устье образует выдающийся отросток, иногда отгибающийся назад. Сильно выраженные простые или

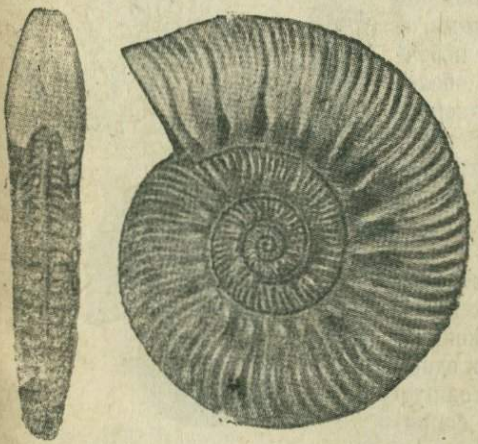


Рис. 477. *Hoplites kirghisensis.* Кимеридж. Сакмарский городок. Близ Оренбурга. $^3/_4$.



Рис. 478. *Hoplites eudoxus.* Кимеридж. Городище на Волге, в районе Ульяновска. $^3/_4$.

раздваивающиеся ребра, часто снабженные бугорками. Лопасти мало разветвленные, иногда почти цератитового характера. Меловые отложения.

*Hoplites* (рис. 477, 478; hoplites — тяжело вооруженный греческий воин). Ребра, изгибающиеся наперед, образующие бугры или бугровидные утолщения у пупка или на краю наружной стороны, последняя иногда

с бороздой. Пупок умеренной величины, пережимов большею частью нет, место деления ребер ближе к пупку, чем у *Perisphinctes*. Шовная лопасть не отступает назад, 2-я боковая очень мала. Верхняя юра — нижний мел.

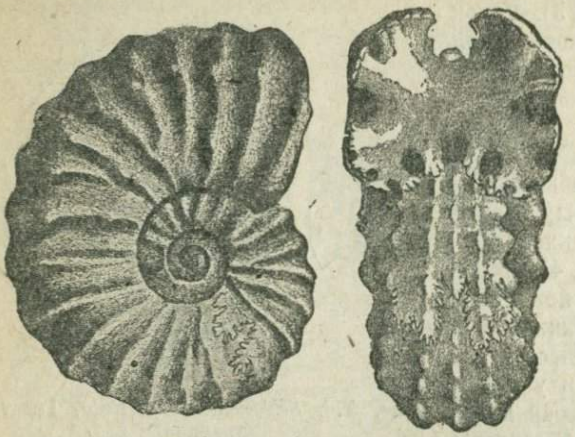


Рис. 479. *Acanthoceras rhotomagense*. Сеноман. Франция.



Рис. 480. *Crioceras simbirskensis*. Нижнемеловые отложения. Ульяновск. $^2/_3$.

*Acanthoceras* (рис. 479; akantha — шип). Ребра простые или раздваивающиеся, прямые, утолщающиеся кнаружи, с боковыми и краевыми буграми. Наружная сторона широкая, со срединным рядом бугров. Мел.



Рис. 481. *Ancyloceras matheronianum*. Неоком. Франция.

К *Cosmoceratidae* примыкают, подобно тому как к *Lytoceratidae*, некоторые побочные формы с более или менее развернутыми оборотами раковины, распространенные преимущественно в нижнемеловых отложениях.





Рис. 482. *Scaphites equalis*. Сеноман. Франция.

*Crioceras* (рис. 480; crion — баран, keras — рог) имеет раковину, завивающуюся в одной плоскости, состоящую из немногих не соприкасающихся оборотов. Поверхность с поперечными ребрами, редко расщепленными, с буграми и шипами, обособляющимися на ребрах. К собственно *Crioceras* относят формы со спирально свернутой раковиной, к *Ancyloceras* (рис. 481) с последним оборотом, сначала прямолинейно удлиненным, а затем крюкообразно изогнутым; *Scaphites* (рис. 482, scaphe — лодка) отличается раковиною с сильно объемлющими оборотами и, вследствие этого, узким пупком.

## Подкласс II. Двужаберные. **Dibranchiata**

К двужаберным принадлежат наиболее общеизвестные ныне живущие головоногие, как осьминоги и каракатицы. Двужаберные имеют две жабры, раковину, скрытую под мантией, редуцированную, рудиментарную, или они совершенно лишены раковины; в случае существования раковины она служит не органом внешней защиты тела животного, как у *Tetrabranchiata*, но внутренней опорой для мантии и плавникообразных придатков. Руки в числе восьми или десяти, воронка сплошная, без разреза на боку, и чернильный мешок. Челюсти роговые.

### Отряд I. *Десятиногие. Decapoda*

Из десяти рук две, длинные и сократимые, служат для ловли добычи; лишь вздутые концы их имеют присоски; восемь остальных рук коротки, снабжены присосками или крючочками по всей длине с внутренней стороны. Всегда имеется внутренняя раковина.

У древнейших представителей десятиногих, распространенных в мезозое и вымерших к концу его, раковина отличается сравнительно большими размерами, отчасти соответствует раковине четырехжаберных и, подобно тому как у последних, в молодости должно быть заключала в себе тело животного, в зрелом состоянии, обратно, — раковина заключалась в теле.

У *Belemnites* (рис. 483 — 486; см. также рис. 488, *а*; belemnon — копье) часть раковины, первоначально возникающую в индивидуальном развитии, представляет phragmoconus, сходный

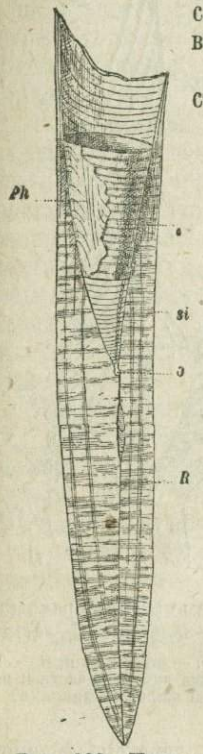



Рис. 483. Продольный разрез раковины белемнита.

*R* — рострум; *Ph* — фрагмоконус; *o* — первичная камера; *si* — сифон; *c* — камерная, лишенная стенки часть фрагмоконуса.

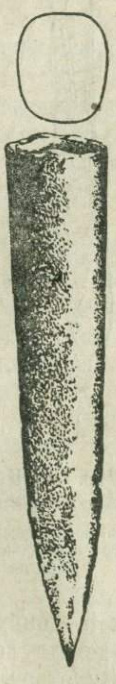


Рис. 484. *Belemnites panderi*. Оксфорд. Ниже Костромы на Волге.

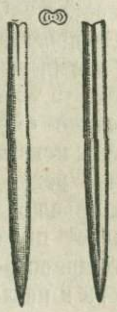


Рис. 485. *Belemnites bipartitus*. Неоком. Франция.

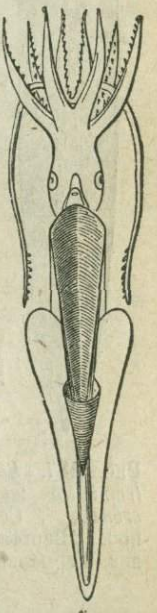


Рис. 486. Реставрация животного с нанесенной раковиной белемнита. Вид с брюшной стороны.

с раковиной *Orthoceras* за каковую иногда может быть принят по первому взгляду. Phragmoconus представляет полый прямой конус, разделенный вогнутыми перегородками на камеры, с краевым сифоном; имеет шарообразную известковую первичную раковину. Стенка фрагмоконуса представляет на спинной стороне пластинчатое продолжение, значительно выдающееся вперед, известное под названием proostracum. В последней, наиболее значительной камере фрагмоконуса должно быть помещалось молодое животное; затем развивалась вторая часть раковины — rostrum, облекавший напереди фрагмоконус, который помещался в коническом углублении ростра — альвеоле. Образование ростра начиналось на заднем конце фрагмоконуса, отсюда ростр возрастал главным образом назад, но нарастал и вперед, постепенно облекая фрагмоконус так, что наконец последний становился почти весь заключенным в альвеоле ростра. В эту пору животное переставало быть заключенным во фрагмоконусе, мантия распространялась на бока и назад, отлагая ростр, на поверхности которого замечаются впечатления кровеносных сосудов мантии. Ростр представляет плотное известковое образование, и обыкновенно только он и сохраняется в ископаемом состоянии, реже фрагмоконус и еще реже proostracum. Ростр бывает цилиндрической, конической, веретенообразной формы. Задний конец его приострен. Длина доходит до 40 *см*, диаметр альвеолы также достигает размера в несколько сантиметров. Ростр нарастает слоями, отлагаемыми концентрически вокруг осевой линии, проходящей от первичной раковины фрагмоконуса к приостренному концу ростра; ось эта расположена не центрально, но ближе к нижней поверхности ростра. В связи с ростом ростра преимущественно назад слои нарастания его более тонки впереди и утолщены назади. Слои состоят из фибр, призм кальцита, направленных перпендикулярно к поверхности слоя и в общей сложности расходящихся радиально от осевой линии. Поверхность ростра гладкая



Рис. 487. *Belemnitella mucronata*. Сенон. Вестфалия. Германия.

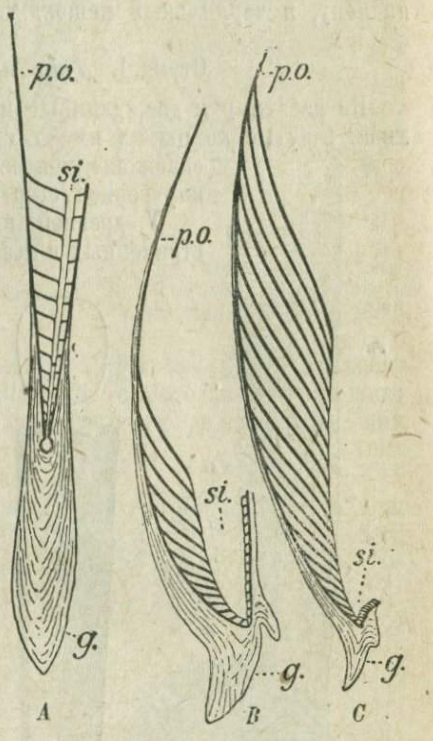



Рис. 488. Продольные разрезы раковин: *A* — *Belemnites*, *B* — *Belosepia*. *C* — *Sepia*.

Во всех разрезах; *p. o.* — proostracum; *si* — сифон и *g* — ростр. Стенка камерной части и перегородка показаны жирными линиями.

или зернисто-бугорчатая, иногда имеет продольную бороздку на нижней (реже на верхней) поверхности, а также боковые бороздки.

Собственно *Belemnites* (см. рис. 483—485) встречается в юре и мелу.

Триасовые представители белемнитов отнесены к особым родам, более примитивным, более близким по раковине к *Tetrabranchiata*. Именно раковина триасовых белемнитов отличается от раковины позднейших слабым развитием ростра сравнительно с фрагмоконусом.

Верхнемеловой род *Belemnitella* (рис. 487) отличается от *Belemnites* щелевидным отверстием на передней части брюшной поверхности стенки альвеоли. Соответственно фрагмоконус имеет на стенке выдающееся продольное ребро. Кроме того на спинной стороне фрагмоконуса также замечается обыкновенно ребро, которому соответствует бороздка в альвеоле. Цилиндрический ростр оттянут на заднем конце в тонкое острие.

Род *Belosepia* (рис. 488, *b*) из эоцена очевидно является производным от мезозойских белемнитов. Здесь ростр имеет уменьшенные размеры, перегородки фрагмоконуса протягиваются в нем косо вперед от расширенной полости сифона к спинной стороне. Они многочисленны и сближены. Этот род, как и выражено его названием, от белемнитов приводит к каракатицам (*Sepia*), живущим ныне и встречающимся в ископаемом состоянии в третичных отложениях.



*g*

Рис. 489. Раковина *Sepia officinalis* (ныне живущей) с брюшной стороны. *g* — ростр.

Раковина каракатицы (см. рис. 488, *c*; рис. 489), так называемая os sepiae, заключена в мантии животного на его спинной стороне (см. рис. 410). На заднем конце ее находится острие представляющее совершенно рудиментарный ростр. Proostracum является в виде широкой пластинки, находящейся на спинной стороне; с брюшной стороны она покрыта рыхлым известковистым отложением, в основе состоящим из тонких пластинок, соответствующих перегородкам, еще явственно различимым у *Belosepia*.

## Отряд II. *Осьминогие. Octopoda*

Имеют лишь восемь одинаковых длинных рук, не имеют раковины за исключением *Argonauta*, у которого раковина наружная. Отпечатки формы, близкой к ныне живущим осьминогам, известны из верхнемеловых отложений Ливанских гор.

*Argonauta* (рис. 490, 491; аргонавты — мифологические мореплаватели) имеют раковину лишь у самок. Она спирально свернута, как у *Tetrabranchiata*, но не имеет внутренних перегородок и отлагается не столько мантией, сколько расширенными концами двух задних рук; в ископаемом состоянии известен из плиоцена.

Nautiloidea. Встречаются, хотя редко, уже в кембрийских отложениях, — *Volborthella*, *Orthoceras* и др. До окончания эпохи нижнего силура прямые и согнутые формы преобладают над спирально-свернутыми. В верхнем силуре *Nautiloidea* достигают максимума своего распространения. В силуре встречаются особенно часто *Orthoceras*, *Endoceras*,

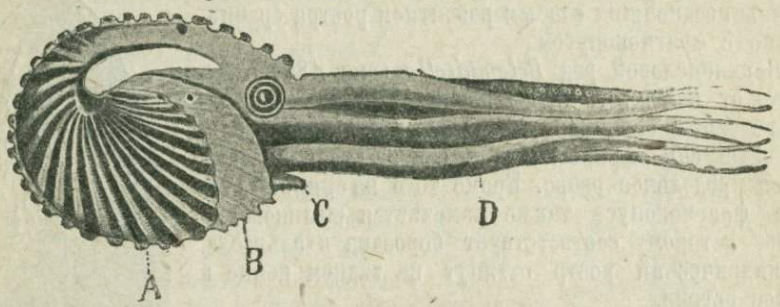



Рис. 490. Животное *Argonauta* (*ныне живущее*) с раковиной.

*A* — расширенная лопасть задней руки, *B* — раковина, *C* — воронка, *D* — передние руки.

*Lituites*. В каменноугольных отложениях — триасе в изобилии встречаются виды и подроды *Nautilus*, с юры остается лишь собственно *Nautilus*, притом лишь виды с гладкой, без крупных ребер и бугров, и инволютной раковиной. Формы с кольчатыми поперечными украшениями известны в нижнем силуре, несколько позже — с продольными ребрами, а также ребристо и бугорчатобокие формы.



Рис. 491. Раковина *Argonauta*.

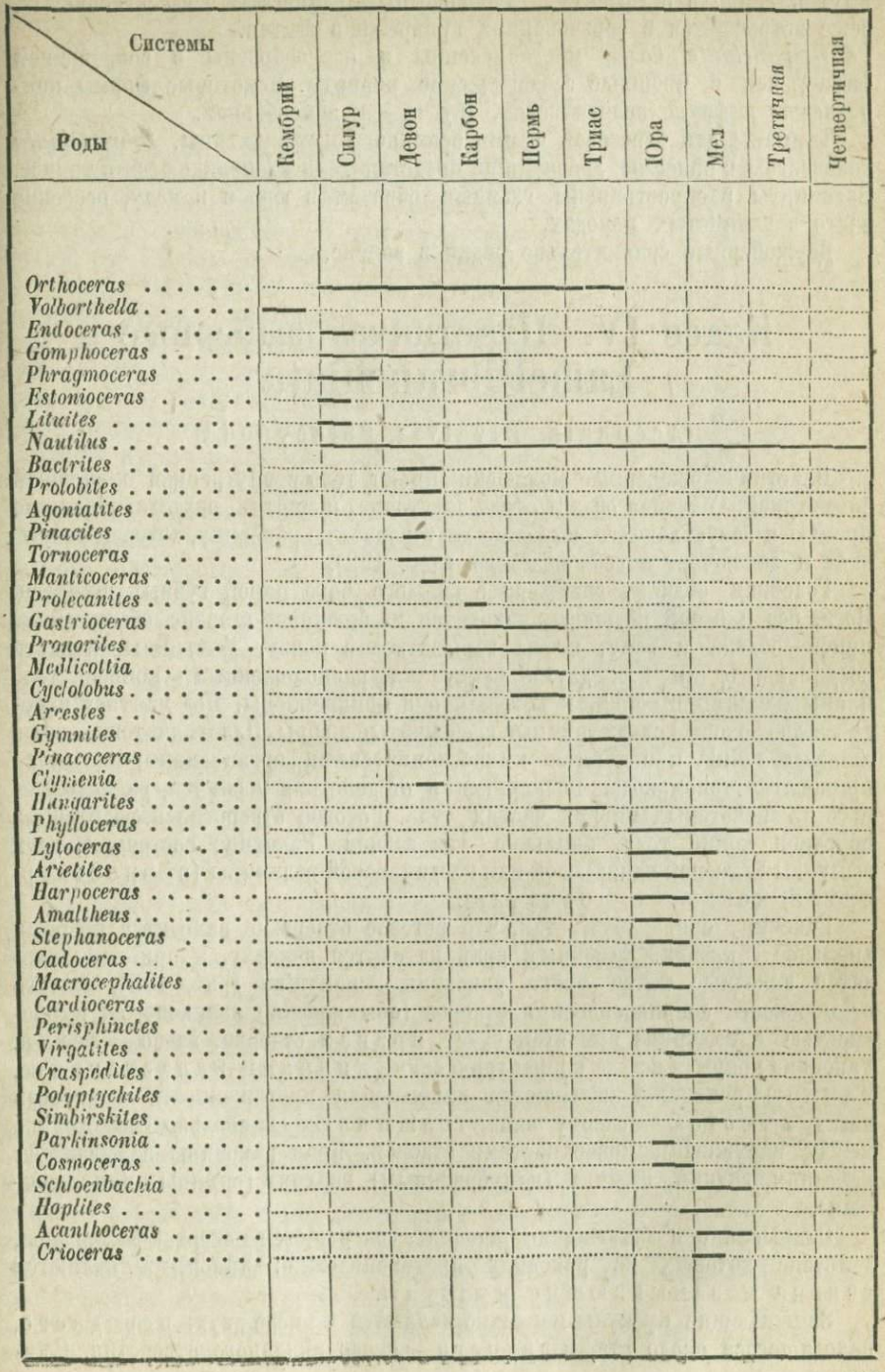
Наибольшее разнообразие в отношении строения сифона — в нижнем силуре, в отношении общей формы — в силуре, и сутурной линии — в триасе.

Ammonoidea. Гониатиты известны с верхнего силура, распространены главным образом в девоне — *Tornoceras*, *Manticoceras*, *Timanites*, *Bactrites* — и каменноугольных отложениях — *Gastrioceras*.

Климении ограничены в распространении девоном, цератиты встречаются в триасе, редко — в пермских отложениях.

Аммониты известны с каменноугольных отложений. Триасовые семейства, как *Arcestidae*, *Ceratitidae* и др., за исключением *Phylloceratidae*, не переходят в юру и заменяются в последней новыми формами. Исключительно в нижнем лейасе встречается, например, *Arietites*, в среднем и верхнем лейасе являются *Harpoceras*, *Amaltheus*, *Lytoceras* и древнейшие формы *Stephanoceratidae*. Эти семейства проходят и в остальные отделы юры. Прибавляются *Cosmoceratidae*. На границе юры и мела снова происходит значительное изменение фауны аммонитов. Наиболее стойкими являются *Phylloceratidae* и *Lytoceratidae*, из *Stephanoceratidae* вымирают уже в нижнем мелу *Perisphinctes* и *Olcostephanus*, на место *Cosmoceratidae* являются *Hoplites*, *Acanthoceras*. Характерным для мела является значительное развитие более или менее развернутых форм, как *Hamites*, *Baculites*, *Crioceras*, *Ancyloceras*. Представляя максимум распространения в лейасе, аммониты разом вымирают в конце мелового периода. Отли-

## Геологическое распространение головоногих



чаются большим горизонтальным распространением, распространены преимущественно в отложениях глубоководных, глинистых и известковистых, реже встречаются в образованиях прибрежной фации.

*Dibranchiata* более многочисленны и разнообразны в современной фауне, чем в прошлые геологические периоды. Некоторые формы принадлежат к фауне пелагической, другие — к абиссальной.

Типичны для береговой фации осьминоги и каракатицы. *Dibranchiata* неизвестны в палеозое, древнейшие представители их появляются в триасе. Белемниты распространены главным образом в юре и в мелу, особенно часто в глинистых породах.

Двужаберные сравнительно редки в эоцене.

# Класс IV. Пластинчатожаберные Lamellibranchiata

(Acephala, Bivalvia, Pelecypoda)

Пластинчатожаберные моллюски имеют тело с внутренней и внешней симметрией. Головная область тела зачаточна, и мантия, разделяющаяся на правую и левую лопасти, выделяет двустворчатую раковину, которая покрывает и заключает в себе все тело (рис. 492).

Головная область снабжена с каждого бока парой губных щупалец. Нога, без плоской подошвы, находится на брюшной стороне, обыкновенно приспособлена к тому, чтобы зарываться в почву. Мантийные лопасти соединены одним или двумя мускулами, расположенными поперек тела и смыкающими створки, к которым они прикреплены. Под мантией находятся две боковые симметричные гребенчатые жабры. Пластинчатожаберные лишены radula и питаются микроскопическими организмами; последние приносятся током воды, возникающим от действия ресничек, расположенных на некоторых мягких частях тела. Ротовое отверстие находится на переднем конце тела, анальное — на заднем. Раковина состоит из двух выпуклых створок одинаковой или неодинаковой величины (равностворчатая, неравностворчатая).

Раковину ориентируют так, что ротовое отверстие находится впереди, анальное — назади. Замочный край находится наверху, и при нем находятся исходные точки роста раковины — макушки (рис. 493). Вправо от плоскости соприкосновения створок (обыкновенно являющеюся и плоскостью симметрии) при этом будет правая створка, влево — левая. Раковина покрыта всегда концентрическими линиями нарастания ее. Длиною раковины называется наибольшая протяженность ее спереди назад, высотою — сверху вниз, толщиною — наибольшее расстояние между наружными поверхностями створок. Края раковины называются: передним, задним, нижним (или брюшным), верхним (спинным или замочным).

Открывание и закрывание раковины совершается посредством органов, действие которых на раковину противоположно: таковыми являются связка и замыкающие мускулы.

Замыкающие мускулы первично являются в числе двух: переднего, находящегося около рта, и заднего — около анального отверстия. Сжа-

маясь, укорачиваясь, мускулы закрывают створки. Их места прикрепления являются на створках в виде углубленных впечатлений.

Лопасти мантии соединены между собою всегда на спинной стороне тела и иногда в других частях их периферии. Иногда края лопастей мантии назади сложены или срастаются так, что образуют раструбы, служащие для входа и выхода воды, называемые сифонами (рис. 492). Мантия плотно прилегает ко внутренней поверхности створок и на периферии их обыкновенно прирастает к ним по некоторой линии. Эта линия оставляет впечатление на внутренней поверхности створок в виде непрерывной линии, называемой мантийной (рис. 493). Вне мантийной линии край епанчи свободен и иногда снабжен примитивными органами зрения. Концы мантийной линии обыкновенно примыкают к отпечаткам закрывающих раковину мускулов (см. рис. 493), расположенных: один — на переднем, другой — на заднем конце тела. В случае сколько-нибудь значительного развития сифонов (верхний — анальный, нижний — жаберный) они втягиваются внутрь раковины мускулами, берущими начало в мантии; чем больше сифоны, тем больше и эти мускулы и тем более они вдаются вовнутрь, делая мантийную линию выемчатою, с синусом. Синус отсутствует лишь у очень немногих из имеющих сифоны форм, которые лишены способности втягивать сифоны в раковину.

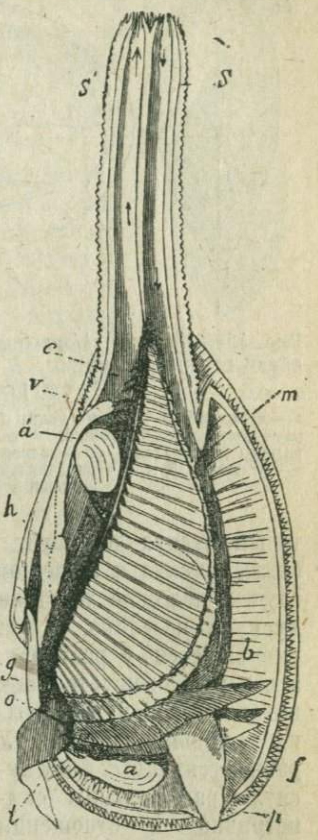



Рис. 492. *Mya arenaria* (ныне живущая). Обращена головною частью вниз, брюшною — направо. Левая створка, мантия и половина сифонов удалены.

*a*, *a'* — передний, и задний замыкающие мускулы; *b* — внутренностный мешок; *c* — клоакальная камера, в которую открывается анальное отверстие; *f* — нога; *g* — жабры; *h* — сердце; *m* — разрез края мантии; *o* — рот; *p* — бахромчатость края мантии; *s* — жаберный сифон; *s'* — анальный сифон; *t* — губные щупики; *v* — анальное отверстие; наверху стрелками показаны входящий и выходящий токи воды.

Кроме впечатлений замыкателей на раковине имеются еще над ними или между ними меньшие впечатления ножных мускулов.

Замыкателей бывает два или один. Если два, то они бывают или одинаковой величины, или различной (равно- и разномускульные пластинчатожаберные, *Isomyaria* и *Hetero-* или *Aniso-myaria*). Передний мускул изменяется в размерах до полного исчезновения (одномускульные, *Monomyaria*), причем эти изменения обусловливаются механическими условиями его действия в связи с относительным положением мягкого тела животного в раковине.

При равномускульности линия, соединяющая впечатления замыкателей в одной и той же створке, параллельна краям замочному и брюшному; при разномускульности эта линия пересекает замочный край под углом, причем меньший передний мускул всегда более близок к замочному краю, чем больший задний, и величина переднего мускула тем меньше, чем он ближе к замочному краю (рис. 494).

Задний мускул, напротив, удаляется от замочного края и увеличивается в размерах, в то время как передний уменьшается.

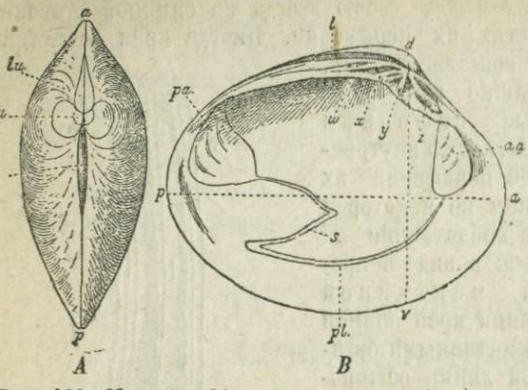



Рис. 493. *Meretrix chione* (ныне живущая). *A* — вид обеих створок со спины. *B* — внутренность левой створки.

*a* — передний; *p* — задний край; *d* — спинной; *v* — брюшной; *lu* — луночка; *u* — макушка; *l* — связка; *aa* — впечатление переднего замыкателя; *pa* — заднего; *pl* — мантийная линия; *s* — ее синус; *w*, *x*, *y* — кардинальные зубы; *z* — передний боковой зуб.

Указанное изменение положения мускулов связано с поворотом мягкого тела в раковине, происходящем так, что рот, подобно переднему замыкателю, приближается к замочному краю, а анальное отверстие, подобно заднему замыкателю, удаляется от замочного края. Мускулы действуют, всегда преодолевая препятствие со стороны эластичной, как пружина, связки, находящейся у замочного края, подобно тому как это имеет место у *Ostracoda*. Чем дальше расположен мускул от замочного края, тем больше, так сказать, плечо рычага, на который мускул действует, тем сильнее действие мускула; и обратно, чем ближе мускул к замочному краю, тем меньше его действие. В последнем случае полезное действие мускула невелико, и он уменьшается в размерах, а затем атрофируется, как находящийся в невыгодных условиях действия. У равномускульных форм мускулы расположены симметрично в отношении замка, действуют одинаково и равны, у одномускульных форм конечным этапом в развитии единственного мускула является занятие им в створке центрального или почти центрального положения, при котором он действует равномерно на всю окружность створок.

Связка первоначально не представляла обособленной части раковины; раковина на первых стадиях своего развития, так

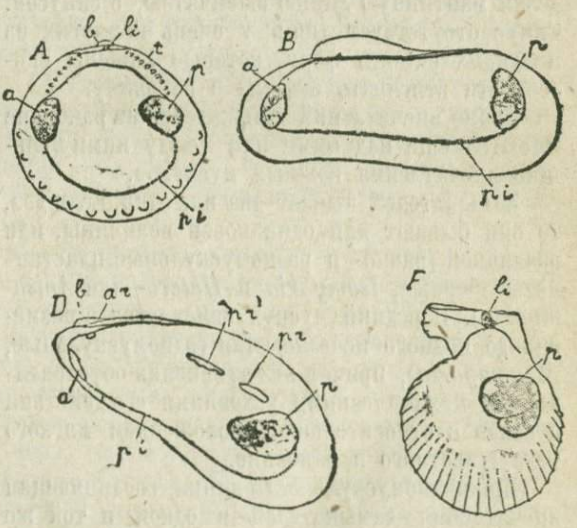



Рис. 494. Правые створки четырех различных пластинчатожаберных с различно развитыми мускулами-замыкателями. *A* — *Pectunculus*, *B* — *Myrina*, *D* — *Modiola*, *F* — *Pecten*.

*a* — передний замыкатель; *p* — задний; *ar*, *pr*, *pr'* — ножные мускулы; *b* — макушка; *li* — связка; *pi* — мантийная линия; *r* — зубы замка.

же как вероятно и у древнейших пластинчатожаберных, состоит лишь из рогоподобного конхиолина и имеет блюдцеобразную форму. Затем эта раковина под действием возникающих мускулов надламывается посредине, так что образуются две полукруглые створки с прямым замочным краем, объизвестняющиеся за исключением соединительной части, которая представляет первичную связку. В этом состоянии связка не является ни внутреннею, ни наружною, каковые типы связки развиваются в дальнейшем историческом развитии пластинчатожаберных (рис. 496, см. также рис. 499). Бывают в связке одновременно наружная и внутренняя части, как у *Mactra* (см. рис. 495), и вообще даже наружная связка является внутреннею в части своей, которой она примыкает к мягкому телу и наращивается.



Рис. 496. Щиток, луночка и связочные нимфы *Astarte duboisi*. Нижневолжские слои. Хорошово. Около Москвы.

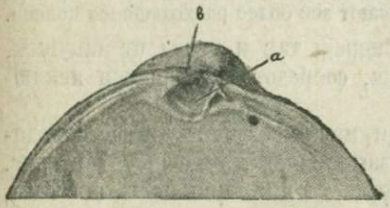



Рис. 495. Околозамочная часть левой створки ныне живущей *Mactra*.
*a* — внутренняя; *b* — наружная часть связки.

Первичная связка находилась под макушками как впереди, так и позади их. При дальнейшем развитии она сосредоточивается позади макушки.

Связка (рис. 495) состоит из двух частей: наружной — темной, подобно наружному слою раковины состоящей из конхиолина, и внутренней — светлой, упругой как хрящ, содержащей кроме органического вещества известь. При толстой связке лишь наружные (т. е. наиболее далекие от тела животного) слои ее растягиваются при действии мускулов, а внутренние при этом сжимаются, так что когда связка открывает раковину, то наружные слои связки действуют, сжимаясь, а внутренние — расширяясь. Между сжимающимися и расширяющимися слоями связки будет граница, по которой не происходит ни сжатия, ни расширения. По этой-то границе и происходит обособление обеих частей связки.



*A* *B*

Рис. 497. Связка *Spondylus*. Справа прикрепленная створка, посредине area которой от макушки протягивается желобок, вмещающий связку (отчетливо на рис. *B*).

Наиболее совершенным типом связки является такой, когда она, располагаясь позади макушек, представляет полуэллипсоид, длинными краями прикрепленный к створкам или к особым выступам их, называемым связочными нимфами. Другая форма связки, это — сплющенный тяж, протягивающийся от одной макушки к другой (*Lima*, *Spondylus*; рис. 497), с длинною осью, перпендикулярною к плоскости разделения створок; этот тип сосуществует с area, находящейся под макушками и простирающейся по обе стороны их. Наконец третий тип представляет связку, состоящую из нескольких отдельных частей, расположен-

ных в отдельных углублениях area, находящейся под макушками; этот тип развивается из предыдущего — сложная связка (см. рис. 515), называемая так в отличие от простой вышеописанных типов.

В индивидуальном развитии сложная связка исходит из простой связки.

У молодых *Perna* связочные ямки постепенно увеличиваются в числе. Сначала имеется одна ямка, как у *Avicula*, затем выделяющий связку участок спинного гребня мягкого тела разделяется на две обособленные части, отлагающие каждая отдельную часть сложной связки, и т. д. Нечто подобное происходит у *Arcidae*, у которых связка помещается в нескольких коленчато-согнутых бороздках. Каждая из последних начинается одной ямкой, соответствующей вершине колена, затем, вследствие раздвоения отлагающего связку участка мягкого тела и все растущего удаления полученных раздвоением частей, возникают все более расходящиеся колена.

Связка с area, простирающейся как вперед, так и назад от макушек, является типом более древним, чем связка, сосредоточивающаяся исключительно позади макушек.

Когда связка находится вполне позади макушек, часть area, находящаяся впереди их, обособляется в так называемую луночку (см. рис. 493, 496), позади же макушек связка занимает тогда лишь часть щитка, подобного луночке, но более значительных размеров.

Замок. Подобно тому как у брахиопод, замочные края створок раковины пластинчатожаберных утолщаются, расширяются в замочную площадку, и на них развиваются пластинчатые или бугровидные выступы — зубы. У пластинчатожаберных зубы и зубные впадины развиваются в обеих створках; в каждой створке зубы расположены, чередуясь с зубными впадинами.

У наиболее примитивных пластинчатожаберных не существует замочной площадки, и замочный край подобен остальным краям, между прочим и в том отношении, что к нему, как и к ним, от макушки поверхности area, под макушкой находящейся, доходят радиальные ребрышки, часто покрывающие поверхность раковины у пластинчатожаберных. Эти ребра делают раковины зубчатыми, что способствует более прочному соединению створок при закрывании их. Эти зубцы под действием естественного отбора усиленно развиваются там, где действие их более постоянно, т. е. на том краю, где створки и при открывании не вполне отходят одна от другой, — на замочном краю. Раз начавшись, развитие зубов шло неуклонно, они остались на замочном краю и тогда, когда ребра, первоначально имевшиеся между макушкой и замочным краем, исчезли с этого пространства.

Изучение индивидуального развития раковины пластинчатожаберных свидетельствует, что зубы — если и не у всех, то у большей части пластинчатожаберных — онтогенетически развиваются из образований, представляющих ребра — первичные зубные пластинки.

Таким образом онтогения пластинчатожаберных, так же как и геологически древнейшая фауна их согласно свидетельствуют о происхождении зубов замка.

Обыкновенно внутренние ребра отсутствуют, а первичные зубные пластинки в индивидуальном развитии часто утрачивают первоначальную пластинчатую форму. Так (рис. 498) из первичных зубных пластинок обособляются кардинальные зубы, лежащие поперек замочной площадки и радиально расходящиеся от макушки; эти зубы обособляются именно из части зубных пластинок под макушками, представляющей

отогнутость вверх или вниз; из частей первичных зубных пластинок, отдаленных от макушек, в этом типе обособляются латеральные зубы.

Различают следующие типы замка:

A. Дизодонтный (или плагиодонтный, т. е. несовершенно- или косозубый), состоящий из внутренних ребер или первичных зубных пла-

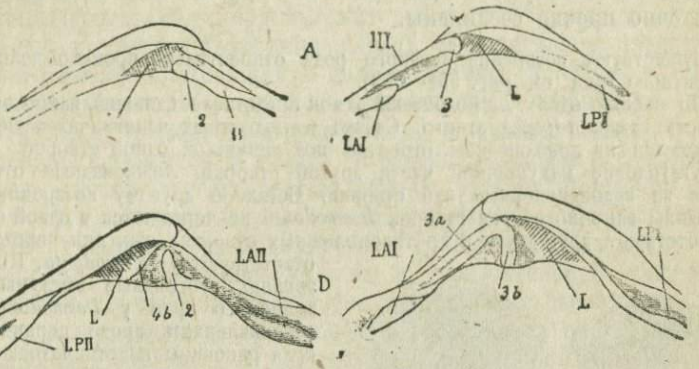



Рис. 498. *A* и *D* — развитие замка *Lucina neglecta*. Стадия не непосредственно следует за *A*. Налево — левая, направо — правая створка.

В *A* — первичные зубные пластинки *I (LA) II, III;* в *D* — обособившиеся из них зубы гетеродонтного замка, кардинальные *2, 3a, 3b, 4b* и латеральные, передние — *LAI, LAII*, и задние — *LPI, LPII (LAI* в приводимом примере не дает кардинальных зубов, целиком образуя латеральный), *L* — связка.

стинок (см. рис. 506, 515); иногда укороченных (вплоть до исчезновения) в зрелом возрасте по сравнению с молодыми стадиями индивидуума замочная площадка (расширение замочного края) часто не развита.

B. Таксодонтный, состоящий из многочисленных одинаковых зубов (рис. 499). Название указывает на «стройный» ряд зубов.

C. Гетеродонтный (разнозубый) — из небольшого числа средних кардинальных зубов (расходящихся из-под макушки поперек замочного края), а иногда и боковых, латеральных (параллельных краям раковины). Этот тип замка представляет подразделения на:



Рис. 499. Таксодонтный замок и внутренняя связка. *Nucula*. $^2/_1$.

1) собственно гетеродонтный тип (см. рис. 498);

2) шизодонтный (расщепленнозубый) — срединный зуб одной створки разделен на две ветви, направленные одна вперед, другая назад; в другой створке нет зуба, соответствующего промежутку между этими ветвями (рис. 500);

3) пахиодонтный (толстозубый), состоящий из немногих толстых согнутых или шиповидных, главным образом кардинальных зубов (см. рис. 545, 547), и наконец

D. Десмодонтный (связочнозубый), отличающийся слабым развитием зубов, вследствие зияния раковины назади, а часто и напереди (рис. 551 и 553). Животное, помещаясь в сделанном им углублении почвы,

не имеет надобности плотно закрывать раковину для безопасности. С другой стороны, герметическое закрывание является и невозможным, по крайней мере назади, где находятся сифоны. При зиянии раковины являются бесполезными и не развиваются латеральные зубы, служащие направляющими при движении створок во время закрывания. Связка же развивается хорошо, как это вообще бывает при слабом развитии зубов, так как в этом случае лишь при таком развитии связки створки будут достаточно прочно соединены.

Существуют воззрения двоякого рода относительно происхождения замка десмодонтного типа (см. рис. 551—553).

По мнению одних, десмодонтный замок представляет специализированную разновидность замка гетеродонтного. Связка десмодонтных пластинчатожаберных часто помещается на ложковидном отростке под макушкой одной створки, подходящем под углубление макушечной части другой створки. Ложковидный отросток считается за видоизмененный зуб створки. Согласно другому воззрению, выступы и впадины замочного края створок *Desmodonta* не чередуются в одной створке и не соответствуют друг другу в противоположных створках, как они чередуются и соответствуют у *Heterodonta*. По этому воззрению, зубовидные выступы у впадины замочного края у *Desmodonta* являются образованиями вроде первичных зубцов края раковины пластинчатожаберных, а не развиваются из первичных зубных пластинок. Вышеописанное расположение связки на зубовидном отростке, считающееся характерным для *Desmodonta*, является вторичным, возникает у форм (например, *Mya*), покоящихся на почве в боковом положении, на одной створке, причем вообще створки развиваются неодинаково, а на верхней развивается зубовидный отросток, как бы свешивающийся вниз и представляющий видоизменение лигаментной связочной нимфы.

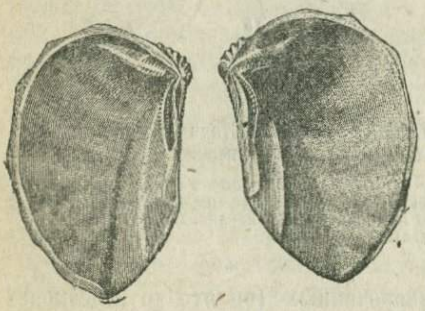


Рис. 500. Шизодонтный замок. *Trigonia*.

С каждой стороны внутренностного мешка, над ногою и обыкновенно на протяжении от околоротовых щупалец до задних замыкающихся мускулов, находятся жабры.

В общем отдельная жабра состоит из продольного ствола, от которого с обоих боков отходят листоватые или нитевидные ответвления. У более архаических форм (*Nucula*) эти ответвления пластинчаты, соединены между собой лишь посредством несущего их ствола.

Следующими этапами на пути усложнения строения жабер являются жабры с нитевидными ответвлениями главного ствола и жабры сетчатого сложения, возникающего вследствие соединения нитей поперечными перемычками.

Все пластинчатожаберные — животные водные. Большинство из них живут в море, но некоторые семейства проникли в пресные воды. Питаются микроскопическими организмами, главным образом водорослями. В общем пластинчатожаберные являются животными, зарывающимися в ил дна, на котором они живут. В зависимости от свойства дна изменяется положение животного на нем, изменяются строение мягкого тела животного и форма его раковины.

Первично древнейшие пластинчатожаберные, происшедшие, подобно первичным гастроподам, от *Amphineura*-подобных моллюсков, должны

были иметь плоскость соприкосновения створок перпендикулярную к почве (ортоконхные формы). Тело их необходимо симметрично в отношении этой плоскости. Наиболее примитивны покоящиеся на брюшном краю (*Nucula*). Таковые лишены сифонов, створки их вполне закрываются, организация мягкого тела очень примитивна; хотя они уже не передвигаются ползанием, подобно гастроподам и амфиневрам, но нога их по форме еще приближается (*Nucula*) к ноге гастропод более, чем у других пластинчатожаберных. Сюда принадлежат свободные формы (*Nucula*) или прикрепленные к месту пребывания (*Arca*). Прикрепление происходило у пластинчатожаберных, живущих в полосе прилива и отлива и смежно с ней, там, где вследствие прибоя, приносившего изобильную пищу, животному не было надобности передвигаться в поисках пищи.

Животное прикрепляется к скалам, к обломкам раковин и т. п. посредством byssus — пучка нитей, представляющих продукт выделения желез ноги (может быть аналогичных слизеотделительным железам брюхоногих); это выделение твердеет и агломерируется с посторонними предметами.

Производными от описанной группы с горизонтальной продольной осью тела являются пластинчатожаберные, живущие зарывшись головной частью вниз, с вертикальной продольной осью. Одни из них — бессифонные или иногда представляют зачатки сифонов (*Unionidae, Astartidae, Cyrenidae, Cyprinidae);* другие имеют развитые сифоны.

Сифоны развиваются у форм, зарывающихся глубоко, вероятно в зависимости от рыхлости почвы, причем животное естественно уходит вертикально в почву передним концом, на котором находится нога. Погружение в почву, в ил может происходить и просто вследствие собственного веса животного.

Повидимому всегда вторичным является положение животного на боку, на одной из створок, плоскость соприкосновения которых тогда бывает параллельна поверхности дна (плевроконхные формы). Это происходит, может быть, при переходе от мягкого морского дна к твердому, в которое нельзя углубиться, тогда животное естественно ложится на тот или другой бок. При этом пластинчатожаберные бывают с уплощенной верхней створкой, приобретающей форму крышечки, и углубленной нижней створкой; плевроконхные пластинчатожаберные бывают свободны или прикреплены. Обыкновенно прикрепляются при высокой температуре морской воды, малой глубине и волнении: при высокой температуре животное производит в изобилии известь, малая глубина связана с волнением, а последнее обусловливает прикрепление (*Chama, Diceras, Rudistae*), отчасти происходящее и потому, что вследствие значительного веса раковины животное испытывает затруднения в передвижении, остается жить все на одном месте. Прикрепление увеличивает прочность, почему прикрепленные и выживают. Прикрепление имеет последствием образование формы раковины, округленной в плане, вследствие одинаковости окружающих условий со всех сторон, и углубление прикрепленной створки.

Животное, подвешенное к крышечкообразной верхней створке, представляет отвисающую вниз массу тела, соответственно которой внутренняя поверхность нижней створки формуется вогнутой. Нижняя створка иногда становится коралловидно-конической и в нижней части своей внутри представляет ряд вогнутых днищ, лежащих одно над другим и развивающихся по мере удлинения створки, отделяя нижнюю часть створки от верхней, занятой мягким телом (рудисты, *Hippurites*, рис. 547).

Все вышеизложенное относится к *Isomyaria*.

*Anisomyaria* — ортоконхны; плоскость соприкосновения створок является плоскостью симметрии. Все ныне живущие — и, вероятно, и ископаемые — *Anisomyaria* снабжены биссусом, по форме клиновидны, подобно *Mytilus* — митилусообразны.

Если представить себе *Isomyaria*, снабженных биссусом, вроде *Arca*, прикрепленными в прибрежной полосе, где существует значительное волнение воды, то, вследствие выхода биссуса ближе к переднему концу тела, он будет оказывать давление на передний замыкающий раковину мускул, затрудняя его развитие, оттесняя его все более к макушке. В связи с этим уменьшится напереди и мантия, а потому раковина получит суженную напереди, митилусообразную форму, характерную для *Anisomyaria*.

*Monomyaria* все плевроконхны, сифоны у них конечно отсутствуют. Те из них, которые менее удалились от исходных для них *Anisomyaria* (*Avicula* и некоторые *Pecten*), имеют еще отличительный для последних биссус. Теряя его, они становятся свободными (*Pecten*) или прикрепленными раковиной (*Ostrea*).

Пластинчатожаберные передвигаются посредством ноги, зарывая ее в ил и затем подтягивая на ней, как на якоре, свое тело, или передвигаются довольно быстро попеременным открыванием и захлопыванием створок (*Lima*, *Pecten*); некоторые передвигаются, с силою выбрасывая воду через анальное сифонное отверстие.

В общем пластинчатожаберные преобладают на небольших глубинах; изредка доходят до глубины около 1300 *м*.

## Отряд I. *Taxodonta*

Равномускульные пластинчатожаберные, с цельной, редко слабо выемчатой мантийной линией. Силур — ныне. Исключительно морские.



Рис. 501. *Macrodon keyserlingi*. Оксфорд. Д. Новоселки на р. Оке. Рязанский район.

Уже с силура подразделяются на две группы: *Arcacea* и *Nuculacea*. Первые имеют между макушкой и замочным краем треугольную area с наружной связкой, а зубы часто пластинчатые и параллельные замочному краю. *Nuculacea* имеют короткие зубы, расположенные поперек замочной площадки, связку наружную или внутреннюю, сосредоточивающуюся непосредственно под макушками.

*Macrodon* (рис. 501; macros — длинный, odous — зуб) имеет зубы удлиненные и горизонтальные назади, короткие и косые впереди. Раковина с прямым замочным краем, удлиненная в передне-заднем направлении,

с макушками в передней части. Девон — третичные отложения, главным образом в каменноугольных.

*Cyrtodontarca* (рис. 502) имеет area с наружной связкой, характерную для *Arcacea*, и замок из зубов весьма примитивного типа, именно: напереди находятся коленчато-согнутые, иногда путем пережима подразделенные на части зубы, назади — пластинчатые, вытянутые параллельно замочному краю. Верхнекаменноугольные — пермские отложения.



Рис. 502. *Cyrtodontarca bakewellioides.* Замок правой створки; левая створка и area правой. Пермь. Донецкий бассейн.

Этот род связывает *Arcidae* с *Cyrtodontidae*, типом которых является род *Cyrtodonta*, весьма примитивный, силурийский и девонский. *Cyrtodonta* имеет такие же зубы, как у *Cyrtodontarca*, но связку простую, расположенную сзади макушек. *Cyrtodontarca* представляет тип, имеющий точки соприкосновения не только с *Arcidae*, но и с *Aviculidae* и даже с *Heterodonta*.

*Arca* (рис. 503) отличается радиальной скульптурой, многочисленными короткими зубами, расположенными поперек замочной площадки. Триас — ныне.

*Cucullaea* (рис. 504) отличается короткими поперечными зубами посредине замочной площадки и длинными косыми по концам ее. Триас — ныне.

*Nucula* (см. рис. 499; nucula — маленький орешек). Раковина овальная или треугольная, с концентрической скульптурой; многочисленные корот-



Рис. 503. *Arca diluvii.* Плиоцен. Сиена. Италия.



Рис. 504. *Cucullaea golowkinskii.* Нижнемеловые отложения. Саратов.

кие зубы расположены поперек замочного края в два ряда, расходящиеся от макушки и разделенные под нею внутренней связкой. Силур — ныне.

Главным образом в палеозое встречается род *Palaeoneilo* (силур — юра), отличающийся наружной связкой, так что зубы расположены непрерывным рядом.

## Отряд II. *Dysodonta* [1]

Разномускульные и одномускульные пластинчатожаберные, в большинстве случаев прикрепленные биссусом, которому иногда соответствует выемка под передним ушком одной из створок, дающая возможность створкам плотно замыкаться, несмотря на проходящий между ними наружу биссус. Силур — ныне.



Рис. 505. *Avicula densicostata*. Меловые отложения. Ульяновск.

*Avicula (Pteria)* (рис. 505; avicula — маленькая птица, pteron — крыло). Раковина косая, расширенная задне-вентрально, с ушками при концах длинного прямого замочного края, неравностворчатая; более плоская правая створка снабжена выемкой для биссуса. Треугольная наружная связка расположена под макушками, в средней части треугольника area. У современных видов *Avicula* зубы отсутствуют или редуцированы (до одного) в зрелом возрасте, более развиты в ранних стадиях. У палеозойских *Avicula* зубы развиты в виде косых первичных зубных пластинок, расходящихся наперед и назад от макушек. Украшения в виде концентрических или радиальных ребрышек. Силур — ныне.

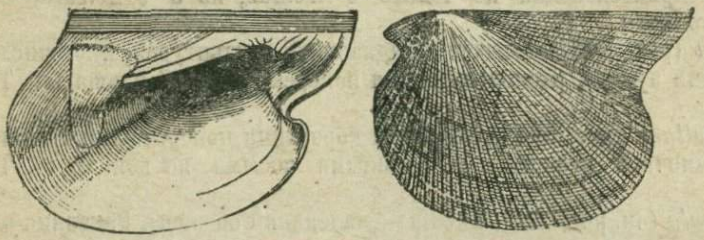


Рис. 506. *Pterinea laevis*. Девон. Нассау. Германия.

*Pterinea* (рис. 506), близкий к *Avicula* палеозойский род; отличается от *Avicula* постоянно имеющимися зубами, косо направленными спереди назад, напереди короткими, назади длинными; переднее мышечное впечатление углубленное; связка на площадке, имеющей форму прямоугольника. Силур — карбон.

Особенности area со связкой не являются резким отличием *Pterinea* от *Avicula*; как показывает изучение онтогении ныне живущих форм, узкая, треугольная, сосредоточивающаяся под макушками связка в индивидуальном развитии может превращаться в связку, более распространенную на поверхности area.



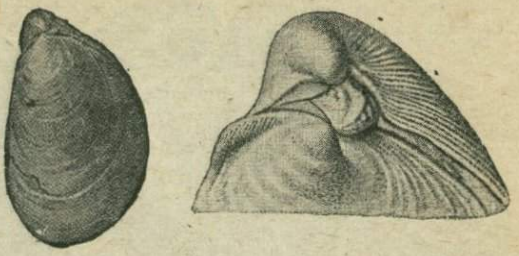
Рис. 507. *Pseudomonotis echinata*. Доггер. Сёттон. Англия.

Существуют *Aviculae* с менее косой раковиной и редуцированными ушками (*Oxytoma*; пермь — ныне), намечающие переход от *Avicula* к *Pseudomonotis* (рис. 507), отличающе-

[1] Dys — без, odous, odontos — зуб.

муся выпуклой левой и плоской правой створкой; переднее ушко последней крайне слабо развито. Скульптура радиальная. Девон — юра.

*Aucella* (рис. 508), является производною от *Pseudomonotis;* отличается крайнею редукцией обоих ушков. Вздутая левая створка имеет большую, сильно загнутую макушку. Украшения преобладающе концентрические. Верхняя юра, нижний мел.



*A* *B*

Рис. 508. *A* — *Aucella gabbi.* *B* — макушечная часть. Титон. Мневники около Москвы.

*Posidonomya* (рис. 509). Тонкая, сжатая с боков раковина, равностворчатая, концентрически складчатая. Замочный край прямой, без ушков, беззубый; макушка почти посредине замочного края, едва выдающаяся. Силур — юра.

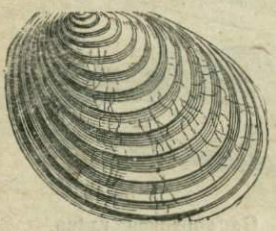


Рис. 509. *Posidonomya becheri.* Нижнекаменноугольные отложения. Нассау. Германия.

*Mytilus* (рис. 510, 511) относится иногда к *Taxodonta.* Имеет равностворчатую, но весьма неравностороннюю, разномускульную раковину, с макушками напереди замочного края. Раковина несколько зияет напереди благодаря биссусу. Сзади макушек протягивается наружная связка. Раковина представляет толстый эпидермический и тонкий перламутровый слой; замок в зрелом возрасте отсутствует или рудиментарен, в виде мелких коленчатосогнутых зубов. Раковина гладкая или с радиальными ребрышками. Триас — ныне.



Рис. 510. *Mytilus asper.* Средняя юра. Кальвадос. Франция.



Рис. 511. *Mytilus sublaevis.* Средняя юра. Минчингемитон. Англия.



Рис. 512. *Dreissensia brardi.* Миоцен. Вейсенау. Около Майнца.



Рис. 513. *Dreissensia rostriformis.* Постплиоцен. Черный Яр. Астраханский край.

*Dreissensia* (рис. 512, 513) при митилусообразной общей форме раковины имеет под макушками внутри створок перегородку, служащую для

прикрепления переднего замыкателя и ножного мускула. В пресных и солоноватых водах. Мел — ныне.

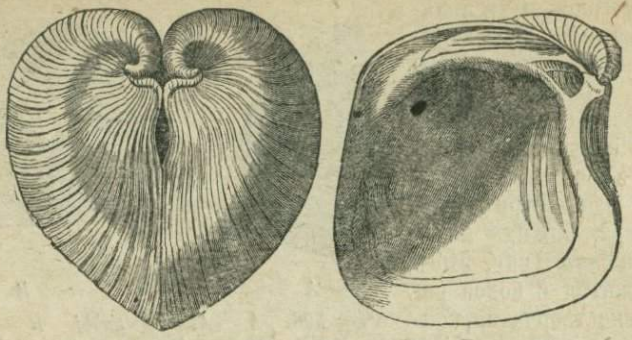


Рис. 514. *Congeria conglobata*. Миоцен. Иннерсдорф, около Вены. Австрия.

Родственная *Congeria* (рис. 514) отличается почти квадратным очертанием сильно вздутых, больших, толстых и тяжелых створок. Связка

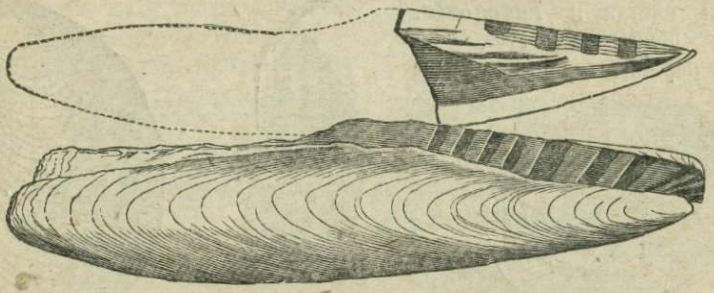


Рис. 515. *Gervilleia aviculoides*. Верхняя юра. Оксфордская глина. Франция.

внутренняя, удлинена в направлении замочного края. Впечатление ножного мускула обособлено от впечатления переднего замыкателя, лежит на перегородке кзади и несколько внутрь от последнего. Верхнетретичные отложения — ныне.



Рис. 516. *Perna mytiloides*. Оксфорд. Р. Печора. Северный край. Сбоку и со спинной стороны.

Своеобразное развитие в отношении связки представляют примыкающие к *Avicula* роды *Inoceramus* и *Perna*, именно: связка этих и некоторых других родов является в виде нескольких обособленных одна от другой частей, лежащих каждая в отдельной ямке замочного края (сложная связка).

Древнейшие, более примитивные представители этой группы (принадлежащей к одномускульным пластинчатожаберным), как *Gervilleia* (рис. 515; по имени ученого Гервилля), еще имеют зубы в виде немногочисленных косо идущих пластинок и связку, по-

мещающуюся иногда лишь в небольшом числе (3—4) ямок. Триас — мел.

*Perna* (рис. 516). Равностворчатая раковина по форме изменяется от овальной до четырехсторонней. Макушка острая, на переднем конце раковины; замочный край широкий, беззубый, с многочисленными ямками для связки. Напереди выемка для биссуса. Триас — ныне.

*Inoceramus* (рис. 517—519; inus — подобный, keramis — черепитчато налегающий). Округленно-яйцевидная, более или менее неравностворчатая раковина, с концентрическими, редко с радиальными украшениями. Макушка выдающаяся, находящаяся напереди. Сильно развит призматический слой раковины. Юра и мел, главным образом средний и верхний.

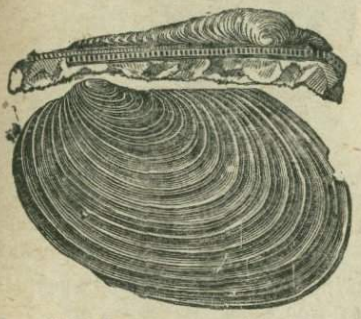


Рис. 517. *Inoceramus cripsii*. Сенон. Гозау. Австрия.



Рис. 518. *Inoceramus retrorsus*. Верхняя юра. Р. Оленек. Якутская область.

Простую связку имеют *Pectinidae* — одномускульные пластинчатожаберные, производные от *Aviculidae*. У *Pectinidae* плагиодонтный замок представляет видоизменение, состоя из немногочисленных зубов, расположенных симметрично по обе стороны связки, — изодонтный замок.

*Pecten* (рис. 520, 521; см. также рис. 494; pecten — гребень). Раковина почти равнобокая, иногда в высокой степени неравностворчатая,



Рис. 519. *Inoceramus sulcatus*. Гольт. Франция.

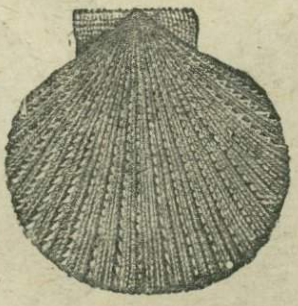


Рис. 520. *Pecten asper*. Сеноман. Франция. 1/2.



Рис. 521. *Pecten imperialis*. Неоком. Ганновер. Германия. 1/3.

с хорошо развитыми, почти равными ушками; выемка для биссуса более или менее слабо развита. Связка внутренняя, срединная, треугольная; по обе стороны связки немногочисленные зубы в виде косых первичных зубных пластинок. Распадается на многочисленные подроды (*Entolium*, *Vola* и др.). Девон (?) — ныне.

*Lima* (рис. 522). Косоовальная раковина, часто несколько вытянута наперед, равностворчата, обыкновенно несколько зияет напереди в связи с наличностью биссуса; замочный край беззубый, с ушками. Макушки

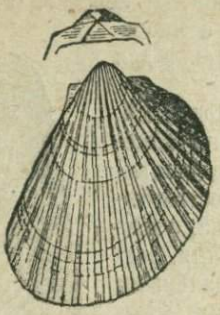


Рис. 522. *Lima pectinoides*. Нижний лейас. Германия.



Рис. 523. *Spondylus spinosus*. Турон. Дрезден. Саксония. Германия.

острые, удаленные одна от другой. Скульптура в виде радиальных ребрышек. Карбон — ныне, главным образом в мезозое.

*Spondylus* (рис. 523; см. также рис. 497; spondylos — замок). Отличается короткими немногочисленными зубами, симметрично, как вообще у *Pectinidae*, расположенными по обе стороны связки. Раковина или свободная — и тогда почти равностворчатая, или прирастающая правой створкой, тогда увеличивающейся в размерах, приобретающей высокую

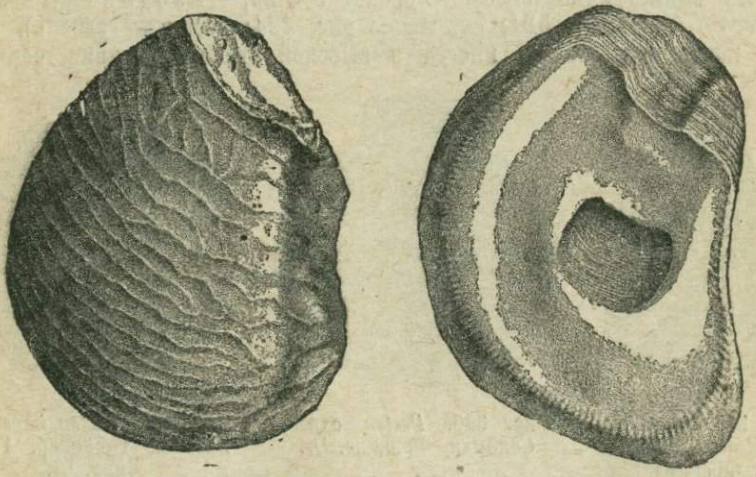


Рис. 524. *Ostrea callifera*. Олигоцен. Майнцский бассейн. $^1/_2$.

area; прирастание происходит околомакушечной частью, которая вследствие этого сильно варьирует по форме. На радиальных ребрышках поверхности раковины часто находятся шиповатые или пластинчатые выросты. Пермь — ныне.

*Ostrea* (рис. 524—526; -ostracon — раковина). Также сильно прирастает одной, вследствие этого сильно варьирующей по форме створкой. Раковина неправильного очертания, неравностворчатая, иногда весьма толстая, листоватого сложения, с сильно развитым призматическим слоем. В зрелом возрасте зубы отсутствуют или рудиментарны, в виде зубчиков. Иногда со скульптурой в виде радиальных ребер или складок. Девон — ныне, особенно в третичных отложениях.



Рис. 525. *Ostrea digitalina*. Верхнетретичные отложения. Штейнбрунн. Венский бассейн. Австрия.

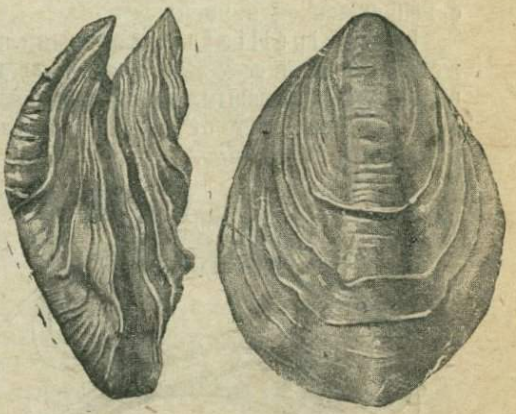


Рис. 526. *Ostrea khoroschovensis*. Волжский ярус. Мневники. Около Москвы.

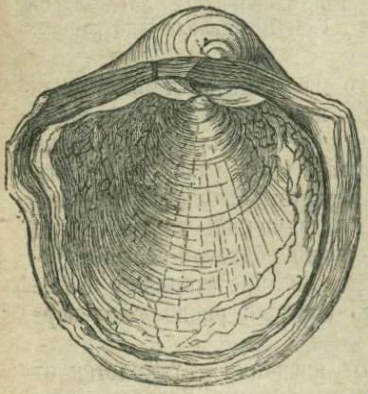


Рис. 527. *Gryphaea vesicularis*. Белый мел. Остров Рюген.



Рис. 528. *Gryphaea kaufmanni*. Верхнемеловые отложения. Риштана в Ферганской области. $^1/_3$.



Рис. 529. *Gryphaea arcuata*. Нижний лейас. Вюртемберг. Германия.

*Gryphaea* (рис. 527—529; сходство с загнутым клювом грифа) отличается сильно выпуклой левой створкой с загнутой макушкой. В моло-

дости прирастает, в зрелом состоянии свободна; правая створка плоская, крышечковидная. Юра — ныне, главным образом мезозой.

## Отряд III. *Heterodonta* [1]

*Heterodonta* представляет группу, специализированную в отношении развития замка; в этой же группе развивается наиболее совершенный тип связки, цилиндрической, наружной, лежащей позади макушек. Наконец у *Heterodonta* почти всегда имеются сифоны, хотя иногда столь слабо развитые, что мантийная линия не имеет синуса (*Integripalliata*, т. е. с ненарушенной линией).

Integripalliata. Первичными являются формы палеозойские, снабженные зубами всех категорий — передними и задними боковыми и кардинальными; к таковым принадлежат мало еще отличающиеся друг от друга в палеозое *Cyprinidae* и *Astartidae*.

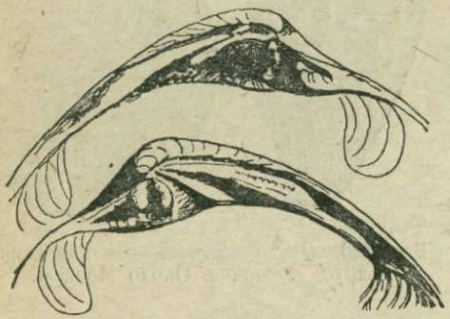


Рис. 530. *Cyprina islandica*. Плейстоцен. Швеция.

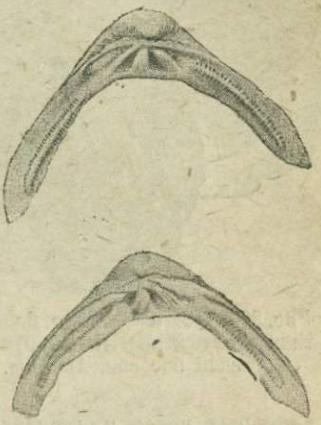


Рис. 531. *Cyrena fluminalis*. Замок правой и левой створок. Постплиоцен. С. Александров Гай. Нижневолжский район.

Род *Cyprina* (рис. 530; от географического названия), установленный на основании современных его представителей, имеет раковину овальной или округленной формы, вздутую, концентрически струйчатую; макушки выдающиеся, загнутые наперед. Передние боковые зубы уже подверглись некоторой редукции, именно: в левой створке передний боковой зуб уменьшен в размерах, вместе с тем он смещен на замочной площадке под передний кардинальный. В правой створке передний боковой вовсе отсутствует. Мезозойские представители рода *Cyprina* представляют более первичное состояние переднего бокового зуба, который расположен нормально, впереди замочных. Юра — ныне.

*Cyrena* (см. рис. 531; от географического названия) отличается от *Cyprina* хорошо развитыми передними боковыми зубами. Боковые зубы вообще являются довольно удаленными от кардинальных и иногда могут быть покрыты тонкими струйками на своих боковых поверхностях. В пресных водах или опресненных морских. Юра — ныне.

[1] Heteros — различный.

*Astarte* (рис. 532*a* и *b*; см. также рис. 496). Округленно-треугольная или овальная, толстая, гладкая или концентрически струйчатая; боковые зубы у мезозойских и кенозойских форм иногда отсутствуют (см. рис. 531); кардинальные зубы иногда с наклонностью к уменьшению их до 2 в каждой створке; существует хорошо выраженная луночка. Пермь—ныне.

*Pleurophorus* (рис. 533; pleuron — ребро, phoros — ношение) отличается поперечно удлиненной, четырехугольной раковиной. Макушка ото-

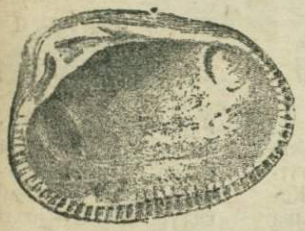


Рис. 532*b*. *Astarte voltzii*. Средняя юра. Эльзас.







*A* *B*

Рис. 533. *Pleurophorus oblongus*. *A* — *B*. Наружное и внутреннее ядр. Пермь. Донецкий бассейн.

двинута наперед. Поверхность раковины с концентрическими струйками и немногими радиальными ребрышками, идущими косо назад. Переднее мышечное впечатление сильно углублено. По два кардинальных зуба в каждой створке и, кроме того, задние боковые, удлиненные, пластинчатые. Девон — триас.

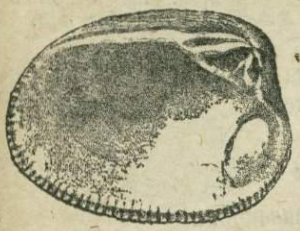




Рис. 532*a*. *Astarte porrecta*. Нижнемеловые отложения. Ульяновск.

*Cardium* (рис. 534, 535; cor—сердце) имеет кардинальные (по 2 в каждой створке) и латеральные зубы (по одному напереди и назади). Первые повернуты так, что располагаются не рядом, а почти что один над другим на замочной площадке. Раковина сердцевидной формы, радиальноребристая, с зубцами, соответствующими ребрам, на краях. Триас—ныне.



Рис. 533*a*. *Pleurophorus costatus*. Пермь. Англия.

*Cardiola* (рис. 536) вероятно является палеозойским представителем *Cardiidae*. Отличается вздутой тонкой раковиной, наличностью агеа под макушкой, отсутствием зубов. Кроме радиальной скульптуры, еще концентрическая. Силур, девон.

Sinupalliata.[1] Мантийная линия с синусом. Формы с кардинальными и боковыми зубами, или с одними лишь боковыми.

К первым принадлежит, например, род *Mactra* (рис. 537; см. также рис. 495) со связкой главным образом внутренней, с передними и зад-

[1] Sinus — выемка, pallium — мантия.

ними боковыми зубами, кардинальные зубы находятся перед ямкой для связки, в левой створке двуветвистый, коленчато-согнутый зуб, входящий во впадину между двумя зубами правой створки. Мел — ныне.

Род *Venus* (рис. 538; название мифологическое) представляет по три кардинальных зуба в каждой створке; иногда рудимент заднего бокового. Кардинальные зубы надрезаны слабою бороздкою на две части. Скульптура концентрическая, края зазубренные. Юра — ныне.



Рис. 534. *Cardium fittoni.* Миоцен. Сарматский ярус. Таганрог.





Рис. 535. *Cardium obsoletum.* Сарматский ярус. Кошеумовка. Близ г. Александровска. Днепропетровский край.

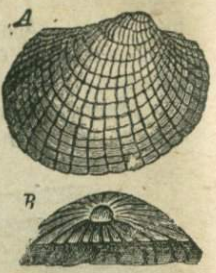



Рис. 536. *A—Cardiola interrupta.* Верхний силур. Прага. *B—Cardiola alata.* Верхний силур. Чехо-Словакия. Вид со стороны агеа. Макушка обломана. Нат. вел.

## Отряд IV. *Schizodonta*[1]

С цельной мантийной линией, с наружной связкой.

*Myophoria* (рис. 539) овальной или треугольной формы, с простым замком, подобно тому как у *Astarte*, состоящим из одних кардинальных зубов; один крупный зуб в левой створке и два охватывающих его зуба правой створки. Поверхность раковины покрыта концентрическими струйками или (у триасовых форм) радиальными ребрышками; есть килеватый перегиб от задней и дорзальной части к передней и вентральной. Девон — триас.



Рис. 537. *Mactra podolica.* Сарматский ярус. Вена. Австрия.



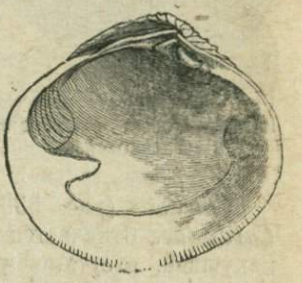


Рис. 538. *Venus cincta.* Миоцен. Гейнфарн. Около Вены. Австрия.

[1] Schizo — расщепляю, odous, odontos — зуб.

Формы с толстым треугольным, подразделенным на две ветви зубом левой створки относятся к роду *Schizodus* (рис. 539, 540 *a* и *b*). Девон—пермь.




Рис 539. *A* — *Myophoria kefersteini*. Триас (кейпер) Райбль. Каринтия. $^3/_5$. *B* — *M. goldfussi*. Раковинный известняк. Вюртемберг. Германия. Нат. вел. *C* и *D* — замок левой и правой створок *M. whateleyae*. Кейпер. Южные Альпы. Нат. вел.

Род *Trigonia* (рис. 541, 542; см. также рис. 500) имеет поперечнозазубренные на боковых поверхностях зубы, разнообразную концентрическую и радиальную скульптуру, обыкновенно различную впереди и позади от указанного (у *Myophoria*) перегиба. Триас — ныне.

В мезозое род *Trigonia* представлен бо́льшим количеством видов, в настоящее время — немногими.



Рис. 540*a*. *Schizodus wheeleri*. Верхнекаменноугольные отложения. Миссури. США.

*Unionidae* (рис. 543) считаются пресноводными представителями *Schizodonta*, в разное время переходивших к жизни в пресной

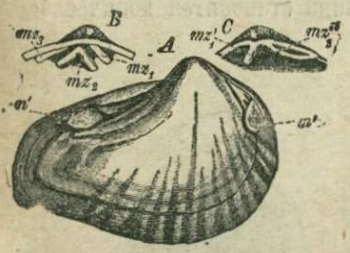



Рис. 540*b*. *Schizodus obscurus*. *A* — ядро правой створки. Пермь. Ганау. $^3/_4$. *B* и *C* — замок левой и правой створок. Нат. вел.

*m* — переднее мышечное впечатление; $mz_1$, $mz_3$ — пластинкообразные зубы; $mz_2$ — нераздельный треугольный зуб левой створки; $mz_1'$, $mz_2'$ — пластинковые зубы правой стороны.



Рис. 541. *Trigonia navis*. Средняя юра. Франция.

воде, с наклонностью зубов и скульптуры становиться неправильными и наконец исчезать.

*Unionidae* отличаются значительным развитием перламутрового слоя раковины. Последняя обыкновенно вытянута в направлении длины; это при макушках, расположенных напереди, влечет за собою вытянутость назад элементов задней части замка. Палеозойские представители,

например, *Carbonicola* (каменноугольные, пермские), отличаются от позднейших всегда простой скульптурой в виде концентрических струек.

## Отряд V. *Pachyodonta*[1]

Толстостенные, сильно выпуклые, с круглыми массивными зубами. Раковины доюрских представителей свободны и равностворчаты, позднейшие прирастают и становятся неравностворчатыми. Макушки сильно завиты. Мышечные впечатления, резко выраженные, часто находятся на выдающихся площадках. У крайних из прирастающих форм, наиболее отличных по форме раковины от нормального типа пластинчатожаберных, развиваются сифоны, связка исчезает, раковина становится конической



Рис. 542. *Trigonia costata*. Средняя юра. Вюртемберг. Германия.

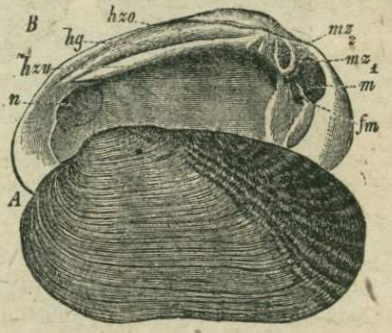



Рис. 543. *Unio flabellatus*. Плиоцен (конгериевые слои). Комори. Венгрия. Левая створка снутри (*B*) и снаружи (*A*.) $^2/_3$.

*m*, *n* — мышечные впечатления: *fm* — впечатление ножного мускула; $mz_1$, $mz_2$ — кардинальные зубы; *hzu*, *hzo* — задние боковые; $mz_2$ — соответствует передней, *hzu* — задней ветке треугольного зуба *Trigonia*; *hz* — зубная ямка.

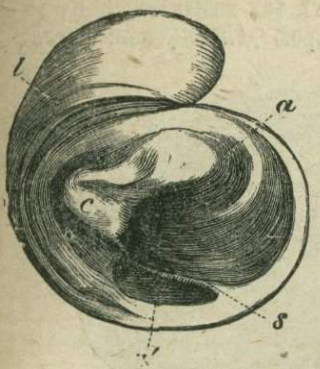


Рис. 544. *Megalodon cucullatus*. Средний девон. Пафрат, около Кельна. Германия.

и приобретает необычное строение, а именно — в ней развивается призматический слой, состоящий из призм, полых и расположенных параллельно поверхности стенки. Силур—мел.

[1] Pachys — толстый.

*Megalodon* (рис. 544; megas — большой, odous — зуб) отличается выдающимися, сильно загнутыми наперед макушками. На высокой замочной площадке 2—3 валикообразных зуба, большею частью изогнутых, приблизительно параллельных задней части замочного края. Девон — юра. Может быть сближен с некоторыми *Heterodonta* более обычного типа, например, с *Astartidae*.



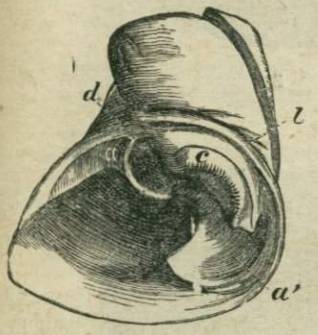




Рис. 545. Левая и правая створки *Diceras arietinum* (оксфорд, Франция) и *D. zitteli* (титон, Моравия).

*a* — переднее; *a'* — заднее мускульное впечатление; *c* — большой замочный зуб; *d* — зубная ямка; *l* — бороздка связки; *s* — площадка с задним мускульным впечатлением.

*Diceras* (рис. 545; di — два, keras — рог) имеет выпуклую, толстую, гладкую, неравностворчатую раковину, прирастающую макушкой большей (то правой, то левой) створки; макушки выдающиеся, сильно закручены спирально наружу и наперед. В связи с такой закрученностью связка расщеплена надвое в более старых частях, помещающихся в бороздках, идущих спирально по наружной поверхности раковины от макушек к замочному краю. В одной створке дугообразно изогнутый зуб, помещающийся между двумя зубами другой створки. Заднее мышечное впечатление на выдающейся с внутренней поверхности створки площадке. Верхняя юра.

От *Diceratinae* исходят две линии развития: одна, к которой принадлежит живущий и в настоящее время род *Chama*, и другая, представленная вымершею группою рудистов.

*Chama* (рис. 546) прирастает и имеет связку подобно *Diceras*. Замок в ранних стадиях развития представляет кардинальные и редуцированные боковые зубы. Из них получаются в зрелом возрасте два зуба на прикрепленной и один на свободной створке; зубы развиваются вследствие отложения известкового вещества при первоначальных кардинальных зубах, это отложение видоизменяет, изменяет, частью закрывает первоначальные зубы. Строение раковины отличается от обычного строения раковины пластинчатожаберных и приближается к строению вымерших рудистов по своей трубчатости и сетчатости. Мел — ныне.





Рис. 546. *Chama squamosa*. Эоцен. Гемпшир. Англия.

Крайнюю степень специализации, обусловленную прирастанием, представляют так называемые рудисты, к которым принадлежит, например, род *Hippurites* (рис. 547). Имеет коническую нижнюю прирастающую и крышечковидную верхнюю створки. Макушки совершенно не закручены. Нижняя часть глубокой конической нижней створки содержит поперечные, несколько вогнутые днища, обособляющие наверху пространство, занятое мягким телом животного. Крышечковидная створка снабжена отростками,

служившими для прикрепления мускулов. Наружная поверхность прикрепленной створки несет с одного боку три бороздки, идущие продольно от макушки до верхнего края; одна из этих бороздок соответствует исчезнувшей связке, две остальные, рядом лежащие позади первой, соответствуют глубоким складкам поверхности раковины, так называемым столбикам, вдающимся внутрь и служившим опорою для сифонов; послед-

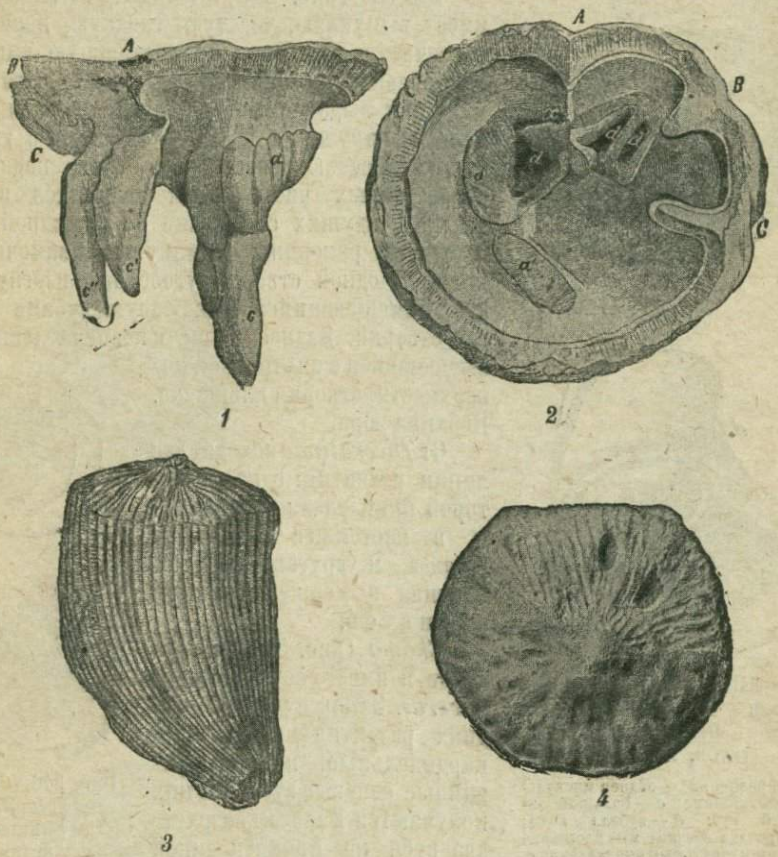



Рис. 547. *Hippurites radiosus.* Верхнемеловые отложения. Франция.

*1* — верхняя створка с зубовидными отростками *c*, *c'* и *c''*; *a* — мышечное впечатление; *2* — внутренняя поверхность нижней створки; *A* — связочная бороздка; *B* — передний; *C* — задний столбик; *d*, *d'* и *d''* — зубные впадины; *aa'* — мышечное впечатление; *x* — жилое пространство; *3* — вид *Hippurites* сбоку; *4* — со стороны крышки; в последнем внизу сохранилась пористая наружная поверхность; наверху, где видны 2 отверстия для сифона, поверхность стерта, так что видны радиальные каналы.

ние выходили через два отверстия крышечки, расположенные соответственно столбикам. Открывание раковины могло происходить, например, вследствие набухания ноги, обычного у свободных пластинчатожаберных при выходе ноги из раковины для движения животного. Кроме того и при закрытой раковине, должно быть, существовало некоторое сообщение внутренности раковины с наружной средой через пористую на поверхности и снабженную внутри радиальными каналами крышечку. Подобно

всем прикрепленным животным, рудисты принадлежат прибрежной фации; для защиты от прибоя возникала значительная толщина раковины, а необходимость значительного выделения извести делала возможным нахождение рудистов лишь в теплых водах, где именно происходит такое выделение. Верхний мел.

## Отряд VI. *Desmodonta*[1]

Палеозойские *Desmodonta* отличаются тонкостью раковины и цельною, без синуса, мантийной линией. Связка наружная, зубов нет, макушки в

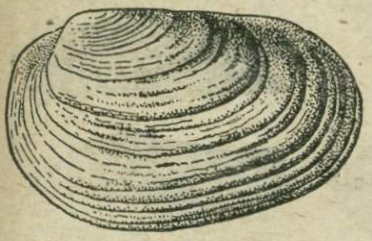


Рис. 548. *Edmondia uralica*. Нижний карбон. Шартымка. Урал.



Рис. 549. *Allorisma regularis*. Нижнекаменноугольные отложения. Слобода. Тульский край.

передней половине длины раковины. Раковина гладкая или с украшениями, лишь редко не концентрическими. К числу их принадлежит, например, род *Edmondia* (рис. 548), с раковиной косоовального очертания. Девон — пермь.

В палеозое же появляются первые *Desmodonta* с синусом мантийной линии. Таков род *Allorisma* (рис. 549; allos — изменчивый, ereisma — связка) с равностворчатой, удлиненной, выпуклой, слабо зияющей назади раковиной. Передняя сторона короткая, иногда с луночкой. Зубов нет. Девон — пермь.

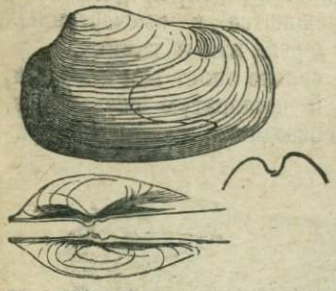


Рис. 550. *Pleuromya peregrina*. Верхняя юра. Хорошово, около Москвы.

В мезозое появляются *Desmodonta*, снабженные замком. В простейшей форме замок является у рода *Pleuromya* (рис. 550, 551). Именно здесь под макушками створки имеют по язычковидному выступу с вогнутою поверхностью; выступ правой створки налегает на выступ левой. Раковина несколько зияет назади. Связка наружная, позади макушек. Триас — мел.




Рис. 551. Замок *Pleuromya marginata*. Юра. Франция.

*D*, *G* — правая и левая створки. *L* — связка.

У рода *Panopaea* (рис. 552; мифологическое название) выступы замочного края являются уже зубовидными. Раковина зияет спереди

[1] Desmos — связка.

и сзади. Сифоны своею длиною в несколько раз превосходят длину раковины. Последняя у ныне живущих представителей достигает в длину до 0,5 *м*. Юра — ныне.

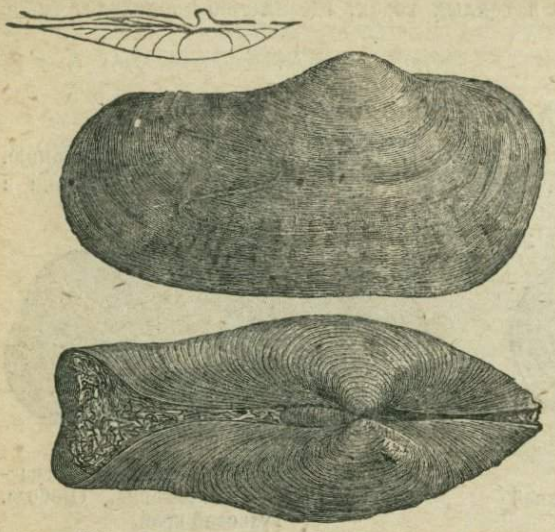


Рис. 552. *Panopaea menardi*. Миоцен. Венский бассейн.



Рис. 553. *Mya truncata*. Постплиоцен. Сийская часовня на Сев. Двине. Северный край.

Род *Mya* (рис. 553; см. также рис. 492) представляет довольно резкую внутреннюю асимметрию при наличии внешней симметрии: связка, здесь внутренняя, помещается на видоизмененном зубе — ложковидном отростке левой створки, подходящем под макушку правой. Третичные отложения — ныне.



Рис. 554. *Pholas levesquei*. Эоцен. Франция (макушкой вниз, для сравнения с рис. 555).

*Pholas* (рис. 554; pholeos — нора, скважина) является родом, представители которого помещаются в высверленных ими ходах в дереве или в камнях.

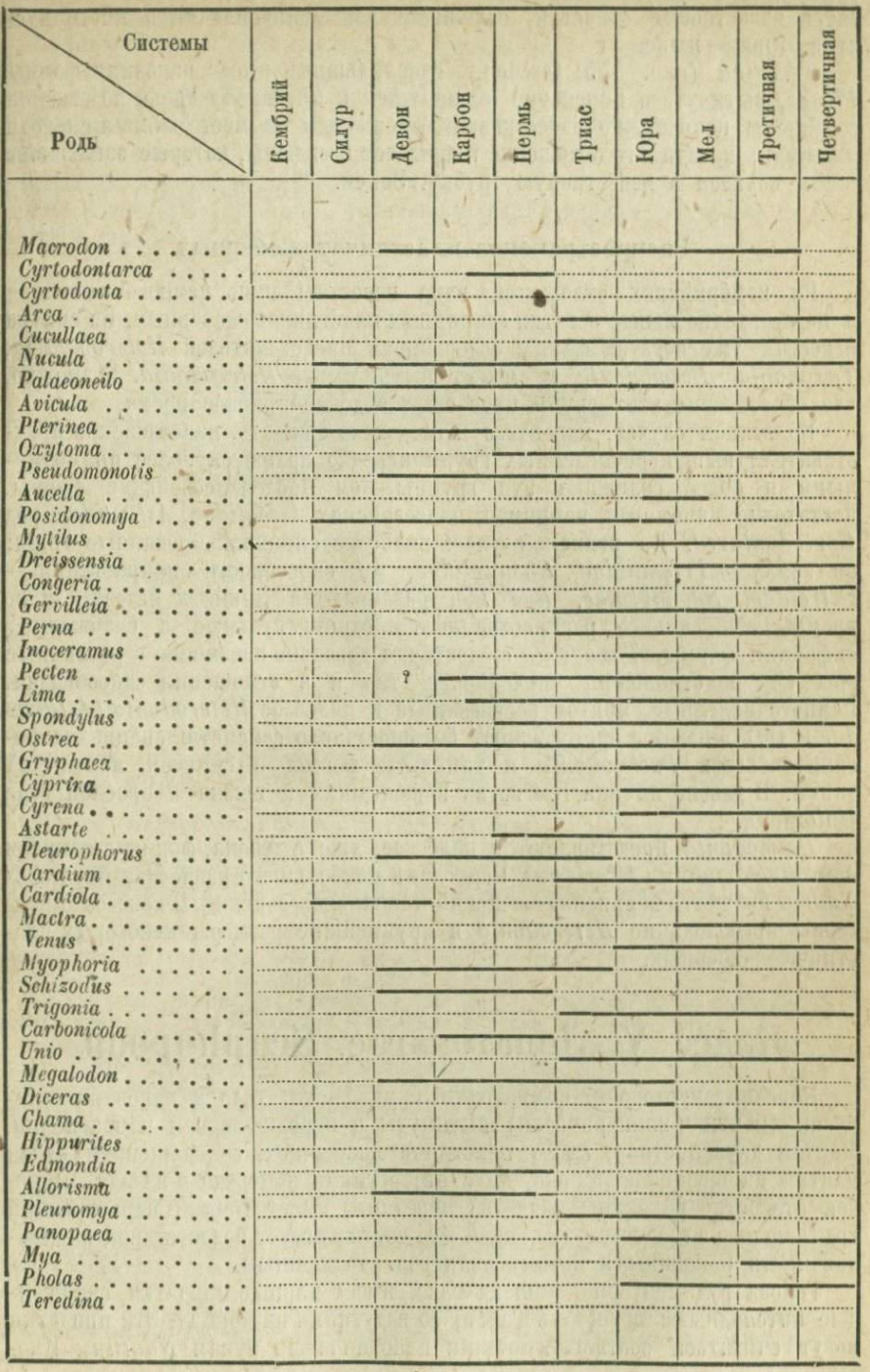
Раковина сильно зияет как напереди, так и назади; напереди имеет она сетчатую и шиповатую скульптуру. Связка отсутствует, открывание раковины производится мускулами, при-




Рис. 555. *Teredina personata*. Эоцен. Франция.
a — раковина; b, c — отложения извести около сифонов и напереди створок.

крепленными снаружи к отвороту около макушечной части и идущими поперек от одной створки к другой. Эти мускулы бывают прикрыты сна-

## Геологическое распространение пластинчатожаберных



ружи дополнительными известковыми пластинками. Под макушками находятся известковые отростки, служащие для прикрепления ножного мускула. Юра — ныне.

*Teredina* (рис. 555; teredon — сверлильщик) имеет раковину формы *Pholas*, вытянутого поперечно от макушек к брюшному краю, но створки соединены неподвижно известковым отложением на месте зияния спереди и назади; назади это отложение покрывает и сифоны, которые заключены таким образом в известковую трубку. Эоцен.

### Распространение пластинчатожаберных

Из кембрийских отложений пока известны лишь немногочисленные и недостаточно ясные остатки единичных пластинчатожаберных. Из силура известна уже богатая фауна, содержащая представителей *Heteromyaria*, *Taxodonta*, *Desmodonta* и, может быть, также *Heterodonta*. Возможно, что обособление этих групп произошло в докембрийское время.

Во всяком случае, как этого и следовало ожидать, палеозойские представители вышеперечисленных групп нередко являются более примитивными и более сближают эти группы, чем послепалеозойские формы. Достаточно напомнить, например, палеозойских *Aviculidae*, *Astartidae*, род *Cyrtodontarca*. Во всяком случае, наиболее специализированные типы: по замку — *Trigoniidae*, *Spondylidae*, по способности прирастания — *Ostreidae*, *Spondylidae*, *Rudistae*, развиваются лишь к мезозою, и во время него сильнее распространяются одномускульные и снабженные сифонами формы. *Taxodonta* существуют довольно неизменно в различные эры как в отношении численности, так и в отношении однообразия. Немногочисленные, притом бессифонные в палеозое *Heterodonta* (*Astartidae* и др.), в мезозое представляют большое число семейств, специализированную ветвь *Pachyodonta* и типичные формы с синусом мантийной линии. В девоне начинается ветвь перешедших к жизни в пресной воде *Unionidae*.

*Desmodonta* представляют в палеозое, уже с девона, формы с синусом мантийной линии (*Allorisma*). Периодами наибольшего разнообразия *Anisomyaria* являются верхнепалеозойский и нижнемезозойский. В кенозое характерны преобладание *Heterodonta* и крупнейшие размеры некоторых пластинчатожаберных.

## Класс V. Лопатоногие. Scaphopoda

Морские двусторонне-симметричные моллюски; тело и раковина конически (почти цилиндрически) вытянуты в передне-заднем направлении. Мантия двулопастная, как у пластинчатожаберных, со сращением краев мантии на брюшной стороне, но с отверстиями напереди и назади. Широкое отверстие раковины является передним, имеет тонкий нарастающий край; заднее отверстие узко, край его соответствует более старой начальной части раковины и потому является утолщенным.

Голова рудиментарна, лишена глаз, имеет парные придатки, снабженные нитевидными щупальцами, со вздутиями на концах. Эти придатки могут считаться соответствующими пластинчатым рукам *Nautilus*. Име-

ется радула, жабер нет. Нервная система симметрична в своем строении, подобно тому как у пластинчатожаберных.

Цилиндрическая нога служит для зарывания в песок, причем в воду выдается лишь заднее отверстие раковины, служащее для входа воды внутрь и для выведения ее наружу. Более всего сходны с пластинчатожаберными, отличаясь от них присутствием радулы. Животные хищные, питаются фораминиферами, диатомовыми водорослями и т. п., живут от прибрежной полосы до глубины 800 *м*.

Род *Dentalium* (рис. 556; dens — зуб) в ископаемом состоянии встречается с силура; живет и ныне.

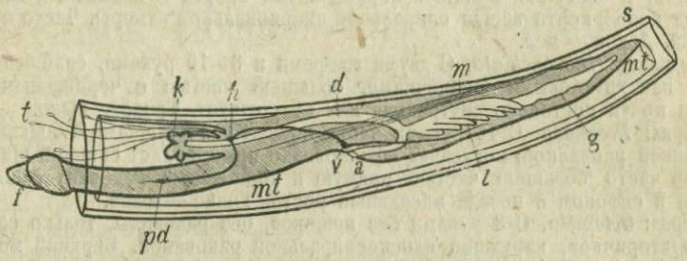



Рис. 556. *Dentalium*, продольный разрез.

*a* — анальное отверстие; *d* — кишка; *f* — нога; *g* — половая железа; *h* — головной узел; *k* — околоротовые придатки; *l* — печень; *m* — ножной мускул; *mt* — мантийная полость; *pd* — ножной узел; *s* — раковина; *t* — щупальца, *v* — висцеральный узел.

### Характеристика групп моллюсков

1 класс: *Amphineura*. Обитатели морского дна. С полною двусторонней симметрией тела. Тело округленное червеобразное или сплющенное в спинно-брюшном направлении, покрыто известковыми шипами или раковиной из табличек. Силур — ныне.

2 класс: *Gastropoda*. Во всех местах обитания кроме воздуха. Обыкновенно с головой и ползательной ногой, жабрами или легкими. Мантия непарная и обыкновенно непарная асимметричная известковистая раковина, свернутая в коническую спираль и снабженная нередко роговой или известковистой крышечкой. Кембрий — ныне.

1 подкласс: *Prosobranchiata*. Большей частью обитатели морского дна с перекрещенными соединениями нервных узлов, сердце с одним или двумя предсердиями; обыкновенно одна или две жабры. Кембрий — ныне.

1 отряд: *Diotocardia*. Два предсердия, две жабры. Раковина часто колпачковидная или ушкообразная. Почти исключительно морские. Кембрий — ныне.

2 отряд: *Monotocardia*. С одним предсердием и одной жаброй. Большею частью морские, редко пресноводные, часто снабжены сифоном. Кембрий — ныне.

3 отряд: *Heteropoda*. Пелагические *Monotocardia* с плавательной ногой. Раковина очень тонкая, двусторонне-симметричная или отсутствует. Третичные — ныне.

2 подкласс: *Opisthobranchiata*. Только в море, частью бентонные, частью планктонные формы. Предсердие и жабра позади желудочка сердца. Только частью с спиральной или прямой раковиной. Девон — ныне.

Отряд *Pteropoda*. Пелагические *Opisthobranchiata*. Верхний мел, третичные, ныне.

3 подкласс: *Pulmonata*. Морские, наземные, пресноводные. Легкое и предсердие перед желудочком, раковина большею частью спиральная или атрофирована. Девон — ныне.

3 класс: *Cephalopoda*. Исключительно морские, двусторонне-симметричные, снабженные роговыми челюстями в виде клюва. Хищные животные, плавающие или ползающие.

1 подкласс: *Tetrabranchiata.* Постоянно с наружной раковиной, содержащей воздушные камеры и сифон и свернутой обыкновенно в плоскую спираль; устье раковины иногда сужено. Ныне живущий род с очень многочисленными щупальцами и четырьмя жабрами. Кембрий — ныне.

1 отряд: *Nautiloidea.* Раковина в виде плоской спирали, согнутая или прямая. Перегородки вогнутые наперед, шовная линия простая; сифон часто широкий, с обращенными назад сифонными дудками; начинается на задней стенке первой чашечкообразной камеры, которая имеет назади рубец. У прямых раковин существует мешкообразный эмбриональный пузырь. Кембрий — ныне.

2 отряд: *Ammonoidea.* Раковина обыкновенно плоскоспиральная, редко совершенно развернутая. Перегородки выпуклые наперед, швы большею частью рассеченные. Сифон постоянно узкий и прилежащий к стенке раковины, почти постоянно к наружной, и большею частью с обращенными вперед сифонными дудками, начинается на конце почти всегда спиральной эмбриональной камеры. Часто существует крышечка. Девон — мел.

2 подкласс: *Dibranchiata.* С двумя жабрами и 8—10 руками, снабженными присосками или хитиновыми крючечками, большею частью с чернильным мешком. Раковина почти постоянно внутренняя или отсутствует. Триас — ныне.

1 отряд: *Decapoda.* С 10 руками часто покрытыми крючками и большей частью с внутренней раковиной; последняя обыкновенно представляет спинной щит, а кроме того еще часто большею частью прямую и коническую раковину с воздушными камерами и сифоном и позади массивный ростр. Триас — ныне.

2 отряд: *Octopoda.* С 8 руками без крючков, без раковины, только самки *Argonauta* со вторичной, наружной плоскоспиральной раковиной. Верхний мел — ныне.

4 класс: *Lamellibranchiata.* Морские и пресноводные обитатели. С двухсторонней симметрией, без головы, с топорообразной роющей ногой и большею частью с пластинчатыми жабрами, одеты парной мантией, которая выделяет раковину, состоящую из двух створок, расположенных по бокам тела, закрываемую двумя или одним мускулами и открываемую эластичной связкой. Кембрий (?) — ныне.

1 отряд: *Taxodonta.* Равномускульные пластинчатожаберные, с цельной, редко слабо выемчатой мантийной линией. Исключительно морские. Силур — ныне.

2 отряд: *Dysodonta.* Равномускульные и одномускульные, большею частью прикрепленные биссусом. Морские. Силур — ныне.

3 отряд: *Heterodonta.* Двумускульные, почти всегда с сифонами. Силур — ныне.

4 отряд: *Schizodonta.* С цельной мантийной линией, с наружной связкой. Морские, пресноводные. Девон — ныне.

5 отряд: *Pachyodonta.* Двумускульные, с цельной мантийной линией. Толстостенные раковины. Морские. Девон — ныне.

6 отряд: *Desmodonta.* Двумускульные, тонкая раковина, зубов нет. Связка наружная. Морские. Силур — ныне.

5 класс: *Scaphopoda.* Морские, двусторонне-симметричные, с роющей ногой, без жабер. Мантия и раковина трубкообразны. Силур — ныне.

# X тип. Хордовые. Chordata

Отличительные особенности хордовых следующие: двусторонняя симметрия, продольная сегментация стенки тела; кишка, открывающаяся наружу ртом напереди и анальным отверстием назади и снабженная — если не у взрослого животного, то по крайней мере в ранних стадиях жизни — парными боковыми жаберными щелями; спинной нервный ствол; расположенная между ним и нижележащей кишкой спинная струна; продолжение тела кзади от анального отверстия в форме сегментированного хвоста; хорошо развитый цёлом и обособленная сосудистая кровеносная система.

Хордовые разделяются на несколько подтипов: кишечнодышащих — *Enteropneusta;* оболочников или туникат — *Tunicata; Cephalochorda* — с хордой, развитой на протяжении не только туловища, но и головы, и

позвоночных — *Vertebrata*. *Tunicata* в зрелом возрасте имеют деградированную организацию вследствие большею частью сидячего образа жизни и тогда сильно отличаются от остальных *Chordata*. *Enteropneusta* интересны тем, что до последнего времени их объединяли с червями, от которых они отличаются присутствием хорды, хотя и в редуцированном состоянии, и жаберных щелей, а *Cephalochorda* — ланцетник — и до сих пор обыкновенно рассматривается с позвоночными, считаясь иногда за бесчерепное позвоночное. Различные подтипы *Chordata* устанавливают связь беспозвоночных с позвоночными.

## Подтип. Позвоночные. Vertebrata

Тело *Vertebrata* явственно подразделяется на три части: голову, туловище и хвост.

Первичное состояние органов наиболее стойко сохраняется лишь в средней из этих трех частей — туловище. Сегментация выражена резче всего у низших представителей позвоночных, рыб, в гораздо меньшей степени и притом только во время эмбрионального периода их жизни — у высших, птиц и млекопитающих. Например первичная сегментация мускулов стенки тела исчезает у высших позвоночных вследствие слияния первичных сегментов и возникновения таким путем новых мускулов. Мускульные сегменты головы утрачивают у позвоночных свое первично-сегментальное расположение, приспособляясь, в соседстве со ртом, главным образом к отправлению жевательных функций. В дорзальной части головы происходит усиленное развитие головного мозга, занимающего значительное пространство. В вентральной половине головы находятся передние части пищеварительной системы. Между вышеупомянутыми жаберными щелями здесь лежат жаберные дуги, носители жабер у рыб и амфибий, тогда как у высших животных весь этот аппарат является лишь преходящим образованием зародышевого состояния. Хвост, являющийся у низших форм органом движения при плавании, у высших — с развитием двух пар конечностей как органов движения — теряет значение и наконец становится рудиментарным. Наружный кутикулярный скелет — такой, как у членистоногих, — здесь не развивается; кожа позвоночных мягка, и кожный скелет их представляет скорее орган защиты мягкого тела, чем опору для мускулов. Взамен этого по продольной оси тела образуется внутренний скелет из плотной ткани, являющейся в форме хряща или кости и образующей позвоночник и череп.

Хрящ и кость могут считаться специализированными видоизменениями соединительной ткани, которая распространяется во все части тела позвоночного, соединяя их и доставляя для них опору.

Внутренний скелет позвоночных есть собственно лишь местное видоизменение соединительной ткани, представляющее большую прочность, лучшую опору и лучшие механические условия для действия мускулов.

Хрящ онтогенетически и филогенетически предшествует кости. Хрящ есть ткань, в которой клетки выделяют прочную эластичную основу (рис. 557), более или менее однородную.

У высших позвоночных костная ткань усиливается в значении как преобладающая скелетная ткань, в конце концов вытесняющая хрящевую

основу скелета. Происходит, так сказать, борьба между хрящем и костью, в которой кость побеждает.

Кость развивается или на месте хряща, разрушающегося тогда при ее развитии (преформированная хрящем кость), или независимо от хряща — в соединительной ткани. Кости, преформированные соединительной тканью, называются кожными. Кость возникает как результат деятельности особых костеобразовательных клеток — остеобластов, которые могут сохраниться в готовой костной ткани, так что вмещающие их маленькие полости (костные тельца) дают во все стороны тончайшие канальцы (рис. 558, 559).

Более значительные части скелета позвоночных представляют еще сравнительно большие каналы, которые содержат в себе кровеносные сосуды (Гаверсовы каналы). При образовании зубов костная масса отла-

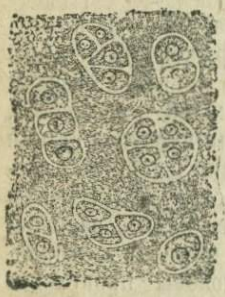


Рис. 557. Стекловидный хрящ.

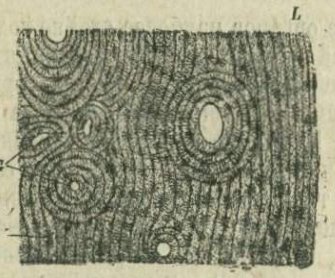



Рис. 558. Поперечный разрез через трубчатую кость.

*G* — Гаверсовы каналы; *K* — костное тельце; *L* — слои кости.



Рис. 559. Продольный разрез трубчатой кости. Гаверсовы каналы и костные тельца.

гается образующими ее клетками только с одной стороны, так что она никогда не включает костных телец.

Иногда хрящ уплотняется вследствие отложения в нем углекислой извести, без участия костеобразовательных клеток и без приобретения характерного строения кости. Таким образом получается так называемый известковый хрящ, именно у низших рыб, каковы *Selachii* (акулы).

Покровы тела. У позвоночных покровным образованием является кожа, состоящая из эпидермиса, наружного многослойного эпителия, и соединительнотканной собственно кожи, cutis. И та и другая часть кожи обладают способностью производить твердые образования. Эпидермис дает происхождение роговым образованиям, волосам, чешуям, перьям, когтям, рогам и т. п. В cutis могут развиваться кости, принадлежащие к категории вышеупомянутых кожных костей.

Волосы, перья и роговые чешуи — образования гомологичные. При образовании чешуй в эпидермисе возникают местные роговые утолщения то в виде бугорчатых, то черепичато налегающих чешуй.

Развитие пера птицы указывает на его родство с чешуями пресмыкающихся. Первоначальный зачаток пера является в виде сосочка кожи, приподнимающего эпидермис, причем эти утолщения подобно чешуям направляются потом своими вершинами к заднему концу тела животного (рис. 560, *A*).

Кожа вокруг основания сосочка углубляется и образует кругом него влагалище (рис. 560, *B*). Затем эпидермический покров сосочка расщепляется от вершины вниз, образуя нитевидные лучи, которые внизу кисточковидно сливаются в очине пера. По мере роста пера сосочек отстает от вершины, причем покрывающий его эпидермический слой следует за ним, отделяя на своем пути роговые чехлики, образующие душку первичного пера.

Впоследствии первичное, предварительное перо сменяется вторичным, окончательным.

Вторичное перо отличается от первичного тем, что вместо равномерно развитых, расположенных веером лучей последние расположены в нем перисто, по бокам стержня, образованного двумя срединными лучами, срастающимися и усиленно сравнительно с остальными лучами развивающимися (см. рис. 560, *C* и *D*).

Из всех твердых образований собственно кожи наиболее распространенными и основными являются чешуи рыб — разумеется, совершенно отличные от эпидермических роговых чешуек змей, птиц и т. п.

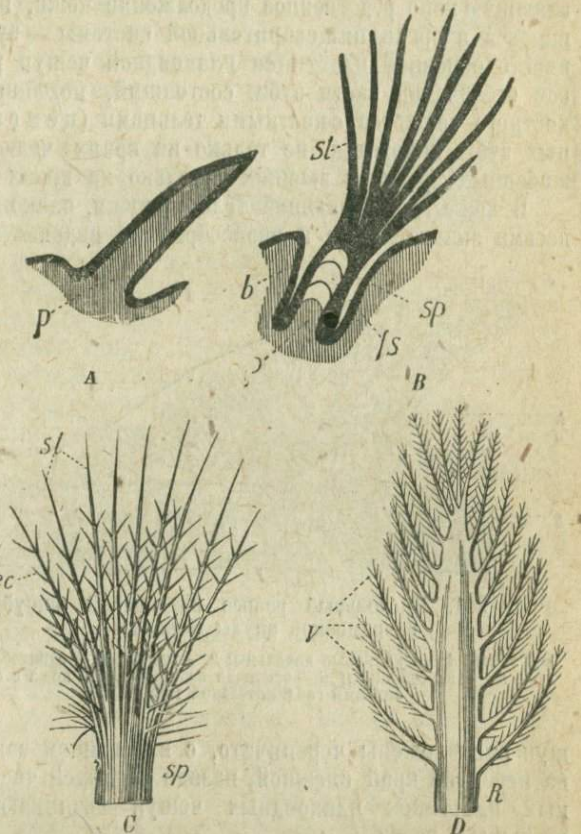



Рис. 560. Развитие пера птицы. *A*, *B* — первичного *C*, *D* — вторичного.
*p* — сосочек (жирным показан эпидермис); *b* — влагалище пера; *fs* — душка; *sp* — очин, расходящийся кверху в пучок лучей или бородок *sl*; *sec* — сидящие на последних вторичные лучи; *R* — стержень пера; *V* — опахало.

Формою чешуи, исходною для других чешуй и даже вообще для кожных костей, являются плакоидные чешуи, или кожные зубы (рис. 561), существующие вообще у всех селахий (акулы, скаты).

Плакоидные чешуи возникают при конических, сосочковидных, проникающих в эпидермис возвышениях cutis, причем: 1) выпяченный этим возвышением эпидермис отлагает над сосочком чехлик из твердого однородного вещества (эмаль); 2) сосочек отлагает на своей поверхности и непосредственно под эмалью слой кости без клеток, проникнутый радиальными канальцами (дентин); дентин облекает центральную часть сосочка (pulpa), содержащую в себе кровеносные сосуды; 3) при дентин-

ном основании зуба к нему примыкает плоская основная пластинка, состоящая из костного вещества обычного строения. Выросший зуб прорывает эпидермис и свободно выступает наружу. Собственно выдающаяся часть и называется кожным зубом.

Плакоидные чешуи являются образованиями, исходными для двоякого рода образований кожи. Переходя на оболочку ротовой полости, представляющую непосредственное продолжение кожи, плакоидные чешуи превращаются в орган пищеварительной системы — зубы полости рта. При этом вместо основной пластинки плакоидной чешуи развивается покров корневой столбчатой части зуба, состоящий, подобно основной пластинке, из костного вещества с костными тельцами (цемент). У низших позвоночных зубы находятся не только на краях челюстей, но и на нёбе и на жаберных дугах; у высших — только на краях челюстей.

В коже, покрывающей тело снаружи, плакоидные чешуи представляют весьма значительные и разнообразные видоизменения. У так называемых ганоидных и костистых рыб исчезает верхняя коническая часть плакоидных чешуй, и наружный чешуйчатый покров состоит из основных пластинок. При этом каждая чешуя или вовсе не приподнимает кожи, когда чешуи (именно у ганоидных рыб) лежат в одной плоскости, одни возле других, или кожа слабо приподнята — когда чешуи расположены черепичато, с налеганием заднего края каждой чешуи на передний край смежной, назади лежащей чешуи. Путем слияния основных пластинок плакоидных чешуй возникают значительного размера кожные кости.

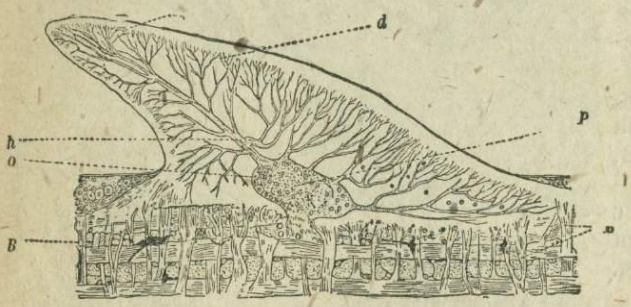



Рис. 561. Продольный разрез плакоидной чешуйки современной акулы *Scymnus*.

*s* — эмаль; *d* — дентиновые канальцы; *P* — пульпа; *O* — одонтобласты; *h* — Гаверсов канал; *B* — основная пластинка; *C* — кожа с волокнами соединительной ткани.

Первичный скелет древнейших рыб был наружным. Затем возник внутренний костный, преформированный хрящем скелет, или образованный известковым хрящем, или наконец возникший частью вследствие распространения процесса окостенения снаружи в участки соединительной ткани, лежащие внутри тела. Кроме того кожные кости, возникшие на поверхности тела, могли войти в тесную связь с подлежащими, преформированными хрящем костями черепа и плечевого пояса, как это будет изложено ниже.

Древнейшею частью скелета туловища позвоночных является спинная струна (chorda dorsalis), онтогенетически развивающаяся из срединного продольного выроста спинной стенки кишечника.

Это образование, состоящее из клеток, покрыто двойной прочной эластичной кутикулярной оболочкой. Уже у многих рыб в связи с хордой развивается позвоночный столб. Передвижение рыб совершается при посредстве изгибов вбок хвоста и задней части туловища; при этом дей-

ствие мускульных сегментов отражается на хорде, давая импульс к возникновению вокруг нее скелета, сначала хрящевого, а затем костного.

Развитие хряща и кости происходит от периферии хорды к центру, начинаясь в окружающей хорду соединительной ткани. Кроме того каждый позвонок первоначально состоит из отдельных хрящей или косточек, образующих затем, по мере развития животного, своим слиянием целый позвонок.

Позвонки развиваются соответственно числу сегментов мускулатуры, которая является определяющей в их развитии.

Сначала возникают две пары хрящей — верхние и нижние дуги позвонков, из которых одна, исходя от хорды вверх, охватывает ствол спинного мозга, другая, исходя от хорды вниз, охватывает цёлом. Затем развивается трубчатый покров вокруг самой хорды, причем, соответственно каждому позвонку, первоначально развивается несколько отдельных окостенений. Так, в туловищной части тела древнейших четвероногих, например, пермского *Archegosaurus*, кроме верхних, так называемых нервных дуг (neuralia или neurapophyses, рис. 562, 563), различают лежащий напереди срединный брюшной hyposentrum и задние, парные, боковые pleurocentra; это — так называемые рахитомные позвонки. С соприкасающимися частями всех этих трояко рода элементов сочленены ребра. В дальнейшем развитии позвонка в теле его преимущественное развитие получает hyposentrum, растущий своими боковыми концами вверх, до соприкосновения этих концов между собою на спинной стороне от хорды, так что образуется костяное кольцо вокруг нее. Pleurocentra в общем развиваются меньше, чем hyposentrum, иногда они повидимому вовсе не окостеневают, оставаясь в хрящевом состоянии, или имеют малые размеры и вытесняются наверх преобладающим в своем развитии hyposentrum, так что окончательно тело позвонка может быть образовано только последним. Примитивные и древнейшие каменноугольные амфибии имеют так называемые эмболомерные, или диплоспондиловые позвонки (рис. 564), в которых плевроцентры и гипоцентры являются в виде двух просверленных дисков почти равной величины; уменьшение верхней части гипоцентров и нижней части плевроцентров приводит к рахитомному состоянию пермских форм; дальнейшее уменьшение плевроцентров при одновременном увеличении гипоцентров ведет к стереоспондиловому

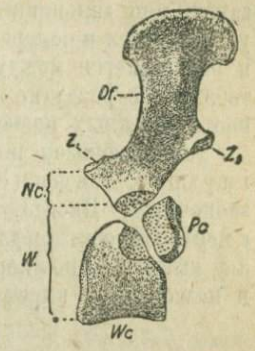



Рис. 562. Передний туловищный позвонок *Archegosaurus decheni* сбоку; налево — перед, направо — зад позвонка.

*Wc* — hyposentrum; *Pc* — pleurocentra; *Nc* — нервные дуги; *Df* — остистый отросток; *Z*, *Z*$_1$ — сочленовые отростки; *W* — высота позвонка.

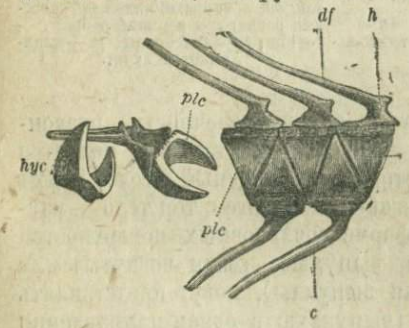



Рис. 563. Туловищные позвонки ганоидной рыбы *Callopterus agassizi*. Верхняя юра. Германия.

*hyc* — гипоцентры; *plc* — плевроцентры; *c* — ребра; *h* — верхние дуги; *df* — остистые отростки.

позвоночному столбу триасовых амфибий, где каждый позвонок является двояковогнутым. Хорда, сначала (в индивидуальном развитии и у древнейших типов) покрытая лишь сравнительно тонкой костяной обложкой, затем, при дальнейшем надвигании костного вещества к центру хорды, уменьшается в поперечнике, сжимается внутри тела позвонка (вертебрально) и расширяется между позвонками (интервертебрально), так что интервертебральное раздутие ее выформовывает обращенные друг к другу поверхности смежных позвонков в виде конических углублений.

Таким образом получается наиболее примитивный тип — двояковогнутого, амфицёльного позвонка, свойственный низшим позвоночным. Иногда у более низших типов такой позвонок просверлен в центре отверстием для сохраняющейся хорды, а у высших типов хорда совершенно исчезает, и позвонок не имеет отверстия в центре.

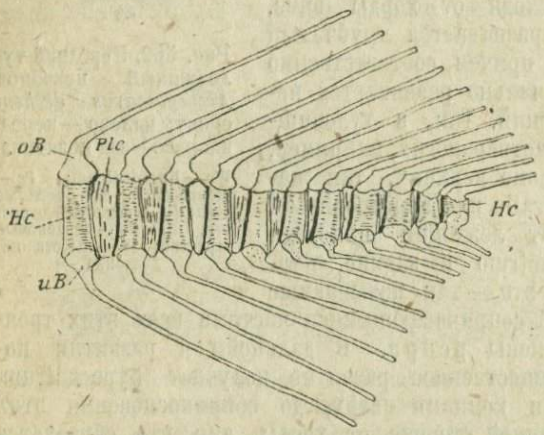



Рис. 564. Задние хвостовые позвонки ганоидной рыбы *Eurycormus*. Верхняя юра. Германия.

*Hc* — гипоцентры; *Plc* — плевроцентры; *oB* — верхние и *uB* — нижние дуги. На конце хвоста плевроцентры исчезают, вытесняясь наверх.

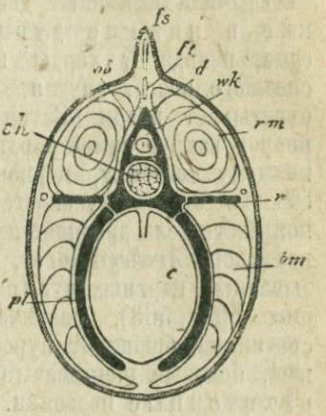



Рис. 565. Схематический поперечный разрез туловища рыбы.

*rm* — спинные мускулы; *bm* — брюшные мускулы; *ch* — хорда; *ob* — верхняя дуга; *d* — остистый отросток; *wk* — нервный канал; *pl* — нижние ребра; *r* — верхние ребра; *c* — coelom; *fl* — лученосцы; *fs* — плавниковые лучи.

У высших животных обращенные друг к другу оконечности позвонков представляют вогнутые и выпуклые поверхности, так что является подвижное сочленение позвонков, при котором позвоночный столб может совершать различные и значительные изгибы, а вместе с тем тело — различные движения. Такие позвонки по форме сочленовных поверхностей бывают опистоцёльными (спереди выпуклы, сзади вогнуты) или процёльными (спереди вогнуты, сзади выпуклы), могут представлять седлообразную сочленовную поверхность (выпуклую в одном направлении и вогнутую в другом, перпендикулярном), или наконец эта поверхность является плоской. Последние две формы свойственны высшим позвоночным. Кроме сочленений между телами позвонков, у четвероногих развиваются еще сочленения между верхними дугами их. При этом верхние дуги впереди и назади несут парные косые сочленовные отростки (см. рис. 562).

Дуги позвонков, верхние и нижние, иногда и у высших позвоночных, когда тело позвонка является уже сплошным и непросверленным, оста-

ются еще не сросшимися с телами позвонков и соединены с последними посредством хрящевых прослоев; у наиболее же высоко стоящих позвоночных дуги срастаются с телом в одно нераздельное целое.

Нижние или гемальные дуги позвонков в хвостовой области, там, куда уже не достигает общая полость тела, также соединяются между собою внизу, подобно невральным дугам; в свободном пространстве, остающемся между ними и телом позвонка, проходят кровеносные сосуды. Далее наперед гемальные дуги часто имеют наклонность исчезнуть, будучи представлены лишь короткими отростками тел позвонков; или они могут продолжаться как обособленные от тел позвонков ребра, охватывающие брюшную полость, так называемые плевральные или нижние ребра. Кроме того различают настоящие или верхние ребра, лежащие горизонтально, на границе между спинною и брюшною частью мускулатуры (рис. 565). У большинства позвоночных имеются или только нижние (большинство рыб), или только верхние ребра (прочие классы позвоночных). У некоторых рыб (*Crossopterygii*) одновременно существуют и верхние и нижние ребра.

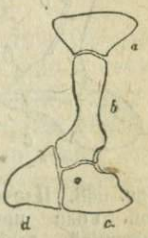



Рис. 566. Плечевой пояс примитивного ныне живущего пресмыкающегося *Sphenodon*.

Одни считают ребра за выросты позвонков, отчленившиеся от последних; другие считают ребра образованиями, соответствующими жаберным дугам. У многочисленных весьма древних и примитивных четвероногих поперечные отростки позвонков, служащие для причленения ребер, самостоятельны, лежат между позвонком и собственно ребром. Последнее состоит из двух участков, спинного и брюшного; брюшной примыкает к грудной кости, связывающей ребра левой и правой половины тела. Таким образом между позвонком и грудной костью является дуга, совершенно так же трехчленистая, как жаберные дуги. Грудная кость соответствует совокупности copulae у жаберных дуг.




Рис. 567. Плечевой пояс примитивного ныне живущего млекопитающего *Ornithorhynchus*.

Происхождение, одинаковое с ребрами и жаберными дугами, может быть имеют так называемые пояса конечностей: плечевой, или пояс передних конечностей, и тазовой, или пояс задних конечностей. Каждый пояс представляет ряд костей, промежуточный между скелетом туловища и скелетом конечностей; к этому ряду костей, а не прямо к скелету туловища примыкает скелет конечностей.

В каждом поясе различают спинной отдел, кверху от сочленовной для конечности впадины, и брюшной — книзу от этой впадины. Первичный скелет плечевого пояса во всех крупнейших группах позвоночных представляет более или менее ясно четыре части: suprascapulare и scapulare (или scapula, лопатка) в спинном отделе, coracoideum и procoracoideum в брюшном (рис. 566—569). Такое же расчленение представляет первичное устройство тазового пояса у низших позвоночных (рис. 570). В тазе четвероногих (рис. 570) различают в спинном отделе подвздошную кость (ilium), гомологичную scapula, переднюю кость в брюшном отделе — лобковую (pubis) и заднюю — седалищную (ischium); как в пле-

чевом поясе, так и в тазовом третья часть его, coracoideum или соответственно ischium, отклоняется назад, так что для восприятия давления конечности получается простейший механизм в виде треноги, с сочленовной впадиной в центре. Это отклонение обусловливает и отклонение пояса от типа жаберной дуги. Впрочем, при слабо действующих конечностях, когда от них не передается давление на пояса, как у рыб, пояса являются снова в форме, близкой к первичным жаберным дугам. У рыб отсутствует спинной отдел в тазовом поясе. Кроме названных костей, развивающихся на месте первоначальных хрящей, в плечевом поясе напереди развиваются еще кожные кости: ключица, clavicula, налегающая на коракоидную часть и сходящаяся посредине с ключицей другого бока, и кнаружи от нее вторая кость — задняя ключица cleithrum.

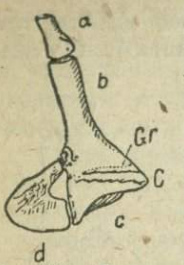



Рис. 568. Плечевой пояс примитивной рыбы *Acanthodes* из пермских отложений Германии.

(Значение букв *a*, *b*, *c*, *d*, *Gr* — см. рис. 569).




Рис. 570. Тазовой пояс пермской амфибии *Archegosaurus*.

(Значение букв *a*, *b*, *c*, *d* — см. рис. 569).

Пояса поддерживают парные конечности, передние и задние. Конечности бывают двоякого рода: плавники у водных позвоночных, именно у рыб, и пятипалые ноги четвероногих.

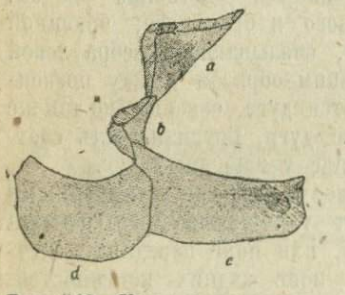



Рис. 569. Кожные кости плечевого пояса девонской панцырной рыбы *Coccosteus*.

*a*, *b*, *c*, *d* — suprascapulare, scapulare, coracoideum и procoracoideum в плечевом поясе, или соответственно поперечный отросток тазового (крестцового) позвонка, ilium, ischium и pubis тазового пояса; *Gr* — граница срастания между scapulare и coracoideum у *Acanthodes*.

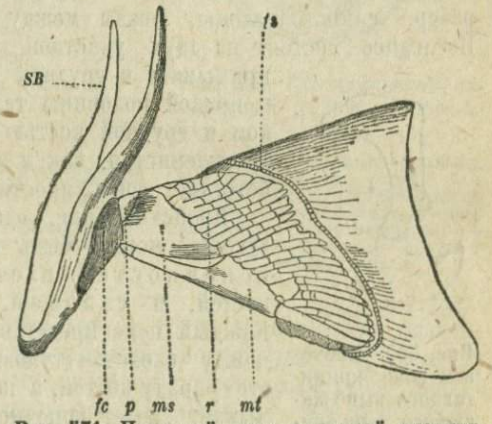



Рис. 571. Плечевой пояс и грудной плавник ныне живущей акулы *Heptanchus*.

*SB* — плечевой пояс; *p* — проптеригий; *ms* — мезоптеригий; *mt* — метаптеригий; *r* — хрящевые лучи; *fs* — перерезанные роговые нити; *fc* — отверстие в коракоиде.

У селахий, принадлежащих к низшим рыбам, передние или грудные плавники построены так (рис. 571), что соединены с плечевым поясом тремя основными хрящевыми членниками, которые различаются как propterygium, meso- и metapterygium. К ним примыкает, в мозаикообразном расположении, комплекс маленьких хрящевых члеников, связанных между собою тонкими прочными прослойками соединительной ткани. На периферии находится кайма из роговых нитей.

Что касается до задних или брюшных плавников селахий, то они подобны передним, но находятся на низшей ступени развития, что выражается прежде всего

в уменьшении числа основных члеников, — не развивается мезоптеригий, а иногда также и проптеригий.

Данные эмбриологии и палеонтологии заставляют считать главным лучом всего плавника метаптеригиальный луч, состоящий из метаптеригия (см. рис. 571) с лежащими по направлению его оси члениками. Именно этот луч закладывается ранее других у зародыша и, с другой стороны, сильно развит у древнейших ископаемых селахий.

Вторичные лучи примыкают к нему обыкновенно лишь с одной стороны (унисериальный тип плавника, см. рис. 571); лишь в немногих случаях находятся еще также лучи на противоположной стороне (бисериальный тип плавника). Последнее состояние становится типичным для двоякодышащих рыб, особенно у рода *Ceratodus* (см. рис. 573, *C*).

Главный луч здесь является срединным с почти симметричным расположением вторичных лучей по обе стороны его.

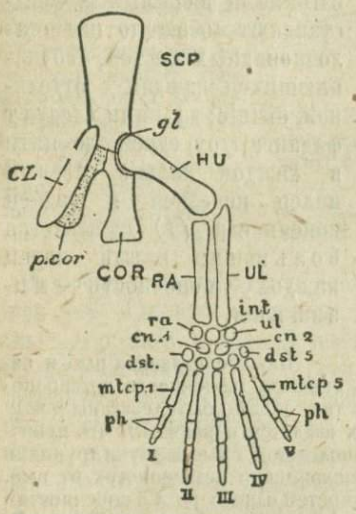



Рис. 572. Схема строения передней конечности с плечевым поясом.

*gl* — сочленовая ямка; *SCP* — scapulare; *COR* — coracoideum; *p. cor* — procoracoideum. *I—V* — пальцы; *Cl* — clavicula; *HU* — humerus; *RA* — radius; *UL*—ulna; *ra* — radiale; *ul* — ulnare; *int* — intermedium; *cn 1. 2* — centralia; *dst* — *1—5* — distalia; *mtcp 1—5* — metacarpalia; *ph* — фаланги.

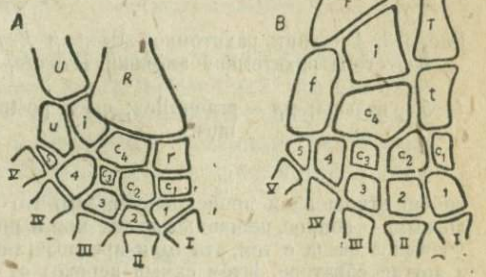



Рис. 572а. Расположение костей запястья и предплюсны амфибии; *A* — запястье правой конечности примитивной амфибии, *B* — правая предплюсна. *I—V*, пястные или плюсневые кости; *1—5* — кости дистального ряда запястья или предплюсны; $C_1$—$C_4$ — centralia; *F* — fibula; *f* — fibulare; *i* — intermedium; *R* — radius; *r* — radiale; *T* — tibia; *t* — tibiale, *U* — ulna; *u* — ulnare.

Скелет передних и задних конечностей четвероногих позвоночных состоит из гомологичных костей. В проксимальном отделе каждой конечности лежит одна прямая кость — плечевая, или humerus, в передних (рис. 572, *HU*) и бедренная, или femur, в задних. В среднем отделе находятся две удлиненные кости: передняя — лучевая, или radius (*RA*), и задняя — локтевая, или ulna (*UL*), в передних конечностях и передняя — большая берцовая, или tibia, и задняя — малая берцовая, или fibula, в задних конечностях.

Затем следуют кости кисти и ступни, в свою очередь делящиеся на три группы: carpalia, или кости запястья, metacarpalia *(m tcp)*, или пястные, и фаланги (членики пальцев) *(ph)* в передних конечностях; tarsalia, или кости предплюсны, metatarsalia, или плюсневые, и фаланги в задних. Carpalia и tarsalia в типе состоят из трех

рядов хрящиков или косточек, в проксимальном ряду их три, в промежуточном до четырех, называемых centralia (рис. 572, 572а, 573); в дистальном — пять. Три проксимальных carpalia суть radiale *(ra)*, intermedium *(int)* и ulnare *(ul)*, пять дистального — distalia (*dst* 1—5), которые считают, начиная с переднего или радиального края конечности.

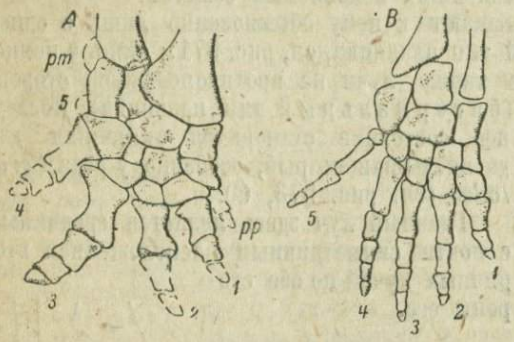



Рис. 573. *A* — кисть рахитомной амфибии *Eryops*. *B* — стопа рахитомной амфибии *Trematops*.

*1—5* — пальцы; *pp* — praepollex; *pm* — postminimus.

В предплюсне кости первого ряда соответственно называются tibiale, intermedium и fibulare, второго — centralia и третьего — distalia. Metacarpalia и metatarsalia представляют собою по пяти палочковидных костей, сочленяющихся каждая с отдельной distale; за ними следуют фаланги, от одной до пяти в каждом пальце. Первый палец передней и задней конечности *(1)* называется б о л ь ш и м; пятый палец каждой конечности — м и з и н ц е м.

Парные плавники рыб и пятипалые конечности четвероногих, должно быть, связаны между собою отношением происхождения. Но что из них является первичным, что производным, — вопрос, решаемый до сих пор в противоположном смысле двумя группами ученых в связи с тем, что одни предполагают происхождение четвероногих от рыб, а другие обратное. Затем самый переход от конечностей одного рода к конечностям другого не выяснен еще детально, промежуточные формы не найдены ни зоологией, ни палеонтологией. По вопросу о происхождении парных плавников существуют три весьма различные теории.

1. По одной из них (Гегенбаура) парные плавники являются производными от жаберного аппарата; жаберные дуги образуют пояса, а сидящие на них лучи, постепенно изменяя свое относительное расположение, превращаются в основные и вторичные лучи симметричного бисериального плавника, который таким образом представляет первичный тип плавника (рис. 574). Положение плавников назади, в особенности брюшных плавников, объяснялось вторичным смещением назад задних жаберных дуг, которые утратили свои первоначальные жаберные функции.

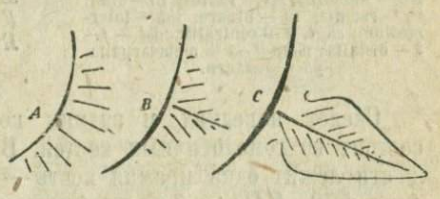



Рис. 574. Гипотетическое происхождение парных плавников *(C)* из жаберных дуг *(A)*. Три последовательные стадии *(A, B, C)*.

2. Вторая теория (Бальфура, Тачера и Майварта) считает, что парные плавники по своей природе таковы же, как и непарные, и развились из парных продольных боковых плавниковых складок (рис. 575); лучи возникают здесь для уплотнения плавника, подобно тому как в непарных плавниках, а пояса развиваются распространением внутрь тела базальных частей лучей, обособлением, а затем срастанием их так, что получается твердая опора в основании плавника. Авторы обеих этих теорий считают пятипалую конечность производною от плавника.

3. Третья теория, созданная Екелем, считает на основании палеонтологических данных (плавчяки девонского и каменноугольного рода селахий *Cladoselache*) исход-

ным типом плавника унисериальный тип с двумя основными лучами, из которых задний (метаптеригий) является главнейшим, а передний (проптеригий) добавочным. Как в плавнике, большая часть лучей (пальцев) пятипалой конечности примыкают к заднему основному лучу, обозначенному ulna в передней конечности и fibula в задней. Такое относительное расположение лучей особенно очевидно сказывается в их иннервации у современных позвоночных (рис. 576), а, кроме того, заметно и у некоторых примитивных ископаемых форм, например, у некоторых представителей рода *Plesiosaurus* (рис. 577). Таким образом гомология парных плавников и ног четвероногих несомненна. Екель считает конечности позвоночных не возникшими у них заново, независимо от предков позвоночных, но унаследованными от этой прародительской группы, каковою Екель (и некоторые другие) считает ракообразных с их двуветвистыми расщепленными ногами.

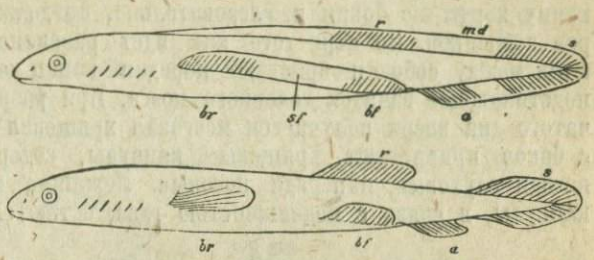



Рис. 575. Гипотетическое происхождение парных и непарных плавников из плавниковых складок. Наверху рыба с плавниковыми складками и намеченными плавниками, внизу — рыба с плавниками.

*r* — спинной; *s* — хвостовой, *a* — анальный, *bf* — брюшной и *br* — грудной плавники *md*, и *sf* — первоначальные сплошные складки.

В связи с позвоночным столбом находится скелет непарных плавников рыб. Таковым являются: спинной, часто поделенный на два плавника — передний и задний, хвостовой и расположенный позади заднего прохода — анальный (см. рис. 575). Непарные плавники получаются в результате расчленения одной сплошной кожной складки, которая тянулась по спине, загибалась на месте образования хвостового плавника и доходила по брюшной стороне до анального отверстия. Эта складка волнообразно колебалась, усиливая движения животного, происходящие от такого же колебательного движения туловища. Такой непрерывный плавник встречается у некоторых рыб в состоянии их зрелости и у многих рыб в зародышевом или личиночном состоянии, а также у некоторых амфибий — тритонов, личинок лягушек (головастиков) и др. При колебательном движении плавника в нем должны были возникнуть, так сказать, узловые участки, менее всего колебавшиеся или вовсе не испытывавшие колебательного движения и потому атрофировавшиеся. Плавники рыб, вскоре после их возникновения, должны были приобрести дающий им стойкость остов. Этот остов состоит из палочковидных, хрящевых, костных или роговых лучей; лучи имеют опору в лученосцах, примыкающих к остистым отросткам позвонков (см. рис. 565).




Рис. 576. Иннервация ноги *Rana-don sibiricus*.

*H* — humerus, *T* — tibia, *F* — fibula.

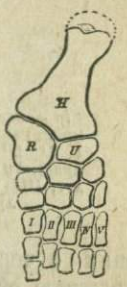



Рис. 577. Проксимальная часть скелета передней конечности плезиозавра *Cryptoclidus oxoniensis*.

*H* — humerus, *R* — radius, *U* — ulna.

В связи с передним концом спинной струны, где нет позвонков, развиваются некоторые части головного скелета, или черепа. В черепе различают две части: верхнюю — краниальную, являющуюся вмести-

лищем органов чувств и головного мозга, и нижнюю — висцеральную, охватывающую собою переднюю часть кишечника и состоящую из нескольких пар скелетных дуг, возникших в простенках между жаберными щелями и называемых висцеральными. Череп развивается у зародыша из двух пар хрящевых пластинок, симметрично примыкающих к переднему концу хорды по бокам и, следовательно, продолжающих собою ряд центров позвонков. По мере того как идет развитие, эти пластинки срастаются между собою и обрастают передний конец хорды, образуя дно черепа, подстилающее зачаток головного мозга. При разрастании этого пластинчатого дна вверх получается мозговая хрящевая коробка. К этой коробке с боков прирастают хрящевые капсулы, содержащие органы чувств: назади слуховые, напереди носовые. Лежащие между ними зрительные капсулы, в связи с подвижностью глаз, остаются свободными от соеди-

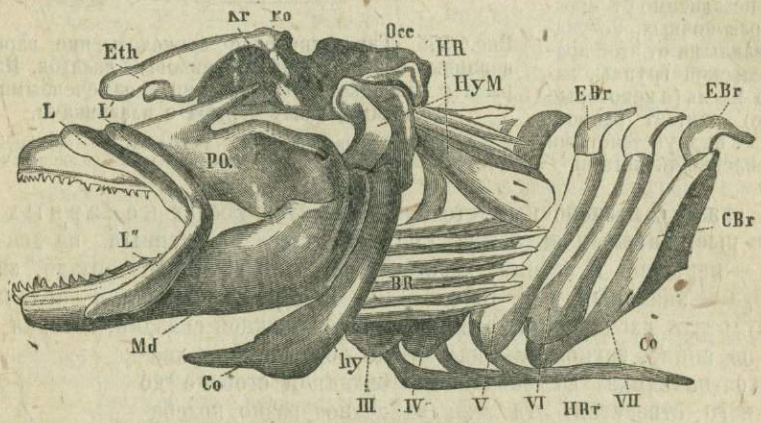



Рис. 578. Головной скелет акулы *Squatina vulgaris*.

*Etn* — носовой этмоидальный отдел; *Hr* — хрящ брызгальца, *Po* — заднеглазничный (посторбитальный) отросток; *Occ* — затылочный отдел; *PQ* — нёбно-квадратный хрящ; *L*, *L'* *L''* — губные хрящи; *Md* — мандибулярный хрящ; *HyM* — гио-мандибулярный хрящ; *hy* — гиоидный (подъязычный) хрящ; *Co* — copula гиоидной дуги и жаберных дуг; *III—VII* — жаберные дуги; *EBR*, *HBr* — части жаберной дуги; *HR* — жаберные лучи гио-мандибулярного хряща; *Br* — жаберные лучи гиоидной дуги.

нения с черепом. Зрительные капсулы представляют склеротику, наружную оболочку глаза.

Таким образом возникает первичный хрящевой череп, например, акул (рис. 578).

Скелет висцеральной части черепа является в виде некоторого количества хрящевых стержней, которые расположены во всех жаберных дугах сверху вниз и представляют скелет, развивающийся независимо от краниальной части и охватывающий переднюю часть пищеварительного канала в виде параллельных между собою дуг. Самая передняя из них называется челюстной дугой, так как она образует остов челюстей, верхней и нижней. Она постоянно представляет два отдела; верхний из них — квадратный (quadratum) — соединяется сочленением или прирастает неподвижно к боковой стенке собственно черепа, непосредственно перед слуховой капсулой и высылает вперед и вверх к черепу крыловидно-нёбную (pterygopalatinum) ветвь, а также несет на своем нижнем конце нижнюю половину скелета челюстей — нижнечелюст-

ной Меккелев хрящ (mandibulare). Крыловидно-нёбный хрящ образует верхний край рта, нижнечелюстной хрящ постоянно образует нижний край рта и соединяется в срединной плоскости тела с таким же хрящем другого бока. Следующие жаберные дуги в большей степени расчленены и соединяются на брюшной стороне маленькими соединительными частями (copulae) образуя корзинкоподобный скелет, который только через посредство самой передней из этих дуг, подъязычной или гиоидной (hyoideum), прикрепляется с одной стороны к скелету челюстей, а с другой — к черепу (см. рис. 578). Hyoideum является единственною частью скелета жаберных дуг, которая удерживается всеми позвоночными, тогда как остальные жаберные дуги у всех животных, у которых отсутствуют

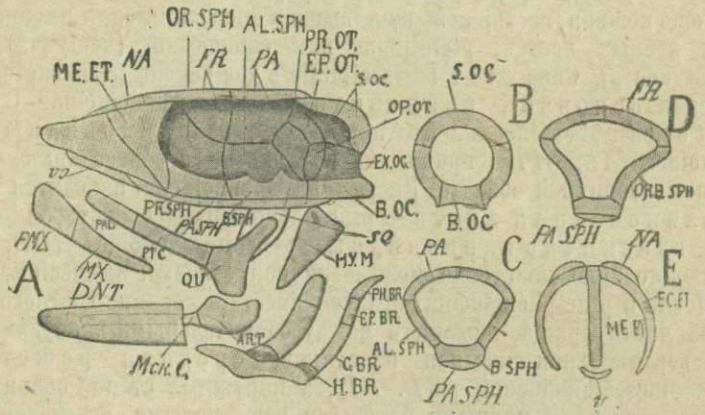



**Рис. 579.** *A* — схема строения вторичного черепа позвоночного в вертикальном разрезе. Хрящевые кости обозначены прямым шрифтом, кожные — курсивом; *B* — поперечный разрез черепа в затылочной области; *C* — в теменной области; *D* — в лобной области; *E* — в носовой области.

*Mck. C* — нижнечелюстной или Меккелев хрящ. Хрящевые кости: *AL. SPH* — alisphenoideum; *ART* — articulare; *B. SPH* — basisphenoideum; *EC. ET* — ectoethmoideum; *OP. OT* — epioticum; *EX OC* — exoccipitale; *HY. M* — hyo-mandibulare; *ME. ET* — mesoethmoideum; *OP. OT* — opistholicum; *OR. SPH* — orbitosphenoideum; *PAL* — palatinum; *PR. OT* — prooticum; *PR. SPH* — praesphenoideum; *PTG* — pterygoideum; *QU* — quadratum; *S. OC* — supraoccipitale; *H. BR. C. BR, PH. BR* — кости жаберной дуги. Кожные кости: *DNT* = dentale; *FR* — frontale; *MX* — maxilla; *NA* — nasale; *PA, SPH* — parasphenoideum; *PMX* — praemaxilla; *SQ* — squamosum; *co* — сошник. Выдающийся хрящевой передний конец черепной коробки образует rostrum.

жабры, отчасти также исчезают или примыкают в рудиментарном состоянии к hyoideum. Между челюстной и гиоидной дугами лежит первая жаберная щель, которая или является рудиментарной (круглоротые, миноги), или видоизмененной (брызгальце, или spiraculum, рыб и среднее ухо прочих позвоночных).

У высших позвоночных череп не остается первичным, в виде сплошной хрящевой коробки; у них развивается вторичный череп, возникающий вследствие развития в хрящевых стенках первичного черепа костей в определенном количестве. Кроме этих костей, развивающихся на месте хряща, в состав черепа входят еще кожные кости, образовавшиеся в соединительной ткани вне хряща. Эти кожные кости или прилегают к черепу и тогда сравнительно легко отделяются от него, или

же (у высших позвоночных) срастаются с остальными костями черепа таким же образом, как последние между собою, становятся подобно последним неотделимы от черепа и неотличимы от костей, возникших в хряще.

В затылочной области черепа развиваются четыре кости вокруг затылочного отверстия (рис. 579); непарная нижняя — основная затылочная, basioccipitale, парные — боковые затылочные, exoccipitalia, и непарная верхняя затылочная — supraoccipitale. В стенках слуховой капсулы развивается ряд костей otica (каменистая кость, petrosum четвероногих позвоночных), обыкновенно три: prooticum — спереди, opisthoticum — сзади и epioticum — наверху. В этой же области развивается еще кожная кость, лежащая выше и впереди otica, и именно позади и сбоку лобных костей, pteroticum или squamosum (чешуйчатая, или височная кость). Спереди от basioccipitale в дне черепа развивается кость, называемая основной клиновидной — basisphenoideum. С каждой стороны от basisphenoideum лежат парные крыло-клиновидные кости, alisphenoidea *(AL. SPH)*, принимающие участие в образовании боковых стенок межглазничной области. Впереди basisphenoideum находится передняя клиновидная кость — praesphenoideum, с которой связаны парные глазнично-клиновидные — orbitosphenoidea *(OR. SPH)*, дополняющие боковые стенки межглазничной области. Basioccipitale, basisphenoideum и praesphenoideum образуют вместе основание костного черепа. В задней части хряща, лежащего между обонятельными капсулами, появляется вертикальная костная пластинка, средняя решетчатая кость — mesoethmoideum *(ME. ET)*, а наружные стенки обонятельных капсул окостеневают парными боковыми решетчатыми окостенениями — ectoethmoidea *(EC. ET)*. Наверху полость черепа замыкается двумя парами кожных костей: теменных — parietalia *(PA)*, развивающихся непосредственно впереди supraoccipitale и снизу обыкновенно сходящихся с alisphenoidea, и лобных — frontalia *(FR)*, находящихся перед parietalia и внизу часто соединяющихся с orbitosphenoidea. Пара носовых — nasalia *(NA)* развивается над обонятельными капсулами, непосредственно перед frontalia; наконец под основанием черепа развиваются две важные кожные кости; впереди сошник — vomer *(vo)*, который может быть парным, и parasphenoideum *(PA. SPH)* сзади. Под глазной орбитой рыб протягивается подглазничное кольцо кожного происхождения, соответствующее скуловой дуге четвероногих. Одна из костей его (infraorbitalia), лежащая у переднего края, достигает весьма значительной величины и называется слезной, lacrimale.

Первичные хрящевые челюсти, окостеневая, также получают сложное строение, состоя из нескольких костей.

Первичная верхняя челюсть или palato-quadratum окостеневает тремя главными хрящевыми костями с каждой стороны: нёбной — palatinum *(PAL)* спереди, затем крыловидной (у рыб — несколькими крыловидными) pterygoideum *(PTG)* и квадратной — quadratum *(QU)* сзади. К ним присоединяются кожные кости: межчелюстные — praemaxilla *(PMX)* и верхнечелюстные — maxilla *(MX)*, которые в костном черепе и образуют настоящую переднюю границу рта. Проксимальный конец первичной нижней челюсти окостеневает в хрящевую кость — articulare *(ART)*, с помощью которой подвешена нижняя челюсть; остальная ее часть

остается в виде тонкого не окостеневающего хряща, который может совершенно исчезнуть во взрослом состоянии. Вторичная нижняя челюсть образована изменяющимся числом кожных костей, из которых самая важная передняя — зубная, dentale (*DNT*).

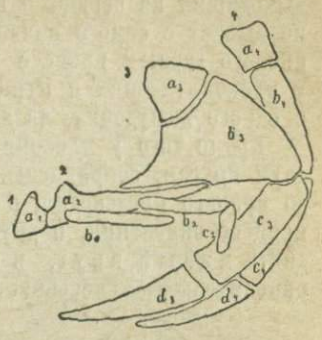


Рис. 580. Схема строения челюстей палеозойской акулы *Acanthodes*.

*1—4* — жаберные дуги, вошедшие в состав челюстей, *5* — собственно челюстная, *4* — подъязычная дуга; *a—d* — четыре части каждой из жаберных дуг; $b_1$, $b_2$, $b_3$ — губные хрящи.

У современных позвоночных нёбно-квадратный и мандибулярный хрящи являются сплошными образованиями, и зоологи считают их за первичные элементы челюстной дуги, ничего не говоря о том, куда же девались остальные элементы ее как жаберной дуги. Но палеонтологические данные, хотя и немногочисленные пока, указывают, что первоначально верхняя и нижняя челюсти имели более сложный состав, чем впоследствии. Именно, у палеозойского представителя селахий, рода *Acanthodes*, верхняя челюсть состоит из трех частей (рис. 580), причем две из них, $b_2$ и $a_2$, должны принадлежать одной жаберной дуге, которая и является собственно челюстью, а часть $a_2$ принадлежит дуге, лежащей еще далее впереди. Также и hyo-mandibulare акул представляет здесь двучленистость, соответственно нормальному подразделению прочих висцеральных дуг. Нижняя челюсть состоит из 2 первичных частей, так что вся челюстная дуга состоит из четырех, как вообще жаберные дуги. Возможно, что впереди $a_2$ в верхней челюсти находилась 4-я составная часть ее ($a_1$), хрящевая, не сохранившаяся, дополнявшая верхнюю челюсть в длину соответственно длине нижней челюсти. У современных акул все эти элементы верхней челюсти слиты в одно целое, чем ей сообщается большая прочность, необходимая при хватании добычи. Но и у современных акул существуют части, которые должны считаться за рудименты висцеральных дуг. Это так называемые губные хрящи (см. рис. 578), которые принадлежат двум дугам, частью вошедшим (как можно думать, судя по *Acanthodes*) в состав передней части верхней челюсти. Схема рис. 581 поясняет состав околоротового скелета в первоначальном его виде, причем не делается такого различия между хрящевыми и кожными костями челюстей, как в схеме рис. 579.

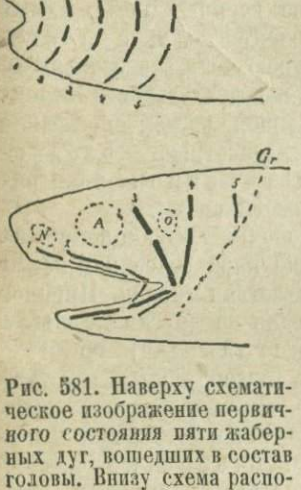



Рис. 581. Наверху схематическое изображение первичного состояния пяти жаберных дуг, вошедших в состав головы. Внизу схема расположения частей этих дуг по образовании челюстей.

*N* — нос, *A* — глаз, *O* — ухо, *Gr* — задняя граница головы.

В заключение коснемся еще некоторых особенностей мягких частей тела позвоночных. Прежде всего — строения сердца. Сердце высших позвоночных четырехкамерное, с совершенным обособлением правой половины от левой. Каждая половина в верхнем (или переднем) конце представляет предсердие, в нижнем (или заднем) желудочек, сообщающиеся между собой отверстием с клапаном в разделяющей их перегородке. Левая половина сердца содержит кровь, освободившуюся в легких от углекислого газа и насыщенную кислородом (артериальную); она распределяется отсюда по телу. Правая половина сердца содержит кровь, поступившую из всего тела по выполнении процессов окисления, насыщенную углекислым газом (венозную), идущую отсюда в легкие. Таково строе-

ние млекопитающих и птиц. У рептилий и амфибий желудочки не вполне отделены, поэтому происходит смешение артериальной и венозной крови; выходящая из сердца и производящая в теле процесс окисления кровь не бывает с самого начала вполне артериальной, т. е. свободной от углекислого газа, и процесс окисления происходит не так энергично, как у млекопитающих и птиц; у рыб сердце состоит из одного предсердия и одного желудочка, является, следовательно, венозным.

Кроме того у млекопитающих и птиц кровообращение происходит по двум кругам, соприкасающимся в сердце, один — от левого желудочка до правого предсердия, б о л ь ш о й к р у г, в котором кровь совершает процесс окисления, и другой — от правого желудочка до левого предсердия, м а л ы й к р у г, в котором кровь в легких восстанавливает свою окислительную способность. Таким образом каждая капля крови проходит дважды через сердце, прежде чем сделать весь свой путь по телу, дважды получает в сердце толчок, заставляющий ее двигаться. У рыб кровь проходит путь в одном кругу и только один раз получает импульс к движению, а следовательно, двигается медленнее. Наконец дыхание жабрами в воде со слабым содержанием растворенного кислорода происходит не с такой энергией, как в воздухе. Поэтому млекопитающие и птицы развивают наибольшую энергию в процессе окисления, рыбы — наименьшую, рептилии и амфибии занимают промежуточное положение; первые две группы представляют животных т е п л о к р о в н ы х, с п о с т о я н н о ю температурою тела, не зависящих поэтому в своей жизнедеятельности от температуры окружающей среды; последние же три группы — животные х о л о д н о к р о в н ы е, с п е р е м е н н о й температурой тела, зависящей от температуры окружающей среды.

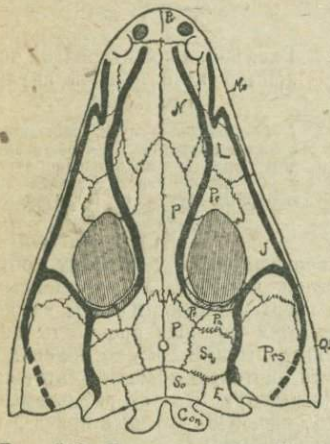


Рис. 582. Череп амфибии *Mastodonsaurus giganteus* с верхней стороны. Слизевые каналы показаны жирными линиями.

Кроме хорошо развитой, присущей всем позвоночным, функционирующей пары глаз, у многих из них существует еще пара более или менее рудиментарных органов, находящихся в связи с чувством зрения. Именно, верхняя стенка головного мозга образует два один за другим лежащих выступа: передний — т е м е н н о й (или п а р и е т а л ь н ы й) орган и задний — э п и ф и з. Иногда эти органы бывают глазоподобны, представляют сетчатую оболочку и светопреломляющее чечевицеобразное тело. Так у пресмыкающихся бывает значительно развит париетальный глаз, нерв которого проходит через особое т е м е н н о е о т в е р с т и е черепа, а у миног, наоборот, более развит эпифиз. Предполагают, что это — два глаза одной пары, смещенные из своего первоначального положения так, что лежат не по обе стороны плоскости симметрии тела, но в этой плоскости один за другим.

Кроме органов тех чувств, которые свойственны наземным четвероногим, рыбы, водные амфибии и личинки наземных имеют органы так называемой б о к о в о й л и н и и, кожного или 6-го чувства. Это чувство

предполагается до известной степени средним между чувствами слуха и осязания, но лишь более тонким, чем каждое из последних в некоторых отношениях. Оно воспринимает слабое колебательное движение водной среды, не ощутимое ни слухом, ни осязанием. Органы кожного чувства расположены по известным линиям на голове и в виде одной, двух или более продольных линий по бокам туловища. В простейшем случае по этим линиям находятся так называемые слизевые каналы (рис. 582). В других случаях эти каналы опускаются с поверхности тела на некоторую глубину, сообщаясь тогда с наружной средой отверстиями, расположенными через известные промежутки.

Позвоночные представляют еще значительные различия в отношении некоторых особенностей эмбрионального развития. В этом развитии у позвоночных являются известные преходящие образования: питательный желток, амнион и аллантоис. Питательный желток есть часть яйца, служащая для питания еще неспособного к совершенно самостоятельной жизни животного. Он скопляется в брюшной стенке кишки, растягивая ее в форме мешка (рис. 583), именно у большей части рыб и амфибий, причем при израсходовании желтка этот мешок исчезает. Но уже у селахий и затем у так называемых амниот желточный мешок так отшнуровывается от тела, что между ними остается только трубчатое соединение, стебельчатообразный пупочный тяж.




Рис. 583. *I* — желточный мешок рыб и амфибий. *II* и *III* — желточный мешок, аллантоис и амнион амниот.

*c* — тело зародыша, из кишки которого *(d)* выпячивается желточный мешок *ds*; *al* — аллантоис, *a* — амнион, *s* — serosa, *sz* — ворсинки ее.

Амнион есть защитная оболочка зародыша, которая существует лишь у высших позвоночных: рептилий, птиц и млекопитающих, объединяемых поэтому под названием амниот. Амнион возникает таким образом, что зародыш впадает в желточный мешок, а складка — края впадины — стягивается и наконец срастается над зародышем. Внутренний лист складки, пузыреобразно окружающий зародыш, есть собственно амнион, который под зародышем продолжается в наружный слой пупка и далее в стенку тела зародыша. Наружный лист складки, который отделяется от амниона, а также от желточного мешка, покрывает собою все остальные части зародыша и называется серозной оболочкой (serosa). Аллантоис амниот есть не что иное, как брюшной мочевой пузырь амфибий и отчасти более высших позвоночных. У большинства млекопитающих последовых (*Placentalia*) мочевой пузырь есть новообразование, хотя и стоящее в непосредственной связи со стеблем аллантоиса. У *Placentalia* аллантоис разрастается, выполняя пространство между желточным мешком и зародышем, срастается с serosa и затем, через ее посредство, с маткой материнского тела, образуя послед (placenta), и служит также целям питания плода, вместо рудиментарного желточного мешка.

Позвоночные разделяются на два надкласса: рыб, *Pisces* и четвероногих, *Tetrapoda*.

## Надкласс I. Рыбы. *Pisces*

Рыбы в течение всей жизни дышат жабрами, расположенными в виде мясистых бахромок на жаберных дугах. Первичным числом жаберных щелей (считая и брызгальце) должно быть по крайней мере восемь. Первичные челюсти, происшедшие главным образом из челюстной жаберной

дуги, бывают различно прикреплены к черепу. Квадратная часть верхней челюсти или прямо сливается со слуховой областью черепа, или поддерживается промежуточным между нею и черепом элементом hyo-mandibulare, спинным элементом гиоидной дуги; эти два типа черепа и сочленение с ним челюстей называются автостилическим и гиостилическим.



Рис. 584. Чешуйка современного ската *(Raja)* в натуральную величину.



Рис. 585. Чешуйки современной акулы *(Carcharias)* в увеличенном виде.

В связи с жабрами развивается иногда аппарат жаберных крышек, подвижных кожных костей, прикрывающих жаберные щели.

Чешуя, покрывающая тело рыб, бывает:

1) Плакоидного типа, т. е. типа кожных зубов (рис. 584), причем она часто сменяется, подобно зубам низших позвоночных. Плакоидная чешуя обыкновенно является в виде маленьких ромбических табличек, звездчатых, листовидных (рис. 585),

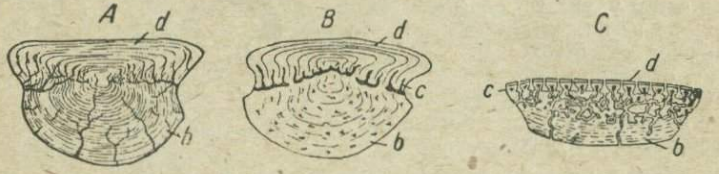



Рис. 586. Вертикальные сечения через чешуи: *A* — *Acanthodes*, акулы; *B* — *Cheirolepis*, девонской лучеперой рыбы; *C* — *Megalichthys*, каменноугольной кистеперой рыбы. Все сильно увеличены.

*b* — основной слой кости или костеподобного вещества; *c* — слой космина; *d* — поверхностная часть, эмаль или эмалеподобное вещество (ганоин).

заостренных, лопатовидных или даже конических образований, которые лежат плотно вместе и образуют шероховатую поверхность (шагрень).

2) Космоидного типа; это древний тип; основание чешуи состоит из костного вещества, расположенного параллельными слоями. Сверху был слой губчатой костной ткани, наполненной пустотами для кровеносных сосудов (рис. 586), тогда как на поверхности находился слой дентина (называемого «космином») с многочисленными пульповыми полостями и с тонким снаружи лежащим слоем эмали. Все целое производит впечатление группы слившихся кожных зубов, соединенных с основной пластинкой кожной кости.

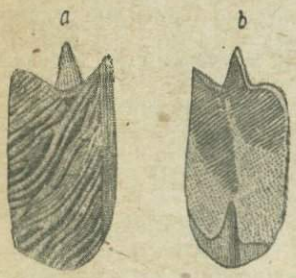



Рис. 587. Ганоидная чешуйка *E'onichthys striatus*. Каменноугольные отложения. *a* — снаружи, *b* — снутри. $^3/_1$.



Рис. 588. Две ганоидные чешуи современной кистеперой рыбы *(Polypterus)* с внутренней стороны.

3) Ганоидного типа (рис. 587); такая чешуя достигает большей величины, чем плакоидная. Она ромбической или округленной формы,

и в последнем случае смежные чешуи налегают черепитчато одна на другую. Ромбические обыкновенно расположены правильными рядами и подвижно сочленены зубовидным отростком верхнего края, входящим в соответствующее углубление внутренней стороны прилегающей чешуи (рис. 588). Открытая наружная поверхность покрыта слоем эмали. Он обыкновенно толст и блестящ, иногда темно окрашен; эмаль гладкая, шероховатая или ребристая.

4) Типа циклоидных и ктеноидных чешуй. Это — тонкие гибкие чешуи округленной, эллиптической, четырех-, пяти- или шестиугольной формы (рис. 589 и 590). Ктеноидные чешуи происходят вследствие образования выступов линий нарастания, так что возникают зубцы, расположенные по радиусам на свободном заднем краю (см. рис. 590).



Рис. 589. Циклоидная чешуйка современной костистой рыбы *(Naucrates)*, сильно увеличена: сбоку показана в натуральную величину.

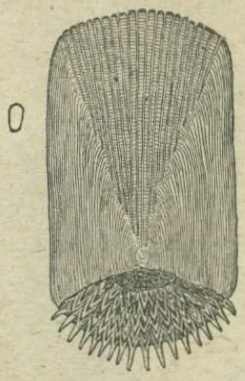


Рис. 590. Ктеноидная чешуя современной костистой рыбы *(Solea)*. Слева в натуральную величину.

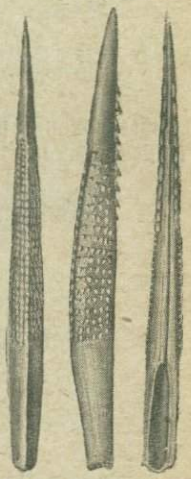


Рис. 591. Ихтиодорлит *Ctenacanthus*. Нижнекаменноугольные отложения средней полосы Европейской части СССР.

Иногда у рыб в коже, на теле и на голове развиваются большие костяные пластинки, щитки и шипы.

Большие шипы, ихтиодорулиты (рис. 591), обыкновенно встречаются на переднем краю непарных, более редко парных плавников, или на голове акуловых рыб (*Selachii*). Часто достигают весьма значительной величины и встречаются обособленными в ископаемом состоянии, причем палеозойские экземпляры их иногда характеризуются разнообразной, сильно развитой скульптурой. Лучи плавников у высших рыб также являются костными; бывают цельными или подразделенными на многочисленные мелкие членики, причем часто разветвляются к дистальному концу.

Зубы бывают на всех хрящах или костях ротовой и жаберной полостей; по форме бывают коническими (хватающие) или сжатыми с двух противоположных боков, так что являются подобными наконечнику стрелы, с режущими краями.

На одном основании зуба могут находиться несколько зубцов. Для разробления пищи, иногда состоящей из снабженных раковинами моллюсков,

служат плоские, полусферические или булыжникообразные зубы. В молодости почти у всех рыб зубы прикрепляются к хрящу или кости челюстей волокнистой соединительной тканью, а у акул и многих костистых рыб такое прикрепление существует во время всей жизни. У костистых рыб и многих ганоидных корни зубов срастаются, сливаются с несущею их костью, и обыкновенно вокруг нижней части зуба вырастает чашечковидное возвышение. В исключительных случаях зубы сидят в обособленных ячейках. Идущие на смену зубы обыкновенно развиваются сбоку сменяемых и выталкивают последние.

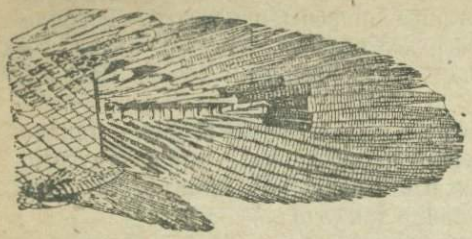


Рис. 592. Дифицеркный хвостовой плавник современного *Polypterus*.

В позвоночном столбе различают туловищные и хвостовые позвонки,

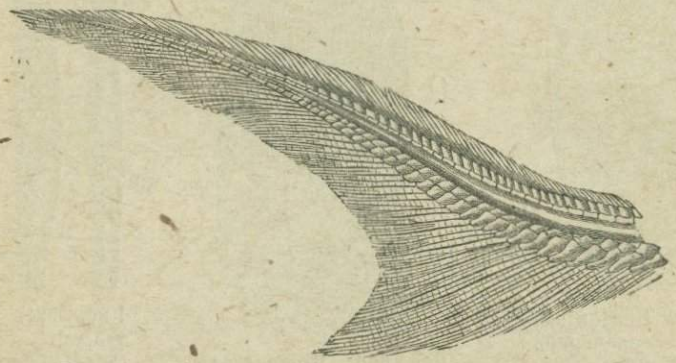


Рис. 593. Гетероцеркный хвостовый плавник осетра.

отличающиеся: первые — подвижными ребрами, последние — неподвижными гемапофизами (гемальными дугами).

Задний конец позвоночного столба входит в хвостовой плавник форма которого различна, представляя филогенетическое и систематическое значение. Первичным, исходя от низших рыб, надо считать состояние дифицеркного плавника (рис. 592). В нем позвоночный столб протягивается по прямой линии до конца туловища и симметрично обрамлен сверху и снизу хвостовым плавником. Гетероцеркный плавник (рис. 593) представляет позвоночный столб отклонившимся в верхнюю лопасть хвостового плавника, которая обыкновенно превосходит по своим размерам

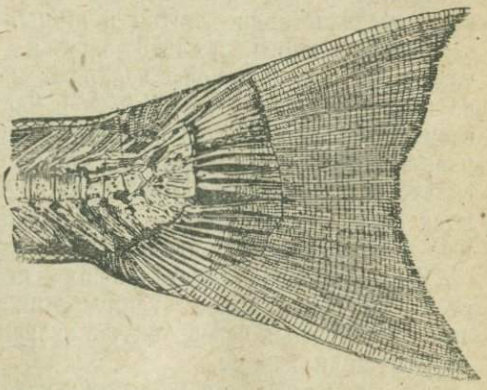


Рис. 594. Гомоцеркный хвостовый плавник лосося.

нижнюю лопасть. Производным от гетероцеркного плавника является гомоцеркный (рис. 594), который представляет полную внешнюю симметрию при слабо выраженной в расположении конца позвоночного столба внутренней асимметрии. Именно позвоночный столб представляет отклонение своего конца кверху, хотя и на небольшом протяжении. Почти все палеозойские рыбы имеют дифицеркный или гетероцеркный хвост. Костистые рыбы, начиная с меловых отложений, имеют гомоцеркный хвост.



Рис. 595. Слуховая косточка (Otolithus) рода *Sciaena*. Нижнетретичные отложения Германия. $^2/_1$.

Нередко находят в ископаемом состоянии обособленными слуховые косточки, или отолиты рыб (рис. 595), представляющие большое разнообразие по форме и украшениям, так что на основании их одних оказывается возможным установить вид данной формы.

В развитии рыб не бывает ни амниона, ни аллантоиса.

Рыбы подразделяются на четыре класса: I. Бесчелюстные, *Agnatha*. II. Панцырные, *Placodermi*. III. Хрящевые, *Chondrichthyes*. IV. Костистые, *Osteichthyes*.

# Класс I. Бесчелюстные. Agnatha

Не имеют челюстей, парных конечностей, носовое отверстие одно, непарное. Сюда принадлежат прежде всего живущие в настоящее время так называемые круглоротые, *Cyclostomata* — миноги и миксины. Это просто организованные позвоночные, частью полупаразитические и потому, должно быть, дегенерировавшие. У круглоротых осевым скелетом служит хорда, к которой лишь в области головы присоединяется хрящевой скелет; круглое ротовое отверстие окружено роговыми зубами.

## Отряд I. *Heterostraci*

Передняя часть тела покрыта панцырем, по существу состоящим из двух щитов, спинного и брюшного. Задняя часть тела покрыта чешуей. Спинной щит в его примитивном состоянии, повидимому, был цельный,



Рис. 596. Реставрация *Pteraspis rostrata*. Нижний девон. Англия.

но у рода *Pteraspis* (рис. 596, 597; pteron — крыло, aspis — щит) расчленен, представляя боковые элементы, окружающие глаза и промежуточные между спинным и брюшным щитами. На заднем конце спинного щита имеется направленный назад шип. По бокам головы находились небольшие глазные орбиты, а по середине отверстие непарного глаза. По

бокам имелось по одному жаберному отверстию. Положение жаберных карманов намечено на внутренней поверхности головного щита шестью или семью парами впечатлений. На границе спинного и брюшного щитов находилось ротовое отверстие; гетероцеркный плавник. Верхний силур—нижний девон.

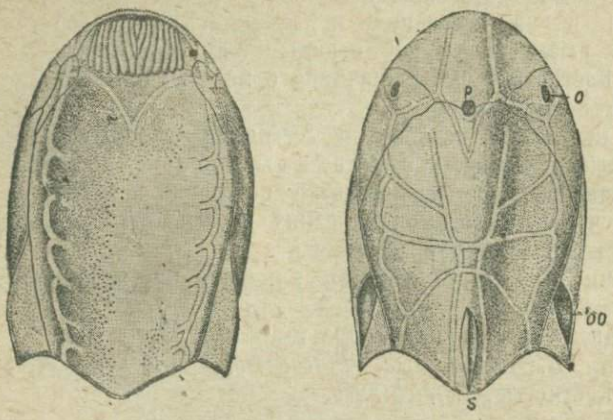



Рис. 597. Брюшной и спинной вид передней части тела *Pteraspis*. Намечены каналы боковой линии. Ротовое отверстие находится впереди ряда мелких табличек у переднего конца брюшной поверхности.

*bo* — общее отверстие для жаберных карманов; *o* — глазницы; *p* — отверстие теменного глаза; *s* — срединный спинной шип. $^{2}/_{1}$.

## Отряд II. *Osteostraci*

Панцырь их состоял из настоящей кости, тогда как у других отрядов в панцыре не было костных телец.

У *Cephalaspis* (рис. 598; kephale — голова, aspis — щит) панцырь, в приспособлении к жизни на дне, сплюснутый дорзо-вентрально, с глазами, переместившимися на средину верхней стороны. Панцырь без подразделения на отдельные кости, гладкий, округленный напереди, усеченный назади, с остроконечными продолжениями задних углов.



Рис. 598. *Cephalaspis lyelli*. Девон. Шотландия. $^{1}/_{5}$.

Головной щит имел полосу, завороченную на брюшную сторону и окружающую большое поле, выложенное мелкими подвижными костяными пластинками, покрывавшими глотку. Впереди этого поля находилось ротовое отверстие, по бокам — отверстия жаберных щелей. Внутри головного щита находилась окостенелая коробка головного мозга, весьма сходного с мозгом миног.

В ушной полости имелись два полукруглых канала, как у миног. Впереди отверстия непарного глаза находилось непарное носовое отверстие. Позади головы находились две лопасти, покрытые чешуей, которые могут быть примитивным типом грудного плавника.

Тело в поперечном сечении треугольное, с каждого бока покрыто тремя продольными рядами чешуй. На животе мелкие чешуи. У основания гетероцеркного хвоста находился треугольный спинной плавник. Верхний силур, девон.

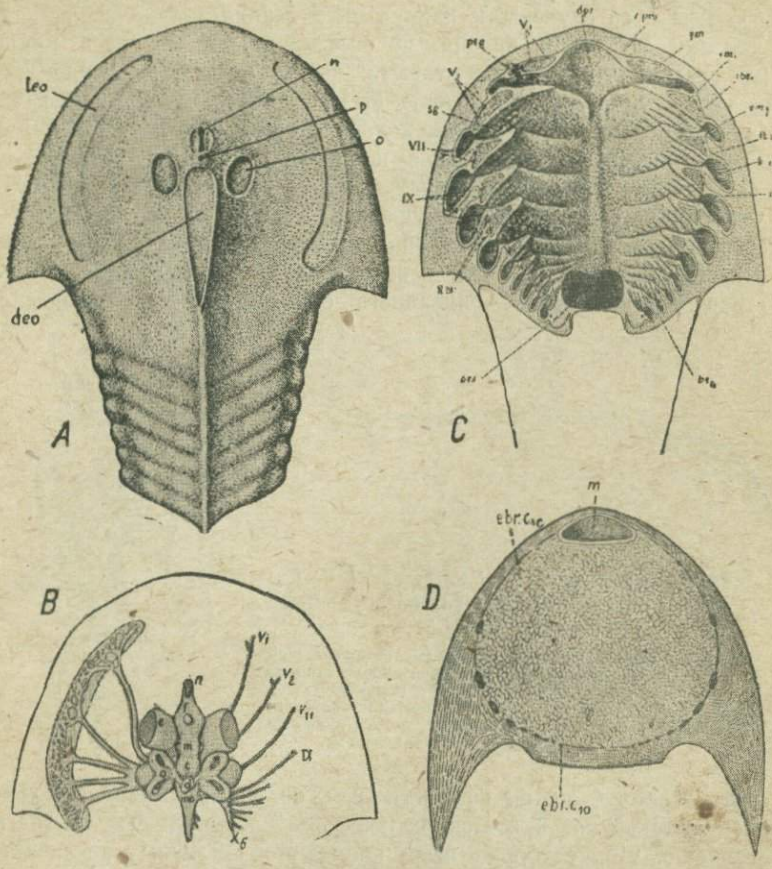



Рис. 599. Строение черепа *Kiaeraspis*.

*A* — вид (сверху) головы и передней части туловища: *deo* — предполагаемый спинной электрический орган защиты; *leo* — боковой электрический орган защиты; *n* — единственное носовое отверстие; *o* — глазничное отверстие; *p* — теменное отверстие. *B* — схематическое рассечение верхней части головы для показания головного мозга, нервов и органов чувств. Нервы к предполагаемому электрическому органу показаны слева, другие главные нервы (нумеро анные) справа, располагаются в ряд, соответствующий жаберным щелям: *c* — мозжечек; *d* — нерв к спинному электрическому полю; *e* — глазница; *f* — передний мозг; *m* — средний мозг; *mo* — продолговатый мозг; *n* — носовое отверстие; *o* — область уха, с двумя полукружными каналами. *C* реставрация брюшной поверхности головы, с удаленными табличками, покрывающими глотку, видны 10 парных жаберных мешков. Римские цифры обозначают нервы черепа: *ibs* — разделительные выступы между жаберными мешками; *k. ebr* — каналы, ведущие от жаберных мешков к поверхности; *oes* — пищевод; *psg* — жаберный мешок, утраченный высшими позвоночными; *rpm* — ростральная область впереди жабр; *sg* — жаберный мешок, соответствующий spiraculum высших рыб; *vm* — мускулы жаберных мешков. *D* — реставрация брюшной поверхности головы, покрытой маленькими табличками: *ebr. c* — жаберные отверстия; *m* — рот.

На рис. 599 изображено строение близкого рода *Kiaeraspis*, детально изученного в последнее время,

*Palaeospondylus* (рис. 600). Эта маленькая рыбка (около 4 *см* длиною) в отличие от большинства древних рыб имеет хорошо сохраненные тела позвонков и верхние дуги. Хорошо развита также была коробка головного мозга, со слуховыми капсулами в задних углах черепа и другими частями по бокам черепа, не определенными по своей природе, тогда как срединная продольная открытая сверху полость заключала в себе головной мозг. Напереди эта полость была замкнута сверху перемычкой, так получалось большое круговое конечное отверстие, ведущее в мозговую полость спереди и окруженное на краю выступами наподобие короны; здесь могло находиться единственное носовое отверстие, аналогично тому, что у миног. Под мозговой коробкой и кзади от нее находится ряд дуг, вероятно жаберных, но измененных и может быть служивших опорою для языкообразного органа, как у ныне живущих круглоротых. Сохранность твердых образований описанного скелета не дала возможности

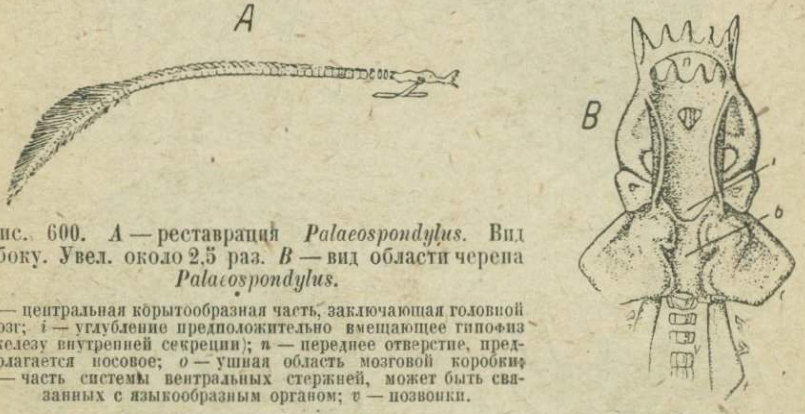



Рис. 600. *A* — реставрация *Palaeospondylus*. Вид сбоку. Увел. около 2,5 раз. *B* — вид области черепа *Palaeospondylus*.

*b* — центральная корытообразная часть, заключающая головной мозг; *i* — углубление предположительно вмещающее гипофиз (железу внутренней секреции); *n* — переднее отверстие, предполагается носовое; *o* — ушная область мозговой коробки; *t* — часть системы вентральных стержней, может быть связанных с языкообразным органом; *v* — позвонки.

установить, состоял ли он из кости или из объизвестненного хряща. Парных плавников нет и следов, но хвостовый плавник был сильно развит. Возможно, что эта форма была промежуточной между древнейшими панцырными предками и современными круглоротыми. Средний девон Шотландии.

# Класс II. Placodermi

Это панцырные рыбы, по своей организации приближающиеся к обычному типу организации рыб (есть челюсти и парные плавники).

## Отряд I. *Antiarcha*

У *Pterichthys* (рис. 601; pteron — крыло, ichthys — рыба) голова укорочена по сравнению с туловищною частью тела; череп состоит из костей, могущих быть поставленными в параллель костям нормального черепа позвоночных. Парные глаза с кольцевыми окостенениями склеро-

тики, третий глаз помещен в четырехугольной пластинке между парными глазами. На нижней стороне головы, на переднем краю ее, находятся две поперечно вытянутые пластинки (*m*, рис. 601, *B*), правая и левая, которые должны приходиться впереди ротового отверстия и поэтому, по крайней мере условно, могут быть сочтены за «верхние челюсти». Выемки у задне-боковых углов этих пластинок могли находиться в связи с присутствием тут носовых отверстий.

Панцырь, покрывающий туловище, является почти плоским на нижней стороне и крышевидно-вздутым наверху. Он состоит из одиннадцати

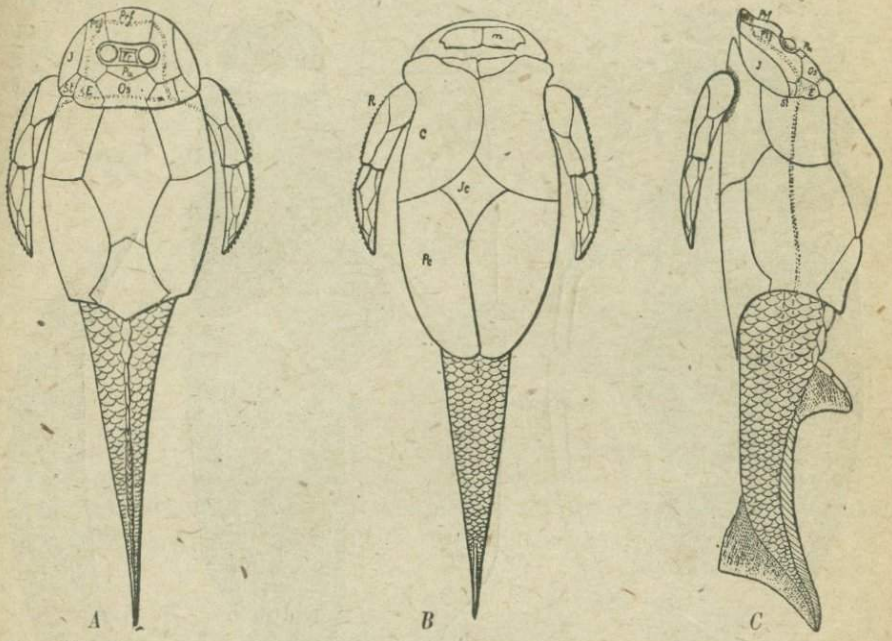



Рис. 601. Реставрация *Pterichthys milleri*. Девон. Шотландия. *A* — вид со спинной стороны, *B* — с брюшной, *C* — сбоку. Пунктиром показано распространение слизевых каналов.

*C* — ключицы; *E* — epioticum; *Fr* — лобные кости: *J* — jugale; *Ic* — interclavicula, межключица; *m* — верхние челюсти; *Os* — верхняя затылочная кость; *Pa* — теменные кости; *Pc* — задние ключицы; *Prf* — предлобные кости; *Ptf* — заднелобные кости; *R* — плавникообразный орган; *St* — supratemporale, надвисочная кость. $^1/_2$.

таблиц, из которых три являются непарными, срединными, а восемь — парными, и они соединены между собою с налеганием краев одних на подходящие под них края других таблиц.

Из этих таблиц парные брюшные могут считаться гомологами передних и задних ключиц, а непарная срединная соответствует interclavicula. К передним ключицам примыкают оригинальные ластообразные придатки, сочлененные с ключицами подвижно. Эти придатки считаются одними исследователями за соответствующие грудным плавникам, а другими — за задние шипы головного щита, соответствующие шипам у *Cephalaspis*. Придатки покрыты снаружи костными табличками, по длине подразделяются на две части, соединенные между собою с некоторою подвиж-

ностью. Ввиду того что эти придатки часто представляют зубцы на краю, который будет внутренним, когда придатки обращены свободными концами вперед, возможно, что они не столько были плавательными органами, сколько служили для схватывания добычи, зажимаемой между зазубренными краями. На спине находятся две крышеобразно перегибающиеся в плоскости симметрии пластинки, на боках — по две боковые.

Хвост покрыт маленькими, округленными, слегка черепичато налегающими костяными чешуйками. На спинной стороне позади панцыря находится маленький плавник. Вдоль спинного гребня находятся чешуи

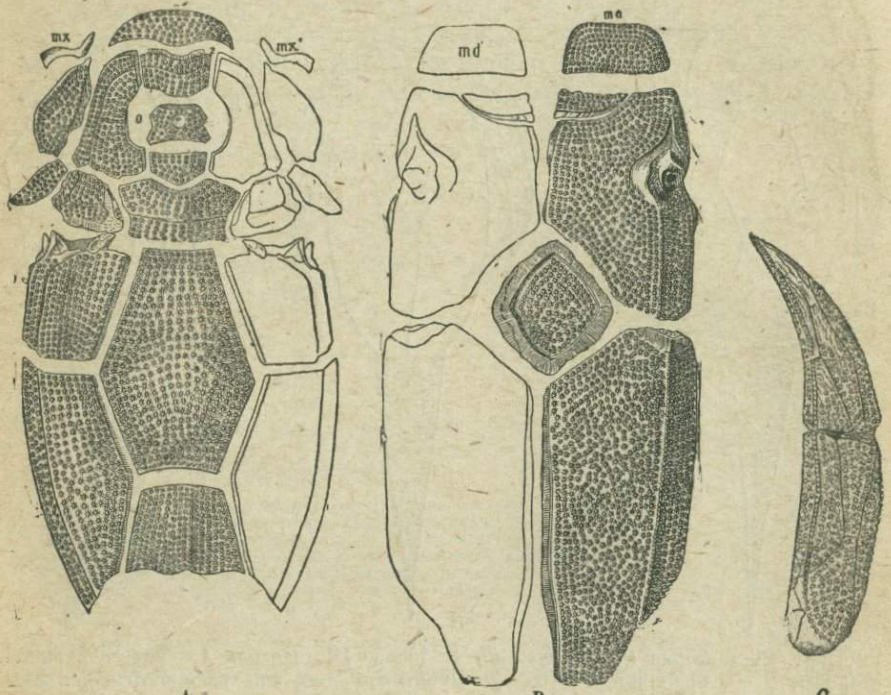



Рис. 602. *Asterolepis ornatus*. Верхний девон. *A* — сверху, *B* — снизу, *C* — плавникообразный придаток.

в форме маленьких узких продольных срединных табличек; позади спинного плавника они удлинены и подобны фулькрам ганоидных. Задняя конечность рыбы образована совершенно гетероцеркным хвостовым плавником, треугольным по форме и выемчатым назади, но не двулопастным.

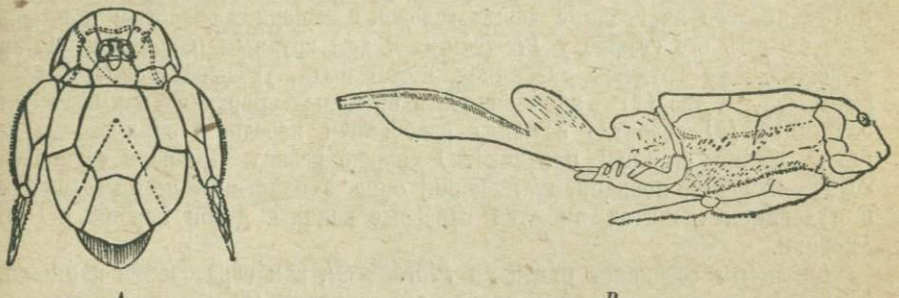
На теле и голове существует хорошо выраженная система слизевых каналов, намеченная бороздками на наружной поверхности некоторых из костяных таблиц; бороздки эти нередко смешивают со швами.

К *Pterichthys* (верхний девон) близки роды *Asterolepis* (aster — звезда, lepis — чешуя) и *Bothriolepis* (botrion — бороздка).

*Asterolepis* отличается от *Pterichthys* бо́льшею величиной и тем, что передняя непарная спинная пластинка у первого налегает на край обеих

боковых пластинок (рис. 602), тогда как у *Pterichthys* она налегает лишь на переднюю из них и перекрывается заднею. Затем у *Asterolepis* несколько большее число костей в составе плавникообразных органов. Средний девон.

*Bothriolepis* (рис. 603) отличается длинными плавникообразными органами, превосходящими длину панцыря, V-образной формой участка



*A* *B*

Рис. 603. *A* — панцырь *Bothriolepis canadensis*. $^1/_2$; *B* — реставрация. Девон. Канада. $^1/_2$.

слизевых каналов, находящегося на голове назади глаз, и отсутствием чешуйного покрова в задней части тела. Верхний девон.

## Отряд II. *Arthrodira*

Еще более близки к высшим рыбам по наличию нижней челюсти обычного типа плечевого пояса и окостенения дуг позвонков; между головой и жаберной областью сочленение: отсюда название — с сочлененной шеей, т. е. с отграниченной головой.




Рис. 604. *Coccosteus decipiens*. Нижний девон. Шотландия. *A* — реставрация. Пунктиром показаны слизевые каналы. $^1/_2$. *B* — верхняя жаберная крышечка (*op'*) с сочленовой головкой $^1/_1$.

*n* — носовые ямки; *K* — головная область; *sl* — непарный глаз; *md* — нижняя челюсть, *p* — теменная кость; *oc* — затылочная; *ep* — epioticum, *o* — непарная спинная пластинка; *op*, *op'* — жаберные крышки; *st* — подвижной шип; *t—4* — элементы плечевого пояса; *k* — основная пластинка переднего спинного плавника; *d* — задний спинной плавник; *a* — опора анального плавника; *v* — брюшной плавник; *pf* — место грудного плавника.

Представителем отряда, наиболее изученным, является девонский род *Coccosteus*, до 0,6 *м* длинной.

*Coccosteus* (рис. 604) (kokkos — зерно, osteon — кость) является единственною панцырной рыбой с окостеневшим, хотя лишь отчасти, позвоночным столбом, — окостеневают дуги позвонков. Существуют две пары

боковых табличек на туловище, которые могут считаться соответствующими: передние — костям крышечки, а задние — костям спинного отдела плечевого пояса (см. рис. 569).

Задняя половина тела голая. На границе между головой и жаберной областью находится сочленение. Края челюстей зубчаты, но обособленных зубов нет. Глаза боковые, окруженные склеротикальным кольцом, состоящим из 4 пластинок. Сравнительно короткий ластообразный орган *(st)*. Положение его на границе между головой и жаберной областью не позволяет считать его (также у *Pterichthys* и др.) грудным плавником. Но на существование грудных плавников, может быть, указывает округленный вырез *(pf)*, а таз (?) — на наличность брюшных. Вертикальная костяная пластинка *(k)* вероятно служила основанием переднего спинного плавника. Задний спинной плавник *(d)* хорошо развит. Также и заднепроходной плавник, повидимому имевший опорою пластинку *a*. На головных и туловищных щитах имеются слизевые каналы. Девон Европы и Сев. Америки.

*Coccosteus* соединяет признаки *Placodermi*, как образование панцыря, отсутствие настоящих зубов, с признаками химер (распространение слизевых каналов, спинной шип) и ганоидных (аппарат жаберных крышек и скульптура щитков) и даже четвероногих (строение плечевого пояса, характер брюшного панцыря — как у амфибий-стегоцефалов).

Северо-американский *Dinichthys* достигал большой величины, около 4 *м*.

## Класс III. Хрящевые рыбы. Chondrichthyes

Вообще говоря, низко организованы и представляют различные примитивные особенности. Настоящие кости не развиваются ни в позвоночнике, ни в виде кожных костей черепа. В связи с этим череп и челюсти являются здесь в простейшей форме, представляя сплошные хрящевые образования.[1] Кожный скелет состоит исключительно из плакоидных чешуй. Иногда основания соседних чешуй могут сливаться, и, вероятно, таким путем образовались кожные таблицы, известные у ископаемых форм. Внутренний скелет остается хрящевым; но он часто приобретает большую прочность, особенно на поверхности, отложением известковых солей, обыкновенно в форме призматических табличек. У всех ныне живущих хрящевых рыб, за исключением сильно специализированных *Holocephali*, жаберные щели (6—7) открываются непосредственно наружу. Подобным образом это было и у ископаемых рыб. У одних число жаберных щелей более, нежели у других, и это является примитивной особенностью. Гиостилический череп должен считаться более примитивным, чем автостилический. У самцов в связи с задними лучами брюшных плавников развиваются парные придатки с идущими вдоль них бороздами, это — так называемые pterygopodia, играющие роль органов совокупления, так что через них в тело самки вводятся сперматозоиды (семя), и яйца оплодотворяются в материнском организме в отличие от прочих

[1] Отсюда название *Chondrichthyes*, хрящевые рыбы.

рыб. Это совершенство организации и специальные приспособления для развития рода и обеспечили процветание группы, вообще примитивной, от палеозоя доныне.

Приведенное определение *Chondrichthyes* дано на основании изучения ныне живущих рыб этого класса, которые легко отличаются от рыб класса *Osteichthyes*. Это отличие однако не выдерживается, если имеем дело с ископаемыми формами; у некоторых более древних членов класса кожный скелет является в виде костяных пластинок, а также иногда имеется костное вещество во внутреннем скелете. Эти факты заставляют думать, что в этой группе, так же как у круглоротых, отсутствие костяных скелетных образований есть дегенеративное, а не примитивное состояние.

*Chondrichthyes* делятся на два отряда: *Selachii* (акулы и скаты) и *Holocephali* (химеры).

## Отряд I. *Selachii* (*Plagiostomi*, поперечноротые)

Жаберные щели всегда открываются непосредственно наружу. У более примитивных палеозойских форм ротовая щель находится на конце рыла, как вообще у позвоночных, а у позднейших, более специализированных

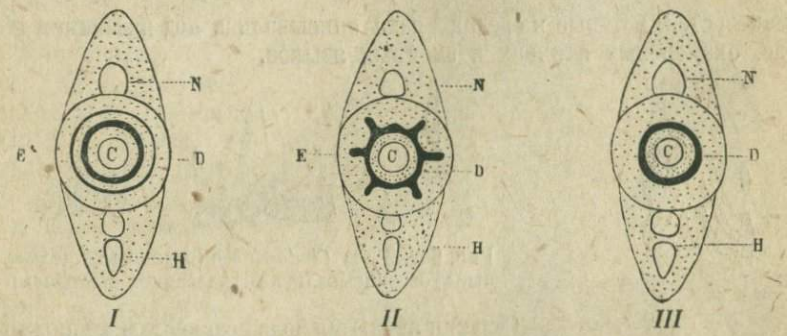



Рис. 605. Позвонки селахий (схематический поперечный разрез посредине).

*I* — циклоспондиловый; *II* — астероспондиловый; *III* — текстиспондиловый позвонки; *C* — спинная струна; *D* — центральное известковое кольцо; *E* — наружная эластичная оболочка спинной струны; *N* — неврапофизы; *H* — гемапофизы.

селахий, она перемещается на брюшную сторону головы, причем передняя оконечность последней образует приостренный хрящевой rostrum. Череп селахий обыкновенно является гиостилическим, т. е. гиомандибулярный и нёбно-квадратный хрящи образуют свободно двигающийся подвесок для сочленения нижней челюсти с черепом.

Позвонки становятся прочными вследствие отложений извести в хряще, которые сначала принимают форму сжатого посредине цилиндра, развивающегося во внутреннем слое хряща (рис. 605, *a*), вокруг хорды. Дополнительно к нему могут появиться радиально расположенные продольные пластинки между основаниями дуг (см. рис. 605, *b*), или концентрические цилиндры, развивающиеся снаружи первоначального (см. рис. 605, *c*). Таким образом являются три типа позвонков: циклоспондиловые, астероспондиловые и тектиспондиловые, и соответственно три группы селахий.

В ископаемом состоянии, кроме позвонков, часто находят зубы, ихтиодорулиты и иногда кожные таблички. Зубы акул принадлежат к числу

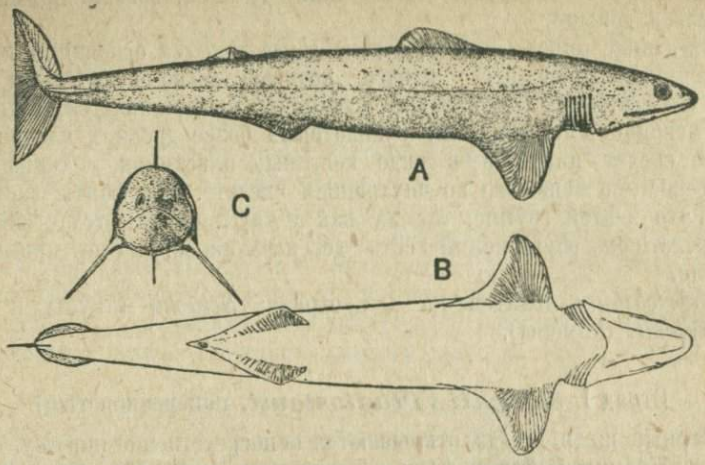



Рис. 606. *Cladoselache fyleri*. Верхний девон. Огайо. США. *A* — вид сбоку; *B* — вид снизу; *C* — вид спереди.

окаменелостей, которые в средние века описывались под названием glossopetrae, окаменелых птичьих и змеиных языков.

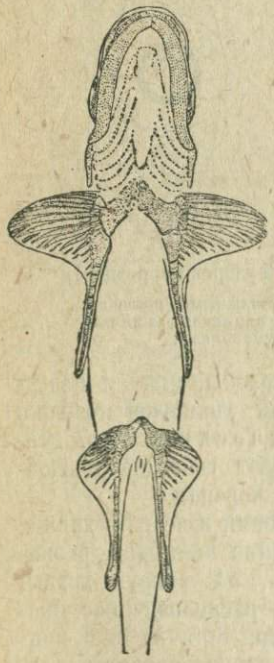


Рис. 607. *Cladoselache fyleri* с брюшной стороны. Реставрация.

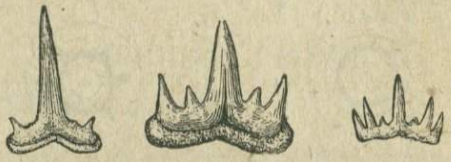


Рис. 608. Зубы *Cladoselache* (подобные отдельные зубы описывались под названием *Cladodus*).

Селахии являются большею частью хищными рыбами, живущими в настоящее время на различной морской глубине, от поверхности до глубины около 2000 *м*. Хотя типично морские животные, иногда они заходят сравнительно далеко в реки, и немногие являются постоянными обитателями пресной воды. Между ними совершенно нет небольших по величине, а некоторые акулы являются наибольшими из всех существующих рыб. Пища их состоит из рыб, моллюсков, ракообразных и других беспозвоночных и даже из животных планктона.

*Selachii* разделяются на акул *(Squaloidei)* и скатов *(Batoidei)*; первые отличаются цилин-



Рис. 609. Зуб *Cladoselache lamnoides*. Со стороны узкого бока. Верхнекаменноугольные отложения. Мячково, около Москвы.

дрическим, редко сплюснутым телом, боковыми жаберными щелями и свободными грудными плавниками. Зубы большею частью приострены.

*Cladoselache (Cladodus;* klados — ветвь, odous — зуб; рис. 606—609) является древнейшей и примитивнейшей из известных акул. Хвостовой плавник гетероцеркный, по наружному очертанию равнодольчатый, с круто загибающимся кверху концом позвоночного столба, с большою нижнею лопастью. Имеются два спинных плавника, передний иногда с ихтиодорулитом. Нет анального плавника. Парные грудные и брюшные плавники имеют длинную расчлененную главную ось, к наружному краю которой впереди причленены параллельные лучи (см. рис. 607). Кроме того, имеется третья пара горизонтальных плавников у основания хвоста. Rostrum отсутствует, и ротовая щель находится на конце рыла; орбиты окружены двойным кольцом из кожных табличек, вероятно, образованных слитыми чешуйками. Кожа покрыта маленькими чешуйками ромбической формы. Зубы с широким основанием (см. рис. 608), с большим срединным и меньшими боковыми зубцами, тесно сидят на челюстях поперечными рядами. Жаберных дуг пять. Спинная струна должна была находиться в первичном не разделенном состоянии, но невральные дуги существовали. Достигает 1,5—1,8 *м*.




Рис. 610. *Pleuracanthus decheni.* Голова с ихтиодорулитом и передняя часть позвоночного столба с грудными плавниками. Наверху *(b)* — зубы. Пермские отложения. Браунау. Чехия. Чехо-Словакия. $^1/_2$.

Большое число парных плавников, широкое основание их и положение рта являются примитивными особенностями. В морских отложениях. Верхний девон — пермские отложения.

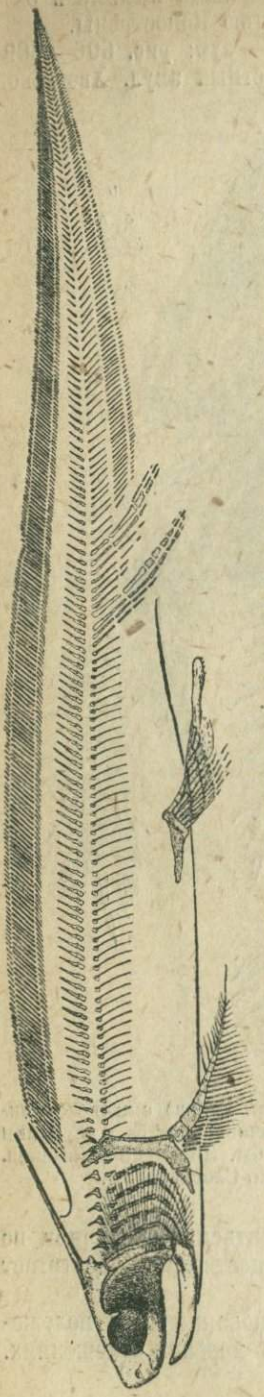


Рис. 611. *Pleuracanthus sessilis*. Пермские отложения. Лебах у Саарбрюкена. Реставрация. 1/4.

*Pleuracanthus* (рис. 610, 611; pleuron — бок, akantha — шип) также имеет почти конечный рот; в затылочной части головы в плоскости симметрии прикреплен большой шип. Непарные плавники окружают почти все тело в срединной плоскости, за исключением брюшной поверхности. Именно, плавниковая кайма на спине тянется от затылка до оконечности хвоста. Единственная дифференциация, испытываемая ею, это — слабая выемка приблизительно посредине ее длины, отделяющая длинный спинной плавник от столь же однообразного хвостового. Последний — почти дифицеркный, испытывает дальнейшую специализацию в том, что на переднем конце своей вентральной части сильнее скелетирован и вследствие этого представляет выступ из каймы. Далее на брюшной поверхности следует анальный плавник, подразделенный на две части. Грудные плавники с бисериальным расположением вторичных лучей, в большем количестве находящихся на передней, чем на задней стороне оси. Брюшные плавники почти моносериальны. В ротовом скелете большой нёбноквадратный хрящ причленяется своею задней частью к посторбитальной части черепа, тогда как его передний челюстной отдел, как у всех более новых акул, примыкает к носовой области впереди глаза. Нижняя челюсть подвешена к нёбно-квадратному хрящу (palato-quadratum) и hyo-mandibulare. В то время как на заднем краю palato-quadratum еще существуют рудиментарные жаберные лучи челюстной дуги в виде нескольких маленьких хрящей, гиоидная дуга назади усажена весьма большим числом чрезвычайно длинных жаберных лучей, которые образуют широкую жаберную крышечку над следующими 5 жаберными дугами. Эта жаберная крышечка, аналогичная крышечке *Holocephali*, есть признак специализации.

Позвонки представляют чисто хрящевые тела, но верхние и нижние дуги их объизвестнены. Ребра представляют еще необычайно большое для селахий развитие. Кожный скелет мало развит, будучи представлен маленькими чешуйками около рта, вдоль спины и на птеригоподиях самца. Челюсти усажены большими острыми трехзубчатыми зубами. Девон — пермь, в пресноводных отложениях.

*Acanthodes* (рис. 612, 613, а также рис. 568 и 580; akantha — шип, odous — зуб). Чешуйки шагрени утолщены, имеют квадратное очертание, их плоские и покрытые эмалью поверхности тесно примыкают. Существуют кожные кости на черепе и плечевом поясе. Челюсти соединены с черепом гиостилически. Орбиты окружены кольцом из четырех костяных пластинок.

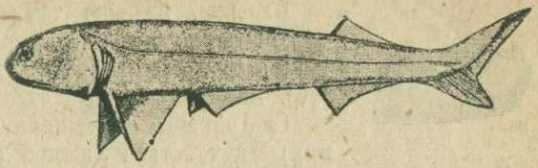


Рис. 612. Реставрация *Acanthodes wardi*. Каменноугольные отложения. Англия.

Хвостовой плавник гетероцеркный, остальные имеют каждый в передней части по ихтиодорулиту. Сзади лежащая часть плавника представляет мягкую перепонку, прикрепленную к телу и к ихтиодорулиту. Лишь в грудных плавниках в перепонке имеются лучи. Челюсти снабжены зубами. Жаберные щели открываются прямо наружу. В позвонках скелетированы лишь дуги. По присутствию кожных костей отличаются от типичных хрящевых. Нижний девон — пермь, в пресноводных отложениях.

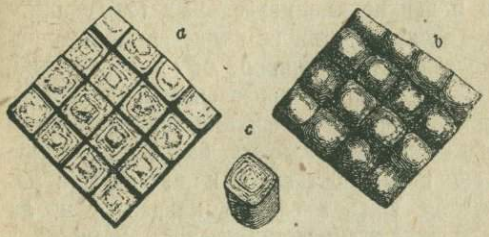



Рис. 613. Чешуя *Acanthodes*.
*a* — снаружи, *b* — снутри, *c* — отдельная чешуйка

Вышеприведенными тремя родами исчерпывается все, что имеется из более или менее полно известных палеозойских акул. Кроме этого известны из палеозоя в высшей степени разнообразные зубы и ихтиодорулиты, так что палеозой можно считать эрой наибольшего разнообразия и распространения акул. Довольно примитивным представителем акул, дожившим от мезозоя доныне, является *Cestracion* (рис. 614) с пятью жаберными щелями, с хорошо развитыми центрами астероспондиловых позвонков, со ртом, расположенным почти на конце рыла. Зубы *Cestracion* двоякого

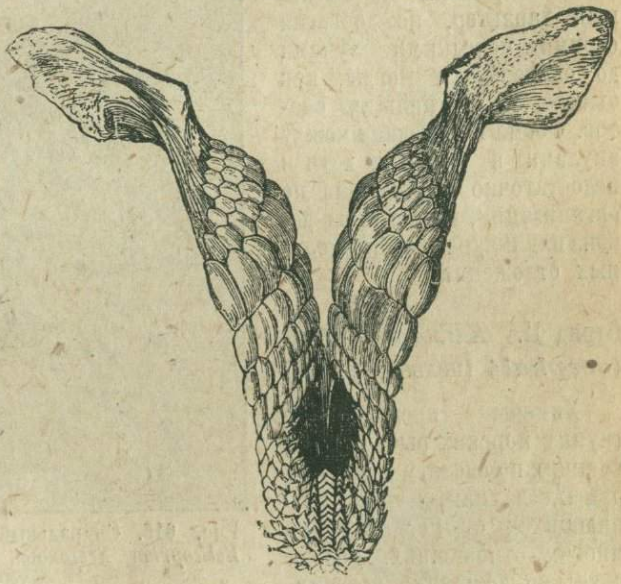


Рис. 614. Челюсть ныне живущей *Cestracion philippi*.

рода: напереди маленькие, заостренные, назади тупые, сплющенные в дробящие пластинки. Юра — ныне.





Рис. 615. Зуб *Psammodus angustus*. Верхнекаменноугольные отложения. Мячково, около Москвы.

Плоские, подобно тому как у *Cestracion*, с точечной поверхностью, четырехугольные зубы встречаются у рода *Psammodus* (рис. 615; psammos — песок, odous — зуб). Каменноугольные отложения.

Срединный, находящийся в месте симфиза (сращения) двух ветвей нижней (и верхней) челюсти ряд зубов, подобный тому, что у *Cestracion*, но лишь отличающийся большею величиною, свернутый спирально, со сплющенными с боков зубами, существует у рода *Helicoprion* (рис. 616; helix — завиток, prion — пила) из пермокарбона и верхнекаменноугольных отложений.

Скаты представляют ветвь селахий, специализированную в приспособлении к жизни на морском дне. Скаты имеют тело сплющенное дорзовентрально, жаберные щели на нижней стороне и большие, прирастающие к голове грудные плавники. Зубы большие, частью с плоскою верхнею поверхностью. Они известны с мезозоя; в литографском юрском сланце найден один из примитивнейших и более близких к акулам представителей — *Rhinobatus* (рис. 617; rhine — напилок, batos — колючий куст), доживший доныне. Туловище хотя и сжатое, но более вытянутое в длину, чем у позднейших скатов. Грудные плавники тоже сохраняют примитивный характер, не достигая своими передними лучами до оконечности морды, как бывает у позднейших скатов. Форма переходная между акулами и скатами, хотя и недостаточно выясненная по организации, известна из девона или нижнекаменноугольных отложений.

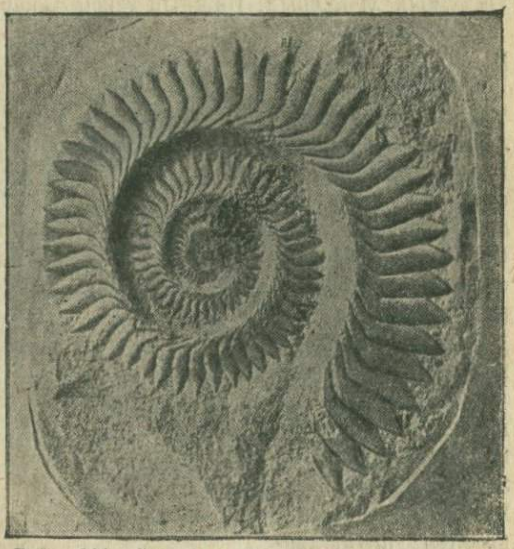


Рис. 616. Спиральный срединный ряд зубов *Helicoprion Bessonowi*. Пермокарбон. Красноуфимск.

## Отряд II. *Химеры. Holocephali* (цельноголовые)

Химеры представляют группу морских рыб, примыкающих по скелету и по жабрам к селахиям, хотя и уклоняющихся от последних во многих отношениях. Голова с весьма большими глазами, сжата с боков, передняя часть черепа превращена в межглазничную перегородку, череп автостилический; нижняя челюсть (*MCK*, рис. 618) снабжена с каждой стороны одной весьма значительной зубной пластинкой (*D''*), в верхней

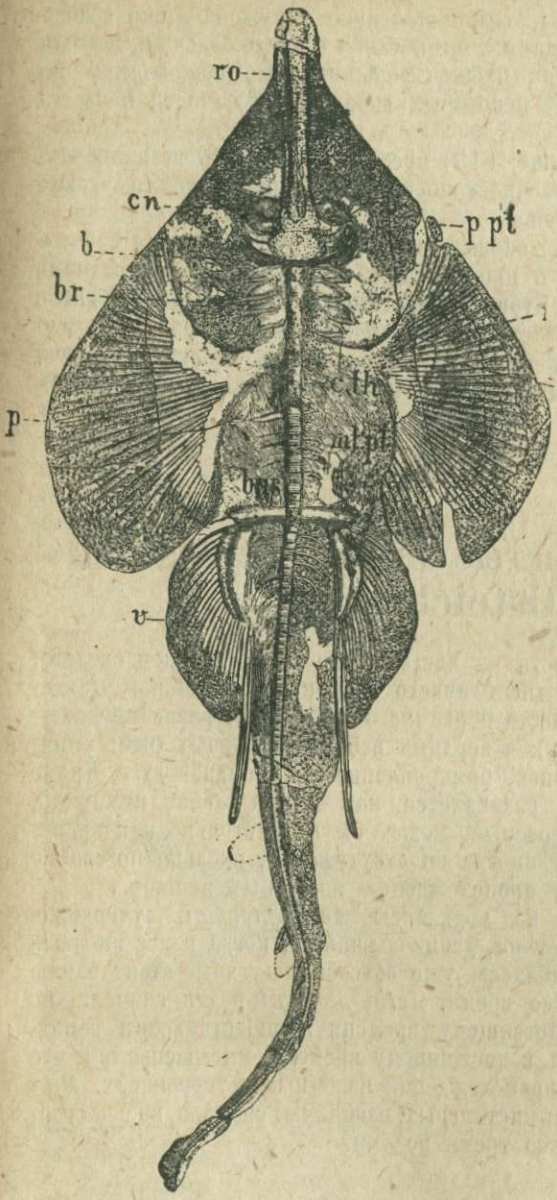



Рис. 617. *Rhinobatus mirabilis*. Верхняя юра. Литографский сланец. Эйхштедт. Бавария. Германия.

*ro* — rostrum; *cn* — носовые капсулы; *b* — ротовая щель; *br* — жаберный скелет; *p* — грудной плавник; *v* — брюшной плавник; *r* — плавниковые лучи; *c*, *th* — плечевой пояс; *bas* — тазовый пояс; *p. pt* — проптеригий; *m. pt* — мезоптеригий; *mt. pt* — метаптеригий.

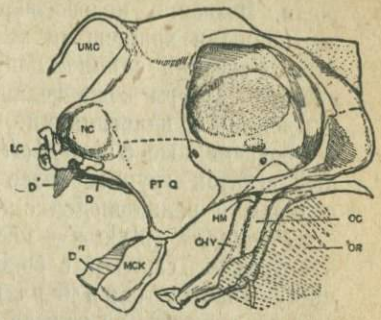



Рис. 618. Череп ныне живущей *Chimaera*. *OC* и *OR* — хрящи крышечки.

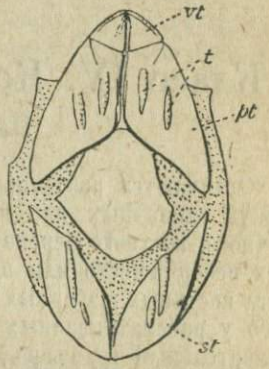



Рис. 619. Раскрытая пасть ныне живущей химеры *Callorhynchus*.

*pt* — нёбные зубные пластинки; *st* — зубные пластинки нижней челюсти; *t* — триторы; *vt* — сошниковые зубы.



Рис. 620. Тритор *Ptyctodus obliquus*. Верхний девон. С. Чудово. Ленинградская область.

челюсти соответственно находится одна или две пары зубных пластинок (*D*, *D'*) Жаберные щели закрыты складкою кожи, так что сообщение жаберной полости с наружной средой происходит посредством одной лишь щели. Позвонки не обособлены, спинная струна окружена лишь объизвестненными хрящевыми кольцами, имеющимися в числе бо́льшем, нежели дуги. Передний спинной плавник снабжен большим ихтиодорулитом. У современных форм кожа голая, у некоторых ископаемых отчасти покрыта шагренями и пластинками.

Современные *Holocephali* (рис. 619) представляют лишь незначительный остаток группы, более распространенной в прошлые геологические периоды и появившейся с девона.

*Ptyctodus* (ptyktos — песок, odous — зуб) известен только по зубным пластинкам, сжатым с боков и представляющим каждая перетирающие пищу участки (т р и т о р ы). Зубных пластинок всего четыре, по две в каждой челюсти; на каждой пластинке по одному тритору (рис. 620), состоящему из очень твердых, с точечной поверхностью, налегающих одна на другую пластин, направленных косо к функционирующей поверхности тритора. Девон Европы и Сев. Америки.

## Класс IV. Костистые рыбы. Teleostomi или Osteichthyes

Отличаются развитием: кости на месте хряща во внутреннем скелете; чешуй ганоидных или циклоидных вместо плакоидных в покровах; вторичного, костного черепа на месте первичного хрящевого; развитием нижних ребер вместо или вдобавок к верхним ребрам хрящевых рыб; аппарата костяных жаберных крышек, прикрепленного к гиоидной дуге. Кроме того у рассматриваемых рыб развивается, как вырост стенки пищевода, плавательный п у з ы р ь, интересный, может быть, не столько как гидростатический аппарат (так как иногда он отсутствует), сколько по своему происхождению, аналогичному происхождению жаберных мешков.

Костистые рыбы делятся на подклассы *Actinopterygii*, лучеперые, *Crossopterygii*, кистеперые, *Dipnoi*, двоякодышащие; когда класс впервые является в палеозое, эти подклассы уже обособились, хотя стоят ближе между собою, чем в настоящее время. *Actinopterygii* редки сначала, но им предстоит сделаться к настоящему времени господствующим типом. *Crossopterygii* почти вымерли к настоящему времени, интересны тем, что лежат всего ближе к линии происхождения наземных четвероногих. *Dipnoi* представляют боковую ветвь кистеперых, изобилуют сначала, но в настоящее время представлены только тремя родами.

### Подкласс I. Лучеперые. Actinopterygii

Большая часть плавника состоит из перепонки с кожными окостенениями, лучами.

## Отряд I. *Chondrostei*

Туловище и хвост обыкновенно покрыты ганоидными чешуями, редко голые или с костяными табличками. Череп — покрытый кожными костями или совершенно окостенелый; нёбно-квадратная дуга подвижно сочлененная с черепом (гиостилическая); жаберные щели прикрыты костяной крышечкой, состоящей из нескольких костей. Часто имеется брызгальце. Позвоночный столб хрящевой или в разной степени окостенения. Плавниковые лучи членистые, и передние края плавников, особенно непарных, обыкновенно покрыты рядом двускатных табличек — фулькр.

Парные плавники хорошо развиты, хвостовой — дифицеркный или гетероцеркный. Наиболее приметною, если и не вполне отличительною особенностью ганоидных рыб, является их кожный покров. Никакая другая группа рыб не обладает чешуями, которые состояли бы из толстого костяного внутреннего слоя и из наружного эмалевого слоя. Ни в какой другой группе рыб нет сочленения чешуй посредством выступа из впадины. Бывают, все-таки, ганоидные чешуи округленной формы, налегающие друг на друга совершенно подобно циклоидным и ктеноидным чешуям, причем толщина их не бывает заметно больше, чем у последних; но эти округленные чешуи (*Megalurus*, *Amia*) под покровом эмали имеют внутренний слой с костными клетками, хотя иногда весьма уменьшенной толщины.

### Подотряд I. *Palaeoniscoidea*

*Palaeoniscus* (рис. 621, 622; palaîos — древний, oniscus — мокрица). С тонким телом малых или средних размеров. Зубы приостренные, небольшие. Плавники небольшие, лучи членистые и ветвящиеся дистально. Че-

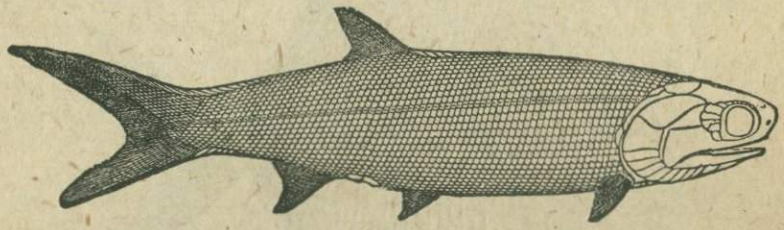


Рис. 621. Реставрация *Palaeoniscus macropomus*. Верхнепермские отложения. Германия. $^1/_2$.

шуи ромбические, с неправильными косыми бороздками. Пермские пресноводные отложения.

*Platysomus* (рис. 623; platys — широкий, soma — тело). Туловище, вытянутое в высоту, ромбическое или дискоидальное. Парные плавники малы. Спинной и анальный велики, расположены один против другого. Чешуи ромбические, вытянутые сверху вниз, каждая с внутренним вертикальным килем, образующим выдающуюся оконечность на верхнем краю Каменноугольные, пермские пресноводные отложения.

## Подотряд II. Осетровые. *Acipenseroidea*

Считаются за группу регрессивного характера, вышедшую из *Palaeoniscidae*. Тело остается веретенообразным с типичным гетероцеркным хвостом (рис. 624). Морда продолжается вперед рта и обонятельных капсул. Рот на нижней стороне в связи с жизнью на дне. Примитивную особенность представляет присутствие spiraculum. Особенностями дегенеративного характера могут быть утрата чешуйного покрова на туловище (сохраняется на хвосте), жаберных лучей гиоидной дуги, срединно-горловой пластинки, редукция костей жаберной крышечки, зубов, относительный недостаток окостенения во внутреннем скелете, в котором позвоночный столб остается хрящевым. В связи с жизнью на дне тело приплющено на брюшной стороне. Вместо чешуйного покрова, сохраняющегося лишь на хвосте, развивается пять продольных рядов костяных щитков, один спинной и четыре боковых. В пресных водах и внутренних морях Европы, Азии и Сев. Америки. В ископаемом состоянии с мезозоя. В личиночных стадиях имеют кони-

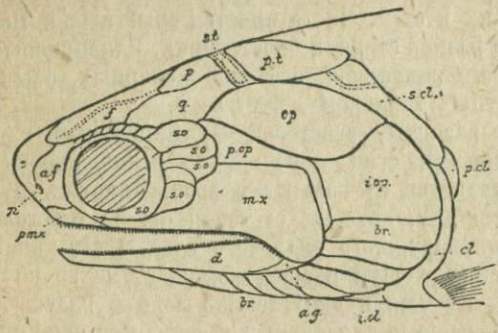



Рис. 622. Реставрация черепа *Palaeoniscus*.

*op, pop, iop* — жаберные крышки; *br* — жаберные лучи гиоидной дуги. Пунктиром показаны слизевые каналы.

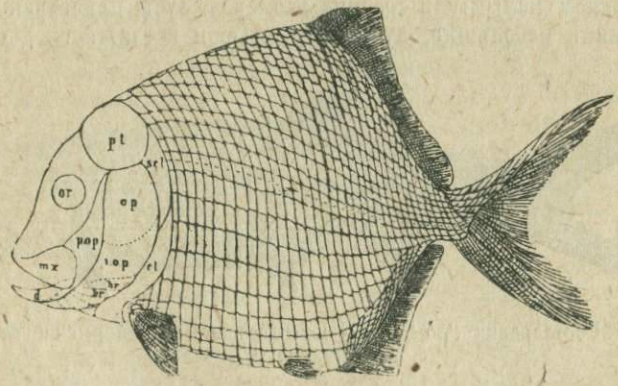



Рис. 623. Реставрация *Platysomus striatus*. Пермские отложения. Англия.

ческие зубы и всю серию кожных костных образований относительно более развитую, чем в зрелом возрасте.

Хотя типичные *Palaeoniscidae* в настоящее время не существуют, но примитивные формы, — повидимому от них производные, — *Polypterus* и угревидный *Calamoichthys*, живут в тропической Африке. Они могут считаться во многих отношениях самыми примитивными из ныне живущих

костистых рыб. От *Palaeoniscidae* они отличаются измененными плавниками, дифицеркным хвостовым и кистеперыми парными плавниками, но

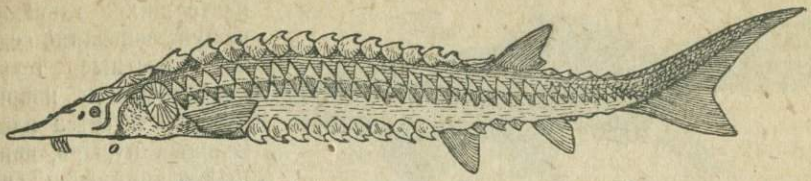


Рис. 624. *Acipenser*, осетр (ныне живущий).

*o* — рот.

не принадлежат к кистеперым рыбам, несколько отличаясь, во-первых, по строению скелета парных плавников, во-вторых, по характеру чешуй, — ганоидных, и особенно по присутствию пары легочных мешков, расположенных с брюшной стороны кишки. Эти формы живут в областях с постоянными сезонными засухами, при наступлении которых легкие являются необходимым органом дыхания, причем считается, что в таких же условиях жили первые костистые рыбы девонского периода.

Интересно отметить, что *Palaeoniscidae* иногда высказывают наклонность к особенному развитию пяти продольных рядов чешуй, одного спинного и остальных — парных боковых, намечая таким образом первые стадии в развитии пяти рядов костяных табличек осетровых.

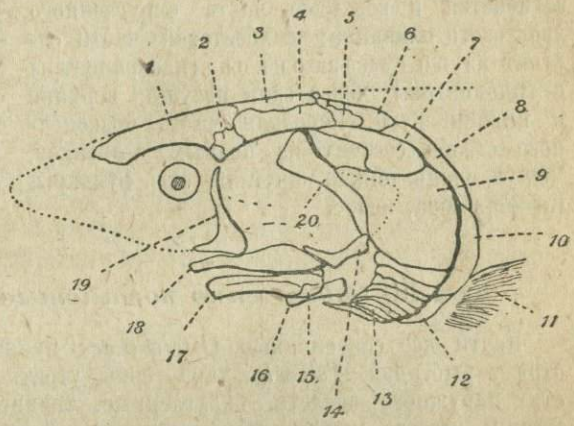



Рис. 625. Реставрация головы *Chondrosteus acipenseroides*.

*1—6* — кости черепа; *7—9* — кости жаберной крышки; *20* — hyomandibulare; *15, 17, 18,* — кости нижней челюсти; *13* — жаберные лучи.

Лейасовый род *Chondrosteus* (рис. 625; chondros — хрящ, os — кость) является переходным между *Palaeoniscidae* и современными *Acipenseridae* (осетровыми), представляя более короткий ростр, чем у последних, более развитой и менее вытягивающийся наружу челюстной аппарат, жаберные лучи гиоидной дуги, расположение костей верхней поверхности черепа, более близкое к *Palaeoniscidae*. Челюсти беззубые. Тело голое. Нижний лейас. Морские отложения.

## Отряд II. *Holostei*

Позвонки в разной степени окостенения, иногда с сохраняющеюся спинною струною. Имеется одна горловая пластинка, иногда фулькры. Хвостовой плавник внешне гомоцеркный, внутренне гетероцеркный (геми-

гетероцеркный). Чешуи очень тонкие, черепичато-налегающие, круглые или ромбические; несмотря на их тонкость, они все-таки представляют типичные особенности настоящих ганоидных чешуй: основание содержит костные тельца, поверхность покрыта эмалью. Имеется плавательный пузырь, непарный и занимающий спинное по отношению к кишке положение, более подходящее при его гидростатической функции. Только один род (*Amia*) существует в реках Центральной Америки и смежной части Северной Америки, он известен из третичных отложений. Ископаемые формы встречаются с верхнего лейаса.

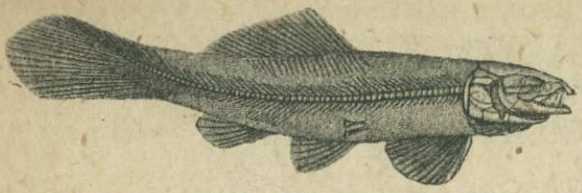


Рис. 626. *Megalurus elegantissimus*. Верхняя юра. Золенгофен. Германия. $^1/_2$.

*Megalurus* (рис. 626, 627; megale — большой, oura — хвост). Позвоночный столб загибается в верхнюю часть округленного хвостового плавника; в хвостовой части состоит из полупозвонков (плевроцентры и гипоцентры), через один несущих верхние и нижние дуги. Передняя часть позвоночного столба состоит из полных позвонков. Чешуя очень тонкая, круглая, есть фулькры. Верхняя юра, мел.

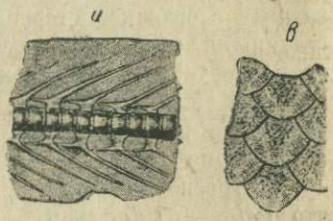



Рис. 627. *Megalurus polyspondylus*. Верхняя юра. Кельгейм. *а* — часть позвоночного столба из хвостовой области; *b* — чешуи.

## Отряд III. *Собственно костистые рыбы. Teleostei*

Почти все современные *Osteichthyes* принадлежат к этому высшему отряду рыб. Для *Teleostei* характерны утрата эмалевого покрова на костях наружного скелета, округленные, тонкие, черепичато налегающие чешуи, простые амфицельные костяные тела позвонков, гомоцеркный хвост, отсутствие горловых пластинок и брызгальца.

Чешуи костистых рыб бывают циклоидные и ктеноидные; иногда вместо них развиваются более или менее значительные костяные пластинки. Во внутреннем ухе именно этих рыб развиваются отолиты сложной формы (см. рис. 595), с особенной микроструктурой. Более примитивные из костистых рыб сохраняют первоначальное соединение плавательного пузыря с пищеводом (как у ганоидных), оно исчезает у других, составляющих большинство среди третичных и современных рыб.

Костистые рыбы развивались из *Holostei* (амиоидных) уже в триасе и вскоре превзошли своих предков по разнообразию форм. Они являются значительно распространенными уже в верхнеюрских и нижнемеловых отложениях (например, *Leptolepis*; leptos — маленький, lepis — чешуя, рис. 628), но достигают наибольшего распространения в третичных отложениях и в настоящее время. Живут частью в море, частью в пресной воде.

Костистые являются наиболее высоко стоящими рыбами по совершенству внутреннего скелета; последний представляет хорошую опору для

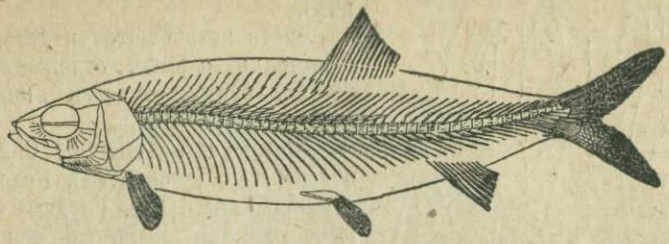


Рис. 628. Реставрация *Leptolepis dubius*. Верхняя юра, Бавария. Германия.

действия мускулов, а это, в связи с гибкостью чешуи, делает костистых лучшими пловцами, чем предшествовавшие им и уступившие им место ганоидные (*Chondrostei* и *Holostei*).

## Подкласс II. Кистеперые, Crossopterygii

*Crossopterygii*, или кистеперые, названы так на основании строения их парных плавников, имеющих выдающуюся из тела осевую лопасть значительной величины, покрытую чешуями. Имеются два спинных плавника. Скелет парных плавников, редко известный у ископаемых кистеперых, бисериального типа. Чешуи ромбические или круглые, космоидного типа. В черепе существует наклонность к слиянию напереди лежащих костей (praemaxilla, nasalia, ethmoidea и даже frontalia и praefrontalia) в сплош-

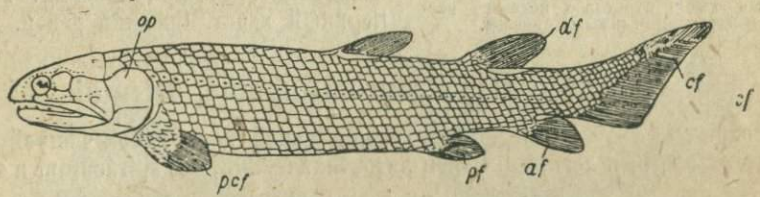



Рис. 629. Реставрация *Osteolepis macrolepidotus*.

*af* — анальный плавник; *cf* — хвостовой; *df* — второй спинной; *pcf* — грудной; *pf* — брюшной плавник; *op* — жаберная крышечка.

ной щит, покрывающий рыло (рис. 629, 630). Имеется отверстие не парного глаза между лобными костями.

Область щек покрыта несколькими костями жаберной крышки. Снизу головы, между ветвями нижней челюсти, развивается из чешуек по крайней мере пара костяных горловых пластинок; кроме того, бывают иногда маленькие боковые горловые пластинки или передняя. Зубы двоякого рода: наружные — мелкие и внутренние — крупные, хватающие; последние с сильно складчатой стенкой. Существуют окостенелые позвонки, или более или менее сохраняется спинная струна.

Хвостовой плавник дифицеркный или более или менее гетероцеркный. Но в последнем случае верхняя лопасть только немного меньше, чем нижняя (гетеро-дифицеркный плавник).

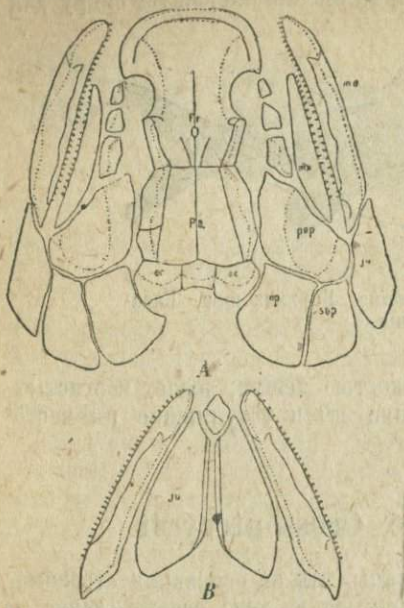


Рис. 630. Реставрация черепа *Osteolepis*, разложенного на составные кости. *A* — вид черепа сверху. *B* — ветви нижней челюсти с горловыми пластинками между ними.

*Fr* — лобные кости; *Pa* — теменные; *oc* — затылочные; *md* — нижняя челюсть; *mx* — верхняя; *op*, *pop*, *sop* — жаберные крышки; *ju* — скуловая кость; пунктиром показано распространение слизевых каналов.

Часто встречаются в девоне, реже в каменноугольных отложениях, и из нижней перми известен лишь *Megalichthys*.

*Holoptychius* (рис. 631, 632; holos — целый, ptyx — складка). Более специализированный род. Грудные плавники приостренные, брюшные менее остролопастные. Хвост гетероцеркный. Нет отверстия теменного глаза. Позвонки не окостеневают. Чешуи круглые и сильно налегающие: свободная поверхность их представляет украшения в виде бугорков или более или менее радиальных ребрышек. Зубы приобретают весьма сложную складчатость стенок, особенно около основания. Девон Европы и Сев. Америки.

*Osteolepis* (см. рис. 629, 630; os — кость, lepis — чешуя). Повидимому, наиболее примитивный род. Чешуи гладкие, ромбические. Есть средняя горловая пластинка. Кости черепа часто сливаются между собою, особенно напереди. Зубы круглого сечения, слабо складчатые. Голые позвонки. Гетероцеркный хвост. Средний девон.

## Подкласс III. Двоякодышащие. **Dipnoi**

Покрытые круглой, черепичато налегающей космоидной чешуей рыбы, дышат жабрами и легкими. Череп автостилический, без spiraculum и темен-

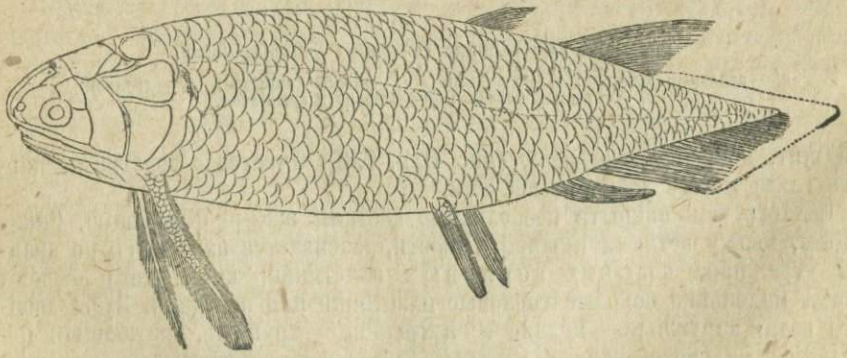


Рис. 631. Реставрация *Holoptychius nobilissimus*.

ного глаза, с неразвитыми кожными костями челюстей и, в связи с этим, отсутствием на ротовом краю зубов.

На крыловидно-нёбных костях существуют гребенчатые зубные пластинки, гребни которых иногда зубчаты, свидетельствуя о происхождении из слившихся конических зубов обычной для рыб формы. О том же сви-

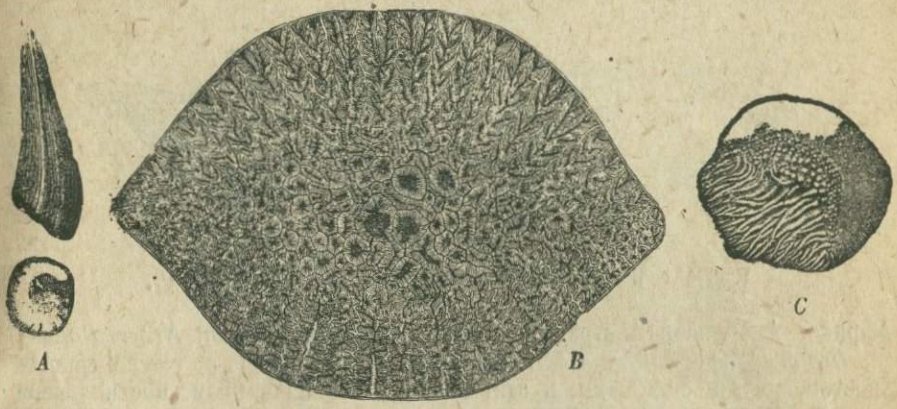



Рис. 632. *A* — хватающие зубы *Holoptychius (Dendrodus) biporcatus*; *B* — сильно увеличенный поперечный разрез зуба; *C* — чешуя.

детельствуют и данные эмбриологии относительно индивидуального развития ныне живущих родов. Имеется жаберная крышка. Окостеневают дуги позвонков и ребра, сохраняется спинная струна. Парные плавники бисериального типа, в осевой части покрытые чешуею, подобно тому как у *Crossopterygii*, из которых *Dipnoi* вероятно развились. У древнейших есть горловые пластинки и слизевые каналы на поверхности черепа. Хвостовой плавник гетероцеркный или дифицеркный, иногда сливающийся в одно целое с остальными непарными плавниками. В связи с




Рис. 633. *Dipterus valenciennesii*. Девон. Шотландия.

*A* — часть небной поверхности черепа с двумя зубами; *B* — нижняя челюсть.

жизнью в периодически высыхающих водных бассейнах развивается дыхание не только жабрами, но и легкими (плавательный пузырь). Затем обонятельные ямки сообщаются отверстиями на нёбе (внутренние носовые отверстия, хоаны) с полостью рта, так что дыхание легкими возможно при закрытом рте, подобно тому как у четвероногих позвоночных. У остал-

ных рыб хоан нет. У древнейших чешуя космоидного типа, а у позднейших становится тоньше и теряет покров эмали.

Группа, представляющая наибольшее разнообразие в палеозое, в настоящее время представленная лишь тремя родами в пресных водах в

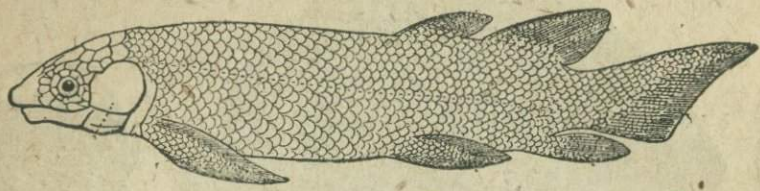


Рис. 634. Реставрация *Dipterus valenciennesii*. Девон. $^2/_3$.

Африке, Америке и Австралии (*Protopterus*, *Lepidosiren*, *Neoceratodus*).

*Dipterus* (рис. 633—635; dipteros — двукрылый) с гетероцеркным хвостом, двумя спинными и одним анальным плавником. Кости черепа многочисленны, развита серия крупных срединных костей, а теменные и лобные малы. Девон.

*Neoceratodus* (рис. 636—638; ceros — рог, odous — зуб) покрыт тонкой эластичной циклоидной чешуей без костной основы. Непарные плавники слиты в одно целое с дифицеркным хвостовым. Приплющенная верхняя поверхность черепа образована двумя большими срединными костями, расположенными одна за другой по длине черепа, и двумя парами боковых костей (см. рис. 637, *B*). На нижней поверхности черепа (см. рис. 637, *C*) находится длинный парасфеноид (*PSph*) с ромбическим передним расширением, ограниченный с боков нёбно-крыловидными костями (*Pt*). Последние соприкасаются впереди и каждая несет большую треугольную зубную пластинку (*d*) с радиальными ребрами.

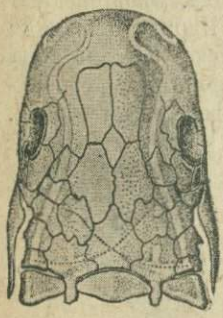


Рис. 635. Череп *Dipterus*. Вид сверху.

Передняя часть мозговой коробки, заключающая обонятельные капсулы, не окостеневает.

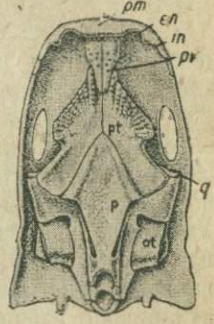



Рис. 636. Череп *Dipterus*. Нёбная поверхность.

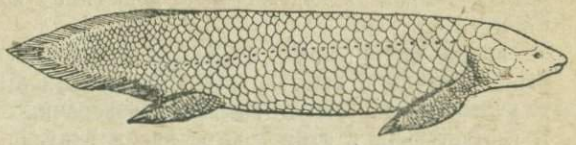
*en* — наружные носовые отверстия; *in* — внутренние носовые отверстия; *ot* — слуховые капсулы; *p* — парасфеноид; *pm* — межчелюстные кости; *pt* — крыловидные кости; *pv* — praevomer; *q* — квадратная кость.

На сошнике (*Vo*) находится пара острых долотовидных зубов (*d'*). На каждой ветви нижней челюсти тоже по одной зубной пластинке. Число гребней на зубных пластинках изменяется у различных видов от 4 до 6. Триас — ныне. В настоящее время живет в реках Австралии, питается растениями. Из триаса известен *Ceratodus* (рис. 638).

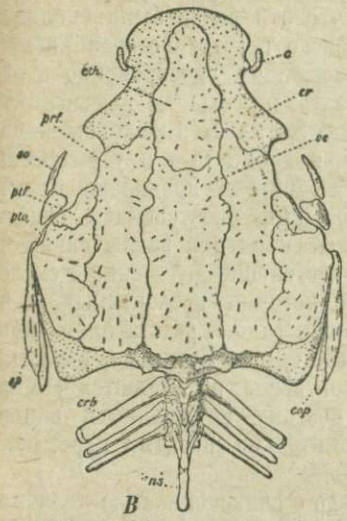
## Геологическое распространение рыб

Древнейшие рыбы известны в настоящее время в виде отдельных чешуй, табличек и других отрывочных и плохо определимых остатков из

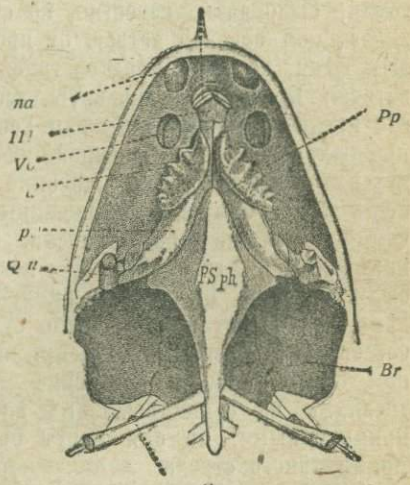
нижнего силура Сев. Америки. Из верхнего силура Прибалтики, Шотландии и Сев. Америки известны *Heterostraci* (*Pteraspidae*, *Cephalaspidae*) и *Chondrichthyes* (*Acanthodii*). В девоне рыбы являются весьма распространенными, именно *Heterostraci*, *Placodermi*, *Crossopterygii* (максимум распространения), *Dipnoi*, *Selachii*



*A*




*B*




*C*

Рис. 637. *A* — *Neoceratodus forsteri* (ныне живущий). Австралия. *B* — вид черепа сверху; *C* — снизу. В *B* — хрящевые части покрыты точками.

*d*, *d* — зубы; *Vo* — сошник; *Pt* — небно-крыловидные кости; *Psph* — парасфеноид; *na* — носовые отверстия; *Qu* — квадратный хрящ; *Br* — жаберная полость; *r* — самое переднее ребро.

и *Holocephali*. Каменноугольная фауна представляет максимум развития селахий: *Cladodus* (*Cladoselache*), *Psammodus*, *Helicoprion* и *Chondrostei*. В конце триаса *Chondrostei* в значительной степени вытесняются происшедшими от них *Holostei*, и позже юры выживают только немногие редкие или дегенерировавшие формы. Первый представитель *Holostei* появился в верхней перми, но лишь к концу триаса представители этого отряда стали многочисленны. Максимум распространения этих рыб в юре, когда они преобладали над другими. В мелу *Holostei* уже были вытеснены происшедшими от них в юре *Teleostei* и были на пути к современному малому распространению. Заслуживает внимания факт, что *Te-*



Рис. 638. Зуб *Ceratodus kauppi*. Триас. Вюртемберг. Германия.

*leostei* проявляют тенденцию покинуть пресные воды, — местообитание, в котором костистые рыбы получили происхождение, — и сделаться морской группой. Эта миграция в море имела место главным образом в триасе и сопровождалась подобным же движением со стороны живших в то время *Chondrostei*.

Какая группа рыб должна считаться примитивнейшею? Низшие из ныне живущих рыб, круглоротые и акуловые, имеют хрящевой скелет, в развитии зародыша высших позвоночных хрящ предшествует кости. В соответствии с этим долгое время считали, что родоначальная группа позвоночных имела хрящевой скелет, и что кость в скелете появилась сравнительно поздно. То, что панцырные рыбы являются рано в истории земли, было давно известно, но считали, что эти рыбы были специализированной боковой ветвью от предполагаемого главного ствола мягкотелых форм, который предполагался существовавшим одновременно с этой ветвью. Все-таки становилось все более затруднительным поддерживать это предположение. Кость или костное вещество имеется не только у панцырных рыб, но и у древнейших селахий, а кроме того и у различных других групп рыб более древние их представители проявляют наклонность быть лучше бронированными, с бо́льшим окостенением скелета, чем позднейшие представители. Приходится притти к заключению, что панцырь, вероятно костный, и некоторое окостенение внутреннего скелета были развиты на весьма ранней стадии истории позвоночных, и что хрящевой скелет низших ныне существующих типов представляет скорее состояние дегенерации, чем примитивное состояние. Вероятно, известные нам силурийские и девонские панцырные рыбы не являются самыми древними из существовавших вообще и поэтому не являются самыми примитивными, но они могут быть сравнительно поздним пережитком примитивного ствола.

Отсутствие челюстей может быть связано с сплющенностью тела панцырных рыб в спинно-брюшном направлении, как примитивной особенностью, так как при отсутствии челюстей примитивные формы почти неизбежно должны были питаться маленькими животными придонной фауны. В настоящее время можно принять также, что местом развития низших позвоночных было не море, как считалось ранее, а пресные воды, так как до середины девона ископаемые позвоночные никогда не встречаются с морской фауной беспозвоночных. Текучая пресная вода содействовала развитию подвижности.

### Характеристика групп рыб

Надкласс I: Рыбы, *Pisces*. Дышащие жабрами водные позвоночные с хрящевым или костным скелетом, в большинстве случаев с парными плавниками и всегда с непарными; имеют в коже чешуи.

I класс: *Agnatha*. Не имеют челюстей, парных конечностей, имеют одно непарное носовое отверстие.

I отряд: *Heterostraci*. Передняя часть тела покрыта панцырем из двух щитов. Верхний силур, нижний девон.

II отряд: *Osteostraci*. Панцырь без подразделения на отдельные щиты. Верхний силур, девон.

III отряд: *Palaeospondyloidea*. С окостенелым (?) позвоночником. Средний девон.

IV отряд: *Anaspida*. Лишь голова была покрыта щитками, мелкими, многочисленными. Верхний силур.

V отряд: *Cyclostomata*. С голой кожей. Ныне живущие.

II класс: *Placodermi*. Панцырные рыбы, с челюстями и парными плавниками.

I отряд: *Antiarcha*. Есть аналоги челюстей и парных плавников. Средний, верхний девон.

II отряд: *Arthrodira*. Челюсти и парные плавники. Дуги позвонков окостеневают. Девон.

III класс: *Chondrichthyes*. Рыбы с хрящевым или объизвестненным, но не окостенелым внутренним скелетом и с кожными зубами-чешуями. Челюсти первичного характера, из palato-quadratum и mandibulare.

I отряд: *Selachii*. Череп гиостилический. Несколько жаберных щелей. Нижний силур — ныне.

II отряд: *Holocephali*. Череп автостилический. Одна жаберная крышечка. Девон. Триас — ныне.

IV класс: *Osteichthyes*. С костями во внутреннем и в наружном скелете. Большею частью циклоидные и ктеноидные чешуи. Зубы не только на челюстях, но и на костях черепа.

I подкласс: *Actinopterygii*. Кожные окостенения, лучи в перепончатой основе плавников. Хвост гетероцеркный у древнейших представителей, гомоцеркный — у позднейших. У древнейших имеются фулькры. Чешуи у древнейших форм ганоидные, у позднейших — циклоидные. Никогда не бывает отверстия непарного глаза. Внутренний скелет в разной степени окостенения.

I отряд: *Chondrostei*. У древнейших представителей вполне развитый гетероцеркный хвост, фулькры на непарных плавниках, толстые ганоидные чешуи, отсутствие окостенения в центральной области позвоночного столба.

I подотряд: *Palaeoniscoidea*. Средний девон — триас.

II подотряд: *Acipenseroidea*. Дегенерировавшая группа. Юра — ныне.

II отряд: *Holostei*. Гомоцеркный хвостовый плавник. Неполное окостенение позвоночника. Ганоидные, но очень тонкие чешуи. Имеется плавательный пузырь. Юра — ныне.

III отряд: *Teleostei*. Вполне окостеневающий позвоночник. Гибкая, без эмали чешуя. Верхний триас — ныне.

II подкласс: *Crossopterygii*. Парные плавники имеют осевую лопасть, покрытую чешуей. Скелет плавников бисериального типа. Хвост гетероцеркный или дифицеркный. Девон — мел.

III подкласс: *Dipnoi*. Обитатели пресной воды, внутренний скелет главным образом хрящевой. Череп автостилический. Вместо зубов немногочисленные зубные пластины. Парные плавники с осевой лопастью, как у *Crossopterygii*. Дышат жабрами и легкими, в связи с чем имеют хоаны. Хорда отчасти сохраняется. Девон — ныне.

## Надкласс II. Четвероногие. *Tetrapoda*

# Класс I. Амфибии. Amphibia

Древнейшие амфибии, или земноводные, подобно ганоидным и многим костистым рыбам, имели сплошной костяной панцырь поверхности черепа. Таковы панцырноголовые, или стегоцефалы (рис. 639 и 639а), у которых головной панцырь оставляет свободными лишь глазные впадины и носовые отверстия. Здесь вошли в тесное соединение с покровными костями собственно черепа такие кости, которые у рыб, будучи более или менее подвижными, принадлежали боковой области головы, именно кости подглазничного кольца, дающие происхождение слезной (lacrymale), скуловой (jugale) и квадратно-скуловой (quadratojugale) костям. Palato-quadratum здесь непосредственно примыкает к черепу в двух пунктах: перед слуховой областью черепа и в предглазничной части; кроме того, передние концы palato-quadratum, соединенные напереди у селахий, здесь являются раздельными.

При прямом примыкании palato-quadratum к черепу, hyo-mandibulare теряет свое значение подвеска к черепу челюстного аппарата, представляемое им у рыб, и становится все более и более рудиментарным, получая иное назначение, а именно, в связи с развитием у четвероногих среднего уха, соответствующего брызгальцу рыб, hyo-mandibulare образует столбчатую косточку columella (или stapes высших классов), примыкающую одним концом к барабанной перепонке, а другим — к внутреннему уху, squamosum и quadratum (см. рис. 640 и 641). Редукция hyo-mandibulare происходит в связи с изменением способа дыхания. С утратою

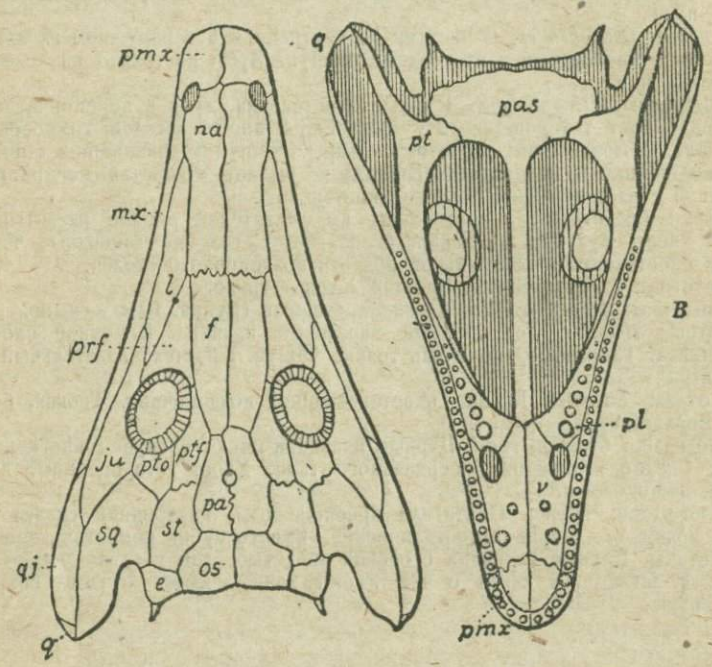



Рис. 639. Череп *Archegosaurus* сверху *(A)* и снизу *(B)*.

*e* — tabulare; *f* — frontale; *l* — lacrymale; *ju* — jugale; *mx* — maxillare; *na* — nasale; *os* — postparietale; *pa* — parietale; *pas* — parasphenoideum; *pl* — palatinum; *pmx* — praemaxillare; *pt* — pterygoideum; *ptf* — postfroptale; *pto* — postorbitale; *prf* — praefrontale; *q* — quadratum; *qj* — quadrato-jugale; *sq* — squamosum; *st* — supratemporale; *v* — vomer..

жабер утрачивается аппарат жаберных крышек, а с утратою последнего hyo-mandibulare, примыкающий к нему, лишается значительной части своей функции. У новейших амфибий, производных от стегоцефалов, происходят сильные изменения в черепе. В то время как у стегоцефалов кости черепа находятся в покровах и потому представляют на своей поверхности ямчатую и бороздчатую скульптуру, у новейших амфибий кости находятся под кожным покровом и потому гладки. Кроме того число костей сокращается, так что в костном панцыре головы появляются значительные отверстия. Эти отверстия исходят от уже существующей глазничной впадины, которая, простираясь назад в височную область, образует глазнично-височное отверстие (рис. 641). В затылочной области черепа

у амфибий развиваются окостенения лишь боковых затылочных костей; в связи с этим череп причленяется к позвоночному столбу посредством двух мыщелков — выступов боковых затылочных костей. Вместо верхней затылочной кости имеются парные кожные кости, задтеменные, postparietalia. [1] В слуховой области наиболее значительное окостенение представляет prooticum. Вместо хрящевой epioticum в задних углах кровли являются парные кожные кости tabularia. Между parietale и squamosum обычны (у древних форм) парные кожные кости supratemporalia (надвисочные).

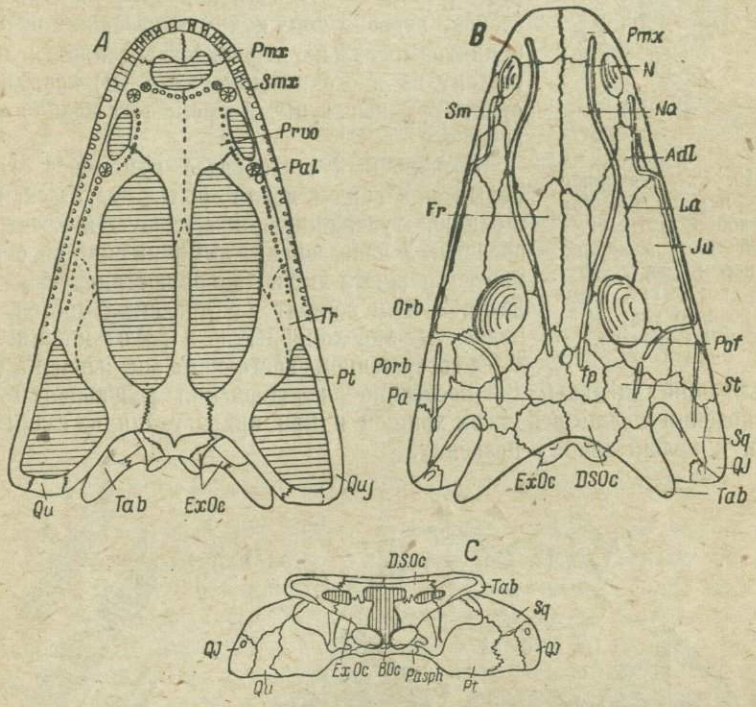



Рис. 639-*а*. Череп *Wetlugasaurus angustifrons*.

*A* — сверху, *B* — снизу, *C* — сзади. *Adl* — adlacrimale; *BOc* — basioccipitale; *DSOc* — dermo-supraoccipitale; *ExOc* — exoccipitale; *fp* — foramen parietale; *Fr* — frontale; *ju* — jugale; *La* — lacrimale; *N* — носовые отверстия; *Na* — nasale; *Orb* — глазничные отверстия; *Pa* — parietale; *Pal* — palatinum; *Pasph* — parasphenoideum; *Pmx* — praemaxillare; *Pof* — postfrontale; *Porb* — praeorbitale; *Prvo* — praevomer; *Pt* — pterygoideum; *Qu* — quadratum; *Qj* — quadrato-jugale; *Sm* — supramaxillare; *Sq* — squamosum; *St* — supratemporale; *Tab* — tabulare; *Tr* — transversum.

Перед prooticum в глазничной области находится окостенение orbitosphenoideum. В кровле черепа развиваются parietalia и frontalia, у бесхвостых амфибий сливающиеся в fronto-parietalia. Parietalia стегоцефалов имеют отверстие для непарного глаза. В основании черепа является сильно развитым парасфеноид, вместе с парным сошником (vomer) образующий кровлю ротовой полости в главной ее части. С боков в состав этой кровли входят крыловидные кости (pterygoidea); из переднего отдела palato-quadratum возникают нёбные кости (palatina). В связи с тем, что носовые

[1] Называются также dermo-supraoccipitalia, т. е. кожные верхнезатылочные.

полости служат здесь и для прохождения воздуха в органы дыхания, существуют внутренние носовые отверстия, хоаны. Зубы находятся не только на краях челюстей, но и на костях кровли ротовой полости: на vomera, palatina, transversa (поперечные, или ectopterygoidea рыб) и parasphenoideum. Зубы прирастают к несущим их костям иногда при посредстве неглубоких зубных впадин; у некоторых позднейших стегоцефалов зубы представляют сложную складчатость дентина стенок, подобно тому как у кистеперых рыб (лабиринтовые зубы, см. рис. 655). Нижняя челюсть состоит из многочисленных (до 10) костей, несущих крупные зубы, а кроме того мелкие «шагреневые».

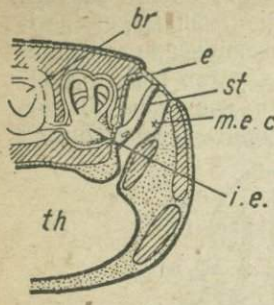



Рис. 640. Схематическое сечение черепа амфибии в слуховой области. *br* — головной мозг; *e* — барабанная перепонка; *ie* — внутреннее ухо; *m. e. c.* — полость среднего уха; *st* — stapes; th — глотка.

*Позвоночный столб более или менее окостенелый* и в общем может быть подразделен на шейную, туловищную, крестцовую и хвостовую области. У палеозойских амфибий спинная струна иногда покрыта лишь тонкой костяной обложкой, или позвонки состоят из отдельных частей, т. е. являются эмболомерными и рахитомными. При *более совершенном окостенении они бывают амфи-*, про- или опистоцёльны; два последние видоизменения развиваются при возникновении межпозвоночных хрящей и при прирастании их сзади или спереди к амфицёльному позвонку.

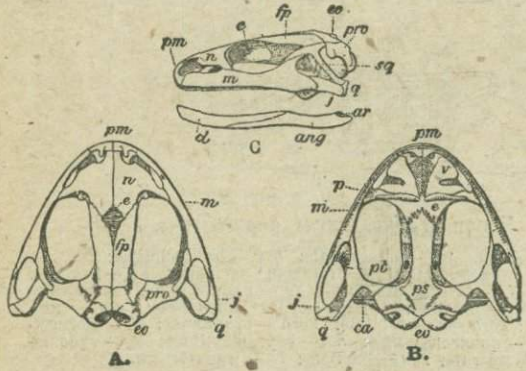



Рис. 641. Череп лягушки *Discoglossus pictus* (ныне живущей). *A* — сверху, *B* — снизу, *C* — сбоку. — *ang* — angulare; *ar* — articulare; *ca* — columella; *d* — dentale; *j* — jugale; *m* — maxillare; *ps* — parasphenoideum; *pt* — pterygoideum; *v* — vomer; *q* — quadratum; *e* — ethmoideum; *eo* — exoccipitale; *fp* — fronto-parietale; *n* — nasale; *p* — palatinum; *pro* — prooticum; *pm* — praemaxillare.

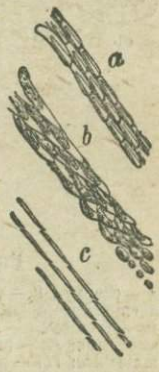



Рис. 642. Чешуи брюшной поверхности стегоцефалов. *a* — *Archegosaurus*; *b* — *Sclerocephalus*; *c* *Petrobates* (последний из *Microsauria*, см. ниже).

Туловищные позвонки, за исключением первого шейного, снабжены короткими прямыми ребрами, не соединенными с грудной костью. Один позвонок (редко два или три) поддерживает таз. У бесхвостых амфибий хвостовые позвонки срастаются в одну кость, копчиковую.

*Индивидуальное развитие амфибий происходит с метаморфозом*, в связи с чем у зародыша не развивается ни амниона, ни аллантоиса, причем, за немногими исключениями, дыхание первоначально происходит жабрами, иногда остающимися в течение всей жизни.

Ископаемые, вымершие формы известны с верхнего девона, и уже там можно предполагать существование всех трех отрядов панцырноголовых (*Stegocephali*) амфибий: *Labyrinthodontia, Lepospondyli* и *Phyllospondyli*. *Эмболомерная палеозойская ветвь* первых ведет к пресмыкающимся.

Из трех отрядов, на которые подразделяются современные амфибии, рассмотрим два главнейшие, представители которых встречаются в ископаемом состоянии: хвостатых амфибий (*Urodela* или *Caudata*) и бесхвостых (*Anura* или *Ecaudata*).

Третий отряд *Gymnophiona* (т. е. голые змеи, или *Apoda*, безногие), обязанный своим названием голому змееобразному телу, представлен *лишь в современной тропической фауне* немногими слепыми формами. Роющий, подземный образ жизни своеобразными упрощениями организации еще более затемняет их положение в системе. Сплошной покров черепа, костяные чешуйки в коже и двойной ряд зубов у некоторых родов дают основание видеть в них дегенерировавших потомков или непосредственно стегоцефалов, или же ветвь хвостатых.

*Anura* и *Urodela* имеют голую кожу; *Stegocephali*, напротив, защищенную, особенно на животе покровом чешуй (рис. 642), округленных, овальных, ромбоидальных — подобно чешуе ганоидных рыб — или палочковидных.

## Подкласс I. Панцырноголовые. Stegocephali

Получили свое название потому, что череп их сверху обычно представляет сплошной костяной покров, прерываемый лишь глазными и носовыми отверстиями. Нет имеющихся у высших позвоночных височных отверстий и скуловых дуг. Кости кровли черепа представляют на наружной поверхности ямчатую и бороздчатую скульптуру (см. рис. 656). От современных амфибий стегоцефалы отличаются бо́льшим числом костей в составе черепа; подобно тому как у рыб, имеются заднелобные и заднеглазничные кости; всегда существует, подобно тому как у некоторых кистеперых рыб, отверстие для теменного глаза. Развиты слизевые каналы на голове; плечевой пояс отличается сильным развитием, состоит из ключиц, передних и задних (cleithra) лопаток и межключичной кости (interclavicula; см. рис. 653). Строение позвоночного столба у стегоцефалов представляет большое разнообразие, позвонки бывают: 1) *темноспондилового типа* (т. е. расчлененные на части): а) *эмболомерные* или *дисплоспондиловые* (из двух дисков), b) *рахитомные* (из сегментов) и с) *стереоспондиловые* сплошные, слабо амфицёльные, с небольшим отверстием в центре для хорды (у триасовых форм); 2) у *Microsauria* позвонки *лепоспондиловые* (тип оболочки, гильзы), имеют форму цилиндров, окружающих хорду, со сжатием посредине (см. рис. 645, *A* и *B*); 3) у *Branchiosauria* позвонки *филлоспондиловые* (тип листочков кости), бочкообразные, покрыты тонкой костной обложкой из четырех частей; две верхние представляют нервные дуги, разросшиеся вниз, две нижние могут считаться соответствующими гипоцентру (см. рис. 645, *C*);

плевроцентры считаются не развившимися. Запястье и предплюсна остаются в хрящевом состоянии у многих стегоцефалов (см. рис. 647).

Принимая происхождение четвероногих от рыб, необходимо остановиться на кистеперых, *Crossopterygii*, как на предках четвероногих. Кистеперые во всех отношениях соответствуют тем требованиям, которые можно предъявить к предкам четвероногих. Элементы черепа этих рыб почти точно те же, как у древнейших амфибий, и с такими же соотношениями. Даже детали зубной системы, как лабиринтовое строение зубов на нёбных костях, одинаковы в обеих группах. Строение парных плавников кистеперых таково, что из них может быть выведена конечность четвероногого животного (рис. 643). У некоторых кистеперых имеется одна проксимальная кость (соответствующая humerus или femur четвероногих), две кости, следующие за нею (как в предплечьи или в голени наземных позвоночных), а затем неправильное скопление мелких костей, которое хотя бы в грубых чертах сравнимо со скелетом стопы или кисти примитивных четвероногих. По вопросу о причинах происхождения четвероногих заслуживают внимания следующие соображения. Древнейшие амфибии значительную часть времени проводили в мелководных бассейнах пресных вод. Тут жили вместе с ними их ближайшие родственники, кистеперые. Девонский период, во время которого вообще происходили часто первые миграции представителей водной фауны на сушу, был повидимому периодом с сезонными засухами. Если вода в мелких водоемах и даже просто лужах пересыхала, рыбы подвергались гибели, но амфибии, способные доползти до ближайшего уцелевшего водоема, спасались от гибели, имея преимущество перед рыбами.

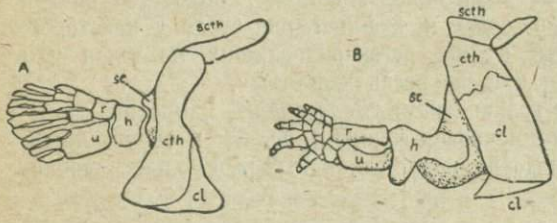



Рис. 643. Передняя конечность и плечевой пояс девонской кистеперой рыбы *(A)* и стегоцефала *(B)*:
*cl*—ключица; *cth* — cleithrum; *h*—humerus; *r*—radius; *Sc*—scapula; *Scth* — supracleithrum; *U* — ulna.

## Отряд I. *Phyllospondyli*

Сем. Ichthyostegidae. Девонские древнейшие четвероногие, открыты лишь в 1931 г. в верхнем девоне Гренландии [ранее был известен лишь след, отпечаток ноги четвероногого (*Thinopus*) из девона Сев. Америки]. Пока известны лишь черепа, по своему строению приближающиеся к черепу кистеперых более, чем черепа каких бы то ни было других четвероногих. Таков, например, род *Ichthyostega* (рис. 644). Наружные носовые отверстия расположены на вентральной поверхности черепа, как у некоторых рыб (акул и двоякодышащих), а не на дорзальной поверхности, как у позднейших четвероногих. Другим важным отличием от остальных позднейших стегоцефалов является присутствие в черепе *Ichthyostegidae*, подобно тому как у некоторых рыб, непарных костей, ростральной — на переднем конце черепа, затылочной — на заднем его краю. Череп сравнительно узкий и высокий, что является особенностью, сбли-

жающей его с черепом рыб, тогда как у позднейших стегоцефалов он бывает обыкновенно низким и широким.

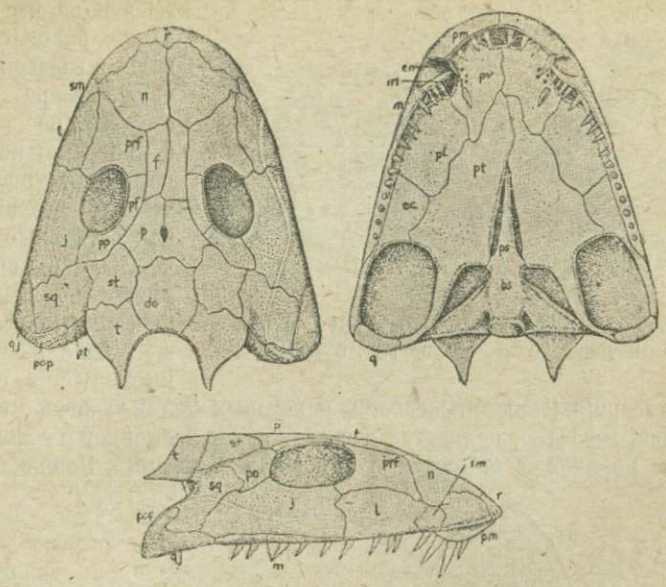


Рис. 644. Череп представителя *Ichthyostegidae (Ichthyostega)*.

*sq* — squamosum; *st* — supratemporale; *t* — tabulare. *bs* — basisphenoideum; *do* — dermo occipitale; *ec* — ectopterygoideum; *en* — наружные носовые отверстия; *f* — frontale; *in* — внутренние носовые отверстия; *j* — jugale; *l* — lacrymale; *m* — maxillare; *n* — nasale; *p* — parietale; *pt* — postfrontale; *pl* — palatinum; *pm* — praemaxillare; *po* — postorbitale; *pop* — praeoperculare, *prf* — praefrontale, *pt* — pterygoideum; *pv* — praevomer; *q* — quadratum; *qj*—quadrato-jugale; *r* — rostrale; *sm* — supramaxillare.

Сем. Branchiosauria. Маленькие саламандрообразные формы с плоской, широкой, закругленной напереди головой, слабым окостенением позвоночника, чешуйчатой кожей. Вероятные предки *Urodela* и *Anura* (возможно и *Gymnophiona*).

*Branchiosaurus* (*Protriton*) (рис. 645—650; branchia — жабры, saurus — ящер). Маленькое животное около 10 *см* длиною. Голова короткая и широкая со сравнительно большими глазничными впадинами. Имеется окостенение склеротики в виде кольца костяных пластинок и кроме того окружающее его дополнительное окостенение в виде мозаикообразного скопления более мелких табличек. Зубы полые, конические (см. рис. 649). В позвонках окостеневали только верхние дуги, охватывавшие хорду на сравнительно большое расстояние вниз (см. рис. 645). В туловище и передней части хвоста имеются короткие прямые ребра. Затем идут задние хвостовые позвонки без ребер и, должно

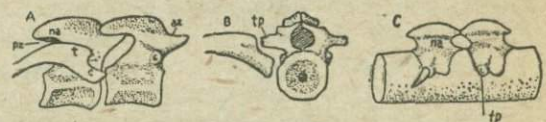


Рис. 645. *A* и *B* боковой и передний вид позвонков *Lysorophus* лепоспондилового типа. *C* — позвоночник *Branchiosaurus* с сохраняющейся хордой, с окостенением лишь верхних дуг.

*az* — передний зигапофиз; *c* — головка ребра; *na* — нервная дуга; *pz* — задний зигапофиз; *t* — буторок ребра; *tp* — поперечный отросток.

быть, еще значительное число совершенно не окостеневающих позвонков, так как существуют отпечатки *Branchiosaurus* с мягкими частями, показывающие, что хвост по длине равнялся туловищу с головой. Крестцовые ребра не срастаются, но сочленены с поперечными отростками крестцового позвонка, подобно тому как остальные позвонки. Задние конечности имеют по 5 пальцев, передние по 4. Плечевой пояс состоит из interclavicula, clavicula, cleithrum и scapula. Слабое окостенение некоторых костей конечностей и плечевого пояса, вероятно, находится в связи с малой величиной и водным образом жизни. Коракоиды остаются в хрящевом состоянии. Не окостеневают

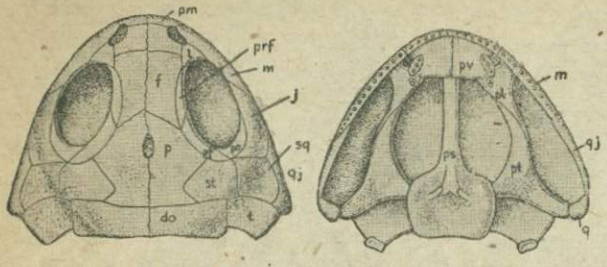



Рис. 646. Череп *Branchiosaurus*, вид сверху и снизу (обозначения те же, что на рис. 644).

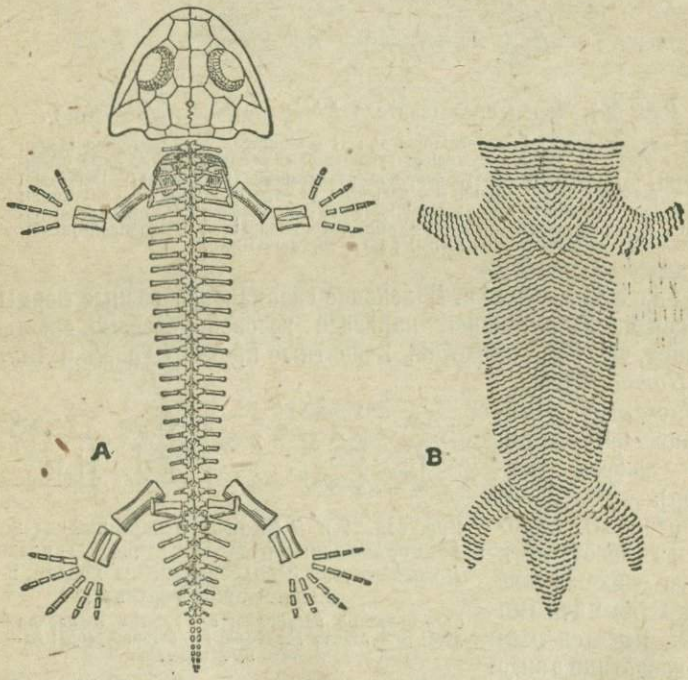



Рис. 647. *Branchiosaurus amblystomus*. Реставрация скелета *(A)* и брюшного покрова чешуй *(B)*. Нижнепермские отложения. Саксония. Германия. Нат. вел.

кости запястья и предплюсны и концы длинных костей конечностей. В тазе (см. рис. 650) не окостеневает pubis. Брюшная сторона тела покрыта чешуями, черепичато налегающими, ромбоидально округленной

формы, расположенными в поперечные ряды. Молодые экземпляры имеют жаберные дуги. Имея широкий сплюснутый сверху вниз череп и широкие отверстия между ветвями крыловидной кости на нёбе, *Branchiosaurus* не может считаться примитивной формой. Пермские отложения.




Рис. 648. Плечевой пояс *Branchiosaurus*. $^3/_1$.

*c* — scapula; *cl* — clavicula; *e* — interclavicula; *sc* — cleithrum.

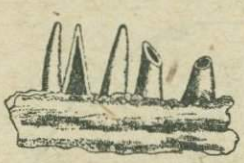


Рис. 649. Обломок челюсти *Branchiosaurus* с зубами.




Рис. 650. Тазовой пояс *Branchiosaurus*.

*i* — ilium; *is* — ischium.

## Отряд II. *Lepospondyli (Microsauria)*

*Microsauria* стоят на высшей ступени развития, нежели *Branchiosauria*. Имеют амфицёльные позвонки, хотя и с сохраняющеюся и представляющей еще большой поперечник хордой (рис. 645 *A*, *B*), ребра иногда двуголовчатые, притом длиннее и тоньше, чем обыкновенно у стегоцефалов. Лобковые кости всегда окостеневают (рис. 651). Кости запястья и предплюсны тоже нередко окостеневают. Зубы простые с большой пульпой. Каменноугольные — пермские отложения.




Рис. 651. Тазовый пояс *Discosaurus*.

*i* — ilium; *is* — ischium; *p* — pubis.

## Отряд III. *Temnospondyli (Labyrinthodontia)*

### Подотряд I. Embolomeri

Это древнейшая и наиболее примитивная группа *Labyrinthodontia*. Довольно крупные животные, изобиловавшие в каменноугольных болотах. Отличительная особенность — эмболомерные позвонки. Череп был довольно высокий и узкий. Один затылочный мыщелок. Имелась хорошо окостеневшая верхняя затылочная кость. Конечности были маленькие или умеренно развитые. В то время как у подавляющего большинства четвероногих плечевой пояс расположен отдельно от головы, у некоторых из древнейших *Embolomeri* плечевой пояс был еще в соприкосновении с черепом; тазовой пояс, свободный у рыб и прикрепленный к специальным тазовым ребрам у высших четвероногих, у названных *Embolomeri* хотя и был в контакте с позвоночником, но тазовое ребро было одно, не отличалось от соседних и соединялось с тазом не срастанием, а лишь связками. Затем при превращении hyo-mandibulare в stapes у высших четвероногих для передачи звуковых волн через stapes во внутреннее ухо образовалось окошко в костях черепа под основанием stapes, а у низших *Embolomeri* еще нет этого отверстия, но только углубление при основании stapes, так что слух был слабо развит. *Embolomeri* уже в конце каменноугольного периода были на ущербе и вымерли в нижней перми.

## Подотряд II. **Rhachitomi**

Это главная линия развития лабиринтодонтов. Крупные амфибии, характерные для пермского периода, хотя они появились в нижнекаменноугольное время, и один-два рода существовали еще в нижнем триасе. Конечности *Rhachitomi* были сильнее развиты, чем у *Embolomeri*, так что эти животные проводили много времени на суше, хотя и держались поблизости от воды. Череп несколько сжатый сверху вниз. Затылочный мыщелок проявляет тенденцию к раздвоению, так как basioccipitale, образующая его срединную часть, мала. Зубы с радиальной складчатостью. У некоторых форм (*Cacops* из нижней перми Сев. Америки) развивается панцырь из кожных костяных щитков вдоль средней линии спины; это первое появление такого панцыря у наземных четвероногих, вероятно служившего для защиты от хищных рептилий. Слуховая выемка в задней части черепа замкнута позади, так что образуется сплошное костяное кольцо вокруг барабанной перепонки.

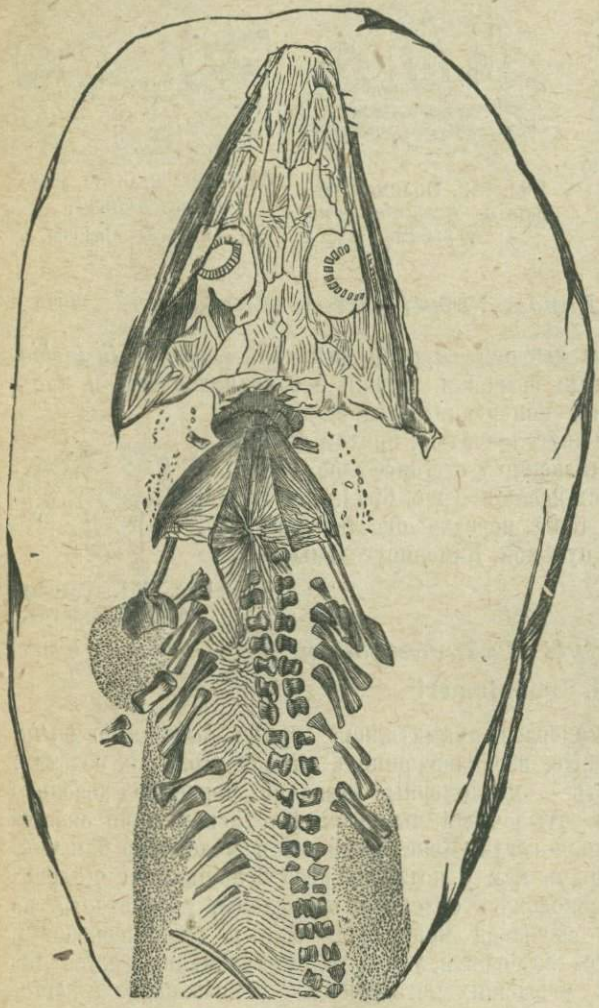


Рис. 652. *Archegosaurus decheni*. Нижнепермские отложения. Саарбрюккен. Германия. Нат. вел.

*Archegosaurus* (рис. 652 — 655, см. также рис. 562, 570 и 639; archegos — предок). Череп более длинный, нежели широкий, причем лицевая часть все более удлиняется с возрастом. Глаза окружены кольцевым окостенением склеротики. Наружные кости представляют ямчатую скульптуру, но слизевые каналы не выражены явственно. Кроме зубов, находящихся на краю челюстей, есть внутренние зубы, некоторые из них большие, на сошнике и нёбных костях. Стенка зубов представляет простые

радиальные складки. Спинная струна сохраняется, окружена гипоцентрами и плевроцентрами (см. рис. 562 и 652). Позвонки рахитомные, окостеневают неодинаково в различных частях тела, в хвостовой области плевроцентры представляют два отдельных окостенения, верхнее и нижнее.

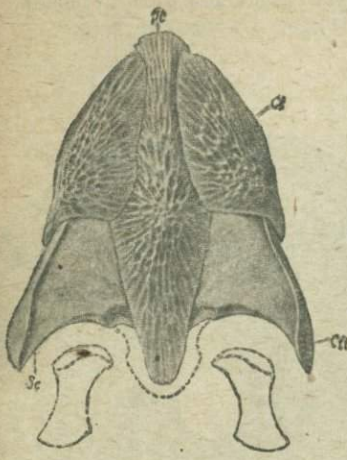



Рис. 653. Плечевой пояс *Archegosaurus*. Нижнепермские отложения. Саарбрюккен. Германия.

*Cl* — clavicula; *Cth* — cleithrum; *it* — interclavicula; *Sc* — scapula; humerus показан пунктиром; coracoideum не окостеневает.

Межключичная кость ромбойдальной формы (рис. 653), к ней примыкают напереди треугольной формы ключицы (подобно ей представляющие радиально-ямчатую скульптуру), а назади также треугольные лопатки, покрытые сбоку, на наружном краю, ложкообразными cleithra. Коракоиды не окостеневают. Передние ноги по размерам значительно меньше задних. Кости запястья и предплюсны окостеневают. Существует брюшной панцырь из налегающих, поперечно-вытянутых чешуй; кроме того маленькие, неправильные кожные окостенения рассеяны по туловищу и ногам (см. рис. 654). Молодые индивидуумы имеют жаберные дуги. Достигают полутора метров в длину. [1]

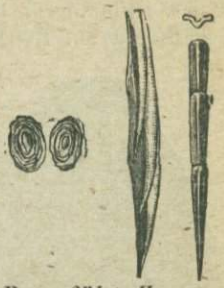


Рис. 654. Чешуи *Archegosaurus decheni*; удлиненные — брюшные, округленные — ножные.



Рис. 655. Зубы *Archegosaurus*; цельный и с изломом. Увел.

## Подотряд III. Stereospondyli

Группа, отличающаяся строением своих зубов, сложных радиально-складчатых, подобно тому, как у кистеперых рыб. Позвонки стереоспондиловые, массивные; развиты гипоцентры. Двойной затылочный мыщелок. Развитой парасфеноид, недоразвитые основные кости черепа; большие нёбные отверстия. Триас.

*Mastodonsaurus* (рис. 656; mastos — сосок, odon — зуб) является крупнейшим из известных стегоцефалов: длина черепа достигает 1,25 *м*. Череп сжат дорзо-вентрально, длина немного более ширины. Наружные кости покрыты ямчатой скульптурой. Имеются слизевые каналы, не на всем протяжении выраженные вполне отчетливо. Зубы отличаются весьма

[1] У нас в пермских пресноводных отложениях на Сев. Двине найдены остатки интересного представителя рахитомных — *Dvinosaurus*. Животное имело около 1 *м* длины, представляло смешение примитивных черт со специализированными и сохранило жаберный аппарат во взрослом состоянии. Возможно, что это форма вторичного приспособления к постоянно-водному режиму ввиду неблагоприятных для амфибий условий жизни в пермском сухом и холодном климате.

сложными извивами радиальных складок (лабиринтовое строение). Позвонки короткие, амфицёльные (тело их соответствует гипоцентрам), с отверстием в центре для прохода хорды; каждый, за исключением первого шейного, несет пару ребер и не срастающиеся с телом позвонка нервные дуги. Неизвестно, существовал ли покров из чешуй. Триас.

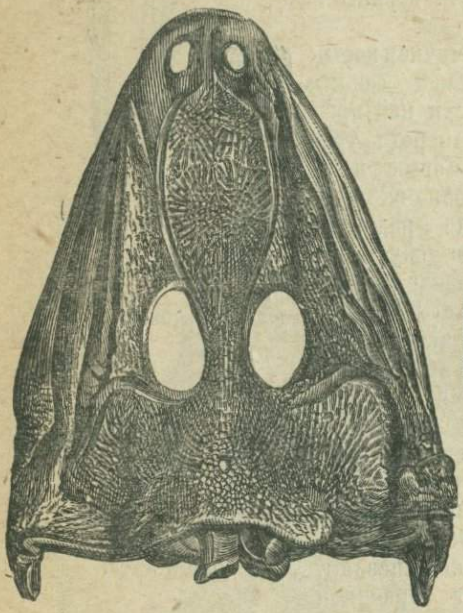


Рис. 656. Череп *Mastodonsaurus giganteus*. Триас. Гайльсдорф. Вюртемберг. Германия. 1/8.

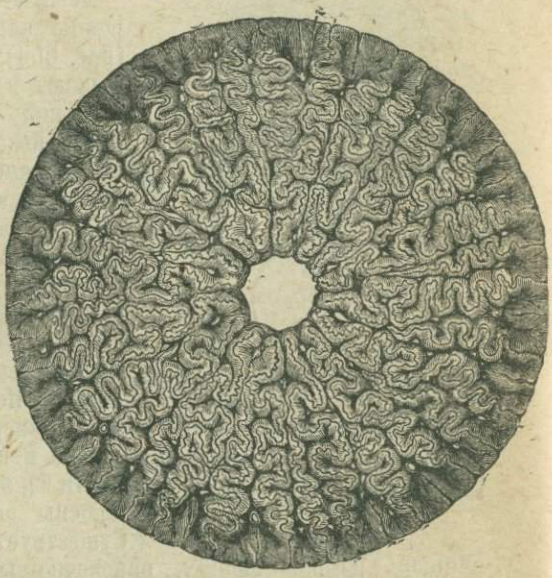


Рис. 657. Зуб *Mastodonsaurus giganteus*. Поперечное сечение.

## Подкласс II. Амфибии собственно. **Euamphibia**

### Отряд I. ***Хвостатые. Urodela*** или ***Caudata***

Хвост сохраняется в течение всей жизни; лобные и теменные кости разделены (рис. 658); конечности являются примитивными, по своему строению приближаясь к конечностям стегоцефалов. Метаморфоз не выражен резко.

Древнейший ископаемый представитель хвостатых известен лишь из отложений переходных от юрских к меловым (*Hylaeobatrachus*). Известен и верхнемеловой представитель *Caudata*. В третичных отложениях встречаются уже и принадлежащие к ныне существующим родам хвостатые, например, *Megalobatrachus* из миоцена Бадена, описанный первоначально, в качестве ископаемого человека, погибшего во время потопа (*Homo diluvii testis*; рис. 659). Современные представители рода *Megalobatrachus*, живущие в Японии и Китае, являются крупнейшими из ныне живущих амфибий.

*Caudata* считаются деградировавшим потомками *Branchiosauria*, представляя с ними следующие общие особенности: короткие прямые ребра;

крупные поперечные отростки, отходящие от всех позвонков; одно и то же число предтазовых позвонков; сходство в строении плечевого пояса, отличающегося дегенеративным характером (окостеневает только scapula) у *Caudata*; сходство в тазовом поясе, в котором у *Caudata*, так же как у *Branchiosaurus*, не окостеневает pubis; одинаковое число пальцев — 4 на передних и 5 на задних конечностях.

### Отряд II. *Бесхвостые. Anura* или *Ecaudata*

Тело широкое и короткое, лишенное хвоста, две пары конечностей, неравных по длине. Задние конечности более длинные, подразделены на четыре отдела, каждый значительной длины (один отдел состоит из проксимального ряда предплюсны); служат для прыгания. Теменные кости срастаются с лобными; метаморфоз резко выраженный.

Древнейшие представители ископаемых *Anura* известны из верхнеюрских отложений США и Испании (*Eobatrachus*) и в третичных отложениях Средней и Южной Европы (*Palaeobatrachus*, рис. 660).

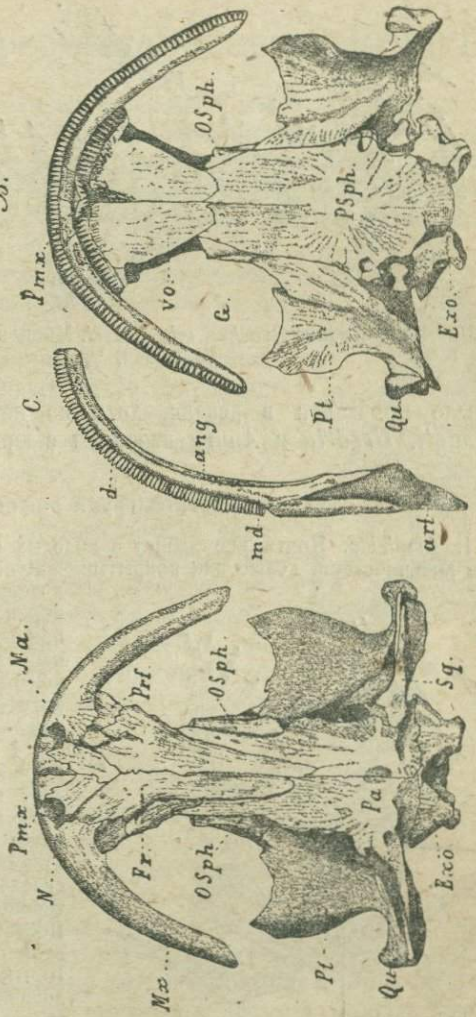



Рис. 658. Череп современной формы *Megalobatrachus japonicus*. *A* — сверху; *B* — снизу, *C* — часть нижней челюсти.

*ang* — angulare; *d* — зубы; *Exo* — exoccipitale; *Fr* — frontale; *Mx* — maxillare; *N* — носовое отверстие; *Na* — nasale; *Osph* — orbito-sphenoideum; *Pa* — parietale; *Pmx* — praemaxillare; *Prf* — praefrontale; *Pt* — pterygoideum; *Qu* — quadratum; *Sq* — squamosum.

## Геологическое распространение амфибий

Палеозой есть время расцвета амфибий. Наиболее примитивная по строению черепа и позвоночника группа стегоцефалов, *Phyllospondyli*, найдена в наиболее древних отложениях, в верхнем девоне, хотя только в последние годы. В девоне найдены представители сем. *Ichthyostegidae*, за пределами девона пока неизвестные. Самые поздние, пермские, *Phyl-*

*lospondyli* (*Branchiosauridae*), вероятно, дали происхождение собственно амфибиям, *Urodela*. С нижнекаменноугольных отложений встречаются *Labyrinthodonta* и *Lepospondyli*, причем первые достигают наиболее позднего распространения из стегоцефалов, вымирая в триасе, тогда как *Lepospondyli* вымирают в перми. Обособление трех отрядов стегоцефалов

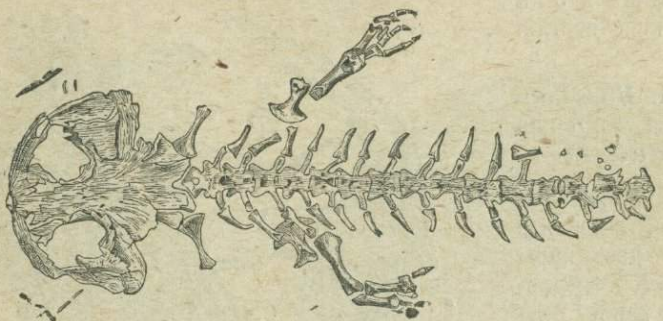


Рис. 659. *Megalobatrachus scheuchzeri*. Миоцен. Эннинген. Баден Германия. $^1/_8$.

должно было произойти в девоне, хотя из него пока известны лишь *Phyllospondyli*. *Urodela* и *Anura* известны с юры.

### Характеристика групп амфибий

Класс I: *Amphibia*. Почти все дышат в молодых стадиях жабрами, снабжены пятипалыми конечностями. Голые или покрытые чешуей, внутренний скелет обыкновенно окостеневает неполно, череп низкий и большею частью широкий, с парными затылочными мыщелками и большим парасфеноидом. В настоящее время пресноводные и наземные формы. Девон — ныне.

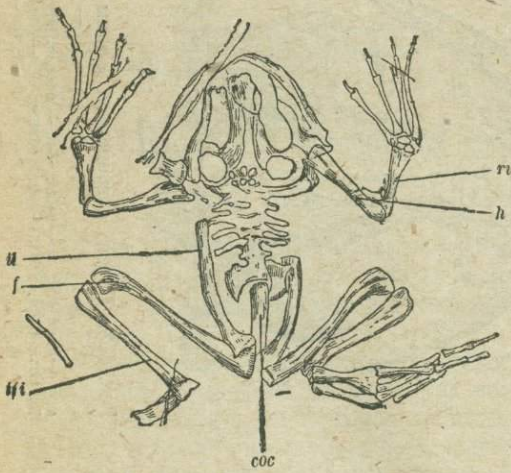



Рис. 660. *Palaeobatrachus grandipes*. Миоцен. Зибенбюрген. Австрия. $^2/_3$.

*coc* — копчиковая кость; *f* — femur; *h* — humerus; *il* — ilium; *ru* — предплечье; *tfi* — голень.

I подкласс: *Stegocephali*, панцырноголовые. Череп представляет наибольшее число костей, покров которых прерывается лишь носовыми и глазничными отверстиями. Зубы часто радиальноскладчатые. Плечевой пояс постоянно с тремя кожными костями. Позвонки большею частью не совсем окостенелые, хвост длинный. Почти только в пресноводных отложениях. Девон — триас включительно.

I отряд: *Phyllospondyli*. Окостеневают верхние дуги позвонков. Верхний девон — нижняя пермь.

II отряд: *Lepospondyli*. Амфицёльные позвонки с сохраняющейся хордой, занимающей еще большую часть поперечника позвонка. Каменноугольные — пермские отложения.

III отряд. *Temnospondyli*. В массе позвонка преобладает костное вещество, позвонки эмболомерные, рахитомные или стереоспондиловые. Карбон — триас.

II подкласс: *Euamphibia*. С уменьшенным числом костей в черепе.

I отряд: *Caudata*. Хвостатые, с голой кожей. Верхний мел — ныне.

II отряд: *Anura*. Бесхвостые, лягушки. С прыгательными ногами. Верхняя юра, третичные отложения, ныне.

III отряд: *Gymnophiona*. Роющие, подземного образа жизни, покрытые чешуями. Ныне живущие.

# Класс II. Пресмыкающиеся. Reptilia

Название подсказано обликом и походкой ныне живущих их представителей, коротконогих и волочащих при движении живот по земле, но есть вымершие группы с телом, поставленным высоко на ногах. Пресмыкающиеся откладывают яйца или живородящи, развиваются онтогенетически без метаморфоза, с амнионом и аллантоисом, имеют тело голое или покрытое роговыми чешуями, костяными щитками, дышат исключительно легкими, холоднокровны, имея не вполне разделенное сердце и кровообращение.

В черепе рептилий отличительно присутствие одной или двух пар височных отверстий, верхних и нижних (рис. 661); последние иногда отсутствуют вследствие уничтожения перемычки, ограничивающей их снизу.

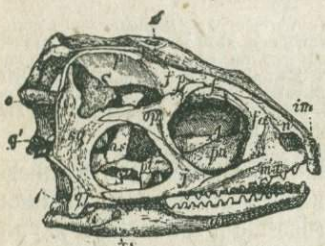


Рис. 661. Череп *Sphenodon punctatum*.

*A* — глазница; *S* — верхнее, *S'* — нижнее височное отверстие.

У низших и филогенетически более древних рептилий височные отверстия отсутствуют, и череп в этом отношении сходен с черепом стегоцефалов; кроме того для них характерно первичное нёбо, на котором внутренние носовые отверстия, или хоаны, представляют более или менее длинные щели, разделенные между собою сошником (рис. 662).

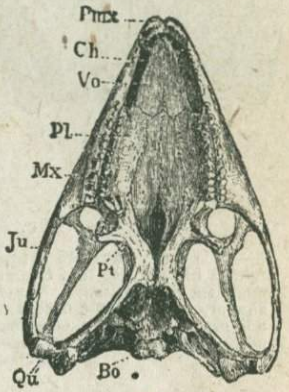



Рис. 662. Череп примитивного ныне живущего пресмыкающегося *Sphenodon* с первичным небом.

*Ch* — хоаны, лежащие наперед, разделенные сошником *Vo*; *Pl* — нёбные кости; *Pt* — крыловидные; *Qu* — квадратная кость.

У высших и филогенетически позднейших форм развивается вторичное нёбо (рис. 663); оно образуется соединением по средней линии лежащих в одной плоскости выростов верхнечелюстных и нёбных костей. При этом образуется полость между вторичным нёбом и параллельным с ним первичным; сошники также дают продольный вырост по средней линии, перпендикулярно к их плоскости, так что этот вырост разделяет пространство между первичным и вторичным нёбом на два рядом лежащие продольные канала. Внутренние носовые отверстия при этом являются отнесенными все далее назад и притом не находятся в кровле ротовой полости — вторичном нёбе, которое таким образом является совершенно твердым и более прочным по сравнению с первичным. Вторичное нёбо распространяется все далее спереди назад, так что первичное принимает

все меньше участия в ограничении сверху ротовой полости. Parasphenoideum недоразвит; есть только передний киль (ростр).

Соединение черепа с позвоночным столбом происходит посредством одного затылочного мыщелка, образованного основною затылочною костью,

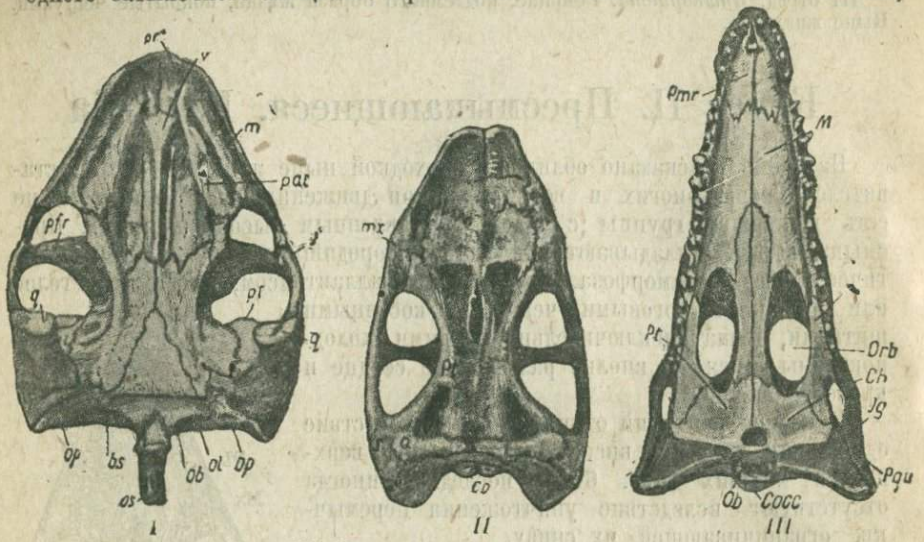



Рис. 663. Вторичное небо пресмыкающихся.

*I* — нёбо ныне живущей черепахи *Testudo*; *II* — представителя *Theromorpha* (*Udenodon*) из пермотриаса Южной Африки; *III* — ныне живущего крокодила. В *I* вторичное нёбо зачаточное: сошник т. видимый во всю длину, разделяет своим передним концом внутренние носовые отверстия, лишь немного прикрытые с одного края выростами верхнечелюстных костей (*m*); во *II* сошники скрыты под вторичным нёбом, образованным межчелюстными (*Pm*) и нёбными (*Pl*) костями; в *III* вторичное нёбо образовано межчелюстными (*Pm*), верхнечелюстными (*M*), нёбными (*Pl*) и крыловидными (*Pt*) костями; между последними находятся хоаны (*Ch*).

иногда при участии и боковых затылочных. В сочленении с нижнею челюстью находится лишь квадратная кость, иногда подвижная. Нижняя челюсть (рис. 664) покрыта двумя передними (dentale и spleniale) и двумя задними (angulare, articulare) кожными костями и несет еще наверху




Рис. 664. Нижняя челюсть мозозавра *Clidastes tortor* из верхнемеловых отложений Сев. Америки, с внутренней стороны. $^1/_8$.

*Ang* — angulare; *Art* — articulare; *Cor* — coronoideum; *Sur* — supraangulare; *Cor* и *Sur* — в месте соприкосновения образуют венечный отросток.

при венечном отростке одну, две или даже три дополнительные кости, coronoideum и supraangulare. Зубы у более примитивных форм, кроме края челюстей, находятся на vomera, transversa и pterygoidea, у высших — только на краю челюстей; зубы прирастают своим основанием

к челюстям, бывая *плевродонтного* типа (рис. 665, *I*; прирастание боком, с внутреннего края челюсти) или *акродонтного* типа (см. рис. 665, *II*; зубы сидят на верхнем краю челюсти); наконец, зубы *сидят в альвеолах* (см. рис. 665, *III*) — *текодонтные* зубы.

Позвоночный столб является укрепленным вследствие вытеснения хорды; позвонки углубленные с одного или с обоих концов.

В противоположность тому, что у амфибий, ребра рептилий (так же как и высших амниот) длинны и изогнуты, огибая брюшную полость и соединяясь отчасти на брюшной стороне, причем в результате этого соединения образуется *грудная кость*. Вследствие укорочения и неразвития ребер в областях, лежащих впереди и позади этой области *грудных* ребер, обособляются *шейные* и *поясничные* (последние между грудными и крестцовыми) ребра. Ребра одно- или двуголовчаты. В задней части хвоста имеются парные нижние дуги, которые расположены межпозвоночно, иногда имея опору в особых пластинках (так называемые *интерцентры*, см. у ихтиозавров, рис. 716, *D*).

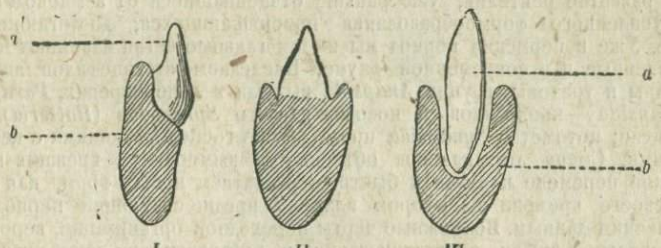



Рис. 665. Зубы: *I* — плевродонтного типа, *II* — акродонтного, *III* — текодонтного.
*a* — зуб; *b* — челюсть.

Таз первично прикреплен к двум крестцовым позвонкам, но часто еще к нескольким добавочным. Имеется отверстие (foramen obturatorium) в os pubis.

У некоторых, обыкновенно более древних, групп существуют так называемые *брюшные* ребра (см. рис. 685, 691, 715, 717), состоящие из палочковидных частей, возникшие из брюшного покрова чешуй стегоцефалов; у позднейших групп они исчезают.

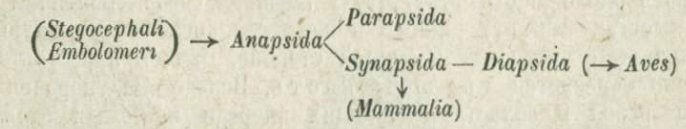
В ископаемом состоянии редкие представители встречаются уже с каменноугольных отложений.

*Систематика рептилий находится в состоянии значительной неустойчивости.* Существует довольно большое, но меняющееся число отрядов и подотрядов, и объединение их в более значительные группы не удается в такой степени, чтобы это было достаточно прочно и пользовалось широким признанием. Одну из более удачных группировок представляет подразделение по числу и расположению височных отверстий черепа на группы: *Anapsida*[1] (отряды *Cotylosauria* и *Chelonia*) без височных отверстий, подобно тому как у амфибий стегоцефалов. *Parapsida* — с височным отверстием наверху черепа (например, *Squamata*, *Ichthyosauria*), *Synapsida* — с отверстием внизу (например, *Theromorpha*, *Plesiosauria*) и выводимые из них

[1] Названия составляются из слова apsis, что обозначает дугу, перемычку, свод (ср. абсиды в архитектуре). Поэтому *Anapsida* значит — без дуги, *Synapsida* — имеющие составную дугу, *Diapsida* — две дуги, *Parapsida* — особую дугу, параллельное образование. Подробнее объясняется в тексте в соответственных местах.

*Diapsida* с двумя височными отверстиями (*Crocodilia*, *Dinosauria* и др). Определяющим является положение отверстия относительно костей: squamosum и postorbitale Так, у *Parapsida* височное отверстие располагается над комплексом костей squamosum + *postorbitale*, а у *Synapsida* — *под ним* (*или перед ним*). *У Diapsida* два отверстия разделены перемычкой, состоящей из упомянутых костей, jugale и quadrato-jugale (иногда) и отросток squamosum образуют нижнюю дугу.

Возможные генетические отношения этих групп можно представить схемой:




Если фация красного песчаника девона говорит о широком развитии материков, *в связи с чем появляется первая наземная фауна амфибий, достигающая расцвета* в каменноугольный период, богатый заболоченными водоемами жаркого климата, то нижняя пермь представляет новую перемену лика земли и климата, приводящую к засушливому и холодному климату пермского периода. Фауна амфибий, связанная биологически с водоемами, клонится к упадку, а получают распространение и развитие рептилии, уже раньше отчленившиеся от земноводных. Пермь — время усиленного формообразования пресмыкающихся, достигающих расцвета в триасе. Уже в пермский период мы имеем главные ветви наземных четвероногих, представленные и в современной фауне. Наследием стегоцефалов являются наши саламандры и тритоны, группа *Anapsida* выжила в лице черепах, *Parapsida* — ящериц, *Diapsida* — крокодилов и новозеландского *Sphenodon* (*Hatteria*), а также с *мела — птиц; потомство Synapsida представлено господствующими с кенозоя млекопитающими*. Смена этих классов объясняется вымиранием прежних владык земли при резкой перемене климата и быстрым развитием новых форм, как бы дожидавшихся своего времени на втором плане в предшествующий период — по своим этологическим данным. Возможные черты переходной организации, вероятно, скрыты в эмбриональной жизни, а остатки взрослых организмов не дают указаний на прямое происхождение высших систематических единиц; все являются с чертами специализации и определенных приспособлений. Такое противоречие между требованиями теории медленной и постепенной эволюции и фактами многочисленных богатых находок и успехов изучения и методов исследования ископаемых форм может получить разрешение только в теории скачковых изменений.

## Группа **Anapsida**

Височные дуги отсутствуют. В сплошном покрове черепа нет височных отверстий. Зияние лишь в затылочной области, откуда могут возникать, развиваясь кпереди, вырезки (слуховое отверстие), впадины для мощной жевательной мускулатуры, иногда закрывающиеся вторично сплошным покровом, отверстым назади. Сюда относятся: родоначальная группа древнейших форм — отряд *Cotylosauria* и повидимому давно вышедшие из *нее и дожившие и доныне многочисленные и разнообразные представители* отряда черепах (*Chelonia* или *Testudinata*).

### Отряд I. *Cotylosauria*[1]

Наиболее низко стоящие рептилии, с двояковогнутыми позвонками, с черепом стегоцефалоподобным, представляющим или сплошной щит, или одно широкое височное отверстие. Есть отверстие теменного глаза. Кроме зубов на краях челюстей, есть зубы на нёбе.

[1] Название обозначает ящеров с отверстием, впадиной (cotyle), так как первые черепа были найдены без костей основания черепа, легко выпадающих за отсутствием связи швом с мозговой коробкой.

Большое разнообразие форм, от мелких ящерицеобразных до грузных зверо подобных. Можно отметить связь с низшими стегоцефалами (эмболомерными и ра хитомными) и эволюцию в направлении к черепахам и тероморфам (группа *Synapsida*, дающая начало млекопитающим).

Примитивнейшими и замечательными по мозаике признаков амфибий и рептилий в каждом органе являются *Seymouriidae — Seymouria* из перми Техаса и *Kotlassia* (выделенная в подрод) с Сев. Двины, изученные исключительно полно и совершенно, особенно первая за последние 10—15 лет. Недостает только последних позвонков хвоста и нескольких фаланг конечностей.

Это были небольшие ($^1/_2$—1 *м*) насекомоядные животные с коротким хвостом, неуклюжие, скорее похожие на амфибий, приспособленные к роющему образу жизни.

Череп низкий, совершенно стегоцефаловый с поверхности, с многочисленными скульптурными костями черепа и нижней челюсти, с височными вырезками для наружного слухового отверстия. Нёбо первичное, как у эмболомерных, но сближенные хоаны и ничтожный киль (ростр) парасфеноида — черты рептилий. В затылке не окостеневает supraoccipitale, затылочный мыщелок — трехчленный. Зубы в один ряд по краям челюстей, лабиринтового строения, но кроме того, на нёбных костях по 2 с каждой стороны (черта стегоцефалов), а в нижней челюсти даже на 3-й венечной (coronoideum), что встречалось только у кистеперых рыб (*Osteolepis*). Кроме этих т е к о д о н т н ы х зубов, нёбо и челюсти усыпаны мельчайшими «шагреневыми» зубчиками.

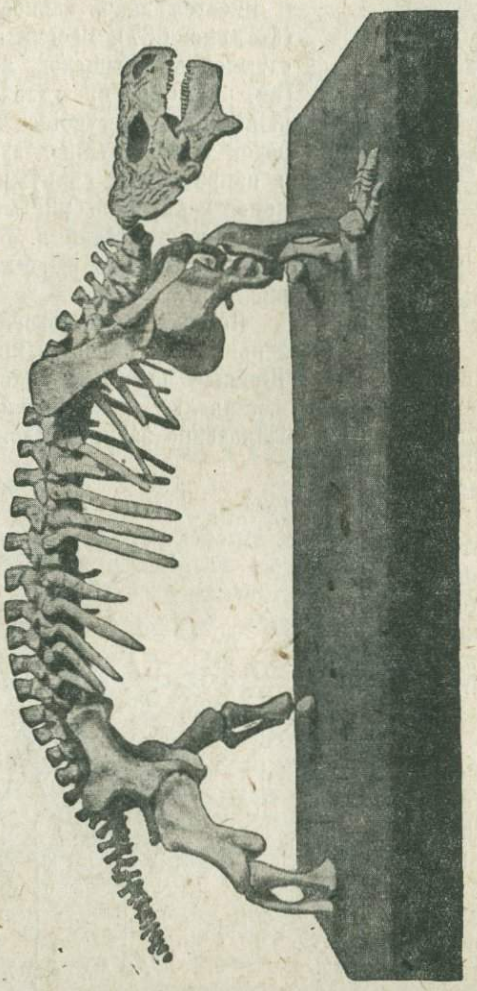


Рис. 666. *Pareiasaurus* (*Scutosaurus*) *karpinskii* (по имени проф. Карпинского). Пермотриас. Сев. Двина.

Решающим признаком класса рептилий являются позвонки с мощными невральными дугами и горизонтальными сочленовными отростками. Но строение позвонков — явно эмболомерного происхождения, с крупными дисками гипоцентров (интерцентров) во всех отделах вплоть до 5 хвостовых, которые несут отростки для головки ребер. Ребра двуголовчатые. Крестцовый позвонок 1 (2 у *Kotlassia*!). Пояс плечевой низшего типа, но без cleithrum; пластинчатый таз. Общий вид конечностей — как у древних стегоцефалов, но окостенение полное, и число фаланг и когти — как у рептилий. Плечевая кость имеет foramen ulnare рептилий, в стопе замечательно отдельное окостенение intermedium (*Scutosaurus*).

*Pareiasaurus* (*Scutosaurus*, рис. 666—669) [1]. Представляет массивное животное, около 3 *м* длиною, с коротким хвостом и весьма солидно построен-

[1] Название указывает на замечательное развитие костей в области щек (pareia).

ными ногами. Голова широкая, короткая и сжатая сверху вниз. Череп в виде сплошного щита, со скульптурой лабиринтодонтового типа, представляющей соединение ямчатости с радиальною бороздчатостью. Напереди отверстия двух ноздрей, разделенные, но сближенные между собою; маленькие орбиты помещаются сбоку, и имеется значительное отверстие теменного глаза (см. рис. 667). Весьма значительный единственный затылочный мыщелок является раздвоенным. Нёбо (см. рис. 668) представляет ряды зубов на vomera, palatina и pterygoidea. Края челюстей снабжены рядом более крупных зубов, крона которых сжата в направлении снаружи вовнутрь, имеет наверху приостренный ребристый и зазубренный край округленного очертания. Ветви нижней челюсти снизу представляют по выросту, направленному вниз (см. рис. 666).



Рис. 667. Череп *Pareiasuarus (Scutosaurus) karpinski*. Пермотриас. Сев. Двина.

Позвонки двояковогнутые, со сравнительно маленькими клиновидными интерцентрами в шейной и спинной области. Шейные ребра двуголовчатые, туловищные одноголовчатые. Крестец составляют два первичных позвонка, но кроме того в него входят обыкновенно задний туловищный и передний хвостовой. Плечевой пояс (см. рис. 669) по составляющим его элементам сходен с плечевым поясом лабиринтодонтов, представляя claviculae, interclavicula, scapulae, coracoidea, cleithra; кроме того здесь окостеневает procoracoideum. Таз является уже несколько специализированным по сравнению с тазом стегоцефалов, в котором pubis и ischium пластинообразны, лежат в одной плоскости и связаны между собою хрящем. Здесь же все кости таза сращены между собою. Ulna отличается своею массивностью. В предплюсне tibiale, fibulare и intermedium слиты в одну кость.

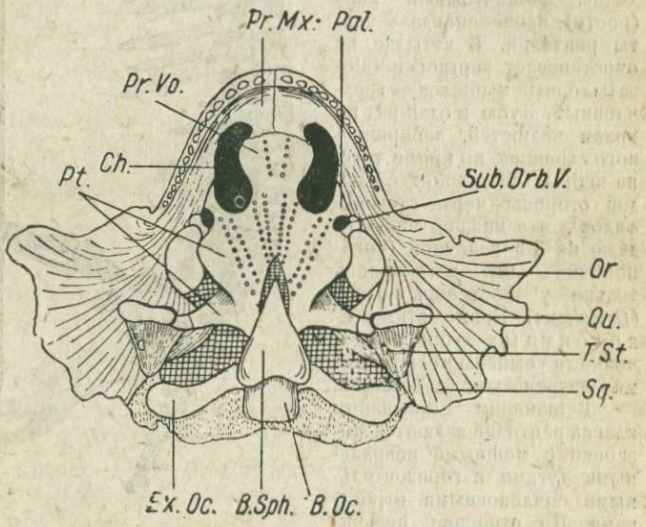



Рис. 668. Череп *Pareiasaurus (Scutosaurus) karpinskii* снизу.

*B. Oc.* — basioccipitale; *B. Sph* — basisphenoideum; *Ch* — хоаны; *Ex. Oc* — exoccipitale; *Mx* — maxillare, *Or* — глазничные отверстия, лишь частью видимые; *Pal* — palatinum; *Pr. Max* — praemaxillare, *Pr. Vo* — praevomer; *Pt* — pterygoideum; *Qu* — quadratum; *Sq* — squamosum; *Sub. Orb. V* — подглазничные отверстия; *T. St.* — бугорок для прикрепления stapes. Перекрещивающиеся штриховкой отмечены кости, находящиеся на заднем плане.

*Конечности имеют по пяти пальцев, снабженных когтевыми конеч-*

ными членниками. Вдоль спины расположены в небольшом числе рядов небольшие кожные окостенения, в виде щитков с ямчатой поверхностью. Пермо-триас на р. Сев. Двине и в Южной Африке.

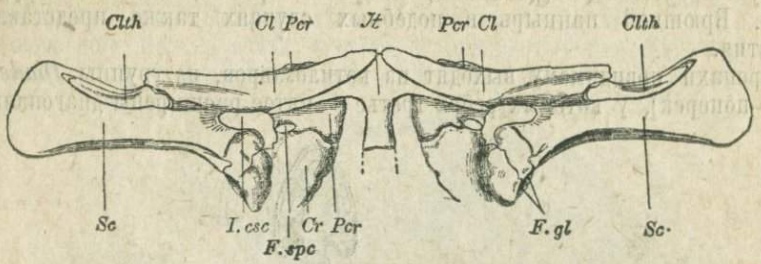



Рис. 669. Плечевой пояс *Pareiasaurus* Пермотриас. Южн. Африка.

*Cl* — clavicula; *Clh* — cleithrum; *Cr* — coracoideum; *F. gl.* — сочленовная впадина для плечевой кости; *It* — interclavicula; *Pcr* — procoracoideum; *Sc* — scapula. Плечевой пояс представлен развернутым на плоскости; вид с брюшной поверхности.

## Отряд II. Черепахи. *Chelonia*

Черепахи отличаются коротким и широким телом, с охватывающим его костяным панцырем как на спине, так и на животе; челюсти без зубов имеют роговую обложку.

Панцырь состоит из более или менее выпуклого спинного щита и плоского брюшного щита (рис. 670), соединенных между собою по бокам тела. В этом костном ящике остаются большей частью лишь два отверстия: переднее — для головы, сидящей на довольно длинной и гибкой шее, и для передних конечностей, заднее отверстие — для задних конечностей и хвоста.

Костный панцырь черепах состоит из широких костных пластинок, которые спаяны между собою посредством швов. В состав спинного панцыря входят, главным образом, спинные позвонки и ребра: позвонки — своими расширенными наверху и приплющенными остистыми отростками, ребра — пластинчато расширившись взад и вперед до взаимного соприкосновения; кроме того, на всем краю возникшего таким образом спинного щита развивается кольцо небольших кожных окостенений.

Брюшной щит состоит из непарной кости впереди и нескольких пар парных костей позади. Хотя эти кости не находятся в прямой связи с внутренним скелетом, так как плечевой пояс и таз обыкновенно прикреплены к панцырю лишь посредством связок, но все-таки непарная пластинка, быть может, соответствует interclavicula низших четвероногих, как кости кожной, а ближайшая пара также соответствует claviculae.

У *большинства* черепах эпидермический слой кожи над панцырем образует большие роговые щитки, которые отделены друг от друга бороздками и срастаются с костяными пластинками панцыря. Роговые пластинки в общем группируются соответственно рядам костяных, но границы тех и других не совпадают между собою, и число их не одинаково. Череп с одной парой височных впадин или совершенно без них. В плечевом поясе, под панцырем, существует coracoideum и scapula; так называемый *procoracoideum* есть акромиальный отросток лопатки.

Иногда ребра срастаются так, что между дистальными концами их остается свободное пространство. Таково, между прочим, состояние панцыря у черепахи, известной из верхнеюрских отложений и принадлежащей к роду *Eurysternum* (рис. 671; eurys — широкий, sternum — грудная кость). Брюшной панцырь в подобных случаях также представляет отверстия.

Черепахи повидимому выходят из котилозавров, из группы *Diadectes* (dia — поперек), у которых ребра третье — пятое расширены диагонально,

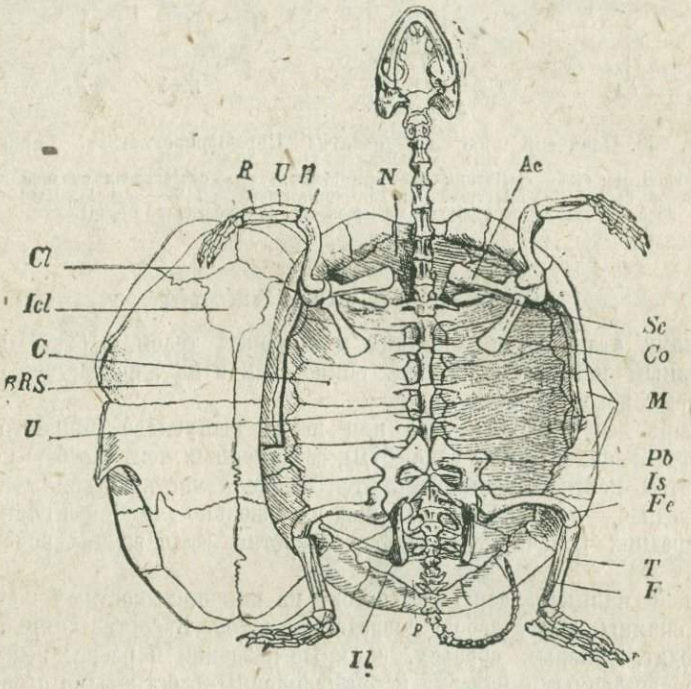



**Рис. 670. Скелет ныне живущей черепахи *(Emys europaea)*; часть брюшного щита видна влево от скелета.**

*V* — позвонковые щитки; *C* — реберные щитки; *M* — краевые щитки; *N* — затылочный щиток; *P* — хвостовые щитки; *BRS* — брюшной щит; *Cl* — ключичный щиток; *Icl* — межключичный щиток; *Sc* — лопатка; *Ac* — ее акромиальный отросток; *Co* — коракоид; *Pb* — лобковая кость; *Is* — седалищная кость; *H* — подвздошная кость; *H* — плечевая кость; *R* — лучевая кость; *U* — локтевая кость; *Fe* — бедренная кость; *T* — большая берцовая; *F* — малая берцовая кость.

а шестое — восьмое покрыты узкими, тонкими пластинчатыми кожными костями. Еще ближе к черепахам (по некоторым исследователям к ним относится) *Eunotosaurus* (eu — широкий, notos — спина) из перми Южной Африки, уже с небольшим числом позвонков; имеет большое значение тот факт, что за узким первым ребром следуют восемь чрезвычайно широких ребер, расширенных далеко в боковом направлении, так что при этом они почти соприкасаются краями. Это соответствует тому, что имеется у настоящих черепах, у которых восемь ребер поддерживают костальные пластинки. Разница в том, что у *Eunotosaurus* расширены

самые ребра, а у настоящих черепах расширение образовано отдельными кожными оконечностями. Но первое состояние могло предшествовать и смениться последним. Наконец древнейшая черепаха в верхнем триасе Германии — *Triassochelys* — несколько более примитивная черепаха, чем позднейшие. Хотя роговой клюв у нее был уже развит, в то же время имелись еще мелкие зубы на нёбе. В плечевом поясе clavicula и interclavicula уже входили в пластрон, но еще ясно сохраняя свой первона-

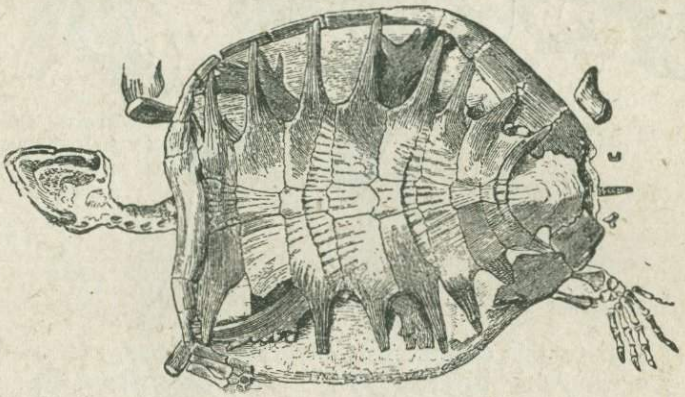


Рис. 671. *Eurysternum wagleri* с спинной стороны. Верхняя юра. Эйхштедт. Германия. $^1/_3$.

чальный характер. Голова, хвост и ноги вероятно еще не могли втягиваться под панцырь и в соответствии с этим для защиты были покрыты: голова и хвост — шипами, а ноги — щитками.

## Группа *Synapsida*

Одно височное отверстие (первично — под дугой из заднеглазничной + чешуйчатой костей; образуется вследствие отхождения этой дуги от скуловой). Снизу ограничено скуловой + чешуйчатой костью. Обычно к ней примыкают сверху части верхней дуги, откуда и название — со сложной дугой.

В эту группу входят отряды: *Theromorpha* и *Sauropterygia* или *Plesiosauria* (ящеро-ластые или близкие к ящерам).

### Отряд III. *Theromorpha*[1]

Представители его имеют двояковогнутые позвонки, височные отверстия, зубы разделены на резцы, клыки и коренные, подвергающиеся смене (*Diademodon*), как у млекопитающих; зубы на нёбе редки и мало развиты; существует наклонность к образованию вторичного нёба (см. рис. 663, *II*); затылочный мыщелок трехраздельный (см. рис. 675), а иногда имеются два мыщелка, вследствие выведения basioccipitale из образования мыщелка; подобно тому как у млекопитающих, нижняя челюсть образована, главным образом, зубной костью (рис. 677—78)

[1] Ther — животное.

в плечевом поясе scapula некоторых родов несет так называемый акромиальный отросток, к которому примыкает ключица (см. рис. 680),

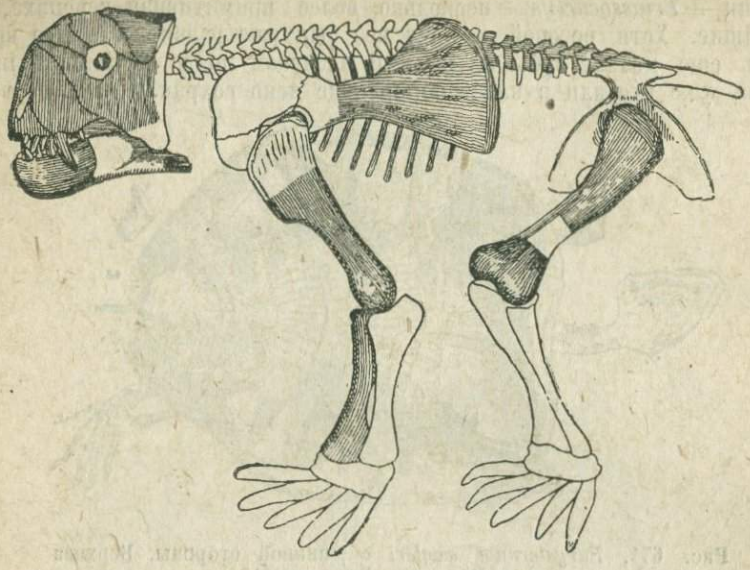


Рис. 672. Реставрация *Deuterosaurus*. Пермские отложения (медистый песчаник). Ключевской рудник, Башкирская АССР. $^1/_{12}$.

и в то же время пояс утрачивает cleithrum, так что становится таким, как плечевой пояс низших млекопитающих — *Monotremata*. Крестец образован 4—5 позвонками; в тазе ischium и pubis становятся почти такими, как у млекопитающих, благодаря присутствию широкого foramen obturatorium (рис. 684). Число фаланг на пальцах 2, 3, 3, 3, 3, как у млекопитающих.



Рис. 673. Череп *Ulemosaurus svijagensis*. Верхнепермские отложения. Татарская АССР. $^1/_6$ нат. вел.

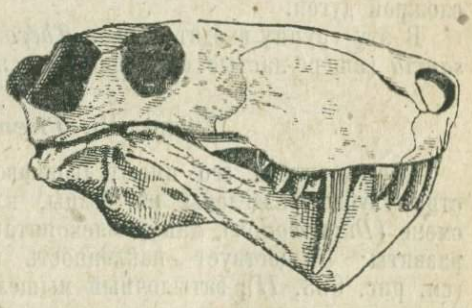


Рис. 674. Череп *Inostrancevia alexandri*. Пермотриас. Сев. Двина. Сев. край.

У примитивнейших представителей этой группы лопатка без акромиального отростка, нёбо первичное, зубы, хотя и представляют диферен-

пацию на три категории, как например, у *Deuterosaurus* (см. рис. 672), но коренные простые однозубчатые. Более далеко ушедшие в развитии представители *Theromorpha*, как *Udenodon*, представляют вторичное нёбо, хотя и недалеко еще распространившееся спереди назад (см. рис. 663, *II*). Значительную дифференциацию зубов представляет род *Inostrancevia* (рис. 674), хищник, достигающий 3 *м* длины, с необыкновенно мощно развитыми клыками верхней челюсти и с обособле-

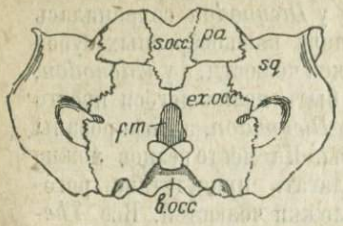



Рис. 675. Вид черепа *Lystrosaurus declivis* со стороны затылка. Пермотриас. Капская колония. Африка.

*sq* — чешуйчатая кость; *b. occ* — основная затылочная кость; *ex. occ* — боковые затылочные (верхняя часть — tabulare); *f. m* — затылочное мозговое отверстие; *pa* — теменные кости; *s. occ* — верхняя затылочная.

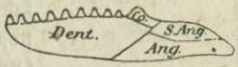



Рис. 676. Нижняя челюсть *Procolophon*, представителя *Cotylosauria*.

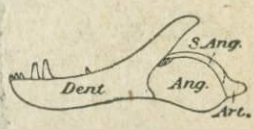



Рис. 677. Нижняя челюсть *Lycosuchus* с дифференциацией зубов с возрастанием dentale, так что ею образован венечный отросток.

нием нескольких зубцов на задних коренных зубах. *Inostrancevia* (по имени профессора Иностранцева) имеет хорошо развитые височные отверстия.

К одной группе с *Deuterosaurus* принадлежит весьма близкий к африканскому роду *Moschops* растительноядный *Ulemosaurus* (см. рис. 673), найденный в пермских отложениях Среднего Поволжья. (Тат. АССР).

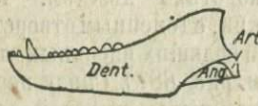



Рис. 678. Нижняя челюсть *Cynognathus* рода, близкого к *Inostrancevia*. Длина dentale почти равна длине челюсти.

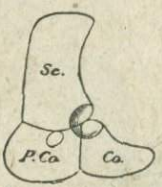



Рис. 679. Примитивный пояс *Procolophon*.




Рис. 680. Пояс *Udenodon* с акромиальным отростком лопатки *(Sc)*.

Роды *Dicynodon* и *Udenodon* (см. рис. 663, 680, 683) являются весьма специализированными представителями этой группы. Они довольно




Рис. 681. Пояс *Ornithorhynchus* (утконоса) примитивного млекопитающего.




Рис. 682. Таз *Procolophon*, представителя *Cotylosauria*.




Рис. 683. Таз *Udenodon*.




Рис. 684. Таз *Diademodon* с расширенным дистально ilium *(il)* и с большим отверстием (foramen obturatorium) между ischium и pubis.

далеко ушли в своем развитии, представляя вторичное нёбо (см. рис. 663, *II*) акромиальный отросток лопатки (рис. 666) и расширенный в месте причленения к крестцу ilium (рис. 683). Очевидно, они произошли от форм с высокой диференциацией зубной системы, от которой у *Dicynodon* сохранилась лишь пара клыкообразных зубов в верхней челюсти, а у *Udenodon*, может быть, являющегося просто самкою *Dicynodon*, атрофированы все зубы. На месте резцов можно предполагать присутствие роговой обложки челюстей. Все *Theromorpha* отличаются, сравнительно с *Cotylosauria*, гладкостью костей черепа. Описанные здесь роды встречаются в пермо-триасе (пермских? отложениях) у нас, в Ост-Индии, Южной Африке и в отложениях Шотландии, которые могут принадлежать триасу.



Рис. 685. *Plesiosaurus dolichodeirus*. С брюшной стороны. Нижний лейас. Англия. $^1/_{18}$.

### Отряд IV. Плезиозавры. *Sauropterygia*[1]

Примитивные водные пресмыкающиеся, с длинной шеей и умеренно коротким хвостом. Череп маленький, с теменным отверстием и парой больших височных отверстий (см. рис. 687). Снизу последние ограничены широкой дугой,



Рис. 686. *Plesiosaurus macrocephalus*. Нижний лейас. Реставрация.

повидимому сложного состава — из скуловой, чешуйчатой и заднеглазничной костей, т. е. как бы слившейся из верхней и нижней дуг, причем замкнулось бывшее между ними нижнее височное отверстие. Нёбо первичное. Зубы конические, сидящие в ячейках, в одном ряду на краю челюстей. Позвонки слабо двояковогнутые, почти с плоскими поверхностями, обращенными друг к другу.

[1] Sauros — ящерица, pterygion — крылышко.

Спинные ребра одноголовчатые; имеются брюшные ребра; конечности более или менее ластообразные, пятипалые, с укорочением костей предплечья и голени и с увеличением числа члеников пальцев; иногда развито кольцо окостенений склеротики.

Род *Plesiosaurus* (рис. 685—687; plesion — близкий, sauros — ящерица) отличается коническими, продольно бороздчатыми зубами. Центры позвонков не срастаются с нервными дугами; места прикленения последних на спинной стороне позвонков имеют крестообразную форму. Шейные ребра двуголов-

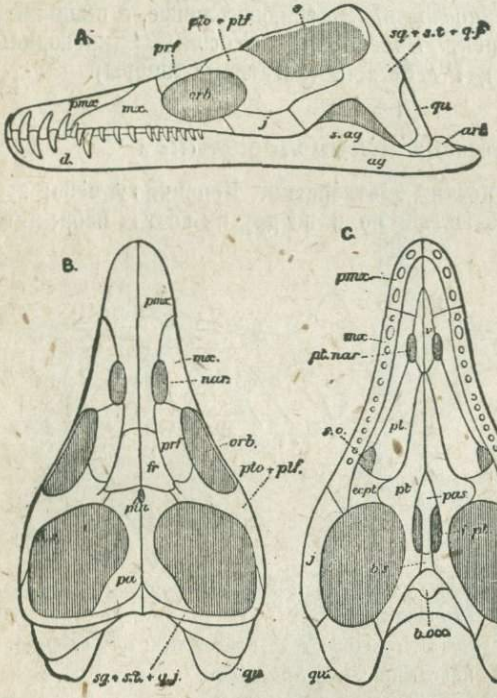



Рис. 687. Череп *Plesiosaurus macrocephalus*. *A*, *B*, *C* — сбоку, сверху, снизу.

*ag* — angulare; *art* — articulare; *b. occ* — basioccipitale; *b. s* — basisphenoideum; *d* — dentale; *ecpt* — ectopterygoideum; *fr* — frontale; *i. pt* — межкрыловидное отверстие; *j* — jugale; *mx* — maxilla; *nar* — наружные носовые отверстия; *orb* — глазницы; *pa* — parietale; *pin* — отверстие непарного глаза; *pl* — нёбные кости; *pmx* — praemaxilla; *prf* — praefrontale; *pt* — pterygoideum; *pt. nar* — хоаны; *ptf* — postfrontale; *pto* — postorbitale; *qu* — quadratum; *s* — височное отверстие; *s. ag* — supraangulare; *s. o.* — подглазничная впадина; *sq* + *s. t* + *q j.* — squamosum; *pas* — остаток парасфеноида *v* — vomer. 1/6 нат. вел.

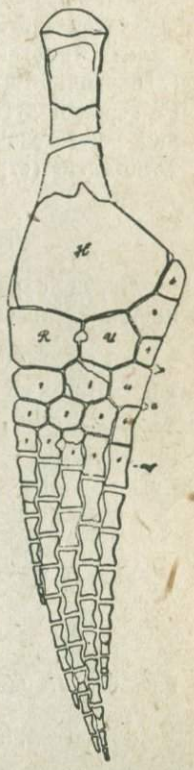



Рис. 688. Передняя конечность плезиозавра *Polycotylus ichthyospondylus*. Верхнемеловые отложения. Г. Изюм.

*H* — humerus; *R* — radius; *U* — ulna; *c* — carpalia (*r*, *i*, *u*, *1*, *2*, *3*); *m. c.* — metacarpalia (*1*, *2*, *3*, *4*, *4*); наверху дополнительные (*4*, *3*, *4*).

чаты, прикрепляются только к центрам. Брюшные ребра толстые, состоят из срединного и боковых рядов костей. В плечевом поясе отличаются сильным развитием коракоиды, вытянутые по длине тела; ключицы слабо развиты. Задние ноги несколько больше передних. Тазовой пояс сильно развит, именно ischium и pubis.

Из меловых плезиозавров имеет распространение род *Polycotylus* в Европе и Америке, представляющий более укороченные в приспособ-

лении к водному образу жизни кости предплечья и голени, с дополнительными к ним костями (см. рис. 688).

Происхождение неясно.

## Группа **Diapsida**

Два височные отверстия, разделенные дугой из заднеглазничной + чешуйчатой костей; нижняя дуга: скуловая + чешуйчатая кости (может принимать участие и квадратно-скуловая). Происходит из группы *Synapsida* (с первично-нижним отверстием) вследствие отхождения теменной кости от верхней дуги. Отряды: *Rhynochocephalia* (клювоголовые, с ныне живущей новозеландской гаттерией, *Sphenodon*), *Crocodilia* (крокодилы), *Dinosauria* (страшные ящеры), *Pterosauria* (летающие ящеры).

### Отряд V. Клювоголовые. ***Rhynchocephali***

Череп с двумя парами височных отверстий. Первичное нёбо; зубы иногда не только на краях челюстей, но и на других костях нёба; амфи-

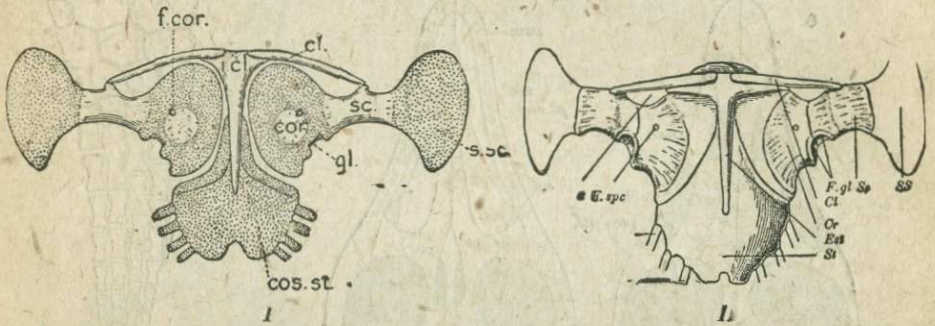



Рис. 689. *I.* Плечевой пояс молодого *Sphenodon* (хрящевые участки затушеваны точками).

*cl* — ключица; *i. cl* — межключичная кость: *sc* — лопатка; *s. sc* — надлопатка; *cor* — коракоид.

*II.* Плечевой пояс взрослого *Sphenodon.*

*Cl* — ключица; *F. gl* — сочленовная впадина для плечевой кости; *Est* — межключица; *St* — грудина; *Cr* — коракоид; *Sc* — лопатка.

цёльные, иногда просверленные хордой позвонки, с интерцентрами. Ребра с так называемыми крючковатыми отростками, отходящими от середины ребра назад с налеганием на соседнее ребро. Имеется покров брюшных ребер. Interclavicula с грудным отростком. Humerus с 2 отверстиями: для прохода кровеносного сосуда — foramen ulnare и для нерва — f. radiale см. рис. 690). Две-три проксимальных carpalia и tarsalia. Pubis и ischium разделены вторичным лобково-седалищным окошком. 2 или 3 тазовых позвонка. Триас — ныне.

К этому порядку принадлежит примитивнейшее из ныне живущих пресмыкающихся — новозеландский *Sphenodon* (*Hatteria*) (рис. 689—691; см. также рис. 661—662) с амфицёльными, просверленными хордою позвонками; тазовых позвонков два. Параллельные ряды зубов на челюстных и нёбных костях. Брюшные ребра составлены угловатым непарным

срединным и двумя боковыми элементами (см. рис. 691). Humerus (см. рис. 690) с foramen ulnare и foramen radiale. Проксимальный ряд carpalia представляет три косточки. Имеются две centralia. В плечевом поясе (см. рис. 688, 689) коракоид с отверстием, имеются ключицы и узкая Т-образная interclavicula. Тазовой пояс с широким лобково-седалищным отверстием.



Рис. 690. *A* — левая передняя конечность *Sphenodon punctatum* (ныне живущего); *B* — нижний конец плечевой кости с обратной стороны.

*H* — плечевая кость; *ect* — foramen radiale; *ent* — foramen ulnare; *R* — лучевая; *U* — локтевая кость; *r*, *i*, *u* — косточки проксимального ряда запястья; *c* — centrale; *(1—5)* — косточки дистального ряда.



Рис. 691. Схема брюшных ребер *(b, b')* и соответственно ребер *(r, r') Sphenodon.*

*U* — крючковатый отросток.

## Отряд VI. Крокодилы. *Crocodilia*

Животные большею частью крупные, с длинным, служащим для плавания хвостом, покрытые роговыми и костяными щитками, с зубами лишь на краях челюстей, сидящими в альвеолях. Позвонки у древнейших

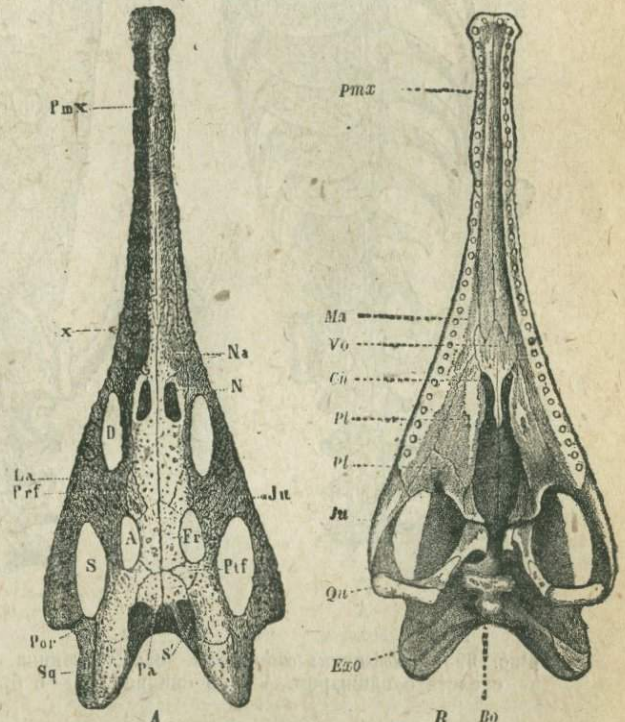



Рис. 692. *Belodon kapffi.* Триас. Штутгарт. Вюртемберг. Германия. *A* — череп сверху; *B* — снизу.

*A* — глазницы; *Bo* — основная затылочная кость; *Ch* — хоаны; *D* — предглазничное отверстие; *Exo* — боковая затылочная кость; *Fr* — лобная; *Ju* — скуловая кость; *La* — слезная; *Mx* — верхнечелюстная; *Na* — носовые кости; *N* — носовое отверстие; *Pa* — теменная кость; *Pl* — нёбная кость; *Pmx* — межчелюстная; *Prf* — предлобная; *Pt* — крыловидная; *Qu* — квадратная; *S* и *S'* — височные отверстия, верхнее и нижнее; *Sq* — чешуйчатая кость; *Vo* — сошник.

форм двояковогнутые, позднее большею частью процёльные. Существуют грудная кость и слабо развитые брюшные ребра, спинные ребра с крючковатыми отростками (processus uncinati). В предплюсне проксимально

находятся две большие косточки (см. рис. 695), astragalus (= tibiale + + intermedium + centrale) и calcaneum (fibulare), последний, как у многих млекопитающих, опирается на почву только пяточным бугром. Триасовые представители крокодилов (*Belodon*) имеют двояковогнутые позвонки и первичное нёбо, со внутренними носовыми отверстиями, примыкающим к сошниками сзади (рис. 692). У позднейших крокодилов существует вторичное нёбо, у юрских (*Teleosaurus*, рис. 693 и 694)— с хоанами, примыкающими сзади к нёбным костям (рис. 694); позвонки юрских крокодилов еще двояковогнуты. Начиная с меловых отложений, крокодилы

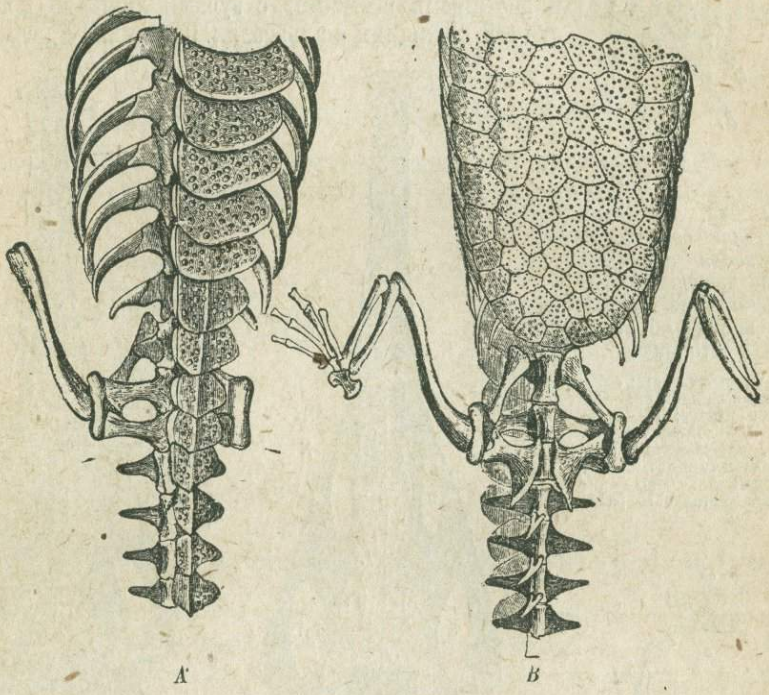



Рис. 693. *Teleosaurus cadomensis*. Юра. Франция. Склотазовая часть скелета с панцырем. *A* — со спинной, *B* — с брюшной стороны.

(*Crocodilus*) имеют процёльные позвонки и вторичное нёбо (рис. 663, *III*), в строении которого принимают участие крыловидные кости, и в них, далеко назади, открываются хоаны. Отверстие теменного глаза отсутствует. Таз крокодилов (два крестцовых позвонка) представляет оригинальную особенность в том, что pubis не входит в состав сочленовной впадины для бедра, прикрепляясь к передней части ischium.

Кости черепа и щитки туловищного панцыря покрыты ямчатыми углублениями.

Современные крокодилы являются обитателями пресной воды, мезозойские были большею частью животными морскими; переход к жизни в пресной воде, в устьях рек, произошел с эпохи нижнего мела.

Рептилии обыкновенно значительных, а иногда и гигантских размеров, с длинной шеей и длинным хвостом, с конечностями, приспособленными к наземному образу жизни. Задние конечности обыкновенно длиннее передних, иногда хождение только на них и происходит, подобно тому как у птиц. Череп крайне мал сравнительно с размерами всего тела. Также относительно весьма мала вместимость мозговой полости. Нет отверстия теменного глаза. Зубы текодонтные, сосредоточенные на краях челюстей. Позвонки опистоцёльные или почти плоские на обоих концах, редко амфицёльные; крестец содержит от двух до десяти сросшихся позвонков. Ребра двуголовчатые, грудная кость не вполне окостеневающая, ключицы и прокоракоиды отсутствуют. Лопатка весьма длинная, иногда срастающаяся с коракоидом. В состав сочленовной для бедра впадины входят все три элемента таза. Ilium—широкая, вытянутая в передне-заднем направлении кость. Ischia—обыкновенно тонкие и вытянутые, часто соединяющиеся впереди в плоскости симметрии. Pubis направлен вниз и вперед, иногда развивает задний отросток (post-pubis), направляющийся назад параллельно ischium (см. рис. 698), подобно тому как направлен pubis у птиц.

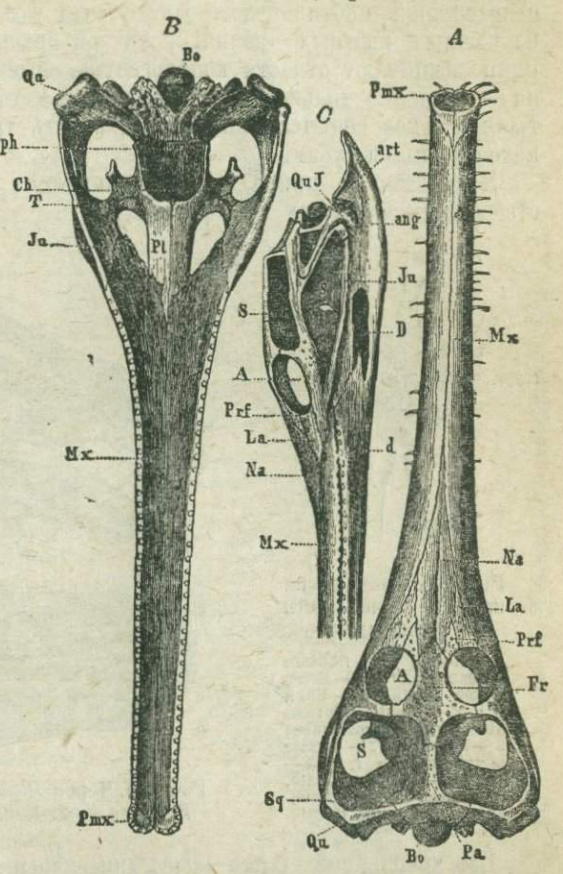



Рис. 694. *Teleosaurus cadomensis*. Юра. Франция. Череп сверху (*A*), снизу (*B*) и сбоку (*C*).

*A* — глазницы; *ang* — угловая кость; *art* — сочленовая кость; *Bo* — основная затылочная кость; *Bsph* — основная клиновидная; *Ch* — хоаны; *D* — отверстие нижней челюсти; *d* — зубная кость; *Fr* — лобная; *Ju* — скуловая; *La* — слезная; *Mx* — верхнечелюстная; *Na* — носовая; *Pa* — теменная; *Pl* — нёбная; *Pmx* — межчелюстная; *Prf* — предлобная; *Qu* — квадратная; *Quj* — квадратноскуловая; *S* и *S*[1] — височные отверстия, верхнее и нижнее; *Sq* — чешуйчатая кость.

*Femur расположен вертикально*, а его головка направляется, как у птиц, в поперечном направлении, входя в сочленовную впадину таза.

[1] Deinos — страшный, sauros — ящерица.

Astragalus тесно примыкает к tibia, с наклонностью образовать tibio-tarsus, как у птиц.

Череп является типичным черепом рептилий по присутствию двух пар височных отверстий, по характеру квадратной кости, совершенно неподвижной, противоположно тому, что у птиц. Иногда имеется покров из кожных костных табличек, также брюшные ребра. Сходства с птицами возникают отчасти конвергентно, вследствие сходного образа жизни — хождения только на задних ногах. Есть хищные динозавры, со сжатыми с боков коническими зубами, и есть травоядные — с плоскими лопатообразными зубами.

К динозаврам принадлежат крупнейшие из всех когда-либо существовавших наземных четвероногих.

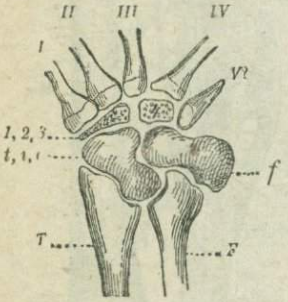



Рис. 695. Предплюсна правой задней ноги крокодила.

*F* — fibula; *f* — fibulare (calcaneum); *I—IV* — плюсневые кости; *T* — tibia; *t*, *i*, *c* — tibiale intermedium, centrale, сросшиеся в astragalus; *V*? — tarsale metatarsale *5*; *1*, *2*, *3* — первое — третье tarsale, сросшиеся в одну косточку; *4* — четвертое tarsale.

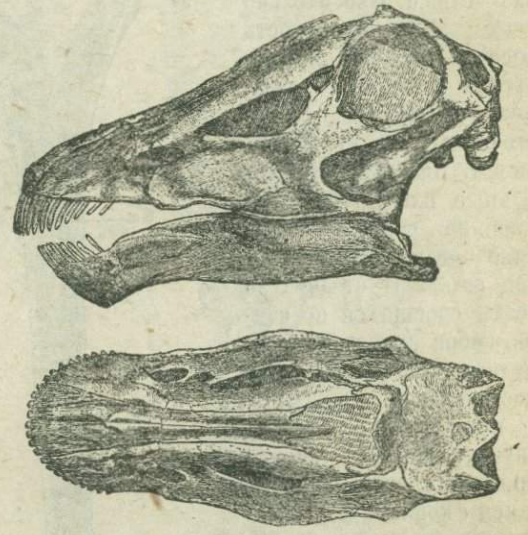


Рис. 696. Череп *Diplodocus longus*. Сбоку и сверху: Верхняя юра. Каньон Сити. Колорадо, США.

Все древнейшие (триасовые) динозавры были животными хищными, с зубами режущими и распределенными более или менее равномерно по длине челюстей; в связи с хищным образом жизни они имели, в облегчение скелета, полые длинные кости конечностей и полые, с весьма тонкой стенкой, позвонки. Туловищные позвонки платицёльные или амфицёльные.

Распространенное до сих пор представление о динозаврах, как об единой группе крупных рептилий, в настоящее время утратило значение. Уже с самого начала их существования динозавры разделяются на две группы.

Главное различие между группами *Saurischia* и *Ornithischia* состоит в устройстве их таза. У *Saurischia* таз имеет обычное для рептилий трехлучевое строение. У *Ornithishia* вследствие распространения pubis и взад и вперед от сочленовной для бедра впадины (см. рис. 698) таз бывает четырехлучевого типа. Именно, передняя от сочленовной впадины часть pubis представляет новообразование.

Род *Diplodocus* является представителем более или менее массивных *Saurischia* с четырьмя почти равными по величине ногами, так что, предполагается, животное опиралось при ходьбе на все ноги. Позвонки с полостями по бокам. Кости конечностей солидные. Ноги пятипалые (рис. 696, 697).

*Diplodocus* достигает в длину 23 *м.* [1] Череп *Diplodocus* сравнительно весьма мал, приподнят в задней части и сжат с боков. Носовые отверстия, слившиеся в одно, помещаются на макушке черепа, как это бывает у животных, дышащих воздухом и в то же время остающихся подолгу под водою. На боковой поверхности черепа находятся кроме глазниц треугольные предглазничные отверстия и перед ними еще небольшие отверстия. Зубы тонкие, цилиндрические, находятся лишь на переднем краю челюстей и употреблялись вероятно для схватывания рыб, служивших пищей. Плечевой пояс состоит из удлиненных лопаток, коракоидов и пары окостенений, считаемых за окостенения грудной кости. Шея и хвост весьма длинны, первая давала возможность дышать даже стоя на дне, в прибрежной полосе моря, последний являлся органом равновесия и плавания. В хвосте нижние дуги представляют на свободном конце отростки, направленные взад и вперед. Спинно-мозговой канал сильно расширяется в крестце. Юра Сев. Америки.

*Orthopoda*, или *Praedentata*, из *Ornithischia*, представляют группу травоядных динозавров, опиравшихся при ходьбе на все четыре ноги или только на задние. Характеризуются тазом, в котором pubis представляет часть, направленную вперед, и часть, направленную назад, притом лоб-

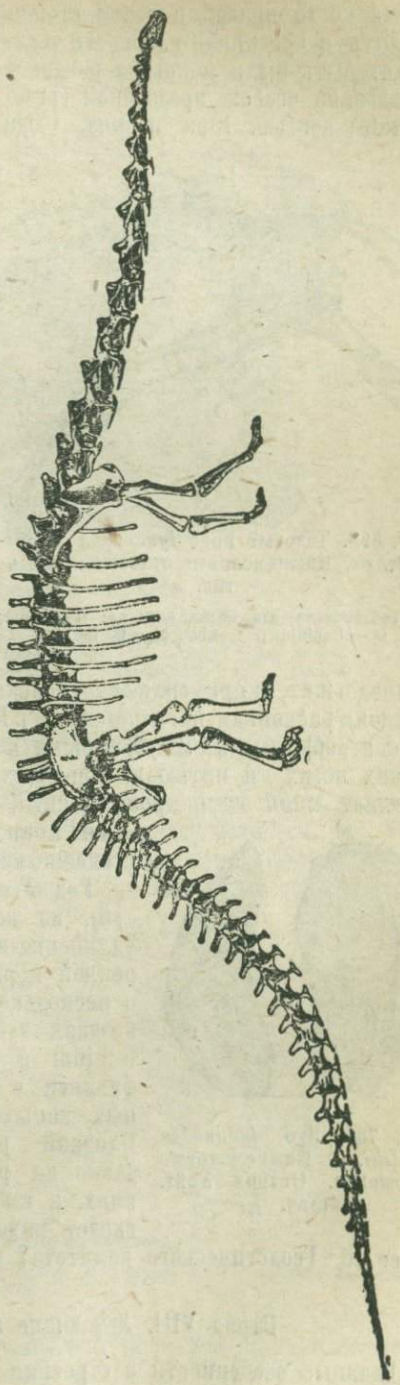


Рис. 697. *Diplodocus carnegii*. Верхняя юра. Уаюминг. США. 1/100.

[1] Таков экземпляр, гипсовая копия которого находится в Академии наук.

ковые кости правой и левой стороны, подобно тому как у птиц, не срастаются в срединной плоскости тела. Кроме того челюсти спереди беззубы, может быть были покрыты роговым покровом, а нижняя челюсть спереди образована особой предзубной (praedentale) костью. Юра и мел. Сюда

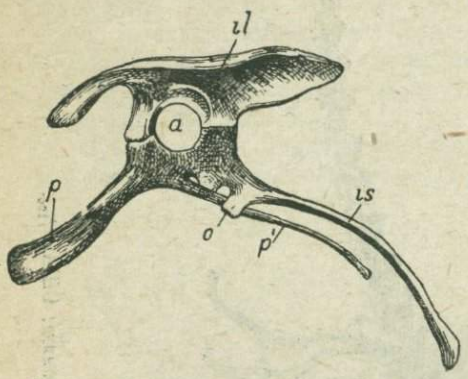



Рис. 698. Тазовый пояс *Iguanodon bernissartensis*. Нижнемеловые отложения. Бельгия.

*a* — сочленовная для бедра впадина; *il* — ilium; *is* — ischium; *p* — pubis; *p'* — postpubis.



Рис. 699. *Iguanodon bernissartensis*. Нижнемеловые отложения. Бернисар. Бельгия. $^1/_{80}$.

принадлежит, например, из европейских родов хорошо изученный, благодаря большим раскопкам, произведенным в Бельгии, род *Iguanodon* (рис. 698—701) с лопатообразными, зазубренными по краям зубами, с тремя пальцами на задних ногах и пятью на передних. Внутренний палец последних представляет лишь один, превращенный в шпорец, членик. Позвоночник скреплен приросшими к остистым отросткам окостеневшими сухожилиями. До 10 *м* длиною. Мел.



Рис. 700. Зуб. *Iguanodon mantelli*. Нижнемеловые отложения. Остров Уайт. Англия. $^1/_2$.

Род *Trachodon* (trachys — неровный, odous — зуб), из верхнего мела Сев. Америки, имеет удлиненно-низкий череп с ложкообразно расширенной мордой наподобие утиного клюва. Зубы в несколько рядов, запасные находятся в бороздках зубной кости, общим числом до 2000. Ischium с длинным узким концом. Конечные фаланги в форме расширенных или удлиненных копытец. Общая длина скелета до 10 *м*. Близкий род *Mandschurosaurus* найден недавно на р. Амуре в верхнемеловых отложениях, а также в Монголии. Реставрированный скелет находится в Центральном Геологическом музее (б. Геологического комитета) в Ленинграде.

## Отряд VIII. Летающие ящеры. *Pterosauria*

Главные особенности в строении *Pterosauria*, или птеродактилей, как их нередко называют, были связаны с их способностью летать, причем

органами полета, как у птиц и летучих мышей, служили передние конечности; летание происходило посредством летательной перепонки, как у летучих мышей и белок-летяг. По способу прикрепления летательной пе-

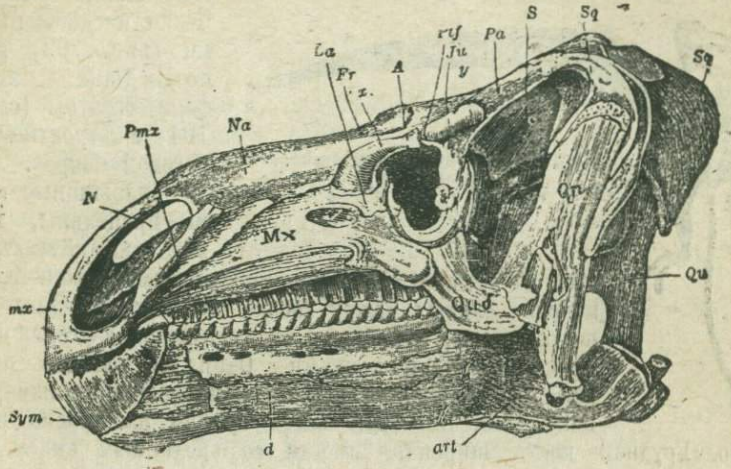



Рис. 701. Череп *Iguanodon bernissartensis.*

*A* — глазница; *art* — сочленовная кость; *d* — зубная; *Fr* — лобная кость; *Ju* — скуловая; *La* — слезная; *Mx* — верхнечелюстная; *N* — носовое отверстие; *Pa* — теменная кость; *Pmx* — межчелюстная; *Ptf* — заднелобная; *Qu* — квадратная; *Quj* — квадратно-скуловая; *S* — височное отверстие; *Sq* — чешуйчатая кость; *Sym* — предзубная (praedentale); *y* — надглазничные косточки.

репонки едва ли не наибольшая аналогия представляется именно с белками-летягами.

У птеродактилей последний палец локтевой стороны кисти удлинен (подобно пальцам летучей мыши) и поддерживал складку кожи (см. рис. 703, 704), которая шла назад к задним конечностям и хвосту. Кости скелета отличаются легкостью, будучи тонки, но в то же время, как у птиц,




Рис. 702. Череп *Rhamphorhynchus.*

*Ne* — носовое отверстие; *Av* — предглазничная впадина; *O* — глазница; *T* — верхнее височное отверстие.

прочны, состоя из плотного костного вещества. Позвонки и длинные кости конечностей заключают в себе воздухоносные полости. Череп сидел на шее под прямым углом, как у птиц, был относительно больших размеров и по

общему виду походил на птичий, особенно по удлиненному и заостренному на конце клюву. Кости черепа срастаются с исчезновением швов, как у птиц, особенно в лицевой части. Глазницы большие; имеется кольцо окостенений склеротики. Челюсти снабжены зубами (рис. 702) или, у позднейших меловых форм, беззубы (см. рис. 704) и вероятно имели роговой покров.



Рис. 703. Реставрация *Rhamphorhynchus*. $^1/_2$.

Туловищные позвонки процёльны, хвостовые амфицёльны; имеется от четырех до семи крестцовых позвонков, обыкновенно слитых между собою. Пальцы передних конечностей малы, а иногда и рудиментарны, с утоняющимися проксимальными концами. Один из пальцев представляет рудимент лишь в виде направленной к плечу пястной кости. Плечевая кость сильно расширена проксимально. Грудная кость широкая, иногда со срединным килем. Ребра тонки. Из костей плечевого пояса развиты лишь удлиненные ключицы и коракоиды. Задние конечности слабы. Pubis, как и в тазу крокодилов, не участвует в образовании сочленовной впадины для бедра. Имеются брюшные ребра. Хвост был или длинный, иногда с расширением на конце (*Rhamphorhynchus*, рис. 703; rhamphos — изогнутый клюв, rhynchos — клюв), или короткий (*Pterodactylus*, *Nyctodactylus*; nyctos — ночь, dactylus — палец; рис. 704) По величине некоторые птеродактили были не больше воробья, другие достигали 6 *м* в размахе крыльев. Встречаются в юре и меловых отложениях, достигая крупнейших размеров в позднейших, меловых формах. Сходства в организации с птицами считаются

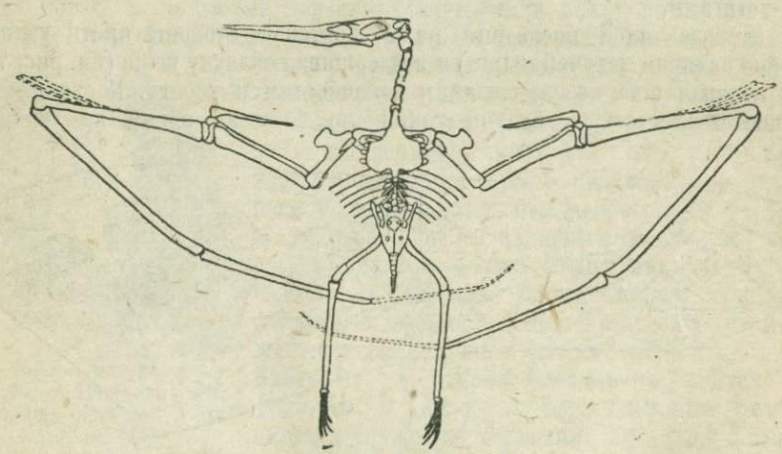


Рис. 704. *Nyctodactylus gralis*. Верхнемеловые отложения. Канзас. США. Около $^1/_{10}$.

возникшими исключительно вследствие способности летания: одна группа не находится в отношении происхождения к другой. Возможно происхождение *Pterosauria* от примитивных *Dinosauria* или, вернее, из общей родоначальной группы с динозаврами и крокодилами.

## Группа **Parapsida**

Верхняя височная дуга из чешуйчатой и заднеглазничной костей, ограничивающая снизу верхнее височное отверстие. Верхняя граница дана теменной костью, и сзади часто остаток tabulare. Образуется из *Anapsida* отступанием верхней дуги от теменной кости и утончением снизу чешуйчатой, вплоть до полной потери дуги в некоторых случаях.

Одновременный рост в вышину квадратной кости, обычно приобретающей подвижное сочленение с чешуйчатой.

Отряды *Squamata* (чешуйчатые — ящерицы, мозазавры и змеи) и *Ichthyosauria* (рыбоящеры).

## Отряд IX. Чешуйчатые. *Squamata*

### Подотряд I. Ящерицы. **Lacertilia**

Животные с первичным или зачаточным вторичным нёбом, с позвонками большею частью процёльными, редко амфицёльными; височная дуга, ограничивающая верхнее височное отверстие снизу, часто отсутствует, подвижная высокая квадратная кость. Часто имеется отверстие теменного глаза (рис. 705).

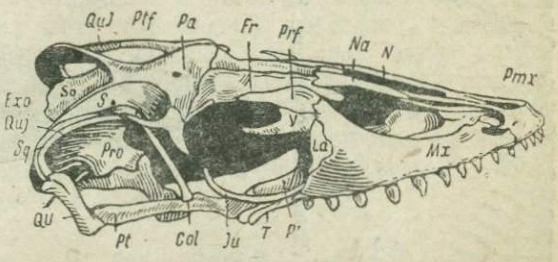



Рис. 705. Череп ныне живущей ящерицы *Monitor niloticus*.

*Col* — columella,[1] столбик; *Exo* — боковая затылочная кость; *Fr* — лобная кость; *Ju* — скуловая кость; *La* — слезная; *Mx* — верхнечелюстная; *N* — носовое отверстие; *Na* — носовая кость; *Pa* — теменная кость; *Pt* — нёбная; *Pmx* — межчелюстная; *Prf* — предлобная; *Pro* — переднеслуховая; *Pt* — крыловидная; *Ptf* — заднелобная; *Qu* — квадратная; *Quj* — квадратно-скуловая; *S* — верхнее височное отверстие; *So* — верхняя затылочная кость; *Sq* — чешуйчатая; *T* — поперечная кость; *V* — надглазничная.

Примитивное строение черепа, содержащего остатки tabulare, transversum, первичное нёбо — все говорит о древности группы. Некоторый свет на происхождение от *Anapsida* проливает находка в нижней перми Техаса *Araeoscelis*, маленькой ($^1/_2$ *м*) ящерицеобразной формы с парапсидным черепом, высокой квадратной костью, неподвижно закрепленной широкой пластинкой чешуйчатой кости. Конечности, позвонки, ребра — все напоминает ящерицу. Такого же типа остатки *Kadaliosaurus* из перми Саксонии.

[1] Columella (Col) не должно смешивать с слуховыми косточками (стр. 324 и 374) того же названия: это окостенение нёбно-квадратного хряща, особенно характерное для ящериц, носит еще имя epipterygoideum, указывающее на связь с крыловидной костью.

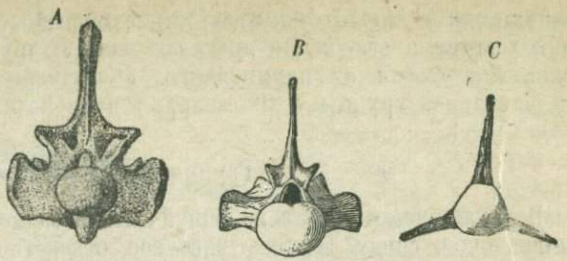



Рис. 707. Позвонки мозазавра (вид сзади).

*A* — шейный; *Clidastes tortor* сзади, представляющий зигантрум; *B* — спинной позвонок *Platecarpus coryphaeus* без зигантрум; *C* — хвостовой позвонок *Tylosaurus dispelor*.

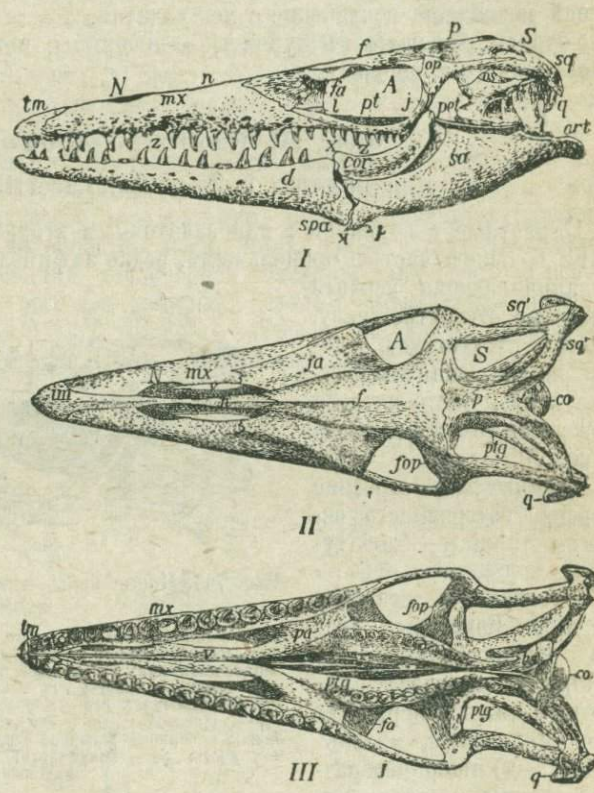



Рис. 708. Череп *Clidastes velox*. *I* — сбоку $^1/_7$; *II* — сверху $^1/_7$; *III* — снизу $^1/_7$.

*A* — глазницы; *art* — articulare; *bs* — basisphenoideum; *co* — condylus occipitalis; *cor* — coronoideum; *d* — dentale; *f* — frontale; *fa* — praefrontale; *fop* — postfrontale; *j* — jugale; *im* — praemaxillare; *l* — lacrymale; *mx* — maxillare; *N* — носовые отверстия; *n* — nasale, *os* — supraoccipitale; *p* — parietale; *pa* — palatinum; *pt* — petrosum — переднеслуховая кость (prooticum); *pt*, *ptg* — pterygoideum; *q* — quadratum; *s* — височные отверстия; *sa* — supra-angulare; *sp* — angulare; *spa* — splenіale; *sq'* — squamosum (наружный элемент; *a* — внутренний, примыкающий к теменной кости, parietale, представляет собой tabulare); *V* — vomer; *z* — сочленение посредине ветвей нижней челюсти.

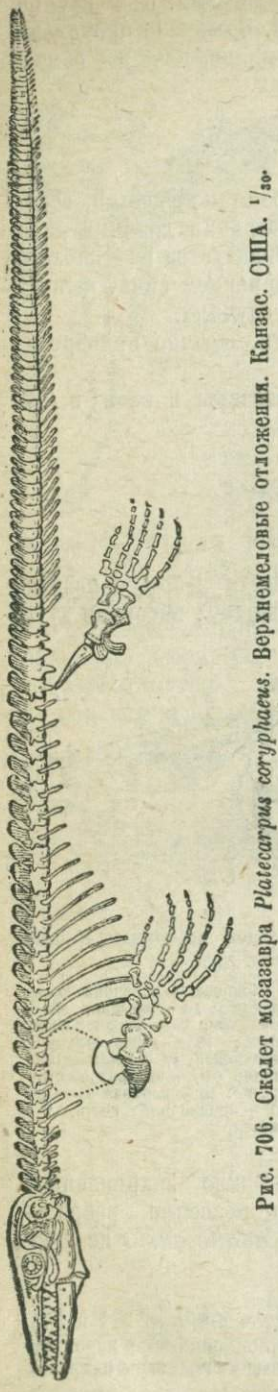


Рис. 706. Скелет мозазавра *Platecarpus coryphaeus*. Верхнемеловые отложения. Канзас. США. $^1/_{30}$.

Настоящие ящерицы скудно встречаются от триаса Капской колонии (*Paliguana*) до мела Южной и Средней Европы, а, главным образом, с нижнетретичных отложений доныне.

Дают начало двум значительным ветвям: своеобразно специализированным мозазаврам, которые быстро развились, широко распространились и вымерли в меловых морях, и утратившим конечности змеям, процветающим в современной фауне рядом с ящерицами. Интересно отметить тенденцию к змеевидному развитию и утрате конечностей в различной степени среди представителей современных ящериц.

### Подотряд II. Мозазавры. **Mosasauria. Ящеры с Мааса**

Большие морские пресмыкающиеся с двумя парами ластообразных конечностей (рис. 706). Череп типа черепа ящериц; отличается просверленною слуховым отверстием квадратною костью (см. рис. 708, *A*). Большие конические зубы сидят в альвеолях; кроме края челюстей, находятся на крыловидных костях. Обе ветви нижней челюсти соединены между собою подвижно посредством связок, кроме того по середине каждой ветви находится подвижное сочленение между передней и задней половинами ветви (рис. 708, *A*; см. также рис. 664), что давало возможность широко разевать пасть и заглатывать крупную добычу. Позвонки процёльные, почковидного или треугольного поперечного сечения (рис. 707), иногда с сочленением зигосфен-зигантрум, как у змей (рис. 709), или без него (*Mosasaurus* — род, встречающийся также и в меловых отложениях СССР). Крестца нет. Проксимальные части конечностей укорочены; существует гиперфалангия — увеличение числа члеников пальцев. Развит покров из чешуй. *Dollosarus*, родственный *Clidastes*, с сочленением зигосфен-зигантрум между позвонками, с дугообразно изогнутой dentale. Верхний мел Донецкого бассейна. В своем распространении, географически весьма широком — Сев. и Южн. Америка, вся Европа, Новая Зеландия, — мозазавры ограничены верхнемеловой эпохой.

### Подотряд III. Змеи. **Ophidia**

Без ног. Позвонки процёльные, со сложным сочленением (зигосфен-зигантрум) между верхними дугами (см. рис. 709). В черепе отсутствуют височные дуги (рис. 710).

Подобно ящерицам, достоверно известны лишь с третичных отложений.

### Отряд X. Ихтиозавры. *Ichthyosauria*

Также группа примитивных пресмыкающихся (рис. 706—716) с первичным нёбом, с двояковогнутыми позвонками, с одною парою височных отверстий. Зубы радиально складчаты, подобно тому как у лабиринтодонтов; помещаются или в слабо выраженных альвеолях, или последних нет, и зубы просто сидят в желобке вдоль краев челюстей, удерживаясь в нормальном положении лишь мясом. Ихтиозавры встречаются с триаса до меловых отложений включительно. У древнейших, триасовых форм ноги более приближаются к типу конечностей наземных четвероногих, представляя более удлиненные и разделенные промежутком кости пред-

плечья и голени, нормальную пятипалую конечность (см. рис. 712, *A*, *B*), число пальцев в которой бывает иногда даже менее пяти. У позднейших увеличено не только число члеников в пальцах, но и число самых пальцев (см. рис 713, *C*).[1] У древнейших форм задние конечности больше пе-

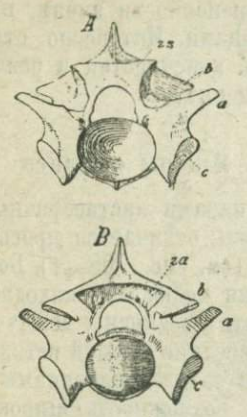



Рис. 709. Позвонок ныне живущей змеи. *A* — спереди, *B* — сзади.

*a*, *b* — зигапофизы, обыкновенные сочленовные отростки; *c* — площадки для причленения ребер; *za*, *zs* — зигантрум, зигосфен.

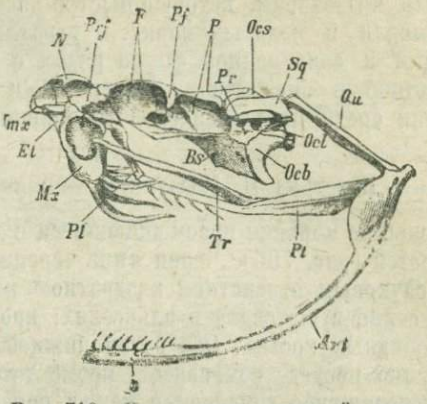



Рис. 710. Череп ныне живущей змеи *Crotalus horridus*.

*Art* — сочленовная кость нижней челюсти; *Bs* — основная клиновидная; *D* — зубная; *Et* — этмоидальная; *F* — лобная; *Imx* — межчелюсть; *Mx* — верхняя челюсть; *N* — носовая; *Ocb* — основная затылочная; *Ocl* — боковая затылочная; *P* — теменная; *Pf* — заднелобная; *Pl* — нёбная; *t* — передиеслуховая; *Prf* — предлобная; *Pt* — крыловидная; *Qu* — квадратная; *Sq* — чешуйчатая; *Tr* — поперечная.

редних, подобно тому как это вообще часто бывает у наземных четвероногих, например, у амфибий; у позднейших, обратно, передние ноги больше задних, так как при водном образе жизни вообще передние конечности играют более значительную роль, нежели задние. У позднейших в движении принимает участие сильно развитой вертикальный хвостовой плавник с отги-

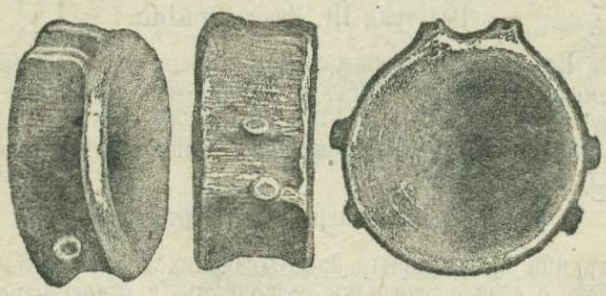


Рис. 711. Туловищный позвонок *Ichthyosaurus*. Лейас. Вюртемберг, Германия. $^2/_3$.

бающимся в нем вниз позвоночником. Таз древнейших ихтиозавров обычного типа таза древнейших четвероногих (рис. 714) с пластинчатыми ischium

[1] Таким образом — гиперфалангия вместе с гипердактилией.

и pubis; у позднейших форм таз (см. рис. 718), в соответствии с уменьшением задних конечностей, сильно редуцирован, состоит из тонких костей и, вероятно, не был связан с позвоночным столбом. Глазничные отверстия с окостенениями склеротики имеют относительно большие размеры, у позднейших форм, в приспособлении к пребыванию на большой глубине.

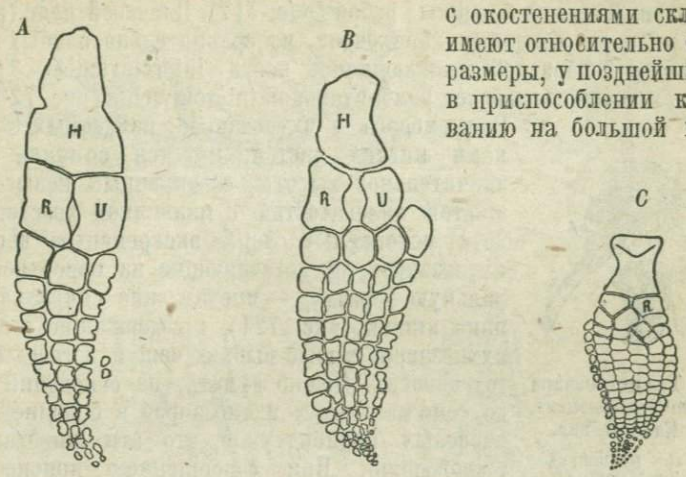



Рис. 712. Эволюция передней конечности ихтиозавра. *A* — передняя конечность *Mixosaurus cornelianus*. Триас. Ломбардия. Италия. *B* — передняя конечность *Merriamia zitteli*. Триас. Калифорния. *C* — передняя конечность *Ichthyosaurus conybeari*. Юра. Англия.

Череп удлиненный, особенно у позднейших форм, образуется приостренный rostrum, составленный главным образом удлиненными межчелюстными и носовыми костями (рис. 715); верхнечелюстные и лобные кости, напротив, укорочены. Наружные и внутренние носовые отверстия отнесены назад. На границе теменных и лобных костей находится отверстие теменного глаза. Позвонки двояковогнутые, не сросшиеся с верхними дугами. У позднейших форм, юрских и меловых, туловищные ребра двухголовчатые, а позвонки в соответствии с этим двухбугорчаты. Хвостовые по-

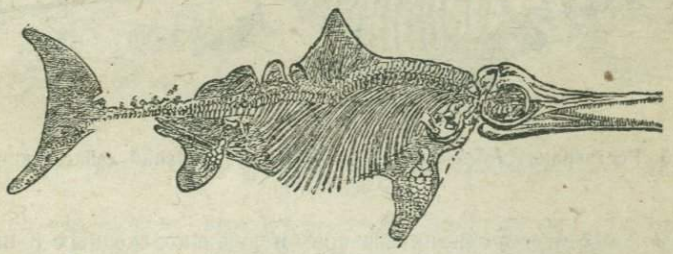


Рис. 713. Скелет *Ichthyosaurus quadriscissus* с отпечатком мягких частей плавников. Верхний лейас. Гольцмаден, Вюртемберг, Германия.

звонки однобугорчаты. У триасовых форм ребра одноголовчаты, с расширенной в направлении снизу вверх головкой, из которой впоследствии, путем уничтожения срединной части, получается двухраздельная головка,

лучше приспособленная для более сложных движений, нежели одноголовчатая. Такое изменение исходит от хвоста и находится в связи с большим значением последнего как органа движения при переходе к водному образу жизни. Имеются брюшные ребра (рис. 717). Плечевой пояс (рис. 719) состоит из пары солидных коракоидов, из сравнительно слабых лопаток и ключиц и Т-образной межключичной кости (interclavicula). Триасовые ихтиозавры отличаются более ромбоидальной interclavicula (рис. 720). В юре Вюртемберга у ихтиозавров, найденных с отпечатками мягких частей, имеется спинной плавник значительной высоты, соединенный невысокою кожистою килеватостью с плавником хвостовым. Находят ископаемые слепки экскрементов (копролиты) ихтиозавров, представляющие на поверхности спиральную бороздку — впечатление спирального клапана кишки (рис. 721), и содержащие следы пищи ихтиозавров в виде рыбьих чешуй и твердых частей головоногих. Можно думать, на основании находок до семи маленьких ихтиозавров в брюшной полости взрослых индивидуумов, что эти животные были живородящи. При совершенном приспособлении исключительно к водному образу жизни, живорождение могло развиться за невозможностью выхода на сушу для откладывания яиц. Триасовые ихтиозавры известны из Калифорнии, Средней Европы и с острова Шпицбергена. Позднейшие представители встречаются почти во всех частях света, причем некоторые верхнеюрские и меловые отличаются совершенною беззубостью. Можно думать о происхождении ихтиозавров непосредственно от лабиринтодонтов, на основании характера зубов, позвонков, interclavicula, на основании



Рис. 714. Таз ихтиозавра *Toretocnemus californicus*. Триас. Калифорния.

*il* — ilium; *si* — ischium; *of* — foramen obturatorium; *pb* — pubis.

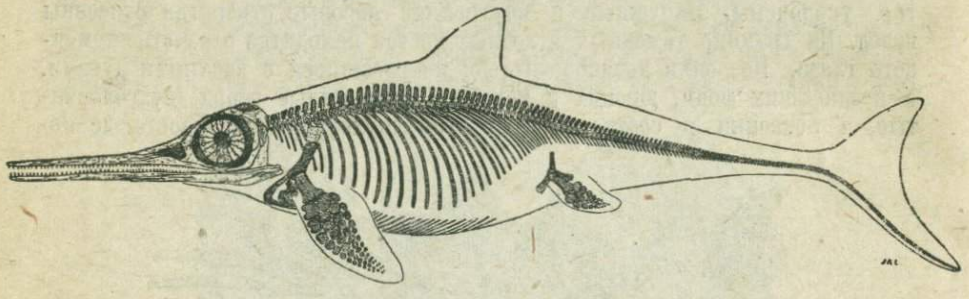


Рис. 715. Реставрация *Ichthyosaurus quadriscissus*. Верхний лейас. Вюртемберг. Германия.

находок в последнее время ихтиозавров и довольно сходных с ними морских лабиринтодонтов в триасе Шпицбергена.

## Геологическое распространение рептилий

Древнейшими пресмыкающимися из *Anapsida* являются *Cotylosauria*, встречающиеся с карбона до триаса. С триаса же начинаются и *Chelonia*.

Группа *Synapsida* появляется в верхнем карбоне в виде примитивных

*Theromorpha*, которые вымирают в конце триаса. *Sauropterygia* распространены с триаса до мела включительно.

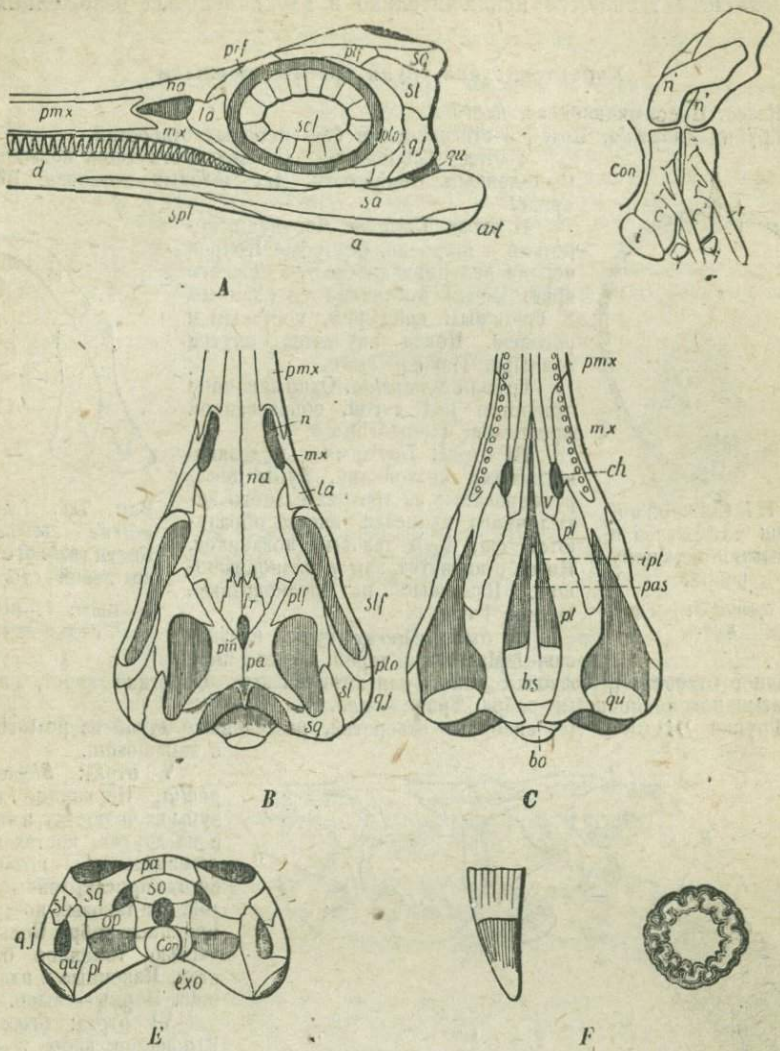



**Рис. 716.** *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *F* — *Ichthyosaurus longifrons*. Верхний лейас. Нормандия. Франция.

*a* — angulare; *art* — articulare; *bo* — basioccipitale; *bs* — basisphenoideum; *pas* — остаток парасфенонда; *d* — dentale; *ex. o* — exoccipitale; *i* — *intercentra*; *ipt* — *межкрыловидное отверстие*; *j* — *jugale*; *la* — lacrymale; *mx* — maxilla; *na* — nasale; *n* — наружные носовые отверстия; *n'* — нервные дуги; *con* — затылочный мыщелок; *op* — opisthoticum; *pa* — parietale; *pin* — теменное отверстие; *pl* — palatinum; *pmx* — praemaxilla; *prf* — praefrontale; *pt* — pterygoideum; *ch* — хоаны; *ptf* — postfrontale; *qj* — quadratojugale; *qu* — quadratum; *r* — ребро; *sa* — supraangulare; *so* — supraoccipitale; *st* — squamosum; *sq* — suprasquamosum (supratemporale); *v* — vomer.

В группе *Diapsida* *Rhynchocephalia* и *Crocodilia* в широком смысле этого последнего отряда известны с триаса и доныне; *Dinosauria* и *Pterosauria*, появляясь в триасе, вымирают в конце мелового периода.

Группа *Anapsida* начинается в нижней перми (*Aracoscelis*) и в виде ящериц (*Lacertilia*) и змей (*Ophidia*) продолжается доныне (*Squamata*); *Mosasauria* встречаются исключительно в верхнемеловых отложениях.

### Характеристика групп пресмыкающихся

Класс. Пресмыкающиеся, *Reptilia*.

Группа *Anapsida*. Подобно стегоцефалам без височных отверстий.

I отряд: *Cotylosauria*. С двояковогнутыми позвонками. С теменным отверстием. Два тазовых позвонка. Пермь. Триас.

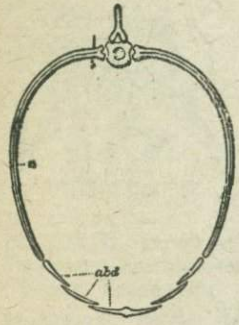



Рис. 717. Спинной позвонок ихтиозавра и примыкающие к нему ребра.

*abd* — брюшные; *r* — спинные.

II отряд: *Chelonia*. Черепахи, короткие и широкие, беззубые. Покров черепа редуцирован сзади с нижнего края. Почти постоянно со спинным и брюшным панцырем, костяным и роговым. Пояса находятся внутри панцыря. Триас — ныне.

Группа *Synapsida*. Одно височное отверстие под дугой, образованной squamosum и postorbitale.

III отряд: *Therapsida*. С двояковогнутыми позвонками. Зубы дифференцированы; из трехраздельного затылочного мыщелка иногда образуются два; 4—5 тазовых позвонков. Пояса становятся, как у млекопитающих. Наземные и пресноводные. Пермь. Триас.

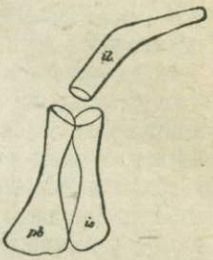



Рис. 718. *Ichthyosaurus communis*. Кости тазового пояса левой стороны.

*il* — ilium; *is* — ischium; *pb* — pubis.

IV отряд: *Sauropterygia*, плезиозавры. Маленький череп, длинная шея. Теменное отверстие. Позвонки платы- или амфицёльные. Короткий хвост, сильно развитые пояса. Брюшные ребра. Триас — мел.

Группа *Diapsida*. Два височные отверстия, разделенные дугой из postorbitale и squamosum.

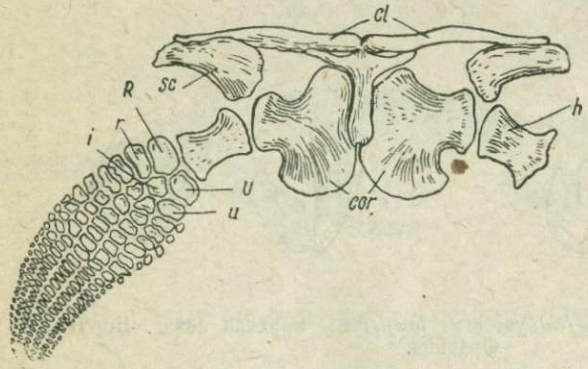



Рис. 719. Плечевой пояс и передняя конечность *Ichthyosaurus communis*.

*cl* — ключица; *cor* — кораконды с межключичной костью; *sc* — лопатка; *h* — плечевая кость; *R* — лучевая; *U* — локтевая; *r*, *i*, *u* — запястные косточки.

V отряд: *Rhynchocephalia*. Первичное нёбо, зубы на челюстях, а иногда и на других костях нёба. Амфицёльные позвонки, иногда просверленные хордой. Два тазовых позвонка. Брюшные ребра. Большею частью теменное отверстие. Наземные и плавающие. Пермь — ныне.

VI отряд: *Crocodilia*. Вторичное нёбо у позднейших крокодилов. Процёльные, платицёльные или амфицёльные позвонки. Брюшные ребра. Обыкновенно также панцырь из щитков, кожных костей. Триас — ныне.

VII отряд: *Dinosauria*. Наземные, достигающие гигантских размеров. Небольшой череп, без теменного отверстия. Шея и хвост длинные; от трех до десяти крестцовых позвонков. В плечевом поясе только большие лопатки и кораконд. В тазу большая подвздошная кость, вытянутые седалищная и лобковая. Триас — мел.

VIII отряд: *Pterosauria*. Шейные и туловищные позвонки процельные. Брюшные ребра. Большая грудная кость. Пятый палец передних конечностей удлинен и между ним и туловищем помещается летательная перепонка. Череп вытянут и клювообразен как у птиц. Триас — мел.

Группа *Parapsida*. Височное отверстие располагается над перемычкой из squamosum и postorbitale.

IX отряд: *Squamata*. Подотряд I: *Lacertilia*, ящерицы. С первичным или зачаточным вторичным нёбом, с позвонками большею частью процельными, редко амфицельными; височная дуга, ограничивающая верхнее височное отверстие снизу, часто отсутствует. Часто имеется отверстие теменного глаза. Триас — ныне.

Подотряд II: *Mosasauria*. Квадратная кость просверлена слуховым отверстием. Нижняя челюсть состоит из четырех подвижно между собою сочлененных частей. Позвонки процельные. В связи с морским образом жизни нет крестца и существует гиперфалангия. Верхний мел.

Подотряд III: *Ophidia*. Без ног. Позвонки процельные с сочленением зигосфен-зигантрум. В черепе отсутствуют височные дуги. Третичные отложения — ныне.



Рис. 720. Эволюция межключичной кости ихтиозавров. *a* — *Mixosaurus atavus*; *b* — *Mixosaurus cornalianus*; *c* — *Ichthyosaurus quadriscissus*.



Рис. 721. Копролит ихтиозавра.

X отряд: *Ichthyosauria*. С заостренным рылом и короткой шеей. С первичным нёбом, с двояковогнутыми позвонками. Зубы радиально складчатые. С ластами, с гиперфалангией и гипердактилией конечностей. Брюшные ребра. Имеется спинной плавник и хвостовой плавник с продолжающимся в нижнюю лопасть позвоночником. Таз редуцирован. Триас — мел.

# Класс III. Птицы. Aves

Кроме оперения характерными особенностями птиц являются передние конечности, приспособленные исключительно для полета (крылья), и задние конечности, на долю которых выпадает нести тело на твердой почве (ноги).

Класс птиц сравнительно со всеми другими отличается однородностью их организации, соответствующей однородности отдельных отрядов других классов позвоночных. Это объясняется односторонним приспособлением всех птиц в одном направлении к совершенно определенному образу жизни. По своей организации даже современные птицы (и еще более ископаемые) весьма близки к пресмыкающимся, так что были объединяемы вместе с последними в группу *Sauropsida*, и, нет сомнения, в отношении происхождения птицы связаны с пресмыкающимися. При этом переходе от пресмыкающихся к птицам главным шагом было развитие покрова, перьев, который имеет назначение двоякого рода: создание органа летания и защиту от потерь животной теплоты, особенно значительных у животных, перемещающихся летанием в воздухе. В связи с последним находится и теплокровность птиц с их высокой и мало колеблющейся тем-

пературой тела. Как было указано в общем обзоре позвоночных, перья являются образованиями ороговевшего эпидермиса, подобно чешуям рептилий. Затем, скелет передних конечностей путем недоразвития снабженной когтями кисти превратился в скелет крыла (рис. 722), непригодного для иного рода движения, кроме полета. В связи с этим произошло значительное усиление мускулов, действующих при полете, прикрепляющихся к брюшной части плечевого пояса (грудные мускулы), и увеличение поверхности их прикрепления, именно грудной кости и ее срединного продольного гребня. Наконец тем, что передние конечности птиц преобразованы в крылья и устранены от поддерживания тела, когда птица не летает, создается целый ряд изменений организации. Вследствие того, что задние конечности одни выдерживают тяжесть тела при движении по земле, произошло образование крестца из значительного числа позвонков; кроме двух первичнокрестцовых позвонков рептилий, особенно отчетливо выделяющихся у птиц в зародышевом состоянии, в состав крестца в следующих стадиях индивидуального развития входит значительное число поясничных и хвостовых позвонков, причем все позвонки длинного крестца срастаются между собою и с вытянутою спереди назад подвздошною костью. Таким образом задние конечности получают весьма солидную опору в тазе.

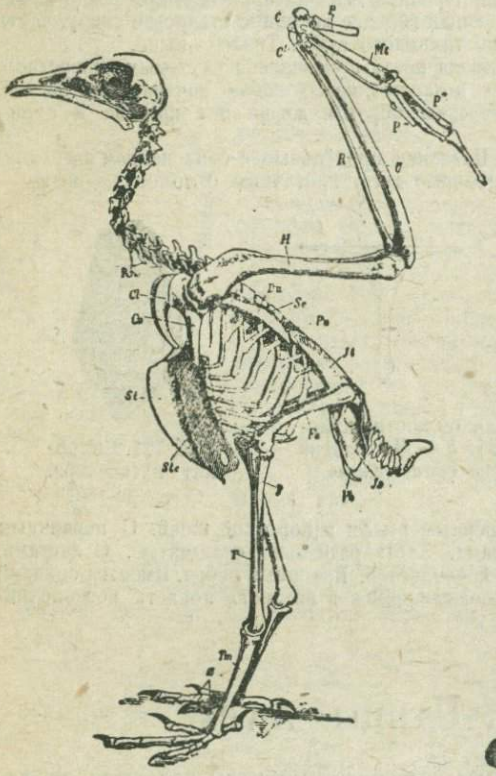


Рис. 722. Скелет ныне живущей птицы.

*cc'* — запястье; *Cl* — ключица; *Co*—коракоид; *Du*—книзние отростки грудных позвонков; *F* — малая берцовая кость; *Fe* — бедро; *H* — плечевая кость; *Il* — подвздошная кость; *Is* — седалищная кость; *Mc* — пястье; *p'*, *p''*, *p'''* — фаланги трех пальцев; *Pb* — лобковая кость; *Pu* — крючковатые отростки; *R* — лучевая кость; *Rh* — шейные ребра; *Sc* — лопатка; *St*—грудная кость; *Stc* — грудинный отдел ребер; *T* — большая берцовая кость; *Tm* — цевка (tarsometatarsus); *U* — локтевая кость; *Z* — пальцы.

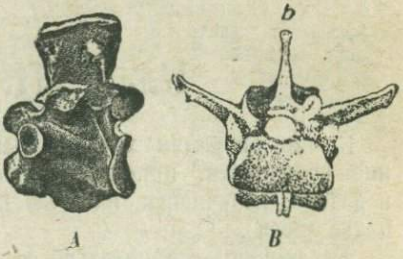


Рис. 723. Грудной позвонок *Hesperornis regalis*. Верхнемеловые отложения. Канзас. США. *A* — вид сбоку; *B* — спереди. Нат. вел.

Происходит образование клюва. Древнейшие, мезозойские птицы еще имели зубы, но так как принятие пищи, за исключением схватывания добычи на-лету, происходило только склевыванием, толчками, с почвы, то зубы потеряли значение и исчезли, тогда как твердые челюсти с их

роговым покровом, вообще возникающим у различных позвоночных при отсутствии зубов, развились в птичий клюв. Клюв заменяет хватательные руки, и для увеличения его подвижности шея очень подвижна, сочленение позвонков вместо первоначально амфицёльного делается опистоцёльным, притом с особенной, седлообразной формой весьма подвижных сочленовных поверхностей (рис. 723). Число шейных позвонков увеличивается.

В связи с часто существующим зерноядением развился соответствующий ему, служащий для подготовки к пищеварению, зоб; в связи с усовершенствованием полета — система воздухоносных полостей, проникающих многие кости конечностей, затылочную область черепа и пр.

Скелет является легким, но, вследствие срастания многих костей, и весьма прочным; у взрослой птицы срастаются, с исчезновением границ, кости черепной коробки, тазовые позвонки, хвостовые позвонки, тела грудных между собой; срастаются с телами позвонков шейные ребра, срастаются ребра при посредстве окостенелых здесь крючковатых

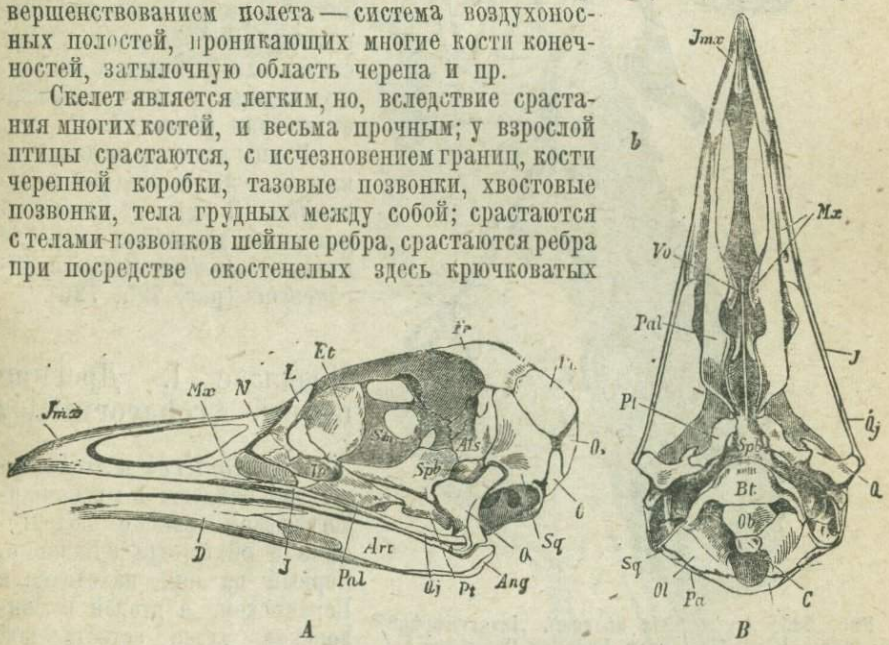



Рис. 721. Череп ныне живущей птицы. *a* — сбоку, *b* — снизу.

*Al* — алисфеноид; *Ang* — угловая кость; *Art* — сочленовная; *Bt* — basitemporale (остаток парасфеноида); *C* — мыщелок; *D* — зубная кость; *Et* — этмоидальная; *Fr* — лобная; *J* — скуловая; *Jmx* — межчелюстная; *L* — слезная; *Mx* — верхнечелюстная; *N* — носовая; *Ob* — основная затылочная кость; *Ol* — боковая затылочная кость; *Os* — верхнезатылочная; *Pa* — теменная; *Pal* — нёбная; *Pt* — крыловидная; *Q* — квадратная; *Qj* — квадратно-скуловая; *Sm* — межглазничная перегородка; *Spb* — основная клиновидная; *Sq* — чешуйчатая; *Vo* — сошник.

отростков, срастаются в дужку ключицы; в особенно высокой степени срастание происходит в костях конечностей. Срастается редуцированная малая берцовая кость с большою берцовою, предплюсна срастается частью с голенью, частью с плюсневыми костями, в цевку.

Таким образом в строении скелета птиц в высокой степени наблюдается закон соотношения, корреляции признаков.

Череп птиц является весьма близким к черепу рептилий, нёбо остается первичным (рис. 724); сочленение черепа с позвоночником совершается при посредстве одного затылочного мыщелка; имеется подвижная, подобно тому как например, у ящериц, квадратная кость.

Имеются коракоиды, кольцо окостенений склеротики.

Крыло птиц содержит в своем дистальном отделе части трех пальцев




Рис. 725. *Archaeornis simensii.* Литографский сланец. Юра. Эйхштедт. Бавария. Германия. $^2/_7$.

*c* — запястье; *cl* — ключица; *co* — коракоид; *h* — плечевая кость; *r* — лучевая; *u* — локтевая; *I—III* — пальцы.

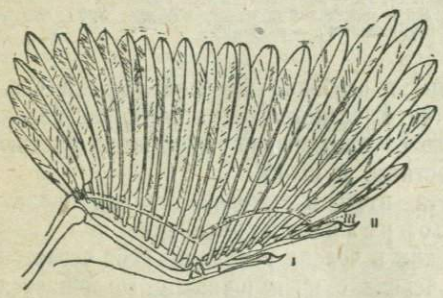



Рис. 726. Реставрация крыла *Archaeornis*. Маховые перья прикрепляются лишь к среднему из трех пальцев, который по преимуществу и сохраняется у позднейших птиц.

с наиболее полно развитым и длинным срединным; последний, вместе с проксимально следующими отделами конечности, служит для прикрепления ряда маховых перьев (см. рис. 726), образуя край крыла.

Птицы вероятно происходят от примитивных динозавров группы *Theropoda*. Существует однако и другое мнение, что птицы могли произойти от ящериц (*Lacertilia*).

Птицы делятся на два подкласса — *Archaeornithes* и *Neornithes*. К первому относятся два рода: древнейшие юрские птицы — *Archaeopteryx* и *Archaeornis* (рис. 725, 726).

## Подкласс I. Древние птицы. **Archaeornithes**

*Archaeopteryx* и *Archaeornis* оба найдены в юрском литографском сланце Золенгофена и Эйхштедта в Баварии. Первый из них находится в Берлинском, а второй в Лондонском музее естественной истории.

*Archaeopteryx* отличается от *Archaeornis* коракоидом, сходным с коракоидом *Ratitae*, посредине более узким, чем вверху и внизу; III metacarpale расширенная сверху и снизу, а не цилиндрическая, как у *Archaeornis*. Лобковые кости с симфизом. В отношении происхождения *Archaeopteryx* является древнейшей формой, чем *Archaeornis*.

Череп *Archaeornis* имеет такую форму, как у типичных птиц; мозговая коробка сравнительно велика, составляющие ее кости слиты между собою, и квадратная кость повидимому свободна. Имеется кольцо око-

стенений склеротики, а также конические зубы, равномерно расположенные в ряд и повидимому сидящие в альвеолях. Тела позвонков, насколько известно, амфицёльны или, может быть, платицёльны, т. е. с плоскими сочленовными поверхностями. Ребра очень тонкие, шейные ребра свободны, грудные без крючковатых отростков.

Грудная кость неизвестна, может быть, вследствие предполагаемого некоторыми слабого развития и потому большой возможности затеряться.



Рис. 727. *Hesperornis regalis*. Верхнемеловые отложения. Канзас. США. 1/8.

U-образная дужка подобна имеющейся у современных птиц. Коракоид сходен с коракоидом *Carinatae*.

Крылья относительно малы и представляют три пальца, каждый оканчивается когтем [1]. В тазе лобковые кости без симфиза, ilium значительно

[1] У довольно многих ныне живущих птиц, притом из числа более примитивных, в крыльях имеются, как рудимент, свободные пальцы с когтями, иногда даже служащие при лазании по деревьям.

вытянута спереди назад; сочленовная впадина для бедра просверлена; швы между костями таза не сглажены. Задние конечности такого же характера, как у ныне живущих птиц, с четырьмя пальцами, снабженными когтями; кости предплюсны слиты между собою. Имелись тонкие брюшные ребра. В хвосте перья располагались парами, по бокам каждого из многочисленных (20) хвостовых позвонков, не слитых в хвостовую косточку современных птиц. Эта птица была величиною с грача. Кости *Archaeornis* были повидимому не пневматичны, и летательная способность невелика.

## Подкласс II. Новые птицы. **Neornithes**

С малочисленными, менее десяти, срастающимися позвонками хвоста и хвостовыми перьями, расположенными веерообразно.



Рис. 728. *Ichthyornis victor*. Верхнемеловые отложения. Канзас. США. 1/4.

Тип этого подкласса выражен во всех остальных птицах, в особенности живущих ныне. Подкласс подразделяется на две группы: *Ratitae*, с грудной костью без киля и недоразвитыми крыльями, и *Carinatae*, с килеватою грудною костью, с хорошо развитыми крыльями. *Ratitae*, без сомнения, происходят от *Carinatae*, но, вероятно, от более низко стоящих, чем современные *Carinatae*.

Древнейший представитель *Ratitae* известен из верхнемеловых отложений штата Канзас в Сев. Америке. Именно, это род *Hesperornis* (рис. 727). Он отличается от всех кенозойских птиц присутствием зубов в челюстях. Имея недоразвитые крылья и отсутствие киля на грудине, *Hesperornis* в подробностях строения скелета не столько примыкает к ныне живущим *Ratitae*, животным наземным, подобно страусу, бегающим, сколько к некоторым из ныне живущих *Carinatae*, именно гагарам. *Hesperornis* (hesperos — вечер) имел на ногах все четыре пальца обращенными вперед и соединенными перепонкою и был птицею водною, ныряющею, подобно пингвинам. Таким образом уже в верхнемеловых отложениях встречаются птицы, приспособленные к специализированному образу жизни, и, следовательно, в эту эпоху должно было существовать разнообразие среди птиц, между тем найдены лишь единичные роды. Из них, например, *Ichthyornis* (рис. 728), также из верхнемеловых отложений Канзаса, с двояковогнутыми позвонками и с зубами, каковыми особенностями он и отличается существенно от современных *Carinata*.

### Геологическое распространение птиц

Древнейшими являются юрские птицы *Archaeornis* и *Archaeopteryx*. Большое зияние, которое существует между ними и верхнемеловым *Hesperornis*, еще не заполнено и доныне палеонтологическими находками.

Другой представитель зубастых верхнемеловых птиц *Ichthyornis*, по новейшим данным, повидимому уже близок к современным птицам из *Carinatae*, представители которых, как то: утки, курицы и болотные птицы, найдены в верхнем мелу Америки и были, быть может, частично зубастыми. Большинство порядков ныне живущих птиц встречается в третичных отложениях.

В верхнем эоцене известны роды современных птиц, настолько умножающиеся в миоцене, что в нем встречаются уже представители почти каждого из ныне существующих отрядов.

## Класс IV. Млекопитающие. Mammalia

Млекопитающие являются животными с телом, обыкновенно покрытым волосами, и вскармливающими своих детенышей молоком.

Замечательное явление в этом классе представляет крайнее разнообразие приспособлений к различному образу жизни и в связи с этим соответствующее разнообразие в развитии органов, при посредстве которых животное ближайшим образом становится в соотношение с окружающей средой, именно органов движения и принятия пищи, т. е. конечностей и зубной системы.

Как было выяснено в общем обзоре позвоночных, волосы образуются, подобно чешуям и перьям, роговым слоем эпидермиса. У млекопитающих сравнительно редко встречаются роговые чешуи и щитки кожных костей (ящеры, броненосцы). Роговое вещество образует рога на лбу жвачных животных, собственно лишь роговую оболочку костяных выростов, выходящих из лобных костей. Наконец рога оленей не имеют ничего общего с кожей, представляя большею частью костяные выросты черепа, лишь сначала покрытые кожей, затем стирающейся. Эти рога ежегодно сбрасываются с пеньков, а затем снова вырастают на последних, благодаря деятельности сосудов кожи. Весьма распространенными, сосредоточивающимися лишь на концах пальцев, ороговениями являются когти, ногти и копыта.

Кожа млекопитающих отличается от кожи других позвоночных изобилием различных желез; наиболее замечательны из них млечные, у высших млекопитающих приуроченные к сосцам, тогда как у низших сосцы не обособляются на гладкой поверхности живота.

Развитие черепа млекопитающих находится совершенно под влиянием сильно разрастающегося головного мозга. В связи с последним межглазничная перегородка, развитая у других классов позвоночных между областями носовой и клиновидных костей, чрезвычайно укорачивается, а иногда и совершенно не развивается, тогда как глазницы отходят от срединной линии и сдвигаются на бока черепа. Обонятельная кость (ethmoideum), называемая у млекопитающих решетчатою (в связи с сильною продырявленностью обонятельными нервами), образует стенку между передней частью мозговой полости и заднею носовой. Мозговая полость получает развитие, преобладающее над лицевою частью. Скуловая дуга назади отходит от squamosum, и в месте отхода ее на последней находится сочленение для нижней челюсти. Таким образом quadratum у млеко-

питающих не принимает участия в сочленении черепа с нижней челюстью. Quadratum, подобно articulare в нижней челюсти, превращается в одну из слуховых косточек, перемещаясь в полость среднего уха, причем (рис. 729) quadratum = наковальне (incus), а articulare=молоточку (malleus). Наковальня причленяется к стремени (stapes), представляющему собой, подобно columella предшествующих классов, видоизменение верхней части гиоидной дуги и несущему отверстие для артерии.

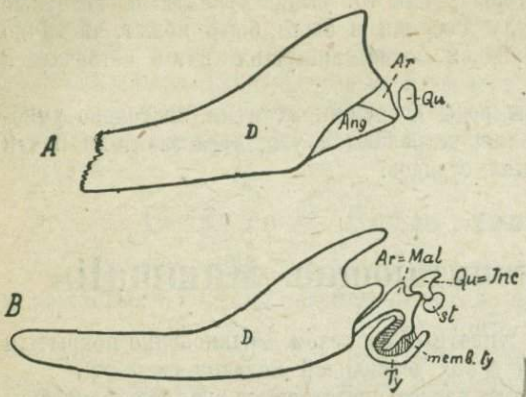



Рис. 729. Схема строения нижней челюсти: *A* — у *Theromorpha (Cynognathus)*, приближающихся к млекопитающим; *B* — у зародыша млекопитающего *(Tatusia)*.

*Ang* — angulare; *Ar* — articulare; *D* — dentale; *Inc* — incus; *Mal* — malleus; *memb. ty* — барабанная перепонка; *Qu* — quadratum; *St* — stapes; *Ty* — tympanicum.

Нижняя челюсть млекопитающих состоит только из одной зубной кости. Эти изменения, как изложено выше, намечаются у некоторых рептилий из группы *Theromorpha* [1].

Череп сочленяется с позвоночным столбом посредством двух мыщелков, принадлежащих главным образом затылочным костям, но отчасти и основной затылочной (рис. 730).

В черепе млекопитающих многие кости являются сложными, слившимися из костей, существующих отдельно у низших классов позвоночных.

---

[1] У некоторых *Theromorpha*, наиболее напоминающих млекопитающих и по дифференцировке и даже смене зубов, наблюдается рост зубной кости навстречу чешуйчатой и редукция костей сочленовного отдела нижней челюсти, которые явно теряют свою функцию и не могут служить для прикрепления мощной жевательной мускулатуры. В то же время рост венечного отростка и соответственное усиление чешуйчатой кости, подавляющей квадратную до ничтожного остатка, характерен для всей группы *Theromorpha*. Наконец, недавно обнаружено (у *Diademodon*) параллельное существование двух сочленений нижней челюсти с черепом: наружное, вновь образованное чешуйчатой костью с зубной позади венечного отростка, а совнутри, рядом с ним, прежнее — квадратной с сочленовной. С другой стороны, эмбриология указывает на гомологию слуховых и прилежащих к ним косточек зародыша млекопитающих со многими элементами заднего отдела нижней челюсти, из которых особенно интересно отметить гомологию барабанной (tympanicum) кожной кости с угловой (angulare).

В подтверждение того же взгляда о перемене функции говорит сравнительная анатомия мускулов и нервов: 1) отсутствие у млекопитающих мускулатуры, имевшей назначение оттягивать назад нижнюю челюсть и получавшей начало на шее или затылке, и прикрепление в заднем отделе нижней челюсти (musc. depressor mandibulae), 2) образование мускула, напрягающего барабанную перепонку, начинающегося на молоточке и снабженного нервом от ветви тройничного нерва, заведующей жевательной мускулатурой (musc. tensor tympani). Кроме того, у многих *Theromorpha* имеется характерное для млекопитающих отверстие для артерии в stapes (стремя), и происходит ослабление и легкий переход на службу слуховому аппарату костей нижней челюсти вокруг прежнего сочленения quadrato-articulare рептилий, а общий вид черепа, с мощной височной дугой и соответствующим высоким венечным отростком нижней челюсти, говорит о сильно развитой мускулатуре жевательного аппарата с перекреплением мышц на новые места.

Так, затылочная часть черепа лишь у молодых особей, у зародыша, состоит из отдельных костей. У взрослых животных она представляет одну затылочную кость, возникшую от слияния боковых, верхней и основной затылочной. Сбоку череп ограничен тоже сложною височною костью (*temporale*); она представляет: чешуйчатую часть (*squamosum*), каменистую (petrosum) и барабанную (tympanicum). Чешуйчатая кость, в отличие от низших классов позвоночных, принимает участие в образовании стенки черепа, очевидно, в связи с развитием головного мозга и расширением

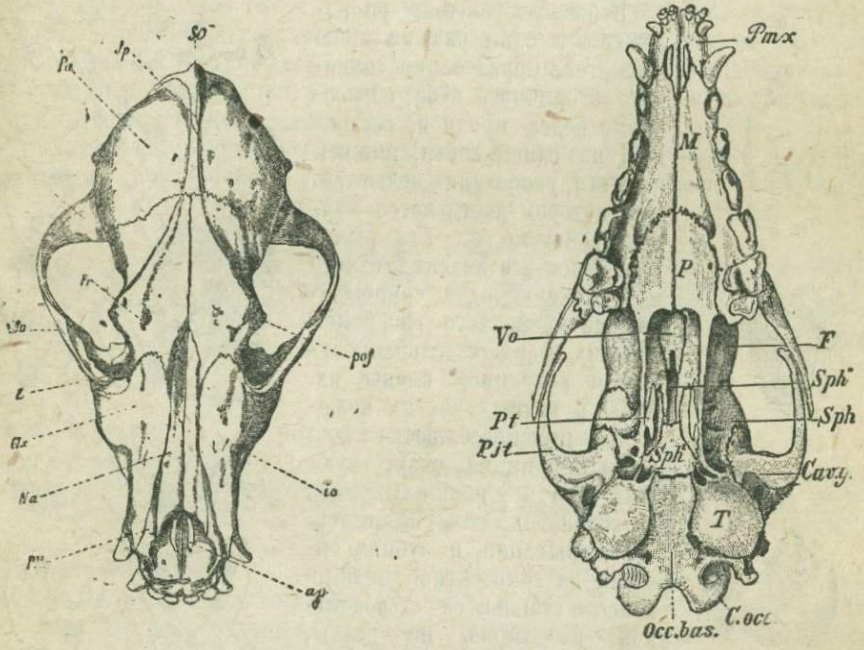



Рис. 730. Череп собаки (*Canis familiaris*) сверху и снизу.

*ap* — вёбные отверстия; *Cav. gl* — сочленовная для нижней челюсти впадина; *C. oc* — затылочные мыщелки; *F, Fr* — frontale; *Jp* — interparietale; *ju* — jugale; *L* — lacrymale; *M, Mx* — maxillare; *Na* — nasale; *Occ. bas* — basioccipitale; *P* — palatinum; *Pa* — parietale; *Pit* — скуловой отросток височной кости; *Pmx—PMx* — praemaxillare; *Pt* — pterygoideum; *SO* — supraoccipitale; *Sph* — alisphenoideum; *Sph'* — basisphenoideum; *Sph''* — praesphenoideum; *Sq* — squamosum; *T* — tympanicum; *Vo* — vomer.

*черепной полости*. Каменистая кость (petrosum) млекопитающих происходит за счет сливающихся друг с другом pro-, epi- и opisthoticum и заключает в своей толще слуховой лабиринт. Она принимает значительное участие в образовании черепной коробки, а именно ее дна, отчасти прикрываясь снаружи другими костями, например, кожной барабанной костью — tympanicum. В простейшем случае, у млекопитающих низших порядков, tympanicum является в виде *неполного кольца*, на *котором* натянута барабанная перепонка. Иногда это кольцо, разрастаясь, образует при основании черепа особый пузырь (bulla tympanica), играющий роль резонатора. Некоторые авторы считают tympanicum гомологом angulare низших четвероногих.

Скуловая дуга образована соединением скуловой кости (jugale) со скуловым отростком squamosum. В основании черепа иногда срастаются все находящиеся здесь клиновидные кости (basi- и praesphenoideum, ali- и orbitopshenoidea) и примыкающие к ним небольшие крыловидные (pterygoidea).

Существует хорошо развитое вторичное нёбо. Ни praefrontalia, ни postfrontalia у млекопитающих не развиваются.

Зубы текодонтны расположены в один ряд на краю челюстей. Образование солидного вторичного нёба, образование более прочной, состоящей из одной кости, нижней челюсти, укорочение челюстей, при котором достигается лучшее действие их как рычагов, — все это явления одного и того же порядка, сопровождаемые кроме того развитием высших форм отдельных зубов и редукцией смены их. Зубы в разных частях челюстей приспособляются для разных функций, отсутствующих иногда у низших классов четвероногих, как, например, пережевывание, и зубная система из гомодонтной низших классов становится гетеродонтной, разделяясь на резцы, клыки и коренные зубы. Нормально у млекопитающих два поколения зубов: молочное и окончательное. Из них первое является исторически более древним. Однако у некоторых низших млекопитающих существуют зачатки зубов еще одного поколения, а иногда и двух. Некоторые млекопитающие совершенно не имеют смены поколений зубов. Вторично зубная система может стать упрощенной, гомодонтной, как у китообразных, или зубы могут совершенно исчезнуть.

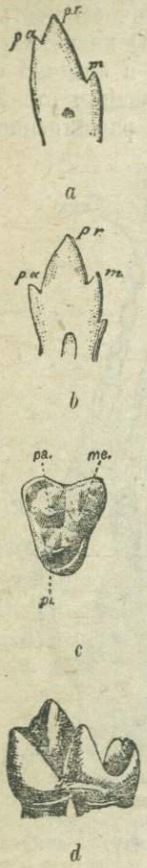



Рис. 731. Развитие основной формы зубов млекопитающих.

*a* — триконодонтный (начальная стадия) *Dromatherium*, триас; *b* — *Microconodon*, триас; *c* — тритуберкулярный, *Triisodon* из *Creodonta*, эоцен; *d* — бугорчато-режущий зуб *Viverra* (ныне живущей); *a*, *b*, *d* — сбоку; *c* — сверху.

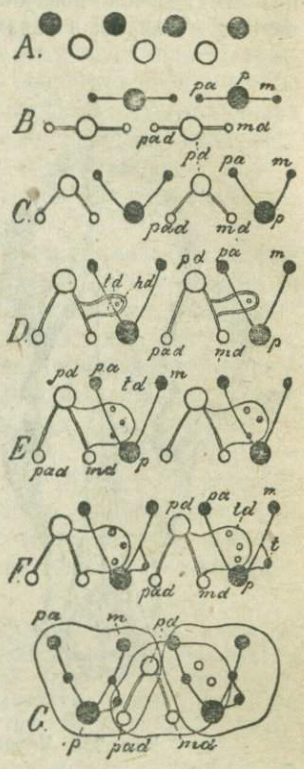



Рис. 732. Схема развития и расположения верхних и нижних зубов у различных млекопитающих. Зубы верхней челюсти показаны жирным.

*A* — гаплодонтные зубы; *B* — триконодонтные; *C* — тритуберкулярные; *D* — наверху тритуберкулярные, внизу бугорчато-режущие; *E* — то же, с увеличением числа бугорков на пятке; *F* — то же, с придаточным бугорком наверху; *G* — зубы шестибугорчатые внизу и наверху.

Первичною формою зуба млекопитающих является коническая, как у рептилий. Первое осложнение, которое испытывает зуб гладкой формы (гаплодонтный), состоит в приобретении дополнительных зубцов, одного

с передней стороны первоначального конуса, другого с задней; в то же время корень зуба получает продольную борозду, вследствие наклонности раздвоиться. При более сильном развитии дополнительных зубцов получается триконодонтный зуб (рис. 731 *a*, *b*, 732*B*). Триконодонтное состояние зубов удерживается до верхней юры. Со времени последней появляется третья ступень в развитии зуба. Предполагается, что дополнительные зубцы сдвигаются в верхней челюсти наружу, в нижней — внутрь. Получающаяся таким образом тритуберкулярная форма зуба (см. рис. 731,*c*, 732, *C*) является господствующей до эпохи верхнего эоцена и исходной для развития зубов современных млекопитающих. Трехзубчатые жевательные поверхности, чередующиеся в той и другой челюстях, приспособлены для разрезывания мелкой добычи вроде насекомых. Такое чередование зубов в челюстях сохраняется у ныне живущих хищных и, несколько стушевываясь, сохраняется у жвачных.

Тритуберкулярный зуб испытывает дальнейшее усложнение вследствие развития придаточного уступа сзади (пятка); таким образом получается

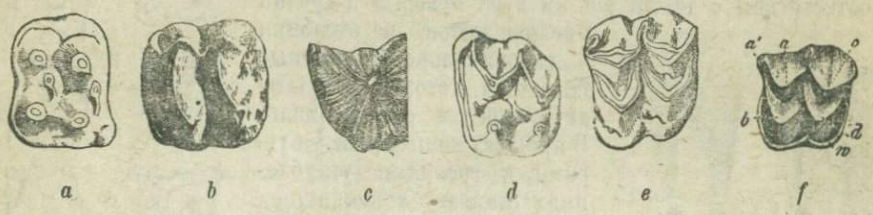



Рис. 733. Зубы млекопитающих.

*a* — бунодонтный зуб *Hyracotherium*; *b* — лофодонтный зуб *Dinotherium*; *c* — отдельный бугорок с наклонностью стать полулунным, *Hyopotamus*; *d* — буно-селенодонтный зуб *Palaeosyops*; *e* — селенодонтный *Protoceras*, с несколько стертыми гребнями; *f* — селенодонтный *Prodremotherium* с нестертыми гребнями.

бугорчато-режущий зуб, особенно типично выраженный в так называемом плотоядном зубе хищных (см. рис. 731, *d*, 732, *D*). Пятка увеличивается и получает три добавочных бугорка. Получающийся таким образом шестибугорчатый зуб представляет форму зуба, основную для коренных зубов копытных, хищных и приматов. Из него развиваются несколько типов. При приспособлении жевательной поверхности к перемалыванию растительной пищи поверхность пятки приходит на один уровень с поверхностью остальной (первоначальной) части зуба, и вся поверхность становится четырехбугорчатой вследствие редукции остальных бугорков. Самые бугорки становятся менее заостренными. Такие бунодонтные зубы (рис. 733, *a*) существуют еще и в настоящее время, например, у свиньи. Если бугорки вытягиваются в направлении поперек челюсти до взаимного прикосновения в поперечных рядах, то возникают два поперечных гребня, бунодонтный зуб — основная форма для зубов всеядных животных — превращается в лофодонтный (см. рис. 733, *b*). Большею частью при этом оба наружные бугорка также соединяются между собою продольным гребнем, так называемой наружной стенкой.

С другой стороны бугорки бунодонтного зуба могут принять V-образную форму вследствие появления на каждом двух расходящихся гребней (см. рис. 733, *c*), и затем из таких бугорков округлением их формы могут получиться снабженные бугорками полулунной формы — селенодонтные

(см. рис. 733, *e* и *f*) *коренные зубы жвачных*. Дальнейшее усложнение зубов этого типа происходит путем возникновения складчатости эмали гребней или полулун.

Если крона бунодонтного коренного зуба испытывает лишь небольшое изменение, то она остается в общем низкою и покрывается толстым слоем эмали, тогда как корень удлиняется, прекращая свой рост за известным пределом. Только корень бывает тогда покрыт цементом. Эти так называемые *брахиодонтные зубы* ведут путем постепенного изменения к гипсодонтным зубам многих копытных. Именно последнего рода зубы встречаются у жвачных, непарнокопытных и хоботных. Они лишь поздно развивают корни, притом (рис. 734, 735) короткие, тогда как крона становится весьма высокой вследствие продолжающегося роста, которым компенсируется постоянное стирание *жевательной поверхности* при растительной пище, содержащей обыкновенно частицы земли, песку. В соответствии с таким ростом зуба бугорки и гребни превращаются в столбики или вертикально-удлиненные пластины, которые покрыты лишь тонким слоем эмали. В промежуточных между буграми и гребнями углублениях отлагается цемент.

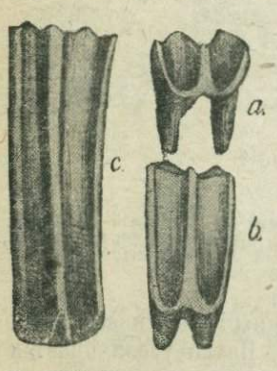



Рис. 734. Переход от брахиодонтного зуба *Anchitherium (a)* к гипсодонтному лошади *(c)*; *b* — промежуточная стадия *Hipparion*.

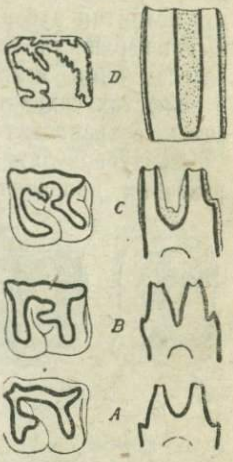



Рис. 735. Разные стадии гипсодонтии и отложения цемента (показан пунктиром) на верхних коренных зубах, в виде сверху и в вертикальном разрезе. Разрезы эмали показаны жирным.

*A — Acratherium; B — Rhinoceros pachygnathus; C — Rhinoceros antiquitatis; D — Elasmotherium.*

Состав зубной системы млекопитающих выражают формулой в виде дроби, на месте числителя которой обозначены числа зубов разных категорий в одной половине верхней челюсти, на месте знаменателя — числа зубов в половине нижней челюсти. При этом первая цифра как над чертой, так и под нею представляет число резцов, вторая — клыков, третья — ложнокоренных и четвертая — настоящих коренных.

Так например, зубная формула человека и обезьян Старого света будет следующая: $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$, а всего 32.

*Для многочисленных сумчатых формула* $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 4}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 4}$, *а для последовых* $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$.

Формулою, исходною для млекопитающих, гипотетически считается $\frac{5 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 5}{5 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 5}$ (впрочем число настоящих коренных доходит даже до семи); она не получает полного развития ни у одного млекопитающего, хотя, вероятно, могла бы быть установлена в онтогении.

*Позвоночный столб млекопитающих* состоит из позвонков платицёльных, т. е. с плоскими примыкающими поверхностями (рис. 736). Только шейные позвонки копытных, отличающиеся особенною подвижностью, являются опистоцёльными. Число позвонков колеблется сравнительно с другими классами позвоночных лишь в узких пределах; в шее их бывает, за немногими исключениями, всего лишь семь. В шейной области позвонки срастаются с рудиментарными вильчатыми ребрами (просвет развилка называется foramen transversarium); грудные ребра частью соединены с узкой, большей частью членистой, грудной костью, частью свободны, имеют хрящевые нижние половины.



Рис. 736. Шейный позвонок собаки.

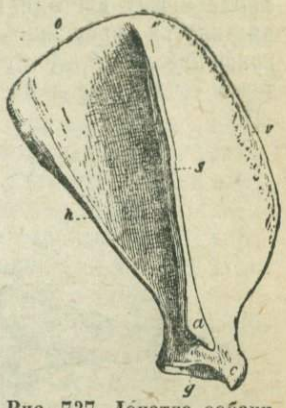


Рис. 737. Лопатка собаки.

*a* — акромиальный отросток; *c* — коракоидный отросток; *g* — сочленовная впадина; *s* — гребень лопатки.

Крестец первоначально состоит только из двух позвонков, как у рептилий, позже с ними срастаются еще несколько хвостовых позвонков, остальные хвостовые позвонки часто, как и самый хвост, рудиментарны. Плечевой пояс низших, так называемых однопроходных, млекопитающих состоит еще из тех же частей, что и у рептилий; но у всех остальных млекопитающих он является значительно редуцированным (рис. 737). У однопроходных имеется и коракоид, упирающийся своим нижним концом в грудную кость, и прокоракоид (рис. 738); лопатки имеют акромиальный выступ, к которому примыкают ключицы. У остальных млекопитающих procoracoideum отсутствует, а coracoideum является лишь в виде отростка лопатки, самостоятельного у зародыша, но затем сливающегося с лопаткой.

Ключицы у млекопитающих также испытывают редукцию (например, у хищных), а иногда и совершенно атрофируются. Таким образом лопатка получает более свободное положение и постепенно становится единственным носителем конечности; в соответствии с последним, под влиянием сильно увеличивающихся мускулов, прикрепляющихся к ней со стороны ее спинного края, лопатка возрастает в размерах и развивает гребень, оканчивающийся в акромиальном отростке.

Таз состоит из трех типичных костей, и обе половины соединены в лобковом сращении.

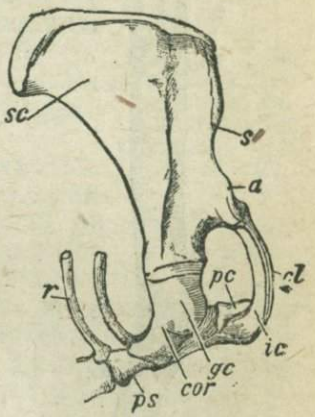



Рис. 738. Плечевой пояс (с правого бока) ехидны (*Echidna hystrix*).

*sc* — лопатка, *s* — гребень; *a* — акромиальный отросток; *co* — коракоид; *pc* — прокоракоид; *gc* — сочленовная ямка для плечевой кости; *ic* — interclavicula; *cl* — ключица; *ps* — грудная кость; *r* — ребро.

Наибольшие различия у млекопитающих представляются в дистальном отделе конечностей, типов стопоходящих и пальцеходящих.

Первоначальною формою была стопоходящая (рис. 739) (или полустопоходящая) конечность с концевыми члениками пальцев, средними по форме между когтями и копытами; лучевая кость предплечья вращалась около локтевой, сообщая вращение кисти. Локтевая кость представляет локтевое сочленение с плечевой (humerus); это сочленение дает возможность угловых движений предплечья относительно плеча. Задние конечности отличаются проксимальным рядом костей предплюсны, состоящим из двух костей: таранной (astragalus) и пяточной (calcaneum). От хождения на стопе многие млекопитающие перешли к хождению на пальцах (рис. 740, 741). Последнее происходит главным образом при посредстве средних пальцев, боковые пальцы в меньшей




Рис. 739. Ступня левой ноги стопоходящего *Coryphodon anax.*

*t* — tibia; *a* — astragalus; *c* — calcaneum; *cb* — cuboides (4 + 5 tarsale); $m_{III}$—$m_V$ — metatarsalia.

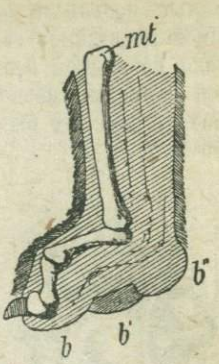



Рис. 740. Ступня ноги пальцеходящего (собаки); кости покрыты мясом.

*mt* — metatarsale; *b*, *b'*, *b''*—мягкие подушечки.




Рис. 741. Ступня ноги копытоходящего (лошади).

$p_1p_2p_3$—фаланги; $m_2m_3$—metacarpalia.




Рис. 742. Предплюсна левой задней ноги *Phenacodus primaevus.* Эоцен. Сев. Америка.

*a* — таранная кость (astragalus); *c* — пяточная кость (calcaneum); *n* — naviculare (centrale), *cb*—cuboides (4 + 5); *I* — *V* — плюсневые кости.




Рис. 743. Ступня левой передней ноги *Procavia arborea.*

*R*—radius, *U*—ulna; *ce*—centrale; *c*—cuneiforme *l*—lunare, *m*—magnum, *p*—pisiforme, *s*—scaphoideum, *t*—trapezoideum, *tm*—trapezium.

степени служат для опоры при ходьбе. В некоторых случаях животное при движении опирается о почву исключительно концевыми члениками пальцев (копытные; рис. 741), причем боковые пальцы не достигают до почвы, не действуют и потому атрофируются, тогда как работающие срединные, наоборот, увеличиваются в размерах. При этом пястные и плюсневые кости удлиняются, и концевые фаланги превращаются в расширенный остов копыта. В то же время radius, первоначально располагавшийся рядом с ulna, становится впереди ее; нижняя часть ее часто атрофируется, и ulna срастается с radius, так что он утрачивает способность вращательного движения около оси предплечья и перенимает от ulna ее угловое движение. Также атрофируется fibula в задних конечностях. Таким образом возникает колоннообразная, упрощенная, стойкая, сообщающая быстроту бегу, ограниченная в своих функциях лишь качательным движением взад и вперед нога копытных.

Запястье у млекопитающих обыкновенно состоит из двух рядов косточек. У примитивных форм имеется одна из косточек третьего ряда, centrale (рис. 743). В примитивном запястьи все косточки обособлены, и расположение их в основе является сериальным, т. е. каждая косточка первого ряда покоится на одной косточке второго ряда, косточки расположены не только горизонтальными, но и вертикальными рядами (тоже и в предплюсне, р. 742). У позднейших млекопитающих, у которых по их образу жизни является надобность в особенной солидности и стойкости ног (копытные), элементы двух рядов косточек запястья чередуются между собою (рис. 744), причем это чередование развилось постепенно вместо первоначального расположения косточек как горизонтальными, так и вертикальными рядами (см. рис. 743). Такое чередующееся расположение косточек, подобно тому как в кирпичной кладке, сообщает запястью большую прочность, сопротивляемость весу тела.



Рис. 744. Запястные и пястные кости правой ноги лошади. (Значения букв см. фиг. 743).

В настоящее время может считаться достаточно установленным происхождение млекопитающих от пресмыкающихся. Выше, при рассмотрении отряда рептилий *Theromorpha*, были отмечены переходные от этого отряда к млекопитающим формы поясов, плечевого и тазового, зубной системы, а также наличность у некоторых *Theromorpha* свойственного всем млекопитающим вторичного нёба. Был намечен также переход от нижней челюсти рептилий к нижней челюсти млекопитающих. В связи с последним находится судьба quadratum, не принимающей у млекопитающих участия в сочленении черепа с нижней челюстью; принимается, на основании данных эмбриологии, что у млекопитающих две слуховые косточки из трех, имеющихся в среднем ухе, именно наковальня (incus) и молоточек (malleus) возникают, соответственно, из quadratum и articulare (см. рис. 729).

Млекопитающие подразделяются на подклассы: *Eplacentalia* (эмбриональное развитие без последа, плаценты) и *Placentalia* (с последом).

## Подкласс I. Беспоследовые. Eplacentalia

К этому подклассу причисляются: 1) так называемые однопроходные, *Monotremata*, к которым принадлежат низшие из ныне живущих млекопитающих (утконос и ехидна), и 2) сумчатые, *Marsupialia*.

## Отряд I. Однопроходные. *Monotremata*

*Monotremata* являются животными, у которых существует, как и у низших классов позвоночных, клоака — полость, открывающаяся в нижний конец прямой кишки; в клоаку открываются отверстия мочевых и половых путей и анальное (отсюда название). Отверстия млечных желез открываются на поверхности живота, лишенной сосцов. Шейные ребра не срастаются с позвонками. Коракоид велик и примыкает к грудине; есть прокоракоид, Т-образная interclavicula (см. рис. 738). Имеется пара сумочных костей, отходящих вперед от лобковых костей и поддерживающих стенки сумки (складка кожи на животе), которая иногда имеется (у ехидны) и служит для ношения детенышей. Размножаются, откладывая яйца. Зубы если и имеются, то лишь в молодости, заменяясь потом роговыми пластинками.

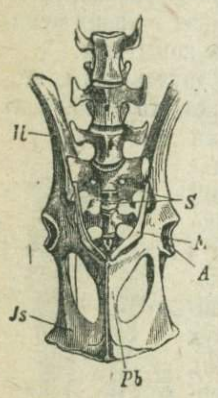



Рис. 745. Кости таза с прилежащей частью позвоночного столба ныне живущего сумчатого (*Macropus*).

*Il* — подвздошная; *Pb* — лобковая; *Js* — седалищная; *M* — сумочные кости; *A* — вертлужная впадина; *S* — два крестцовых позвонка.

В настоящее время *Monotremata* живут исключительно в Австралии, Новой Гвинее и Тасмании. Из Австралии же из послетретичных отложений известны и ископаемые остатки, принадлежащие двум ныне живущим родам: ехидна (*Echidna*) и утконос (*Ornithorhynchus*).

## Отряд II. Сумчатые. *Marsupialia*

Сумчатые (*Marsupialia*) характеризуются постоянным присутствием сумочных костей (рис. 745) и сумки и не имеют клоаки. Коракоид и interclavicula редуцированы. Рождают детенышей. В развитии зародыша послед (placenta) является в виде исключения, поэтому аллантоис, за отсутствием соединения зародыша с материнским организмом при посредстве последа, превращается в мочевой пузырь. Зубы чрезвычайно разнообразны, так что по зубной системе можно различать не только плотоядных и травоядных сумчатых, но и типы хищных, насекомоядных, грызунов и копытных.

У сумчатых смена зубов редуцирована, типично сменяется лишь задний молочный зуб. Редукция смены зубов может стоять в связи с тем, что детеныши *Marsupialia* рождаются недоразвитыми в сравнении с детенышами последовых (*Placentalia*); помещаясь в сумке, они висят, присосавшись к сосцам. Такое состояние могло препятствовать развитию зубов, быть причиною позднего развития молочного поколения зубов и неразвития на смену им зубов окончательных.

В настоящее время сумчатые населяют Австралию и (двуутробки) живут в Южн. Америке. Ископаемые формы, кроме этих частей света, встречаются и в Евразии. Сумчатые разделяются на три подотряда: *Multituberculata, Polyprotodontia, Diprotodontia.*

### Подотряд I. Многобугорчатые. **Multituberculata**

*Multituberculata* характеризуются своими многобугорчатыми коренными зубами (рис. 746). *Multituberculata* встречаются в отложениях

от триаса до эоцена. Из триаса известны лишь отдельные зубы их (*Microlestes*).

Многобугорчатые зубы являются настолько специализированными, что представляется затруднительным вывести их, подобно зубам обычного типа млекопитающих, из триконодонтных и тритуберкулярных зубов. Возможно, что они принадлежат особой линии развития, шедшей особым путем. Заслуживают быть отмеченными и особенные, иногда сплющенные с боков и бороздчатые на них, режущие ложнокоренные зубы, встречающиеся в нижней челюсти у *Multituberculata* (рис. 747), а также у некоторых современных сумчатых *Diprotodontia*. Наконец резцы у *Multituberculata* имеются всего в числе двух в каждой челюсти, подобно тому как у грызунов из последовых, а также удлинены, подобно резцам грызунов, опять-таки подобные резцы имеются у современных *Diprotodontia*.



Рис. 746. Многобугорчатые коренные зубы группы *Multituberculata* (род *Cimolomys*). Мел. США. Увел.

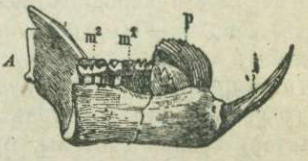



Рис. 747. *Neoplagiaulax eocaenus*. Нижний эоцен. Реймс. Германия. Левая ветвь нижней челюсти снутри. $^2/_1$.

$m'$—$m^2$ — коренные зубы; $p$ — ложнокоренной; $i$ — резец.

Многобугорчатые зубы *Multituberculata* представляют некоторое сходство с первоначальными зубами утконоса из ныне живущих *Monotremata*, почему можно предполагать также принадлежность *Multituberculata* к *Monotremata*, а не к *Marsupialia*.

## Подотряд II. Многорезцовые. **Polyprotodontia**

*Polyprotodontia* отличаются от рептилий раздвоенностью корней у коренных зубов и несколько большим продолжением назад сочлененного выступа зубной кости. Они отличаются и от высших млекопитающих слабым развитием выемки под венечным отростком нижней челюсти, а также расположением резцов в виде ряда, понижающегося наперед к симфизу (сращению) ветвей нижней челюсти. Число резцов до 5 в верхней и до 4 в нижней челюсти. Триас — ныне.




Рис. 748. *Dromatherium silvestre*. Верхний триас. Сев. Америка. $^2/_1$.

*Dromatherium*[1] (рис. 748; см. также рис. 731). Нижняя челюсть малой величины с зубной формулой $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 6}{}$. Резцы стержневидные, прямые, расположенные уменьшаясь по величине кпереди и нисходя к симфизу, так что верхние резцы вероятно также представляли оттибающийся книзу

[1] Dromas — бег.

ряд. Клыки выдающиеся, согнутые. Три передних ложнокоренных зуба прямые, грифелевидные, остальные коренные зубы триконодонтны. Возможно, что принадлежат к рептилиям, если нижняя челюсть кроме зубной кости содержала еще другие элементы. Верхний триас Сев. Америки.

Сюда же относятся и мелкие мезозойские (юрские) млекопитающие с триконодонтными и тритуберкулярными зубами.

Таков, например, *Phascolotherium* (рис. 749), известный по нескольким нижним челюстям из среднеюрских отложений Англии. Зубная формула $\frac{4 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 5}{}$. Настоящие коренные зубы несут три зубца: средний большой и по бокам его меньшие. Большой венечный отросток.

Мезозойские *Polyprotodontia* хотя не являются прочно установленными по своему систематическому положению по отношению к *Monotremata* и *Marsupialia*, но представляют интерес как группы, промежуточные между рептилиями и типичными млекопитающими; промежуточны они по характеру зубной системы, представляющей иногда большее число зубов, нежели у позднейших млекопитающих; по характеру венечного отростка нижней челюсти, по присутствию на внутренней стороне ее бороздки в связи с Меккелевым хрящем (например, у *Dromatherium*).

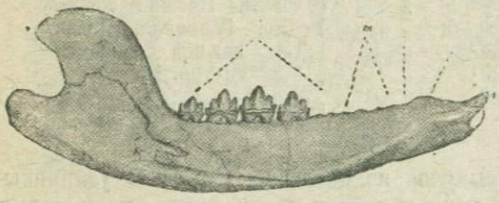


Рис. 749. *Phascolotherium bucklandi*. Левая ветвь нижней челюсти снутри. Нижняя юра. Англия. $^2/_1$.

*m* — место коренных зубов; *pm* — ложнокоренных; *c* — клыка; *i* — резцов.

После отхода ветви *Monotremata* ствол класса млекопитающих выделил две ветви — сумчатых и последовых. Принимается, что предки сумчатых были все животными насекомоядными, лазающими по деревьям, в связи с чем, с одной стороны, имели упрощенный (по сравнению с *Reptilia* и *Monotremata*) и дающий возможность более свободных движений плечевой пояс, с другой стороны — приобрели приспособление стопы для схватывания за ветви, связанное с лазанием.

Из этой стадии произошли различные линии развития современных сумчатых, перешедшие в отношении пищи от насекомоядности к плотоядности, всеядности и травоядности, а в отношении способа движения — от древолазания к наземному, роющему, прыгающему и бегающему типам движения. В эти линии развития распределяются именно ископаемые кенозойские сумчатые. Некоторые группы их, вымершие, стоят более обособленно, представляя, как это часто бывает с вымершими группами и формами, признаки специализации.

### Подотряд III. Двурезцовые. **Diprotodontia**

Увеличенная в размерах пара средних резцов. Третичные отложения — ныне. К числу резко специализированных форм принадлежит *Diprotodon* (рис. 750, 751, *B*) — животное величиною с носорога, достигавшее, следовательно, не существующих у ныне живущих сумчатых больших размеров. Это животное имеет два пальца, из средних, редуцированных, как у сумчатых древолазов; в связи же с совершившимся пере-

ходом от древолазания к наземному образу жизни и необходимостью нести массивное тело происходит необыкновенное увеличение костей предплюсны и голени и соответствующих костей передних конечностей, как компенсация уменьшения пальцев унаследованного от древолазающих предков.



Рис. 750. *Diprotodon australis*. Реставрация. Постплиоцен. Австралия.

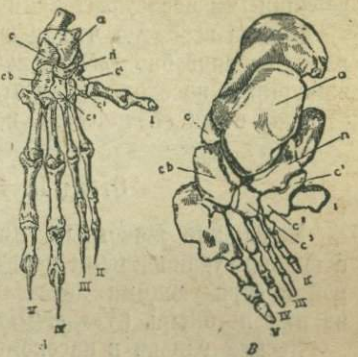


Рис. 751. Задние ноги сумчатых: *A* — ныне живущего *Trichosurus vulpinus*. Австралия; *B* — вымершего *Diprotodon australis*.

*a* — astragalus, *c* — calcaneum.

В большом черепе пара средних резцов увеличена в размерах, а боковые резцы напротив уменьшены. Коренные зубы являются типичными лофодонтными, двухгребенчатыми. Послетретичные отложения Австралии.

## Подкласс II. Последовые. **Placentalia**

Сумка и сумочные кости отсутствуют, обыкновенно отсутствует и клоака. Детеныши развиваются в матке, питаясь при посредстве последа. Как правило, резцы, клыки и ложнокоренные зубы испытывают смену. Первичною зубною формулой является $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$.

### Отряд I. Насекомоядные. *Insectivora*

Животные малой величины, являющиеся наиболее низко стоящими по организации из последовых. Представляют иногда некоторые особенности, свойственные сумчатым, например отогнутый вовнутрь задний угол нижней челюсти и отверстия на нёбе. Передняя часть головы обыкновенно вытянута в рыло, что находится в соответствии с образом жизни, преимущественно насекомоядным. Межчелюстные кости соответственно удлинены. Зубная формула $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$. Животные длиннохвостые, с зубами остробугорчатыми, триконодонтными, тритуберкулярными, с наклонностью стать четырехбугорчатыми. Пальцеходящи или стопоходящи, почти всегда пятипалы.

Пальцы снабжены когтями.

Уже из эоцена известны представители различных семейств, так что формы более обобщенного характера должны были существовать в мезозое. И действительно некоторые роды мезозойских млекопитающих, известные лишь по их нижним челюстям, могут быть отнесены и относятся различными исследователями то к сумчатым, то к насекомоядным.

Весьма вероятно, что древнейшие насекомоядные были зачастую животными со способностью древолазания и насекомоядно-всеядными. Из ныне живущих к насекомоядным относятся, например, землеройки (*Sorex*), крот (*Talpa*) и еж (*Erinaceus*), появляющиеся в Европе с миоцена.

## Отряд II. Рукокрылые. *Chiroptera*

Маленькие животные, питающиеся насекомыми или реже плодами, с сильно удлиненными передними конечностями, соединенными перепонкой и образующими летательный орган. Сюда относятся летучие мыши; из них нетопырь (*Vespertilio*) появляется с миоцена.

Весьма близки к насекомоядным, составляя, по всей вероятности, специализированную ветвь, отошедшую в мезозое от сумчатых *Polyprotodontia*.

## Отряд III. Хищные. *Carnivora*

Отличительные особенности животных этого порядка прежде всего в их зубной системе. Зубы всех трех категорий. Клыки обыкновенно большие, конические, изогнутые и острые. Коренные зубы обыкновенно сжатые с боков и режущие, особенно передние. Из этих режущих зубов большое развитие приобретают так называемые плотоядные зубы, по одному с каждого бока в обеих челюстях. В верхней челюсти плотоядным зубом бывает последний (спереди) ложнокоренной, в нижней — первый из настоящих коренных.

Посредине крыши черепа находится часто высокий гребень, разделяющийся впереди на две расходящиеся ветви и служащий для прикрепления сильных жевательных мышц. Конечности иногда у хищных, ведущих водный образ жизни (*Pinnipedia* — тюлени и пр.), превращены в ласты.

Древнейшие хищные *Creodontia* представляются весьма сходными с насекомоядными; отличаются от последних главным образом большей величиной, отсутствием удлинения рыла и межчелюстных костей, большими клыками, большими и не имеющими столь острых бугорков, как у насекомоядных, коренными зубами и образом жизни — более наземным, нежели древесным.

От позднейших, настоящих хищных *Creodontia* отличаются постоянно полною зубною формулою, почти всегда трехбугорчатыми коренными зубами, едва намеченным плотоядным зубом. Срастание косточек проксимального ряда запястья, существующее у позднейших хищных, здесь еще не произошло.

Примитивнейшие из *Creodontia* эоценовые *Creodontia Primitiva*, может быть, даже принадлежат к *Insectivora*. Вторая группа, *Creodontia Adaptiva*, являются предками настоящих хищных. Третья группа, *Creodontia Inadaptiva*, является группою вымершею, параллельною собственно хищным. *Inadaptiva* отличаются плотоядными зубами, развивающимися только из коренных зубов, в противность настоящим хищным. Эта группа представляет семейства, параллельные кошачьим, собачьим и гиеновым.

Сем. Canidae (собаки) является с верхнего эоцена, зубная формула полная у древнейших представителей, у новейших $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$ (рис. 752);

в ныне живущей фауне хищных являются наименее уклонившимися от древнего прототипа представителями.

Медведи (*Ursidae*) являются с миоцена, представляют тогда ту же зубную формулу, что и новейшие собаки, отличаясь тем, что, в связи со всеядностью их, плотоядные зубы не выражены, а коренные велики и имеют большое число небольших бугорков. Более древние формы примыкают по не столь большим коренным зубам к *Amphicyon*, миоценовому роду *Canidae*.

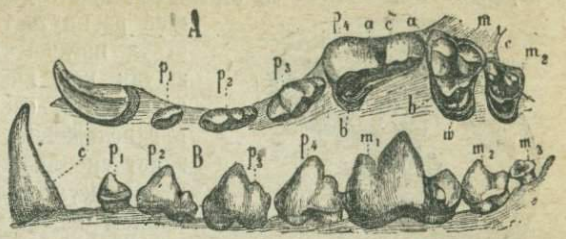



Рис. 752. Зубы ныне живущего волка (*Canis lupus*). *A* — верхние; *B* — нижние. $^3/_5$.
*c* — клыки; $p_1$—$p_4$ — ложнокоренные; $m_1$—$m_3$ — настоящие коренные.

Пещерный медведь (*Ursus spelaeus*, рис. 753, 754), современник пещерного человека, равнялся по величине крупнейшим ныне живущим медведям, но превосходил их толщиной. Передние лапы были ужасающей величины. Отличался крутым подъемом от лицевой части черепа к лобной, отсутствием двух передних ложнокоренных зубов (у ныне живущих медведей они существуют); последнее, вместе со слабым развитием фаланг, несущих когти, и с тупобугорчатостью зубов, делает очевидным, что он не являлся весьма страшным неприятелем для пещерного человека. Распространен в послетретичных отложениях Европы (между прочим в Европейской части СССР, но не в Азиатской).



Рис. 753. Череп *Ursus spelaeus*. $^1/_5$.

Кошки (*Felidae*) в позднейших своих представителях отличаются крайнею среди хищных редукцией числа коренных зубов, сильным развитием плотоядных и редукцией бугорчатых зубов. У ныне живущих *Felidae* число коренных зубов $\frac{3 \cdot 1}{2 \cdot 1}$, у ископаемого рода *Machairodus* (рис. 755) $\frac{2 \cdot 1}{2 - 1 \cdot 1}$. *Machairodus* [1] — животное большой величины, с необыкновенно длинными, сжатыми с боков, саблевидными клыками верхней челюсти,

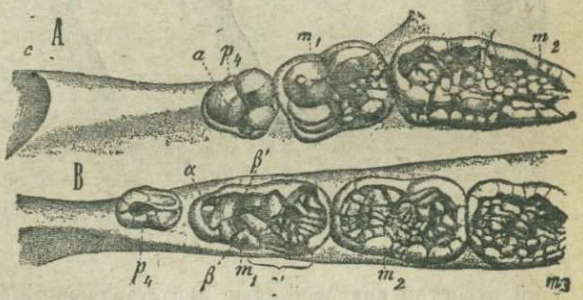



Рис. 754. Зубы *Ursus spelaeus*. *A* — верхние, *B* — нижние. $^1/_2$.

[1] Machaira — меч, odous — зуб.

с зазубренной килеватостью на их вогнутой стороне. Клыки таковы, что вероятно выдавались за нижнюю челюсть даже и при состоянии наибольшей разинутости пасти, при этом препятствуя поглощению больших кусков добычи, а так как коренные зубы в то же время отличаются слабым развитием, то является предположение, что *Machairodus* представляет специализированный тип — животное, питавшееся только кровью своей добычи причем клыки могли служить для прокусывания шеи. Олигоцен — послетретичные отложения.



Рис. 755. Череп *Machairodus neogaeus*. Постплиоцен. Южная Америка. 1/5.

*Felidae* встречаются с миоцена, *Felis* — с плиоцена.

Ластоногие *Pinnipedia* известны с миоцена, но есть уже эоценовые формы хищных, представляющие изменения в направлении ластоногих.

## Отряд IV. Неполнозубые. *Edentata*

Животные, отличающиеся редукцией зубной системы, или совершенно беззубые, или по крайней мере без резцов. Зубы не сменяются, без эмали, без корней, состоят из дентина и цемента. Нередко существует нисходя-

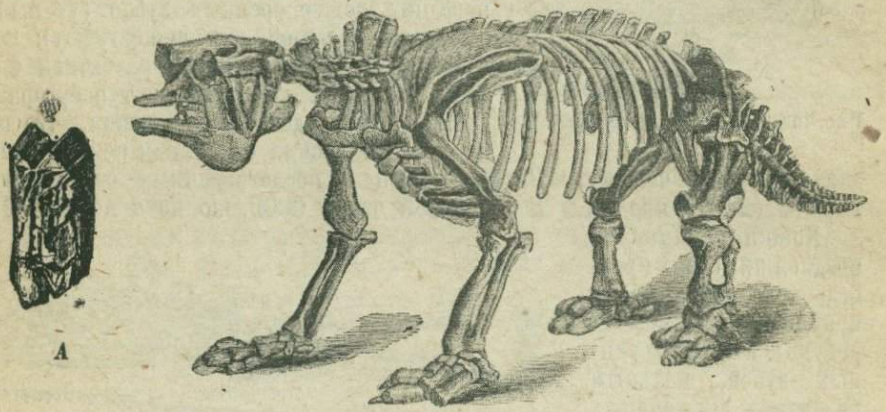



Рис. 756. *Megatherium americanum*. Постплиоцен. Южная Америка. *A* — коренной зуб (сбоку) 1/8.

щий отросток скуловой дуги, представляющий отличительную особенность. Кожа часто с роговыми чешуями, у семейства броненосцев — с панцырем из костяных щитков. У некоторых коракоид более обособлен (отверстием) от лопатки, чем у остальных последовых. Неполнозубые могут считаться за сильно специализированную ветвь некоторых, весьма низко стоящих и древних — вероятно мезозойских — млекопитающих.

Ископаемые формы, с нижнетретичных отложений до конца плиоцена, ограничены в своем распространении Южной Америкой; затем распространяются и в ближнюю часть Сев. Америки.

Среди ископаемых заслуживают быть отмеченными отличающиеся исполинскими размерами *Megatherium* (исполинский ленивец) и *Glyptodon* (исполинский броненосец).

*Megatherium* (рис. 756), животное в 7 *м* длиною, отличается массивностью задней части скелета; задние ноги вместе с хвостом, должно быть, служили для поддержания туловища в стоячем положении, при котором животное могло доставать листья с деревьев, служившие пищей. Кости конечностей *Megatherium* несут значительные гребни, указывающие на силу мускулов этого животного. При ходьбе животное опиралось главным образом на наружную сторону ног, вследствие чего последние являются как бы скрученными. Средние пальцы хорошо развиты и вооружены огромными когтями, боковые редуцированы. Передняя часть нижней челюсти ложковидно вытянута, очевидно в приспособлении к длинному, сильно вытягивающемуся языку, который мог применяться для схватывания листьев с деревьев (подобно тому как у ныне живущей жирафы). Коренные зубы в небольшом числе, перетирающие, росли по мере истирания и, состоя из перемежающихся мягких и твердых пластинок зубного вещества, представляли поперечные ребра. Новейшие послетретичные отложения Южной Америки.




Рис. 757. *A* — *Glyptodon reticulatus*. Постплиоцен. Южная Америка. *A* — общий вид *Glyptodon reticulatus*. *B* — три панцырных щитка (1/3) *Glyptodon laevis*. *C* — три зуба нижней челюсти (1/2) *Glyptodon reticulatus*.

*Glyptodon* [1] (рис. 757) встречается тоже в Южной Америке, отличается от современных броненосцев тем, что костяные щитки его панцыря были расположены не поперечными рядами, как у ныне живущих броненосцев, благодаря чему последние могут свертываться, а как ячейки в пчелиных сотах, вследствие чего панцырь отличался неподвижностью, как у черепах. Вероятно при опасности ноги прижимались к туловищу. Хвост и верх головы покрыты панцырем. Спинные и поясничные позвонки сращены в неподвижное целое. Зубы, состоя из вещества различной твердости, при истирании представляли своеобразный рисунок. Длина тела около 4 *м*. Послетретичные отложения.

Все вышерассмотренные отряды отличаются пальцами, снабженными когтями; от одного из этих отрядов вышла группа приматов (*Primates*) с пальцами, оканчивающимися ногтями, реже когтями.

[1] Glyptos — скульптурный, odous — зуб.

Древнейшие (нижнеэоценовые) копытные малой величины — *Condylarthra* имели, подобно *Creodontia*, маленький низкий череп с низким и длинным теменным гребнем и с широко открытыми назад глазницами,

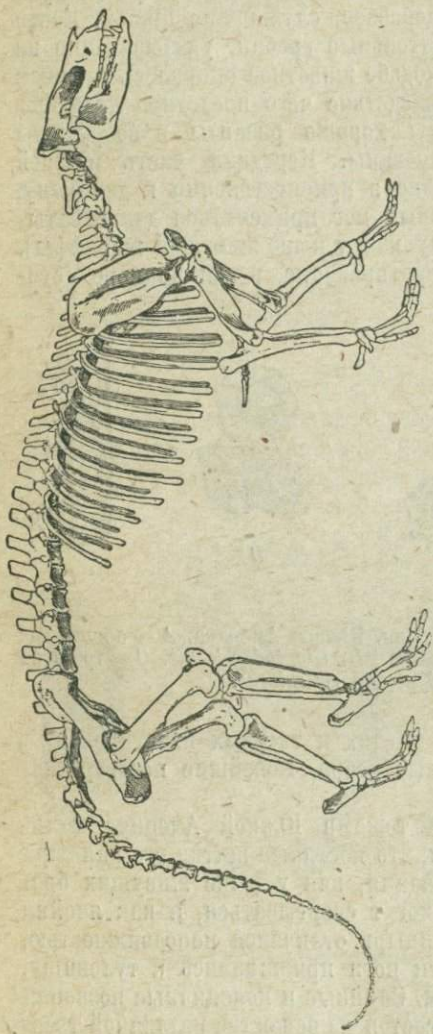


Рис. 758. *Phenacodus primaevus*. Нижний эоцен. Уайоминг. США.



Рис. 759. Кисть *Hyracops socialis*. Нижний эоцен.

Существуют также точки соприкосновения с *Insectivora*, например: удлиненные межчелюстные кости, короткие прямые клыки. Зубная формула $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$, зубы расположены



Рис. 760. *Phenacodus primaevus*. Зубы, верхние и нижние, начиная с клыков. $^2/_3$.

непрерывным рядом, клыки маленькие, коренные зубы брахиодонтны, бунодонтны или селенодонтны. На ногах по пяти пальцев; концевые членики пальцев, всех или некоторых, утрачивают сжатую с боков когтевидную форму и приобретают приплющенность спереди назад — копытообразность (рис. 759). Косточки запястья сериальны или чередуются. Иногда уцелевает самостоятельное centrale. Имеется длинный хвост. *Condylarthra* были животными стопоходящими или пальцеходящими с редукцией боковых пальцев.

Знаменит род *Phenacodus* (рис. 758, 760), объединяющий в себе те особенности, которые теоретически были приписаны американским палеонтологом Копом прототипу копытных. Через несколько лет после создания образа этого прототипа он получил реальное осуществление в виде открытого и описанного тогда Копом *Phenacodus*. Это — животное величиною с собаку, очевидно быстроногое, пальцеходящее; о почву опирались главным образом три средние пальца, из которых средний был значительно

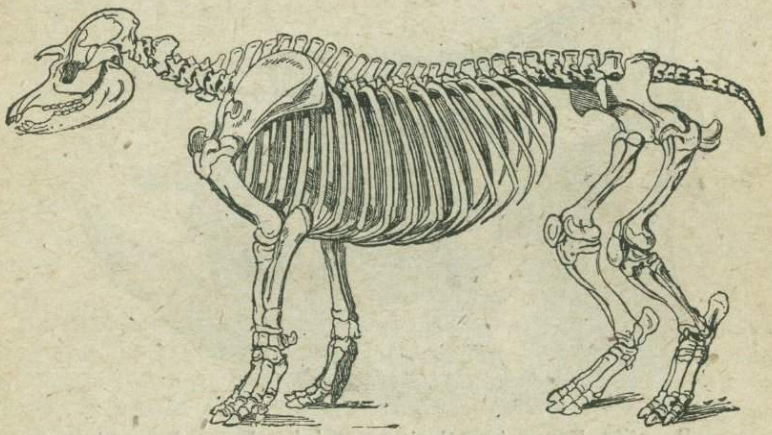


Рис. 761. Скелет ныне живущего тапира (*Tapirus indicus*).

удлинен. Они имели расширенные концевые членики, в то время как более короткие боковые были более сжаты. У *Euprotogonia*, представителя этого семейства из еще более древних слоев эоцена, все пальцы были сжаты с боков и все опирались о почву.

## Отряд VI. Непарнокопытные. ***Perissodactyla***

В настоящее время представлены тапиром (рис. 761), лошадьми и носорогами.

Животные с редуцированным числом пальцев, нечетным по крайней мере на задних ногах (3 или 1). На передних ногах атрофия боковых пальцев происходит менее скоро, чем на задних, в связи с меньшею функциональною специализированностью передней конечности. Вес тела покоится исключительно прежде всего на III пальце, через который проходит ось конечности; в предплюсне astragalus представляет блоковидную сочленовную с tibia поверхность. Коренные зубы лофодонтны или селенолофодонтны; ложнокоренные квадратного сечения, подобно коренным.



*A* *B*

Рис. 762. Зубы *Tapirus priscus*. Миоцен. Эппельсгейм. Близ Вормса. Гессен.

*A* — коренные зубы верхней челюсти; *B* — коренной зуб нижней челюсти.

Из ныне живущих непарнокопытных *примитивнейшим является* тапир *(Tapirus)*, живущий в Южной Америке и юго-восточной Азии.

Тапир имеет зубы всех категорий, зубную формулу $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$. Коренные зубы брахиодонтны, без цемента, лофодонтны, с двумя поперечными

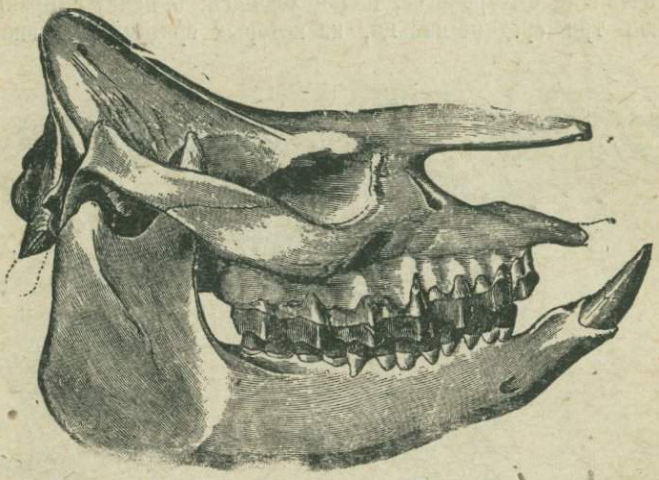


Рис. 763. Череп *Aceratherium megalodus*. Верхний миоцен. Колорадо. США.

гребнями (рис. 762). Глазная орбита и височная впадина находятся в широком сообщении между собой. Четыре пальца на передних и три на задних ногах. С верхнего миоцена в Евразии и Сев. Америке.

Сем. носорогов, Rhinocerotidae. Грузные травоядные, с толстой кожей и обыкновенно скудным волосяным покровом. Позднейшие формы

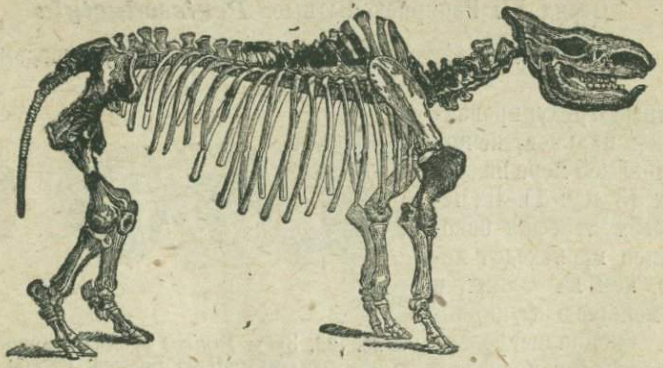


Рис. 764. *Rhinoceros antiquitatis*. Послетретичные. Крайбург. Верхняя Бавария. Германия.

отличаются одним или двумя рогами на носовых костях, представляющими эпидермическое образование как бы из склеенных волос.

Широкое соединение между орбитой и височной впадиной. По четыре пальца на передних ногах и по три на задних. Резцы и клыки у поздней-

ших форм в различной степени редуцированы. Коренные зубы лофодонтны (см. рис. 765); на верхней челюсти гребни соединены наружной стенкой, кроме того в пространство между гребнями отходят складки (шпорцы) от наружной стенки и от обоих гребней. На нижних зубах гребни дугообразно изогнуты. С развитием рогов развивается дающая опору носовым костям костяная перегородка между ноздрями.

*Aceratherium* (рис. 763) не имеет рогов (или имеет лишь зачаточный рог) и носовой перегородки, имеет резцы и клыки, четыре пальца на передних и три на задних ногах. Олигоцен и миоцен Европы, плиоцен Азии.

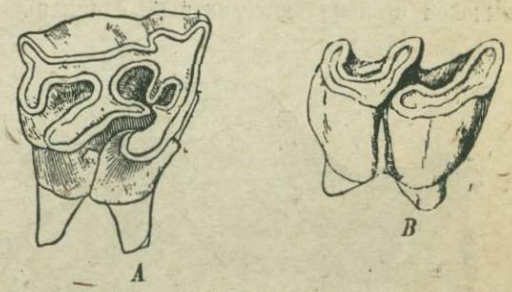



Рис. 765. Верхний *(A)* и нижний *(B)* коренные зубы носорога.

Род *Rhinoceros* встречается с миоцена. Имеет по три пальца на ногах. *Rhinoceros tichorhinus* (= *R. antiquitatis*, рис. 764), вымершая форма послетретичного периода, был распространен в ледниковую эпоху в Европе и Сибири, отличался отсутствием передних зубов, густым волосяным покровом и присутствием двух рогов на носовых костях; передний рог был очень велик; между ноздрями существовала солидная костяная перегородка.



Рис. 766. Голова *Rhinoceros merckii*. Р. Яна. Верхоянский округ. Северо-восточная Сибирь.

*R. tichorhinus*, как и *R. merckii* (рис. 766), наиболее близки к почти вымершему в настоящее время двурогому африканскому носорогу [1].

[1] Двурогие носороги объединяются в особую группу *Dicerorhinus*. Животное теплого климата, *D. merckii*, находился в Европе в нижнем постплиоцене, вместе с ранне-неандертальскими расами, а уже с 3-го оледенения (средней постплиоцен) появляется в Европе и приспособившийся к северному климату шерстистый носорог (*D. antiquitatis* или *tichorhinus*).

*Elasmotherium* [1] (рис. 767) — вымерший послетретичный носорог, живший в южной Сибири, смежной Европейской части СССР и в Германии. Этот весьма специализированный носорог отличался присутствием огромного рога на лобных, а не на носовых костях; лобные кости имеют соответственное основанию рога вздутие. Из зубов имелись лишь коренные, в высокой степени гипсодонтные, с сильным развитием цемента и с сильно

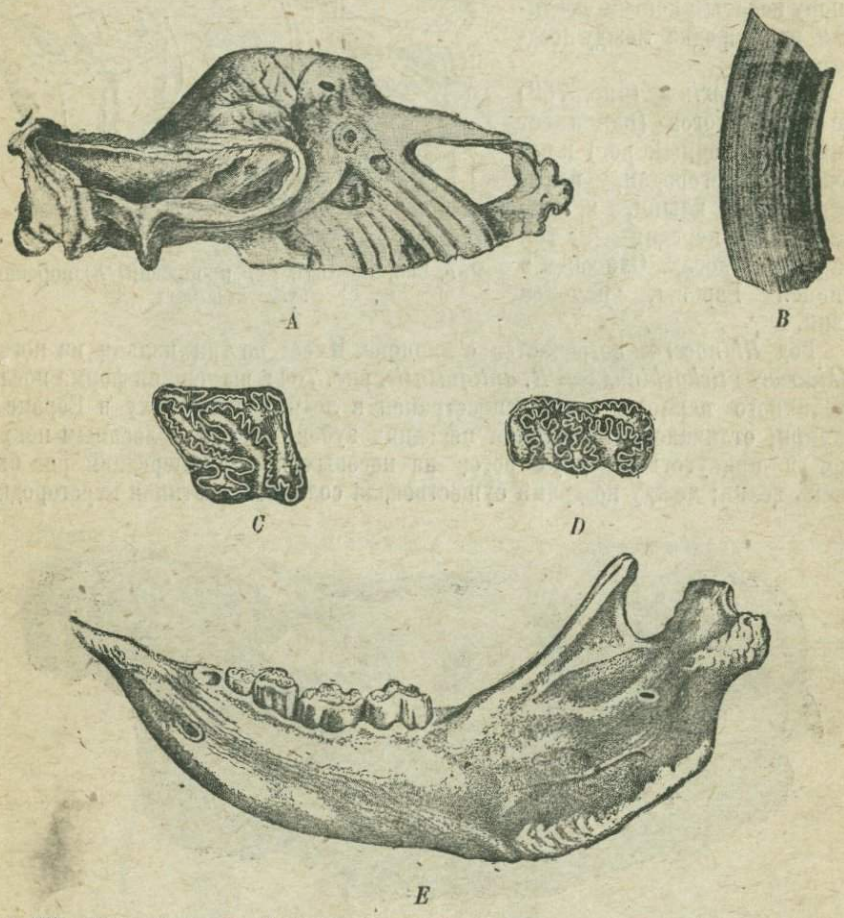



Рис. 767. *Elasmotherinum sibiricum*. *A* — череп с вывалившимися зубами и обломанными с наружной стороны впадинами; *B* и *C* — зуб верхней челюсти, *D* — зуб нижней (вид сверху); *E* — нижняя челюсть с коренными зубами. Уменьш.

выраженною мелкоскладчатостью эмали. Зубы его являются приспособленными к жизни в полосе степей, с питанием жесткими, истирающими зубы травами.

*Baluchitherium* (рис. 768), открытый в Белуджистане и Монголии, является представителем группы носорогов, оригинальных по своему внешнему виду и отличающихся гигантским ростом (вдвое более современного индей-

[1] Elasma — пластинка.

ского носорога). Из СССР известен близкий к нему род *Indricotherium* из олигоцена Тургайской степи. Это безрогие, подобно *Aceratherium*, носороги, встре-

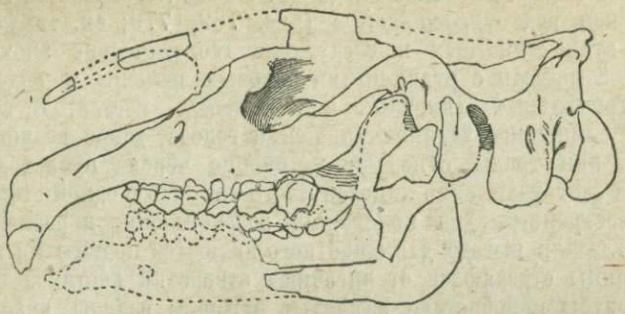


Рис. 768. Череп *Baluchitherium grangeri*. Миоцен. Монголия.

чающиеся в миоцене и верхнем олигоцене (пределы распространения еще точно не установлены). Они отличаются клыкообразным развитием вторых верхних резцов и вероятно таким же соответствующих нижних (рис. 768).

Вторая важная особенность, это — лошадинообразное удлинение передней части черепа. Шея удлинена более, чем это обыкновенно бывает у носорогов, и вместе со сравнительно малой величиной головы это ставится предположительно в связь с питанием листвой деревьев [1].

Палеонтологическая история развития семейства лошадиных, *Equidae*, как известно, изучена весьма хорошо, представляя довольно заезженный образцовый пример последовательных постепенных филогенетических изменений. Древнейшие представители, известные из эоцена, представляют маленьких животных, немного более 0,3 *м* высотою, с ногами, подобно

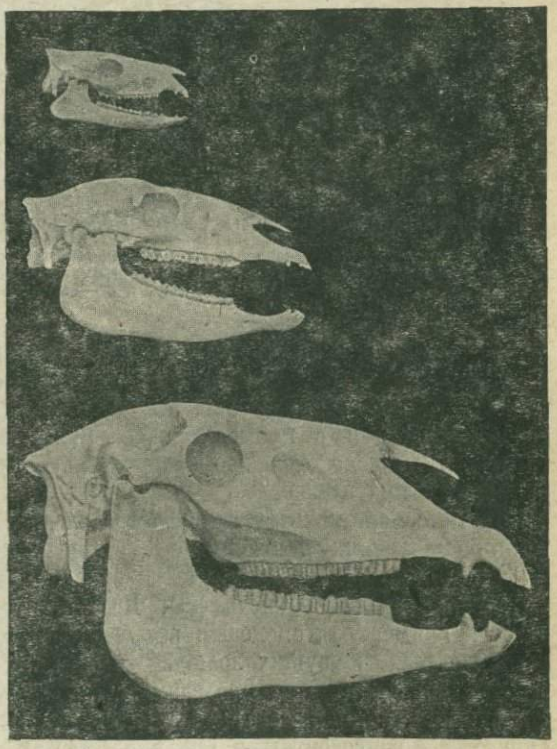
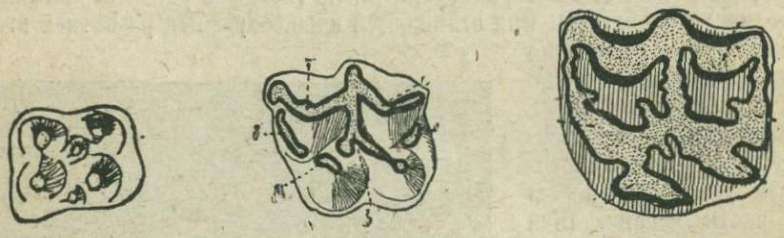



Рис. 769. *A*, *B*, *C* — черепа *Hyracotherium*, *Mesohippus*, *Hipparion*.

[1] Реставрированный скелет *Indricotherium* в Академии наук.

тому как у тапира, имеющими 4—3 пальца, с брахиодонтными зубами, снабженными округленными бугорками, с глазной орбитой, широко соединенной назади с височной впадиной. Таково подсемейство *Hyracotheriinae* и в нем род *Hyracotherium* (рис. 769, 770; см. также рис. 733). Развитие этих животных в следующие геологические эпохи приводит к однопалой лошади с рудиментами боковых пальцев в виде так называемых «грифельных» (пястных и плюсневых) костей. В связи с возрастанием длины ног удлиняются шея и голова, давая возможность удобного срывания травы с почвы; удлинение черепа происходит главным образом за счет удлинения лицевой части так, что с одной стороны расширяется пространство для помещения возрастающих в размерах зубов, с другой — глаза к выгоде для животного являются поднятыми над горизонтом. Глазницы отделяются от височных отверстий костяной перемычкой. Коренные зубы приобретают лунчатые бугорки; извивы эмали усложняются; в промежутках между последними отлагается цемент; в связи с пере-



*A* *B* *C*

Рис. 770 Коренные зубы. *A—Hyracotherium*; *B—Anchitherium*; *C—Equus*.

Соответственные бугорки обозначены соответственными буквами. Разрезы эмали обозначены жирным, резрезы дентина — точками, цемента — вертикальной штриховкой. Зуб *A* стерт наименее. *B* — более и *C* — еще более.

ходом от жизни на болотистой почве и питания чистою, сочною мякотью растущих там крупных, отчасти кустарниковых, растений к жизни на травянистых, покрытых злаками равнинах, зубы быстрее стираются от более твердой и с примесью песка пищи и в связи с этим становятся гипсодонтными со сложною поверхностью, приспособленною для перетирания жестких злаков.

За подсемейством *Hyracotheriinae* следует *Anchitheriinae*. У них число функционирующих пальцев 3—3, боковые пальцы еще достигают земли (рис. 771). Орбита не замкнута. В зубах имеются уже лунки, но еще нет цемента, и зубы брахиодонтны. Представителями этого семейства являются, например, олигоценовый род *Mesohippus*, лежащий на прямой линии развития ныне живущих лошадей, и близкий к нему *Anchitherium*, лежащий на боковой линии. Последний существует и в миоцене, а в плиоцене эта боковая линия развития представляет конечный этап в роде *Hipparion*, уже с гипсодонтными (см. рис. 734) зубами, боковыми пальцами, не достигающими земли, с замкнутыми назади глазницами. В зубах есть цемент. Собственно лошадь, *Equus*, впервые появляется в верхнем плиоцене Евразии и Сев. Америки. Ископаемые виды этого рода имели весьма широкое распространение, но ныне живущие находятся исключительно в Азии

и Африке. Ряд предков лошади представлен более полно в Америке, и там именно происходило развитие линии непосредственных предков лошади: европейские ископаемые представители *Equidae — Hyracotherium, Anchitherium, Hipparion*, за исключением одного *Hyracotherium*, являются повидимому лишь эмигрировавшими в разное время в Европу. Род *Equus*, развившись в Америке и отсюда населив Европу, затем вымер в Америке, оставшись лишь в Евразии.

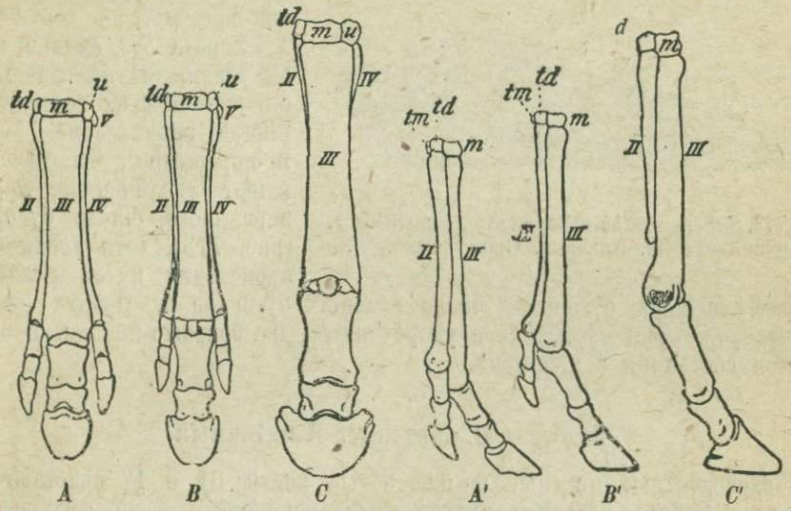



Рис. 771. Левая нога спереди и снутри *Anchitherium (A, A'), Hipparion (B, B'), Equus (C, C')*.

## Отряд VII. Парнокопытные. *Artiodactyla*

Животные, опирающиеся при ходьбе главным образом на III и IV пальцы, которые поэтому сильно развиты, тогда как остальные редуцированы иногда до полного исчезновения. Парнокопытные отличаются тем, что astragalus их имеет блоковидную суставную поверхность не только проксимально, как у непарнокопытных, но и дистально (рис. 772). Первоначальная зубная формула $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$. Верхние резцы и клыки имеют наклонность к исчезновению. Нижние клыки сохраняются, но большею частью примыкают к резцам, становясь и по форме подобными им. Парнокопытные разделяются на жвачных и нежвачных. Первые отрыгивают полупережеванную и затем полупереваренную пищу в рот для вторичного пережевывания, после которого она, поступая вторично в желудок, идет в иное его отделение, нежели первоначально. Приспособление, дающее возможность набирать наскоро запас пищи в желудок, для того чтобы затем заняться ее переработкой в условиях безопасности.



Рис. 772. Правая таранная кость (astragalus) вымершего рода оленей *(Palaeomeryx)*.

## Подотряд I. Нежвачные. **Nonruminantia**

Кроме устройства желудка, отличаются полной зубной системой, бунодонтны; имеют не сросшиеся пястные и плюсневые кости III и IV пальцев, развитой лобно-теменной гребень.



Рис. 773. *Sus erymanthius*. Верхние коренные зубы. Верхний миоцен. Пикерми. Около Афин. $^1/_2$.

У рода *Sus*, свиньи, клыки увеличены по сравнению с первичным их состоянием, иногда значительно. Также и коренные зубы представляют увеличенное, против первичного, число бугорков (рис. 773), хотя увеличение *происходит путем развития* вспомогательных бугорков; число главных бугорков 4. Орбита назади незамкнута. Существуют, хотя укороченные, два боковые пальца. В ископаемом состоянии с плиоцена.

## Подотряд II. Жвачные. **Ruminantia**

Селенодонтны; пястные и плюсневые кости III и IV срастаются в «дудку». Орбита назади замкнута, лобно-теменной гребень обыкновенно отсутствует.

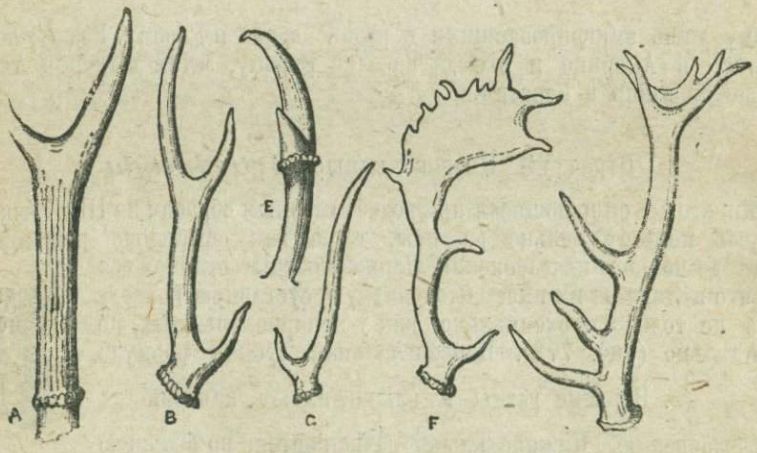



Рис. 774. Рога различных оленей.

*A* — *Cervulus dicranoceros*, нижний плиоцен; *B* — *Cervulus pardinensis*, верхний плиоцен; *C*, *D* — *Cervus elaphus* (ныне живущий и в постплиоцене), на втором году и взрослый, *E* — ныне живущий мунтжак, *Cervus muntjac*, *F* — *Dama*, ныне живущая лань.

Сем. Cervidae, олени (*Cervicornia*, оленерогие). Самцы большею частью с рогами; если рога отсутствуют, то верхние клыки, большею частью хорошо выраженные, увеличены. Сохраняются фаланги боковых пальцев (рис. 776, *C*).

Олени представляют группу, расцвет которой произошел в послетретичный период и достиг максимума в настоящее время. Рога оленей (рис. 774) развивались постепенно с течением времени, так что у древнейших форм они очень просты, представляют мало разветвлений, у позднейших они становятся все более разветвленными. Филогенетическое развитие рогов воспроизводится в их онтогении. Так например, у ныне живущего благородного оленя, *Cervus elaphus*, рога на первом году жизни являются в виде сравнительно невысоких и неразветвленных конических образований. На втором году жизни эти рога сбрасываются, а заново развиваю-

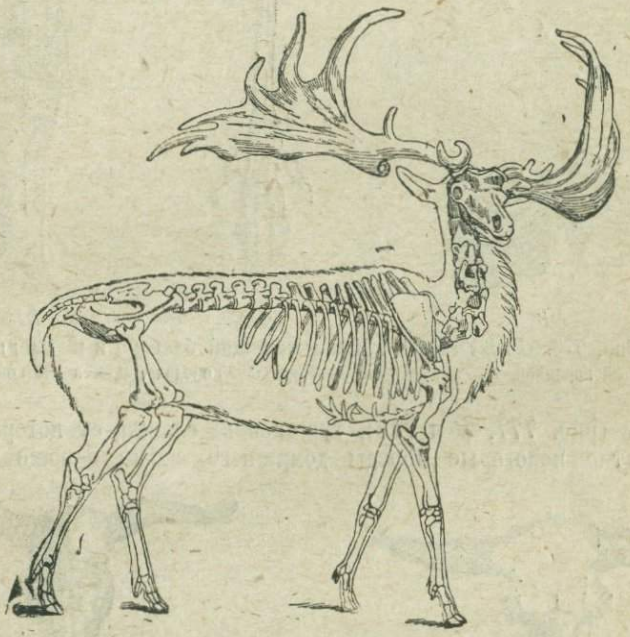


Рис. 775. *Megaceros hibernicus (Cervus giganteus)*. Постплиоцен. Ирландия.

щиеся на месте сброшенных являются уже вильчаторазветвленными (рис. 774, *C*); на вырастающих год спустя прибавляется еще одна ветвь и т. д., так что у взрослого оленя рога являются с большим числом ветвей (рис. 774, *D*).

К оленям с простейшими рогами, неразветвленными или лишь вильчато раздвоенными, принадлежит род *Capreolus*, косуля (нижний плиоцен—ныне).

Из послетретичных отложений Европы известен живший одновременно с доисторическим человеком во время ледникового периода *Megaceros hibernicus* (рис. 775), рога которого в ширину захватывают более трех метров и отличаются широколапчатой формой. Безрогие предшественники оленей известны с олигоцена.

Сем. Cavicornia—полорогие (антилопы, быки, козы, овцы); как известно, отличаются роговой оболочкой центрального костяного стержня рогов; верхние клыки рудиментарны или отсутствуют; рудиментарные боковые пальцы уже утратили фаланги, плюсневые и пястные кости функ-

ционирующих пальцев срастаются в дудку. Род *Bos* с плиоцена. Из видов, существовавших еще в историческое время, заслуживает упоминания *Bos*

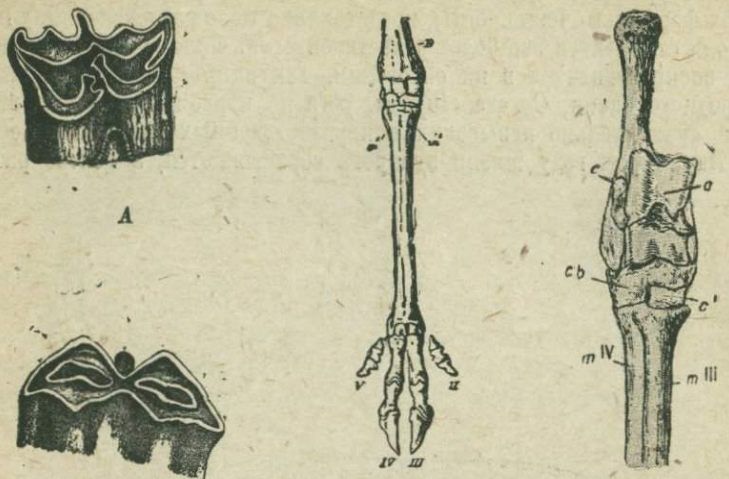



Рис. 776. *Cervus elaphus.* Ныне живущий благородный олень.
*A* — верхний коренной, *B* — нижний коренной зуб, *C* — передняя, *D* — задняя конечность.

*primigenius* (рис. 777, *B* и 778), тур древних славян, от которого произошли вероятно некоторые породы домашнего скота; в общем однако он




Рис. 777. *A* — *Bos (Bison) priscus*, *B* — *Bos primigenius.* Черепа. Постплиоцен $^1/_{20}$.

был истреблен, а не одомашнен; вымирание его закончилось около трехсот лет тому назад, когда он водился лишь в особых парках-зверинцах около Варшавы.




Рис. 778. Коренные зубы *Bos primigenius.*
*A* — верхний, *B* — нижний.

*Bos primigenius* отличается длинным узким лбом и S-образно согнутыми рогами.

*Bos (Bison), europaeus,* зубр, и *Bos (Bison) americanus,* бизон, вымирают в настоящее время; вымершую форму, родственную зубру, представляет *B. priscus* (см. рис. 777, *A*).

Ныне живущие хоботные являются оригинальными животными, благодаря *присутствию хобота, представляющего вытянутый нос, и пары больших* бивней в верхней челюсти (у вымерших, более древних форм и в них и ней)— гипертрофированных резцов верхней челюсти, растущих в течение всей жизни. Хоботные пятипалы, с вторично-сериальным расположением костей запястья и предплюсны. Зубная система вообще является специализированной, *клыки отсутствуют*, а коренные зубы приобретают огромную величину и оригинальное строение. Зубная формула $\frac{1 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{0 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}$, но коренные зубы у позднейших представителей хоботных не существуют одновременно, как обыкновенно у млекопитающих, а появляются один за другим в течение всей жизни животного: каждый последующий выдвигается сзади челюсти на место износившегося функционировавшего, и являются в каждый данный момент в числе не более одного вполне образованного и функционирующего зуба с каждого бока челюстей. Что касается оригинального строения коренных зубов крайних представителей слоновых, то оно все-таки сводится к лофодонтному типу; при этом число гребней является сильно увеличенным сравнительно с тем, что обыкновенно наблюдается у млекопитающих, доходя до 27 у ныне живущего индийского слона. Зуб становится гипсодонтным, растущим в течение долгого периода, так что гребни становятся вытянутыми в направлении высоты, с почти параллельными боковыми поверхностями (рис. 780, *B*), а ложбины между ними заполняются цементом, отсутствующим у более древних хоботных. В связи с необходимостью поддерживать голову с тяжеловесными бивнями, череп представляет *большую высоту и большую затылочную поверхность*, к которой прикрепляются шейные мускулы, поддерживающие голову на весу. Увеличение размеров черепа достигается за счет утолщения стенок его; верхняя стенка мозговой полости, например, имеет толщину большую, чем высота мозговой полости (рис. 779). В то же время утолщение стенок таково, что не влечет за собою значительного увеличения веса черепа;

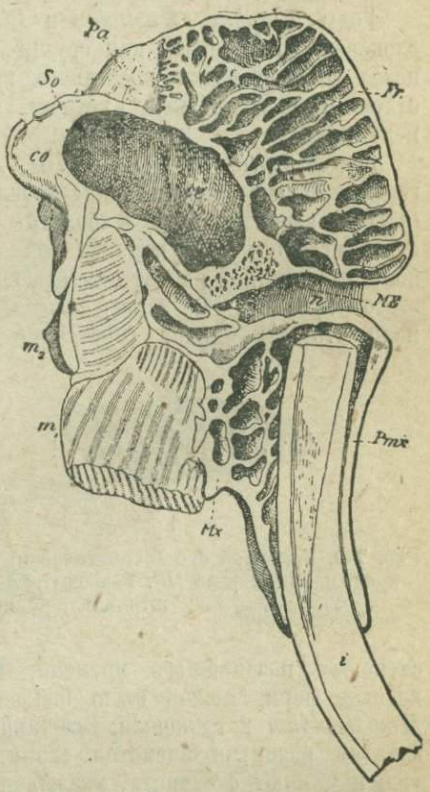



Рис. 779. Череп индийского слона *(Elephas indicus)* в вертикальном разрезе.

*So* — верхняя затылочная кость; *co* — затылочный мыщелок; *Pa* — теменная кость; *Fr* — лобная; *Mx* — верхнечелюстная; *Pmx* — межчелюстная; *ME* — решетчатая; *ce* — мозговая полость; *a* — носовая полость; *i* — бивень; $m_1$, $m_2$ — первый и второй коренные зубы.

стенки его являются воздухоносными, имея крупноячеистое сложение. В связи с присутствием хобота и бивней носовые отверстия на черепе приближены к лобной части. Слоны пальцеходящи, но под пальцами имеется эластичная подушка; ноги колоннообразны, различные отделы их расположены не под углом один относительно другого, как у других млекопитающих, но по прямой линии. Кости предплечья и голени не испытывают той редукции, что у копытных.

Роды *Elephas*, *Mastodon* и *Dinotherium* только и были известны из слоновых до XX века, как группа, обособленная от млекопитающих обычного типа. Находки последнего времени, сделанные в нижнетретичных отложениях Ливийской пустыни, восполняют этот пробел в отношении переходов.

Род *Moeritherium* [1] (рис. 781, *A*), из верхнего эоцена и нижнего олигоцена Египта, представляет небольшое тапирообразное животное. *Moeritherium* вероятно жил в болотистых местностях и питался сочной, полуводяной растительностью этого времени. В *Moeritherium* мало что напоминает собственно



*A* *B*

Рис. 780. Коренной зуб (схематически) слона в виде сверху *(A)* и в вертикальном продольном разрезе *(B)*. Разрезы эмали показаны жирным, дентина — косыми штрихами, цемент покрыт точками.

слоновых позднейшего времени, и если бы не существование переходных форм, можно было бы вообще сомневаться в принадлежности *Moeritherium* к слоновым. Все-таки задняя часть черепа уже представляет зачатки развития ячеистой ткани, носовые отверстия и носовые кости уже начинают отступать, указывая на присутствие хватательной верхней губы, и началась редукция зубов, причем в каждой челюсти вторая пара резцов начала развиваться в бивни.

Зубная формула $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}$. Зубы бунодонтны, четырехбугорчаты, с наклонностью бугорков к соединению в гребни. *Moeritherium* должно быть имел около 1 *м* в высоту [2].

*Palaeomastodon* (см. рис. 781, *B*), из нижнего олигоцена Египта, более слонообразен, чем его предшественник *Moeritherium*, и большей величины. Череп возрос в высоту. Маленькие носовые кости с носовыми отверстиями

[1] От названия озера Мери.

[2] Находки в Ливийской пустыне установили еще связь слоновых с морскими коровами (*Sirenia* — представлены ныне живущими дюгонями в Красном море и Индийском океане и вымершей недавно Стеллеровой коровой в Беринговом море), сблизив *Moeritherium* с *Eotherium*, и выяснили эволюцию морских коров (см. рис. 7, стр. 23).

отступили так, что лежат непосредственно перед орбитами. Это должно было быть связано с присутствием довольно значительного хобота, как у тапира. За исключением довольно сильно развитых бивней все передние зубы исчезли.

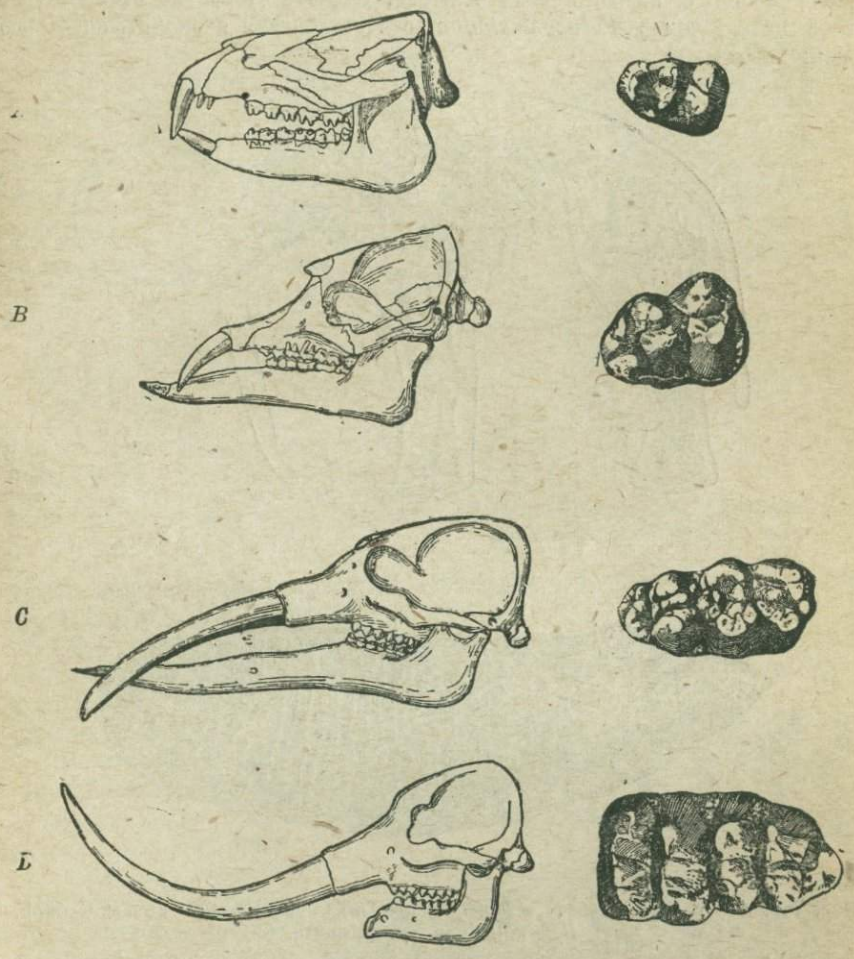
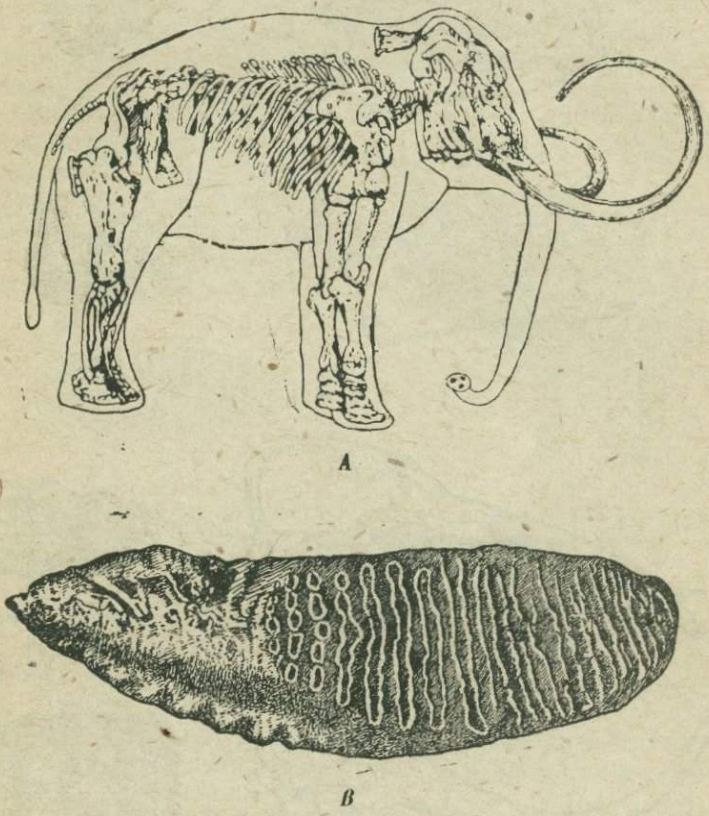



Рис. 781. *A*, *B*, *C*, *D* — боковой вид черепа слоновых и вид их коренных зубов сверху.

*A* — *Moeritherium*. Верхний эоцен. *B* — *Palaeomastodon*. Нижний олигоцен. *C* — *Mastodon (Bunolophodon) angustidens*. Миоцен. Сансан. Франция. *D* — *Mastodon americanus*. Постплиоцен. Сев. Америка.

Бивни верхней челюсти велики, загнуты вниз и с полосой эмали лишь на части поверхности, обращенной наружу. Нижняя челюсть представляет значительно удлиненный симфиз, и бивни ее направлены прямо вперед, как у *Moeritherium*. Зубная формула $\frac{1 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}$. Коренные зубы шестибугорчаты.

Род *Mastodon* (см. рис. 781, *C*, *D*) с миоцена до послетретичных отложений включительно, более древние формы *(Bunolophodon)* имели четыре бивня в обеих челюстях с полосою эмали на наружной поверхности. Коренные зубы настолько возросли в размерах, что только два зуба развиты одновременно с каждого бока челюсти. Носовое отверстие отнесено еще далее назад, чем у *Palaeomastodon*, свидетельствуя о значительном развитии хобота.



*A*

*B*

Рис. 782. *A* — скелет мамонта, *Elephas primigenius*, из мерзлой почвы Сибири. *B* — коренной зуб мамонта.

Позднейшие формы *Mastodon* несут лишь верхние бивни, нижние атрофированы, хотя нижняя челюсть еще сохранила длинный симфиз; буно-лофодонтные коренные зубы представляют большое число гребней. Собственно слон, *Elephas* (рис. 782) является с плиоцена. Из ископаемых слонов необходимо отметить мамонта *(Elephas primigenius)*, жившего во время ледникового периода. Мамонт был современником доисторического человека. Мамонт имел распространение от Западной Европы через Сибирь и Аляску в США. Мамонт, в приспособлении к холодному климату местностей, где он обитал, был покрыт длинною шерстью (рис. 783) буро-рыжего цвета. Бивни мамонта отличаются большою величиною — до 3 *м* длины. Мамонт питался травами, хвоей и шишками хвойных, и, в соот-

ветствии с этой грубой пищей, коренные зубы его имели большое число тонких гребней и действовали перетирающе. Трупы мамонта, сохранившиеся с мясом, кожей и волосами, находят во льдах севера Сибири. В Зоологическом музее Академии наук в Ленинграде находятся остатки такого мамонта, вывезенного с устьев Лены в 1806 г., а также чучело,

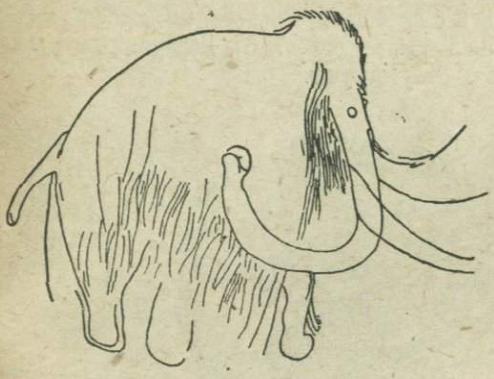


Рис. 783. Изображение мамонта на стене пещеры в Комбарелль во Франции, сделанное доисторическим человеком. Отчетливо представлен покров из длинных волос.



Рис. 784. *Dinotherium giganteum*. Верхний миоцен. Эппельсгейм. Германия. $^1/_{20}$.

скелет и мягкие части мамонта, привезенного в первые годы XX века с Березовки в северо-восточной Сибири.

*Elephas trogontherii* из межледниковых отложений является предшественником мамонта, имеет в коренных зубах число пластинок, близкое к обычному для более древних слонов.

В то время как вышеописанные роды слоновых могут находится на прямой линии развития, род *Dinotherium* (рис. 784, 785) представляется специализированным, лежащим на ветви, которая является боковою от главной линии развития слоновых. Именно он является специализированным в отношении бивней нижней челюсти, которые отгибаются круто вниз.



Рис. 785. *Dinotherium bavaricum*. Верхний миоцен. Брейтенброн. Бавария. Германия. *A* — коренные зубы верхней, *B* — коренные зубы нижней челюсти. $^1/_4$.

В верхней челюсти (недостаточно сохранившейся у единственного известного до сих пор экземпляра черепа) бивни повидимому отсутствовали. Имелось по 5 лофодонтных двух- и трехгребенчатых коренных зубов. Несомненно *Dinotherium* должен был обособиться довольно рано от главного

ствола слоновых, от рода не более древнего и не более специализированного нежели *Palaeomastodon*. *Dinotherium* встречается в миоцене и в нижнем плиоцене Евразии.

## Отряд IX. Китообразные. *Cetacea*

Голые, с гладкой кожей, рыбообразные водные животные с большой не обособленной от туловища головой и с носовыми отверстиями, лежащими на верхней стороне рыла, близ лобной части (рис. 786). Передние конечности превращены в ласты, задние — отсутствуют.

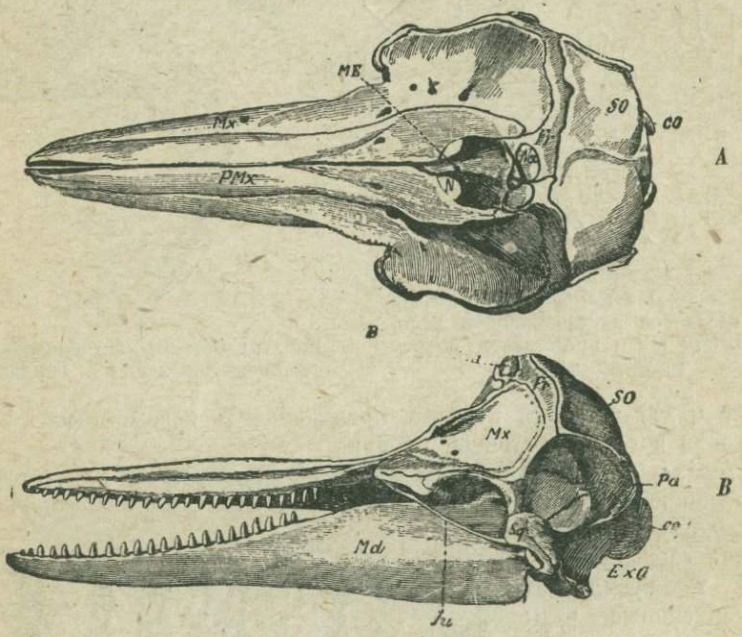



Рис. 786. Череп ныне живущего дельфина. *A* — сверху. *B* сбоку.

*co* — condylus; *Exo* — exoccipitale; *Fr* — frontale; *Ju* — jugale; *Md* — нижняя челюсть; *ME* — mesethmoideum; *Mx* — верхнечелюстная кость; *N* — носовые отверстия; *Na* — nasalia; *Pa* — parietalia; *PMx* — praemaxillare; *SO* — supraoccipitale; *Sq* — squamosum.

Имеется горизонтальный хвостовой плавник, а иногда и вертикальный, спинной, без твердого плавникового скелета.

Челюсти весьма длинны, так что образуется длинное рыло за счет межчелюстных и верхнечелюстных костей. Верхнечелюстные кости у позднейших форм объемлют межчелюстные, образуя весь край верхней челюсти, снабженный зубами. В задней части черепа кости у позднейших форм, наоборот, стеснены в развитии. Носовые кости очень малы, теменные смещены со средней линии на бока черепа, так что верхнезатылочная кость, главным образом составляющая кровлю черепа, приходит в соприкосновение с лобными костями. Соединенные носовые отверстия (брызгальце) ведут в носовую полость, протягивающуюся почти прямо вниз. Носовая полость не содержит носовых раковин (разветвленных образова-

ний обонятельной кости) и является исключительно органом дыхания, но не обоняния.

У новейших китообразных зубы многочисленны, однородны, гаплодонтны, у более древних они иногда диференцированы, так что бывают коренные зубы с двумя-тремя корнями и зубчатой кроной. Беззубые киты представляют зубы лишь у зародышей, а в постэмбриональном состоянии животное имеет китовый ус, — роговые пластины, свешивающиеся с верх-

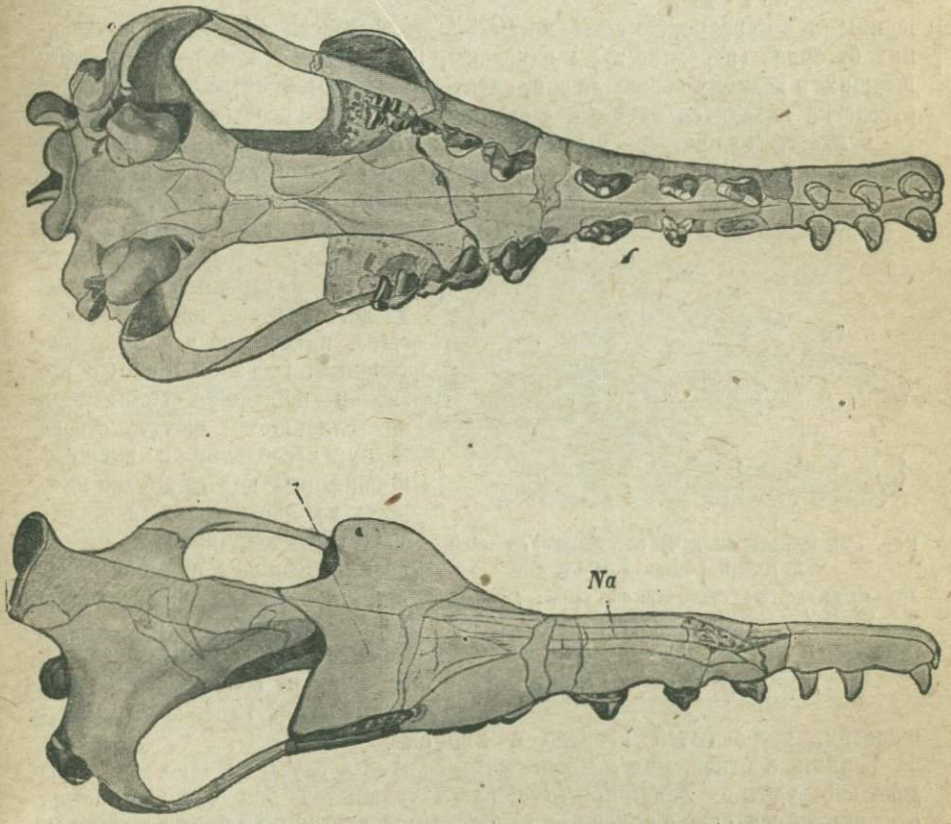



Рис. 787. Череп *Protocetus atavus*. Снизу и сбоку. Верхний эоцен. Моккатам. Бир Канра. Египет.

них челюстей, бахромчатые на краю и служащие для отцеживания воды от добычи, состоящей из мелких ракообразных. Шейные позвонки укорочены и большею частью срастаются. Сочленения позвонков между собой и ребер с позвонками редуцированы. Передние конечности представляют укороченное плечо и предплечье и удлиненную кисть. Кости предплечья неподвижны в локте. Имеется гиперфалангия. Существуют рудиментарные кости таза, не соединенные с позвоночным столбом. Этот рудимент — так же как, например, ушных мускулов, носовых раковин, волосяного покрова и кожных желез — свидетельствует, что китообразные происходят

от наземных четвероногих млекопитающих, перешедших к водному образу жизни. Всего вероятнее исходною для китообразных была насекомоядно-креодонтная группа млекопитающих.

В верхнем эоцене Старого и Нового света встречаются примитивные роды зубастых китообразных — *Protocetus* (рис. 787) в Египте, имеющий диференцированную зубную систему с нормальной для млекопитающих формулой $\frac{2 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$, с коренными зубами режущими, уже несколько упрощенными по сравнению с зубами *Creodontia* вследствие редукции внутренних бугорков (передние зубы изменены, как вообще у четвероногих, перешедших к водному образу жизни, служа для схватывания добычи). Носовое отверстие находится впереди, сзади него длинные носовые кости.

К *Protocetus* примыкает *Zeuglodon* (рис. 788; zeugl — иго), являющийся несколько специализированным в отношении большой величины и характера коренных зубов, представляющих своеобразную зубчатую крону и совершенное исчезновение внутренних бугорков. У него так же, как у *Protocetus*, имеется на черепе лобно-теменной гребень. Шейные позвонки не короче спинных и не сливаются между собою. В приспособлении к жизни в прибрежной полосе имелся панцырь из многоугольных костяных табличек, покрывавших с обоих боков весь спинной плавник и вероятно прилегающую часть туловища.

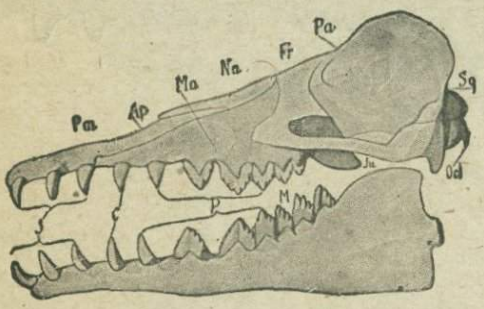



Рис. 788. Реставрация черепа *Zeuglodon osiris*. Верхний эоцен. Египет.

*Ap* — место носового отверстия; *C* — клыки; *Fr* — лобная кость; *J* — резцы; *Ju* — скуловая кость; *M* — коренные зубы; *Ma* — верхнечелюстная кость; *Na* — носовая кость; *Ocl* — condylus occipitalis; *P* — ложнокоренные зубы; *Pa* — теменная кость; *Pm* — межчелюстная кость; *Sq* — чешуйчатая кость.

Ископаемые китообразные, близкие к современным дельфинам (рис. 786), китам и кашалотам, встречаются нередко с миоцена.

Взаимные отношения и происхождение этих 4 групп недавно выяснены довольно удачно. *Zeuglodontidae* рассматриваются как боковая ветвь, отчленившаяся еще в эоцене от *Creodontia*, достигшая расцвета в верхнем эоцене и вымершая в миоцене. Современные китообразные берут начало в общей группе *Microzeuglodontidae*. В нижнем олигоцене отчленяются зубастые киты *(Agorophius)*, достигающие расцвета уже в миоцене. На границе олигоцена с миоценом возникают предки беззубых китов *(Patriocetus)*, развивающихся в плиоцене. Неясно происхождение ветви дельфинов, расцвет которой падает на современную эпоху.

## Отряд X. Морские коровы. *Sirenia*

Морские коровы или сиреновые рассматриваются в настоящее время как ветвь копытных животных, приспособившаяся к морскому образу жизни. Полагают, что морские коровы из всех копытных всего ближе стоят к хоботным *(Proboscidea)*, имея с ними общих предков. Первичные

сиреновые, зубная система которых в настоящее время редуцирована, обладали полным комплектом зубов, так что имеются верхние клыки и многочисленные коренные зубы, снабженные двумя поперечными гребнями. Из сиреновых доныне сохранились в тропических морях дюгонь (*Halicore*) и ламантин (*Manatus*), и лишь в конце XVIII века окончательно была истреблена морская корова (*Rhytina*), жившая у берегов Берингова моря. Скелет ее (*Rhytina stelleri*) хранится в Зоологическом музее Академии наук.

Нынешние сиреновые обладают ластами, вполне приспособленными для плавания.

Раскопки в эоцене Европы показали однако, что у предков сиреновых имелась правильно функционировавшая пятипалая конечность.

Постепенная редукция костей заднего пояса прекрасно прослеживается у сиреновых, начиная со среднего эоцена доныне. Таков ряд *Eotherium* и *Eosiren* из среднего эоцена, *Halitherium* из олигоцена, *Metaxytherium* из миоцена и современные *Halicore dugong* из Австралии и *Halicore tabernaculi* из Красного моря (см. введение, отнош. палеонт. к сравн. анатомии, рис. 7).

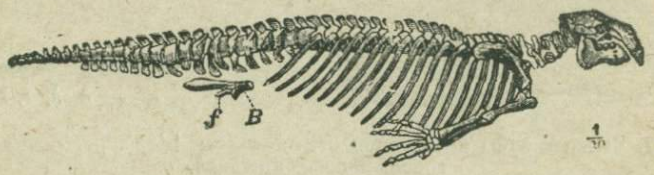



Рис. 789. *Halitherium schinzi*. Олигоцен рейнского Гессена в Германии. 1/30. *B* — таз; *f* — femur.

Хорошо известен и сохранился скелет *Halitherium schinzi* (рис. 789) из среднего олигоцена Германии.

Изучение ископаемых сиреновых служит одним из примеров возможности построения генетического ряда предков современных животных на основании палеонтологических данных.

## Отряд XI. Приматы [1]. *Primates*

Приматы, к которым принадлежит и человек, стопоходящи. Всегда пятипалы и имеют зубы всех трех категорий, мало специализированную зубную систему. Зубная формула $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 - 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 - 3 \cdot 3}$. Коренные зубы большею частью тупобугорчаты. Глазницы отделены перемычкой или стенкой от височных отверстий. В общем приматы по характеру конечностей и зубной системы — признакам, наиболее важным систематически, — являются животными мало специализированными и менее удалившимися от прототипа млекопитающих, чем большая часть других порядков. Зато они достигают исключительной специализации в совершенно новой для животных области — необычного развития головного мозга. Могут считаться вышедшими в мезозое из насекомоядных (*Insectivora*).

[1] Primates — первые по достоинству.

## Подотряд I. Полуобезьяны. **Prosimiae (Lemuroidea)**

Низшие приматы с хватательными передними и задними конечностями, большею частью снабженными ногтями. Коренные зубы иногда остробугорчаты; существует лишь перемычка между глазничной и височной впадиной. Ветви нижней челюсти не сросшиеся в симфизе. Зубная формула большею частью $\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$. В запястьи большею частью существует отдельная centrale.

Полуобезьяны ниже обезьян по развитию головного мозга, по выдающейся лицевой части черепа, по присутствию кроме пары грудных сосцов

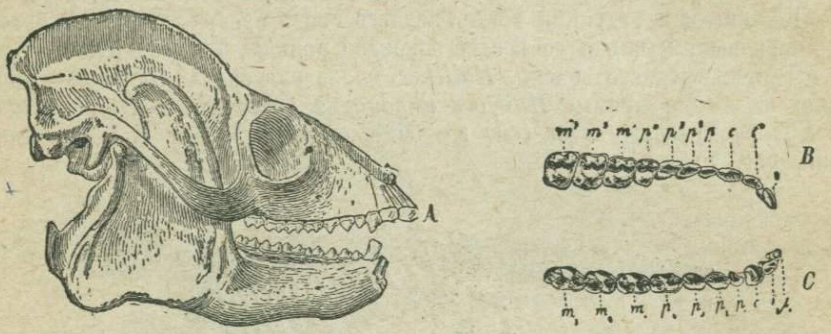



Рис. 790. Череп и зубы ископаемой полуобезьяны *Adapis parisiensis*. Верхний эоцен. Кверси. Франция.

*A* — череп; *B* — верхний ряд зубов; *C* — нижний ряд зубов.

часто еще пары брюшных. Известны с эоцена (*Adapis*; рис. 790). Современные лемуры ограничены в распространении Мадагаскаром, Южной Африкой и Ост-Индией.

## Подотряд II. Обезьяны. **Simiae**

Обезьяны имеют тупобугорчатые коренные зубы, совершенно замкнутую назади глазничную впадину и слитые в симфизе ветви нижней челюсти.

Обезьяны делятся на обезьян Нового света — *Platyrrhini* и обезьян Старого света — *Catarrhini*. Первые более примитивны, имеют большее число коренных зубов $\frac{3 \cdot 3}{3 \cdot 3}$, широкую хрящевую носовую перегородку и потому ноздри, направленные наружу, хвост длинный, содержит не менее 14 позвонков, иногда хвост бывает хватательный. Вторые имеют формулу коренных зубов $\frac{2 \cdot 3}{2 \cdot 3}$, узкую носовую перегородку и ноздри, опущенные вниз; хвост никогда не бывает хватательным. Ископаемые обезьяны известны с олигоцена (*Mesopithecus*, рис. 791).

Из узконосых обезьян наиболее близко к человеку сем. *Anthropomorphae*, человекообразных обезьян (ныне живущие представители: гиббон, оранг-утанг, горилла и шимпанзе). Человекообразные лишены хвоста; лазающие животные с сильно искривленными пальцами, поэтому по земле

ходят на наружном крае ног, опираются и на передние конечности, более длинные, нежели задние.

Еще более, нежели ныне живущие человекообразные обезьяны, близок к человеку *Pithecanthropus* из верхнеплиоценовых или нижнепостплиоценовых отложений Явы. Его череп (рис. 792) является промежуточным по своей вместимости между черепом человека и ныне живущих человекообразных обезьян. Возраст слоев с *Pithecanthropus*





Рис. 791. Череп и зубы верхней челюсти ископаемой обезьяны Старого Света, *Mesopithecus pentelicus*. Верхний миоцен. Пикерми. Около Афин. Греция.

оценивается в 400 или 500 тысяч лет. За последнее время открыты близкие к *Pithecanthropus* роды: *Eoanthropus* из плиоцена (?) Англии и *Sinanthropus* из плейстоцена Китая.

Что касается ископаемого человека, выделяемого в группу *Anthropidae (Hominidae)*, то остатки его достоверно известны лишь из послетретичных отложений, причем принадлежат к двум типам. Один *(Homo sapiens)* тот же, что и представляемый современными расами человечества; другой — так называемый неандертальский человек *(Homo neanderthalensis)*, названный так по местонахождению в Неандертале у Дюссельдорфа в Германии.

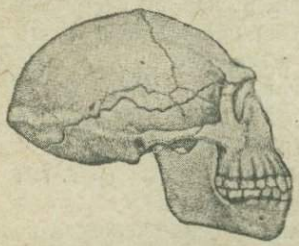


Рис. 792. Череп *Pithecanthropus erectus* с реставрированной нижней половиной (ниже темной линии, идущей от надбровных дуг к затылку).

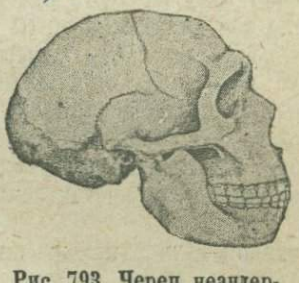


Рис. 793. Череп неандертальского человека *(Homo neanderthalensis)*.

Неандертальский человек имел череп низшего типа, меньшей вместимости, с покатым лбом (рис. 793), с сильно выдающимися, подобно тому как у некоторых человекообразных обезьян, вздутиями кости на верхнем краю глазных впадин.

Кроме того неандертальский человек отличается от современного человека по характеру нижней челюсти — отсутствием подбородка, т. е. выступа челюсти вперед на нижнем краю.

В связи с присутствием подбородка передняя поверхность нижней челюсти от ряда резцов бывает поката вперед и вниз, тогда как при отсутствии подбородка, у обезьян, она поката назад и вниз (см. рис. 791). У неандертальского человека, при соответствующем положении черепа, нижняя челюсть в указанном отношении имеет промежуточный характер.

Одновременное существование в прошлом *Homo sapiens* и *Homo neanderthalensis* является препятствием для того, чтобы считать последнего прародителем первого.

Кроме того, есть некоторые особенности *Homo neanderthalensis* в строении зубов, например, слияние корней, препятствующие считать его прародителем современного человека.

Возможно, что неандертальский человек представляет боковую ветвь человеческого рода, вымершую расу, причем является интересным ее широкое распространение (по всей Европе, у нас найден в Крыму).

*Homo neanderthalensis*, как и *Pithecanthropus*, интересны тем, что если они и не принадлежат к числу прямых предков современного человека, то все-таки представляют отдельные особенности организации, промежуточные между особенностями организации ныне живущих человека и человекообразных обезьян.



Рис. 794-*а*. Череп *Homo sapiens* (Кро-Маньон).

*Последние в свою очередь*, выходя в прошлом из общего с человеком корня, могут быть ветвью, пошедшею в другом направлении, нежели родственная ей ветвь человеческого рода.

Известен также, хотя только по нижней челюсти, *Homo heidelbergensis*, еще более древний и более примитивный, чем неандертальский (с более покатой назад нижней челюстью).

Подобно тому как есть ископаемые, вымершие виды человека, есть и вымершие так сказать подвиды или разновидности *Homo sapiens*. В Европе таковою является так называемый *Crô-Magnon* (по имени одной местности во Франции), отличавшийся высоким ростом (1,94 *м* у взрослого мужчины), существовавший около 25 тысяч лет назад (рис. 794, справа). *Crô-Magnon* имел черты азиатского характера.

Вообще же считается *возможным возникновение человека полифилетически* в различных местах земного шара, независимо в одних местах от других.

Во всяком случае нахождение промежуточных ступеней от современного человека *(Homo sapiens)* к низшим приматам наталкивается на значительные затруднения, во-первых, вследствие трудности установления относительного хронологического возраста отдельных находимых остатков, а затем и вследствие неполноты и особых трудностей нахождения самих остатков первобытного человека. Трудность состоит в том, что человек жил во время последнего геологического периода, в течение которого не успели еще произойти значительные изменения в перемещении суши и воды, так что ископаемые остатки, лучше всего сохраняющиеся в водных отложениях, еще не успели обнажиться и стать доступными наблюдениям.

Некоторыми исследователями предполагается существование человека в третичном периоде, *по крайней мере с олигоцена*, но это предположе-

ние строится на шатком основании находок подобия кремневых орудий. Древнейшие орудия этого рода представляют оббитые куски кремня; подобные обломки могут возникать, однако, в природе просто под действием перемен температуры и под действием перекатывания кремней движущейся водой.

Достоверно известно, что человек существовал во время дилювия, одновременно с мамонтом, шерстистым носорогом, пещерным медведем и другими вымершими — отчасти, несомненно, вследствие истребления человеком — крупными млекопитающими.

На обломках костей, на стенах пещер найдены рисунки этих животных, сделанные их современником, доисторическим человеком.

Скудость имеющихся в настоящее время данных относительно ископаемых предков человека не мешает, на основании сравнительно-анатомического изучения, ставить человека в порядок приматов, причем одни выделяют человечество в группу, эквивалентную *Prosimiae* и *Simiae*, т. е. в нашем изложении — подотряду, другие считают *Hominidae* просто за семейство группы *Catarrhini*.

## Геологическое распространение млекопитающих

Древнейшими представителями млекопитающих являются их триасовые формы из *Multituberculata (Microlestes)* и *Polyprotodontia (Dromatherium)*.

Нельзя однако сказать, что до сих пор существует полное единогласие в признании их млекопитающими. Существует мнение, что их все еще следует относить к рептилиям.

Несомненно все-таки, что *Marsupialia* произошли от первичных *Sinapsida*. Большим пробелом в познании геологического распространения млекопитающих является незначительность находок их в меловых отложениях, между тем как уже в эоцене наблюдается большое их разнообразие.

Однако, лишь в плиоцене, а не в миоцене, как у птиц, появляется большинство родов ныне живущих млекопитающих. Можно сказать таким образом, не вдаваясь в подробности, что временем наибольшего развития млекопитающих являются третичный и четвертичный периоды.

### Характеристика групп млекопитающих

1 подкласс. *Eplacentalia*, беспоследовые.

1 отряд. *Monotremata*, однопроходные. Беззубые, со свободными шейными ребрами. Имеются coracoidea, interclavicula и сумочные кости. Послетретичные отложения и ныне.

2 отряд. *Marsupialia*, сумчатые. Постоянно сумочные кости и сумка. Меняется лишь задний ложнокоренной зуб. Триас — ныне.

1 подотряд. *Multituberculata*. Многобугорчатые коренные зубы. 2 резца. Триас—эоцен.

2 подотряд. *Polyprotodontia*. Число резцов до 5 в одной ветви челюсти. Коренные зубы остробугорчаты. Триас — ныне.

3 подотряд. *Diprotodontia*. Увеличенная в размерах пара средних резцов. Третичные отложения — ныне.

2 подкласс. *Placentalia*, последовые. Сумка и сумочные кости отсутствуют; обыкновенно отсутствует и клоака. Смена резцов, клыков и ложнокоренных зубов.

1 отряд. *Insectivora*. Зубы триконодонтные, тритуберкулярные с наклонностью стать четырехбугорчатыми. Юра? Мел? Третичные отложения — ныне.

2 отряд. *Chiroptera*. Летательная перепонка, натягиваемая удлиненными пальцами передних конечностей и соединяющая их с туловищем. Третичные — ныне.

3 отряд. *Carnivora.* Сильные клыки, задние коренные иногда с режущими ребрами. Нижняя челюсть двигается только вертикально. Третичные — ныне.

4 отряд. *Edentata.* Обыкновенно только коренные зубы; без эмали. Покров волосы или роговые чешуи или костяные щитки. Третичные — ныне.

5 отряд. *Condylarthra.* Маленькие, крайне примитивные копытные с низкими зубами в полном числе. Пятипалы, с сериальным расположением. Стопоходящи. Эоцен.

6 отряд. *Perissodactyla.* От четырех до одного пальца, сильнейший третий. Пальцеходящи. Зубная система большею частью полная. Коренные зубы лофодонтны, редко бунодонтны. Третичные отложения — ныне.

7 отряд. *Artiodactyla.* Сильно развиты третий и четвертый пальцы. Astragalus блоковиден сверху и снизу. В зубной системе часто отсутствуют резцы и клыки. Зубы бунодонтны, селенодонтны. Третичные отложения — ныне.

1 подотряд. *Nonruminantia.* Полная зубная система; бунодонтны; не сросшиеся пястные и плюсневые кости III и IV пальцев. Третичные отложения — ныне.

2 подотряд. *Ruminantia.* Желудок в соответствии жвачному образу жизни; селенодонтны; пястные и плюсневые кости III и IV срастаются. Верхнетретичные отложения — ныне.

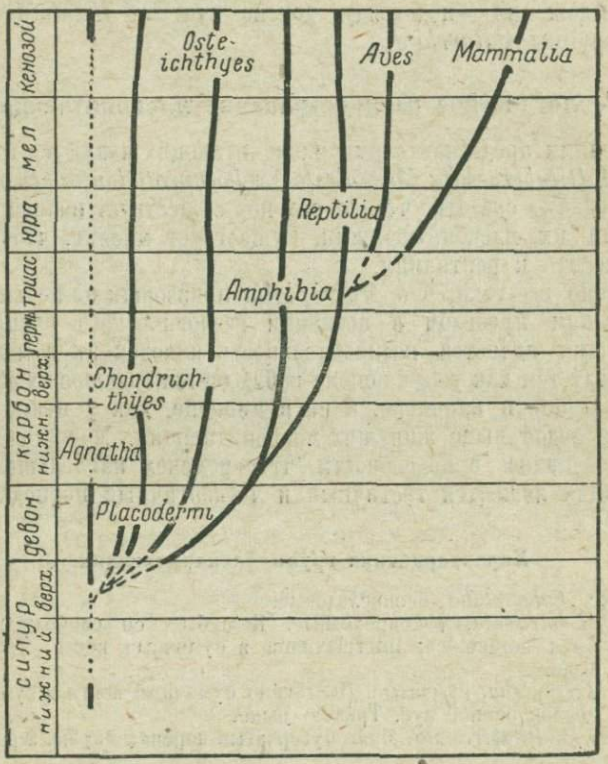



Рис. 794-*b*. Схема соотношения главнейших групп позвоночных.

8 отряд. *Proboscidea.* Имеют бивни, видоизмененные резцы, а все остальные передние зубы, часто даже вообще все нижние резцы бывают атрофированы. Коренные зубы имеют от двух и почти до тридцати поперечных рядов бугров или гребней; последние часто высокие. Череп почти постоянно очень высокий и короткий. Высокие пятипалые ноги, почти без редукции костей. Ноги с сериальным расположением костей, пальцеходящи с копытообразными ногтями. Верхний эоцен — ныне.

9 отряд. *Cetacea.* Рыбообразные, с голой кожей, достигающие огромной величины водные млекопитающие. Горизонтальный хвостовой плавник. Задние конечности атрофированы. Передние конечности имеют внешне вид плавников. Череп с очень длинными верхнечелюстными, межчелюстными и верхнезатылочной костями. *Носовые кости редуцированы, наружные носовые отверстия* постоянно позади конца, задние позади основания часто длинного рыла. Шейные позвонки короткие. Хвост длинный. Средний эоцен — ныне.

10 отряд. *Sirenia.* Большие, неуклюжие водные млекопитающие. Травоядные, с зубной системой, находящейся в редукции. Толстые ребра. Передние конечности ластообразны, задние редуцированы. Горизонтальный хвостовой плавник. В настоящее время у берегов тропических морей и в реках. Ископаемые с эоцена.

11 отряд. *Primates.* Глазницы отделены от височных отверстий. Уменьшенное число зубов. Третичные отложения — ныне.

1 подотряд. *Prosimiae.* Хватательные конечности, служащие для лазания. Лишь перемычка отделяет глазницы от височных впадин. Симфиз ветвей нижней челюсти. Третичные отложения — ныне.

2 подотряд. *Simiae.* Имеют тупобугорчатые коренные зубы, совершенно замкнутую назади глазничную впадину и сросшиеся с исчезновением шва в симфизе ветви нижней челюсти. Олигоцен — ныне.

Вышеприведенная графическая схема (рис. 794, *b*, стр. 414) представляет соотношения происхождения и геологического распространения главнейших групп позвоночных.

Как ни резко обособлены царства растений и животных в высших представителях, бывает затруднительно отнести их низшие формы определенно к одному из царств. Это удается легче, если руководствоваться не одними морфологическими, но и физиологическими особенностями организма.

Клетки большинства растений снабжены оболочкой из клетчатки (целлюлозы), по химическому составу представляющей углевод.

Растения питаются главным образом простыми по составу неорганическими соединениями. Растения извлекают из земли перерабатываемые ими в вещество своего тела неорганические соли и воду и получают из воздуха главную составную часть своего тела — углерод. Углекислый газ воздуха разлагается в зеленых частях растений с выделением в атмосферу кислорода.

Растения претворяют названные пищевые элементы в органические составные части их тела: крахмал, клетчатку, жиры, белки и др., служащие затем пищею для животных. Последние не могут питаться простыми неорганическими веществами, требуют готовых органических соединений и зависят в своем питании от растений, вырабатывающих эти органические соединения.

Указанное физиологическое отличие существует для громадного большинства растений, но все-таки не для всех: грибы например не имеют активно действующего красящего вещества (хлорофилла) и живут как паразиты других организмов, или питаются разлагающимися органическими веществами.

Затруднения, встречаемые при отграничении животного царства от растительного, являются следствием развития обоих из общего корня. При этом развитие шло по двум различным направлениям, по которым создались крупные различия, характерные особенности высших животных и растений. Мы еще далеки от построения идеальной картины развития животного и растительного мира, так как громадное число связующих типов не сохранилось до нашего времени, и связь между группами пока еще далеко не выяснена.

В то время как принятые в прежнее время системы растительного царства ставили своей задачей главным образом разбить существующие растения на группы, ясно отличимые одна от другой, современная систематика старается выразить главным образом генеалогические отношения отдельных групп, отказываясь связывать между собою отделы, обладающие лишь внешним сходством. Так приходится отказаться от деления

на «слоевищные» и «стебельные», на «споровые» и «семенные», а тем более на «тайнобрачные» и «явнобрачные», как на рубрики, не имеющие строго генеалогического содержания. В настоящем учебнике при изложении принята в основе наилучше разработанная из современных систем — именно система А. Энглера с некоторым дополнением, обусловливаемым большими достижениями в области палеоботаники в течение последних лет. С другой стороны в интересах единства системы расположения палеонтологического и палеоботанического материала в учебнике были приняты общие приемы классификации. Так были приняты наименования для крупных подразделений на типы и классы.

I тип. Слоевищовые, *Thallophyta*

| | | |
|---|---|---|
| Класс | I | Бактерии, *Schizomycetes* |
| » | II | Синезеленые водоросли, *Schizophyceae* |
| » | III | Жгутиковые, *Flagellatae* |
| » | IV | Слизевики, *Myxomycetes* |
| » | V | Перидинеи, *Peridineae* |
| » | VI | Диатомовые водоросли, *Diatomeae* |
| » | VII | Сцеплянки, *Conjugatae* |
| » | VIII | Зеленые водоросли, *Chlorophyceae* |
| » | IX | Харовые, *Charophyta* |
| » | X | Бурые водоросли, *Phaeophyceae* |
| » | XI | Багряные водоросли, *Rhodophyceae* |
| » | XII | Грибы, *Fungi* |
| » | XIII | Лишайники, *Lichenes* |

II тип. Мохообразные, *Bryophyta*

| | | |
|---|---|---|
| Класс | I | Мхи печеночные, *Hepaticae* |
| » | II | Мхи лиственичные, *Musci frondosi* |

III тип. Папоротникообразные, *Pteridophyta*

| | | |
|---|---|---|
| Класс | I | Псилофитовые, *Psilophytales* |
| » | II | Плауновые, *Lycopodiales* |
| » | III | Псилотовые, *Psilotales* |
| » | IV | Хвощевидные, *Articulatales* |
| » | V | Прапапоротниковые, *Primofilices* |
| » | VI | Папоротниковые, *Filicales* |

IV тип. Голосеменные, *Gymnospermae*

| | | |
|---|---|---|
| Класс | I | Папоротникосеменные, *Pteridospermales* |
| » | II | Кордаитовые, *Cordaitales* |
| » | III | Беннетитовые, *Bennettitales* |
| » | IV | Саговниковые, *Cycadales* |
| » | V | Гинкговые, *Ginkgoales* |
| » | VI | Хвойные, *Coniferales* |
| » | VII | Хвойниковые, *Gnetales* |

V тип. Покрытосеменные, *Angiospermae*

| | | |
|---|---|---|
| Класс | I | Однодольные, *Monocotyledonae* |
| » | II | Двудольные, *Dicotyledonae* |

Недостатки палеоботанических данных лишают пока возможности выяснить в целях эволюции роль каждой отдельной естественной группы (типа или класса) в течение ее исторического развития или угасания, но во

всяком случае все, что дает современная палеоботаника, многое выясняет в отношении понимания современного нам растительного мира в значительно большей степени, чем может нам дать изучение морфологии современных растений. Физиологически конечно растения могут быть далее разгруппированы по различным признакам. До известной степени впрочем можно наметить, как выражение хода эволюции, и известное объединение групп на основании некоторых морфологических признаков, однако без универсального значения. Так, у всех групп растений, до мохообразных, тело растений не показывает расчленения на стебель, лист и корень, а представляет слоевище или таллус, могущий быть и расчлененным, но никогда не дающий образований, гомологичных образованиям побега стеблевых растений. В группе мхов наблюдается развитие как таллуса, так и стебля, в то время как высшие члены все имеют стебель, впрочем иногда биологически снова редуцирующийся до видимой внешности таллуса.

# I тип. Слоевцовые. Thallophyta

## Класс I. Бактерии. Schizomycetes

Одноклеточные растения, живущие одиночно или в виде колоний, составленных из отдельных клеток, образующих нити, цепочки и группы комочков; ядра незаметны или слабо намечены, пигмента не имеют; размножаются простым делением. В ископаемом состоянии можно установить наличность следующих типов бактерий:

1) Железные бактерии, в виде бацилл, известны из верхнеальгонкских рудных месторождений Сев. Америки, мезозойских железосодержащих оолитов Зап. Европы, и наконец миоценовая форма юга Европейской части СССР описана Эренбергом под именем *Gallionella*.

2) Серные бактерии — уже известны из мелистых сланцев Германии. Известны также из миоценовых отложений Баварии (*Beggiatoa*); в живом и полуископаемом состоянии такие бактерии встречаются у нас на дне Черного моря уже от глубины 200 *м* в глубинах, заполненных сероводородом.

3) Известковые бактерии образуют микрококки в альгонкских отложениях [1].

Мы совершенно не коснемся вопроса о сапрофитных [2] и патогенных бактериях, как не имеющих для нас реального значения. Несомненно, что бактерии существовали на земле с древнейших времен как возбудители всякого рода гниения, но все же роль их в процессе образования углей прежними авторами была сильно преувеличена. Большинство опубликованных находок ископаемых бактерий вряд ли можно считать относящимися к этим организмам [3].

---

[1] Альгонкским называется верхний отдел археозойской группы.

[2] Живущих на разложившихся трупах животных и растений.

[3] Многие организмы, считавшиеся раньше принадлежащими к бактериям, ныне относят к разным другим группам водорослей.

# Класс II. Синезеленые водоросли. Schizophyceae или Cyanophyceae

Водоросли характеризуются присутствием одной или нескольких оболочек, причем внешняя часто превращена в слизистый панцырь; характерной чертой является их окраска от оливково-зеленого до голубого, коричневого и даже почти черного цвета. Эта окраска обусловливается присутствием нескольких пигментов: кроме хлорофила встречаются здесь каротин и особые пигменты — различные фикоцианы. Размножаются посредством образования гормогоний — распадения нитей или путем образования из одной нити нескольких спор.

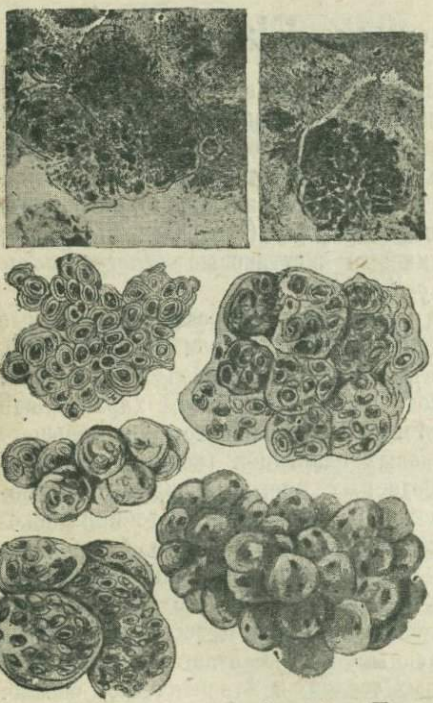


Рис. 795. *Gloeocapsomorpha prisca.* Нижн. силур. Эррас-Салла. Эстония. Различно увелич. (до 360 раз).



*A*



*B*

Рис. 796. *Gymnosolen sibiricus.*

*A* — вертикальный разрез, *B* — поперечный разрез. Нат. вел. Кембрий. Вост. Сибирь.

Древнейшими типами синезеленых водорослей являются открытые в альгонкских слоях Сев. Америки *Camasia*, *Collenia*, *Cryptozoon* и др. Синезеленые водоросли — весьма древняя группа, как видно из следующих примеров, известных в данное время.

Сем. Chroococcaceae. Сюда относятся описанные Рено: *Gleioconis Borneti* из пермских отложений Франции и *Subtetrapedia russiana* из русских нижнекаменноугольных отложений.

Сем. Protophyceae. Сюда относится представляющая гроздевидносоединенные клетки со слизистой, легко разбухающей оболочкой — *Gloeocapsomorpha prisca*, из балтийского силура, образующая скопления (рис. 795), известные под именем горючего сланца или кукерсита (Эстония, Ленинградская область).

Сем. Oscillatoriaceae. Сюда относится *Marpolia spissa* из среднекембрийских отложений Британской Колумбии. Форма близкая была описана недавно из казахстанских палеозойских отложений под именем *M.* (?) *tschingisi*.

Сем. Spongiostromata. Сюда относятся образования, напоминающие наслоенные пластинки известняка, как *Collenia, Camasia, Cryptozoon* из альгонкских отложений Сев. Америки и *Gymnosolen* из кембрия севера Европы и Азии (рис. 796).

## Класс III. Жгутиковые. Flagellatae

Одноклеточные подвижные организмы с пульсирующей вакуолью, снабженные обычно в передней части одним или несколькими жгутиками; размножаются делением; многие обладают способностью инцистирования (покрытия особыми временными оболочками). Питание по растительному и по животному типу. Сюда относятся кокколитофоры (сем. *Coccolithophoraceae*) и кремневые жгутиковые (*Dictyochaceae* или *Silicoflagellatae*).



Рис. 797. *Coccosphaera*. Увелич. в 1000 раз. Ныне живущая. Заштрихована слизистая масса, в которой находятся известковые овальные кокколиты.

К первым принадлежат морские планктонные водоросли южных морей размером менее $^1/_{100}$ *мм*, большею частью передвигающиеся при помощи двух жгутиков; их оболочка имеет характерный панцырь, состоящий из большего или меньшего числа известковых пластинок (кокколитов) цельных или прободенных, имеющих вид игол, колоколов или бокалов. В ископаемом состоянии кокколитофоры известны уже с кембрия, а более сложные формы лишь с мела; они играют значительную роль в строении писчего мела, их находили в эоценовых глинах Крессенберга (Бавария). Современные формы отлагают известь в глубоководных (4 000 *м*) глобигериновых осадках в Атлантическом океане. Из сеноманских отложений саратовского Поволжья описаны две кокколиты двух видов.

*Кремнистые жгутиковые.* Строение их мягкого тела еще мало известно; имеют большею частью одно ядро и один жгутик, у некоторых видов имеются мелкие хроматофоры. Скелеты кремнистых жгутиковых у одних имеют форму кольца, снабженного игольчатыми выростами (род *Mesocena*), перегородками (род *Dictyocha*), из которых возникают формы с двумя кольцами, соединенными перекладинами (род *Distephanus*), и еще более

сложные скелеты. Эти жгутиковые известны не древнее сенона или даже юры, обычны в третичных отложениях, особенно в сармате (диатомовые породы Конки у Орехова и в Подолии); ныне обычны в морях и океанах.

## Класс IV. Слизевики. Myxomycetes

Организмы представляют голые протоплазматические массы, лишенные хлорофила, с многочисленными ядрами, размножающиеся спорами, образующимися в особых вместилищах. Крайняя нежность этих организмов, лишенных оболочки в их амебоидной стадии, является причиной редких случаев сохранения их в ископаемом состоянии.

Два представителя слизевиков известны из палеозойских отложений Франции *Myxomycetes Mangini* (пермь) и *Bretonia Hardingheni* (из верхнего карбона и перми) — оба сомнительны. Однако древность этой примитивной группы очевидна.

## Класс V. Перидинеи. Peridineae (Dinoflagellatae)

Одноклеточные водоросли, облеченные панцырем из целлюлозных щитков, движущиеся при помощи жгутиков, лежащих в желобках. Достоверно известны из верхнеюрских отложений (*Peridinium* cf. *cinctum*) и меловых отложений Европы (Эренберг). Перидинеи обычны ныне в морском планктоне и отчасти в солоноватых бассейнах (Аральское море).

## Класс VI. Диатомовые водоросли. Diatomeae

Одноклеточные, микроскопически малые 0,105—0,25 *мм* водоросли; особи-клетки иногда соединяются в колонии, например, посредством студенистого выделения. Наружная форма клеток весьма разнообразна и в то же время представляет симметрию: двустороннюю или радиально-лучистую. Клеточная оболочка проникнута аморфным, прозрачным как стекло кремнеземом, является как бы в виде двух створок, из которых одна немного больше и надета на другую, как крышка на коробку. Обе створки соединены в поверхности соприкосновения, в пояске (рис. 798). Оболочка бывает снабжена на наружной поверхности различной скульптурой в виде ребрышек, бугорков и т. п.; иногда имеет тонкие щели, через которые соприкасаются с водой протоплазматические тяжи, сообщающие водоросли движение. Размножаются продольным делением, причем отдельные створки отходят к дочерним клеткам; последние образуют заново по одной не-

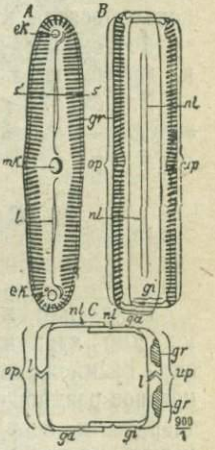



Рис. 798. *Navicula viridis* (ныне живущая и верхнетретичная). $^{400}/_{1}$.

*A* — клетка с плоской стороны; *B* — со стороны пояска; *C* — в поперечном сечении (*s'—s' BA*); *up* — нижняя, меньшая; *op* — верхняя, большая створка; *gi*, *ga* — поясковые стороны створок; *l* — щели; *ek*, *mk* — бугорки; *nl*, *gr* — насечки.

*достающей створке. Диатомеи встречаются всегда скоплениями в пресной* и соленой воде; иногда, и особенно в неглубоких озерах, массами, так что скелеты их могут образовать целые слои тонкозернистых осадков (трепел, инфузорная земля). В тысячах видов диатомеи распространены по всему земному шару; отличаются вообще широким распространением в пространстве и во времени. Одни и те же виды встречаются в настоящее время живущими как в жарком, так и в холодном поясах.

Многие ископаемые виды тождественны с современными и очень немного ископаемых родов, которые не имели бы современных представителей.

Когда появились первые диатомовые — неизвестно. Есть сомнительные указания на их нахождение в силуре и девоне; достоверные находки диатомовых относятся к лейасу. Их отсутствие в палеозое вероятно имеет причиной сравнительно легкую растворимость кремнезема. Некоторые плотные кремнистые породы древнейших времен (кремнистые сланцы, роговики, кремни) могут состоять из инфузорной земли, в которой скелеты диатомей были растворены, и кремнезем вторично осажден из раствора, так что следа диатомей не осталось.

## VII. Сцеплянки. Conjugatae

Одноклеточные или нитчатые водоросли зеленого цвета. Бесполое и половое размножение (деление и копуляция апланогамет, т. е. неподвижных элементов на произведшей их особи). Ископаемые типы сцеплянок относятся к двум семействам:

1. Сем. Desmidiaceae. Ископаемые десмидиевые водоросли известны из девона, юры и мела — род *Xanthidium*.

2. Сем. Zygnemaceae. Ископаемые зигнемовые известны лишь из эоценовых сланцев, где найдена нитчатка *Spirogyra*, живущая и ныне.

## Класс VIII. Зеленые водоросли. Chlorophyceae

Одно- или многоклеточные зеленые растения; клетки с одним или многими ядрами, несущие хроматофоры с зеленым пигментом — хлорофилом. Размножаются вегетативным путем, делением клеток или зооспорами, половое размножение — копуляция изогамет до образования оогамет, оплодотворяемых сперматозоидами. Зеленые водоросли играют огромную роль между ископаемыми слоевцовыми, особенно те из них, которые имеют известковый скелет.

Из числа семейств, относящихся к зеленым водорослям, упомянем:

1. Сем. Volvocineae — подвижные формы, близкие к жгутиковым. Наиболее важна *Reinschia*, составляющая массу сапропеля, образовавшего пермские угли.

2. Сем. Chlamydomonadaceae — сюда относится *Gloeocystis oxfordiensis* из верхнеюрских отложений.

3. Сем. Phacotaceae. Род *Phacotus* — подвижная форма с двумя жгутиками, чечевицеобразной формы с кальцинированной оболочкой.

*Phacotus lenticularis* образует в миоценовых отложениях Швейцарии толщи известняков, встречается в ледниковых отложениях Зап. Европы и у нас.

4. Сем. Botryococcaceae. Род *Botryococcus* встречается в солоноватых водах Евразии и образует сапропель на дне озер (например, *B. Brauni* в оз. Балхаш в Средней Азии). Сюда же относится род *Pila* из каменноугольных и юрских отложений Евразии; она составляет главную массу богхедов в Зап. Европе и у нас.

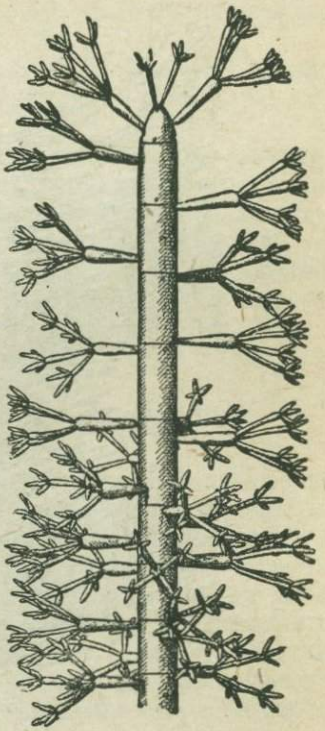


Рис. 799. *Primocorallina trentonensis*. Нижний силур штата Нью Йорк. $^{10}/_{1}$. Реставрация.

5. Сем. Codiaceae. Слоевище водоросли состоит из трубочек, являющихся каждая крупными клетками, сильно ветвящимися на местах отхождения. Центр клетки занят крупной вакуолью, а в лежащей у стенки протоплазме расположены мелкие хроматофоры и многочисленные ядра. Размножение гаметами, образующимися в особых гаметангиях; мужские гаметы значительно меньше женских. Сюда относятся *Halimeda* — водоросль, тело которой пропитано известью и состоит из члеников, разделенных перетяжкой, обычно слабо инкрустированной; известна с эоцена (*H. Saportae*); *Halimeda* ныне весьма обычна для теплых морей, где обитает по коралловым рифам. *Boueïna Hochstetteri* в пермских отложениях бывшей Сербии (Юго-Славии), равно как близкая к ней *Gymnocodium bellerophontis* из тех же отложений, в Тироле и на Балканском полуострове. Древнейшим типом *Codiaceae* являются *Palaeoporella variabilis* и *P. grandis* из нижнего силура.

6. Мутовочные сифонеи, Dasycladaceae (*Siphoneae verticillatae*). Слоевище таких водорослей представляет сильно увеличенную разветвленную многоядерную клетку, несущую закономерно расположенные разветвления главной оси; эти разветвления представляют густые мутовки по 10—15 в кольце. Первичные ветви в свою очередь трижды ветвятся, образуя по четыре членика. На вершинах ветвей образуются гаметангии мужские и женские, копулирующие друг с другом; после копуляции гаметы прорастают. Все растения обычно сильно покрыты известью, которая откладывается вокруг главной оси растения во внешнем ослизняющемся слое ее оболочки, а затем захватывает и боковые ростки, причем все растение погружается в известковую оболочку почти целиком; растение отмирает, а известковый скелет сохраняет структуру растения.



Рис. 800. *Cyclocrinus porosus*. Ниж. силур. Германия. Схематич. разрез. $^{3}/_{1}$.

*Dasycladaceae* были всегда широко распространены в теплых морях с силурийского времени; число ископаемых родов почти в шесть раз превышает число форм, обитающих в современных морях. Ископаемые

формы значительно превосходят формы современные по размерам и красоте.

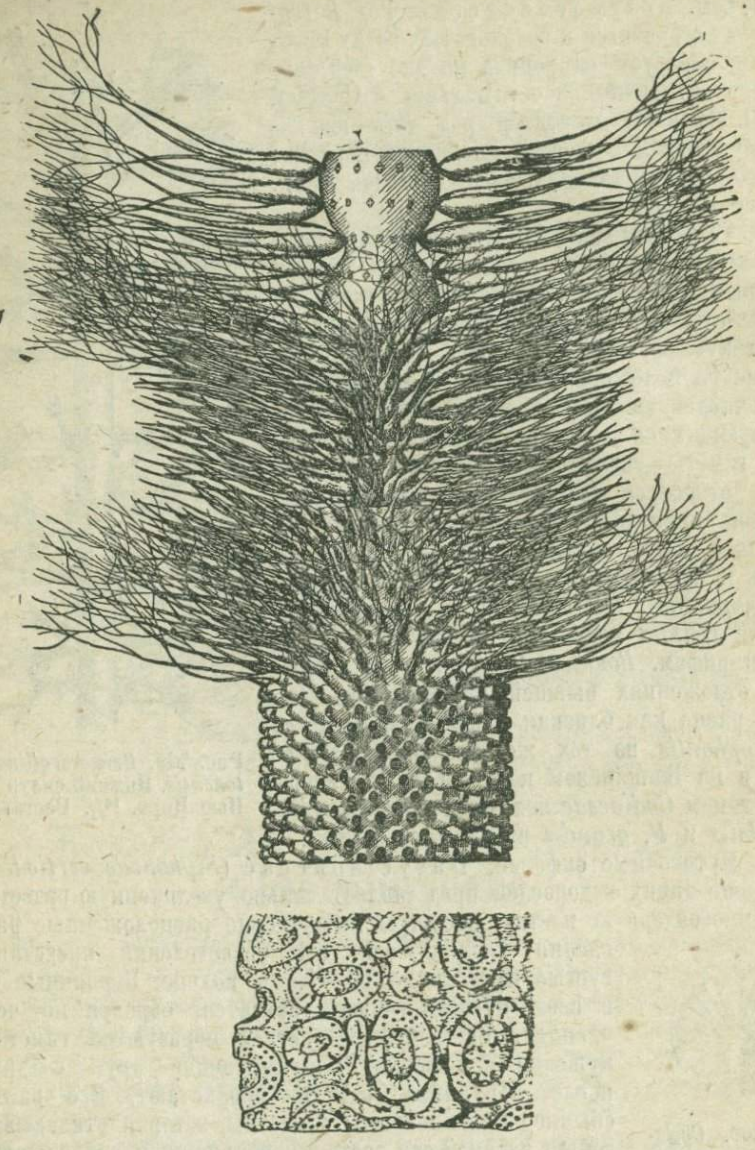


Рис. 801. *Diplopora phaneros pora*. Триас. Тироль. *I* — Реставрация. Вверху без отложения извести вокруг главной оси. Внизу без боковых ростков. $^{14}/_{1}$. *II* — Разрезы в породе более или менее поперечные. $^{2}/_{1}$.

Наиболее характерными являются следующие роды:

*Primocorallina* — ствол несет редко сидящие ветви, суженные к основанию, слабо покрыт известью (рис. 799). Нижний силур, Сев. Америка,

*Cyclocrinus* (рис. 800) — ствол на верхушке булавовидный со сферически расходящимися тонкими ножками, несущими грибовидные расширения, в общем смыкающимися между собой путем соприкосновения своих шляпок, образуя сферическое тело, выделяющее оболочки из извести. Нижний силур.

*Diplopora* — ствол образует толстый известковый панцырь с конусовидными влагалищами у выхода ответвлений оси из этого панцыря (рис. 801). Средний триас Альп.

*Acicularia* — тело водоросли грибообразное, с звездчато-расположенными члениками клиновидной формы, прикрепленное к длинной тонкой ножке. Чокракские отложения Крыма и Кавказа и в третичных отложениях всей Европы; доныне один вид сохранился в водах Антильских островов.

*Dasycladaceae* по своему древнему происхождению и разнообразию палеозойских и мезозойских форм могут служить руководящими ископаемыми для определения геологического возраста отложений.

# Класс IX. Харовые. Charophyta

Прямостоящие, многоклеточные, богатые хлорофилом водоросли пресной и солоноватой воды, с членистыми стеблем и ветвями и мутовчатым разветвлением. Стебель состоит из чередующихся длинных и коротких клеток; последние образуют узлы, из которых выходят ветви второго порядка (рис. 802 *I*). Бесполое размножение совершенно отсутствует. Женские органы — яйцепочки (так же как и производящие сперматозоиды мужские) — помещаются




*I*




*II*

Рис. 802. *I. Chara fragilis* (ныне живущая). Части двух междоузлий с яйцепочкой (*O*) и мужским органом *a*; *k* — коронка. Увелич.

*II. Chara. A* — *Gyrogonites vulgaris* (ныне живущая). Плод. *B* — *E* — *G. medicaginula*. Верхний олигоцен. Монморанси. Парижский бассейн.

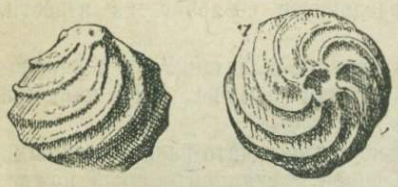
*B* — сбоку. *C* — сверху, *D* — снизу, *k* — коронка; *a* — место прикрепления коронки; *e* — нижнее отверстие плода; *E* — кусок стебля: клетка междоузлия (*iz*); корковые клетки (*rz*).

на узлах ветвей и видимы простым глазом. Оболочки плодов, а иногда и стебля, в известный период объизвестняются и тогда сохраняются в ископаемом состоянии. Почти космополитическое семейство, известное с карбона, а может быть и девона.

По устройству яйцепочки разделяются на три группы:

I Собственно. *Characeae*, имеющие яйцепочку, состоящую из 5 покровных клеток, часто скрученных спиралью и увенчанных коронкой. Сюда

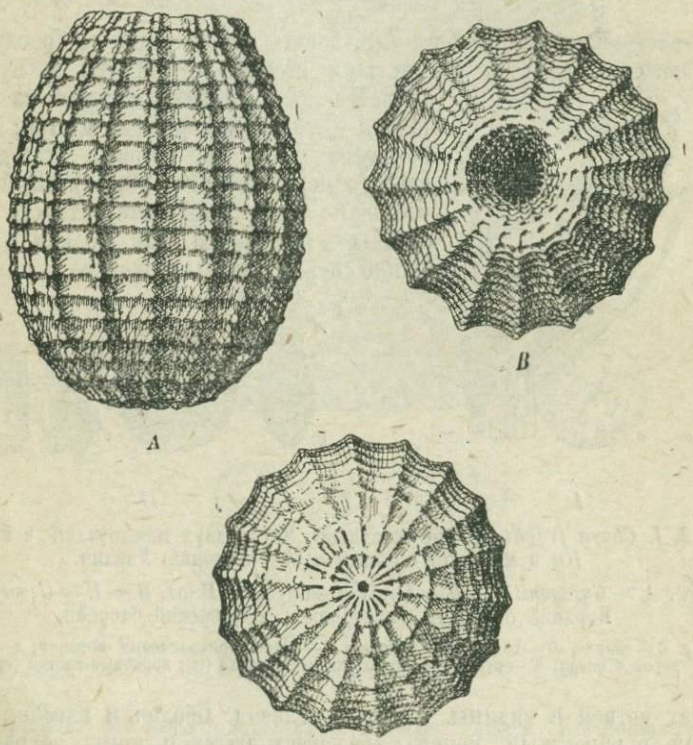
относятся роды: *Nitella*, известная уже с олигоцена, и собственно *Chara*. Хары (рис. 802, *II*) часто встречаются в пресноводных отложениях; иногда встречаются целые скопления инкрустированных стеблей; клетки стеблей (*E*, *iz*) большею частью окружены оболочкой из тонких корковых клеток (*rz*). Яйцевидные или шаровидные плоды (*A*—*D*) окружены оболочкой из 5 спирально и налево накрученных трубчатых покровных клеток. Покровные клетки образуют на вершине яйцепочки коронку (*k*), состоящую из пяти клеток, отделившихся от концов покровных клеток. Такие плоды современных хар встречаются в пресноводных отложениях от юры и доныне. Хары обычны в третичных отложениях и в дилювии.



*a* *b*

**Рис. 803.** *Trochiliscus bulbiformis*, *a*, *b* сбоку сверху. Девон. Марьино. Около Павловска. $^{60}/_{1}$.

Ввиду того что в ископаемом состоянии часто находят стебли и яйцепочки отдельно и трудно установить связь между ними, ныне предпочитают



*A* *B* *C*

**Рис. 804.** *Sycidium melo*. Девон. Урал. *A* — сбоку, *B* — сверху, *C* — снизу. $^{30}/_{1}$.

описывать, отдельно в известных случаях, то и другое. Стебли хар описываются под названием *Characeites* (с палеоцена), а яйцеклетки под назва-

нием *Gyrogonites* (например, *Gyrogonites medicaginula*. (См. рис. 802, *II B—E*). Яйцеклетки, относимые к этому искусственному роду, известны с лейаса до настоящего времени. В палеоцене Европы встречался род *Lagynophora* с яйцепочками бутыльчато-укороченной формы, затем род *Kosmogyra*, тоже вымерший, с одной спиралью клеток и с выдающимися буграми на их поверхности; представители рода известны с верхней юры.

II. *Palaeocharaceae* — древние типы хар имели более пяти покровных клеток — сюда относится род *Palaeochara* из верхнего карбона.

III. *Clavatoraceae* — покровная клетка одиночная, образованная листочками; сюда относится род *Clavator* из верхней юры.

Сюда же относится повидимому плохо связанная с новейшими типами особая древняя группа форм *Characeae* из палеозоя. Морские отложения (или отложения солоноватых вод) девона (у нас, Сев. Америка) доставляют особые остатки, по существу одинаковые с плодами хар, отличающиеся покровными клетками, закрученными вправо, притом имеющимися в большом числе — 9 (8, 10) или 18 (16, 20). Таков род *Trochiliscus* (рис. 803). Из девона нашего и Рейнской Пруссии описан род *Sycidium* (рис. 804). с плодами яйцевидной или грушевидной формы и большею частью с 18 меридионально проходящими ребрышками. Так как покровные клетки *Chara* в первых стадиях индивидуального развития также идут прямо от одного полюса плода к другому, то очевидно *Sycidium* представляет первичную особенность в характере ребрышек.

## Класс X. Бурые водоросли. Phaeophyceae

Высокоразвитые многоклеточные водоросли бурого цвета, зависящего от примеси к хлорофилу бурого пигмента фикофеина.





**Рис. 805 и 806.** *Prototaxites (Nematophyton) Logani*. Продольный и поперечный разрезы слоевища. Силур. Канада. $^{80}/_{1}$.

Размножаются изогаметами и гетерогаметами; кроме полового, известно и вегетативное размножение.

Живут почти исключительно в морях, часто достигая колоссальной величины (*Macrocystis* в Саргассовом море имеет до 300 *м* длины). Некото-

рые антарктические формы (*Lessonia*) по массивности напоминают подводные деревья.

За водоросли раньше принимали многие ископаемые, относимые к другим группам, и особенно так называемые фукоиды, из которых многие не относятся к этой группе организмов (см. черви).

Не имея скелета, бурые водоросли плохо сохранились со времени своего появления в силурийский период. Сведения об ископаемых водорослях весьма скудны. Представители семейства *Laminariaceae* (*Lessonia*) известны из миоцена Калифорнии.

Сем. Fucaceae достоверно известно с палеозоя, *Hymanthaliopsis* и *Orestovia* (пермо-карбон Кузбасса), принимавшие участие в образовании углей (томит): *Ascophyllum* из неогена Сев. Кавказа (Грозный); *Cystophyllum* и *Cystoseira* из третичных отложений Европы и Сев. Кавказа; род *Sargassum* известен уже в эоцене Европы.

В девонских и силурийских отложениях нередко встречается крупный представитель бурых водорослей; стволы его, имеющие от 20 *см* до 1 *м* в диаметре, состоят из рыхлого сплетения гиф — это *Prototaxites* (или *Nematophyton*), находимый около гор. Луги в девоне (рис. 805, 806).

## Класс XI. Багряные водоросли. Rhodophyceae (Florideae)

Чрезвычайно разнообразные по внешнему виду водоросли, имеющие пурпуровую или багряную окраску, в которой хлорофилл замаскирован особым пигментом—фикоэритрином. Слоевище часто сильно разветвленное или лопастное.

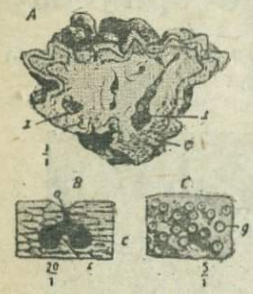



Рис. 807. *Lithothamnium polymorphum* (ныне живущая). Берег Бретани. Франция.

*A* — вертикальный разрез через желвакообразное тело водоросли; *x* — углубления, вызванные посторонними телами; *c* — цистокарпий; *B* — разрез через цистокарпий *(c)* с шипом *(s)* и конечным отверстием *(o)*; *C* — вид с поверхности, представляющий углубленные отверстия цистокарпиев *(g)*.

Размножаются бесполым или половым путем, вплоть до сложного процесса оплодотворения с образованием карпогония, соответствующего зародышу высших растений и помещающегося в цистокарпии. Половые органы мужские и женские (антеридии и карпогонии) развиваются на одном и том же индивидууме однодомно.

Из карпогониев развиваются особые образования — цистокарпии в виде полостей полулунной формы в сечении с центральным возвышением на дне и выходящим наружу отверстием на вершине (рис. 807, *B*).

В цистокарпиях развиваются споры.

В палеоботанике имеют значение по преимуществу формы, обладающие известковым скелетом. К числу их относятся *Corallinaceae*; имеют слоевище весьма разнообразной формы, желвакообразное с шишковатыми выступами на поверхности, кустисто разветвленное с короткими толстыми разветвлениями, прирастающее к субстрату, или корковидное, облекающее субстрат. Слоевище состоит из плотно сомкнутой ткани многочисленных кубических или параллелепипедальных клеток от 0,005 до 0,016 *мм* величиной, стенки которых большею частью

твердеют от отложения извести (составляющей 90% веса всего растения), так что образуются камневидные, кажущиеся неорганическими тела. Сюда относятся различные типы багрянок, способных отлагать углекислый кальций, образуя в одних случаях пленки на камнях, в других — кустики известковатых стеблей, в третьих — известковые скопления, обычно шаровидной формы; сюда относятся *Archaeolithothamnium*, *Lithothamnium* (рис. 808), *Dermalithon* и *Lithophyllum*, последние из них являются нуллипоровыми водорослями, участвуя в образовании коралловых рифов в южных морях. В ископаемом состоянии известны уже с нижнего мела.

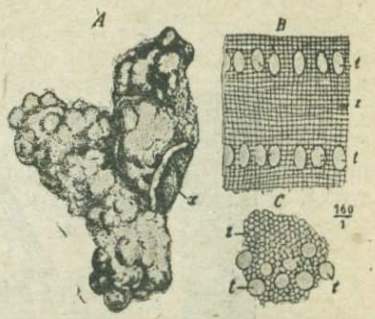



Рис. 808. *Lithothamnium gosaviense*. Сенон. Франция.

*A* — наружный вид 1/1 (*x* — место прикрепления); *B* — продольный, *C* — поперечный разрез через клеточную ткань; *t* — тетраспорангии, расположенные слоями.

Особенно большую роль в образовании нуллипоровых известняков в мелководных частях тропических морей играют представители рода *Lithothamnium*, образующие иногда огромные скопления рифов. Род известен уже с нижнего мела; ныне известно более 50 видов рода из меловых и третичных отложений и до 100 видов, ныне обитающих в холодных и теплых морях всего света.

## Класс XII. Грибы. Fungi

Одно- или многоклеточные растения паразитного или сапрофитного образа жизни, никогда не имевшие хлорофила. Размножение бесполое или половое, чаще конидиями или другими типами спор. Остатки грибов в ископаемом виде нередки, но часто остаются незамеченными. Известно до сорока семейств ископаемых грибов со среднедевонского времени. Весьма многочисленны остатки грибов в третичных отложениях.

Остатки грибов обычно плохо сохраняются и имеют мало значения для геологических целей.

## Класс XIII. Лишайники. Lichenes

Лишайники являются организмами, представляющими симбиоз между грибами и зелеными водорослями. Достоверно известны лишь с верхнемелового времени. В третичных (янтароносных и буроугольных) отложениях Германии остатки лишайников встречаются нередко.

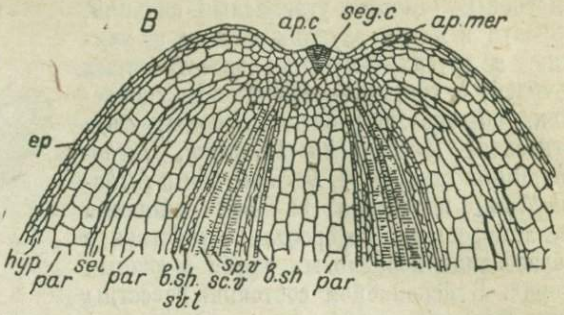
## Зародышевые бессифонные. Embryophyta asiphonogama

Редко слоевищеобразные, обычно расчлененные на стебель и листья растения, с ясно выраженным чередованием поколений. Оплодотворенная сперматозоидом из антеридия (носитель мужских половых клеток) яйцевая клетка архегония (носитель женских половых клеток)

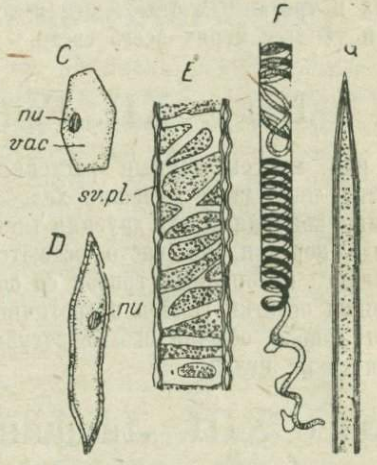
дает зародыш, который впоследствии развивается в бесполое поколение (спорофит), производящее споры, из которых в свою очередь прорастает новое половое поколение, или гаметофит. Производящий оплодотворение сперматозоид обладает произвольным движением и, вышедши из антеридия, попадает к устью архегония через посредство жидкой среды, например капли росы.




*A* — часть лестничного сосуда с удаленной отчасти стенкой.




*B* — схематизированное сечение концевой части стебля по длине через точку роста, представляющее макушечную клетку (*ap. c*); клетки от нее отщепляющиеся (*seg. c*); *ap. mer* — верхушечная образовательная ткань; *ep* — кожица; *hyp*—скелетные элементы; *sel* — то же; *par* — паренхима; *b. sh* — оболочка сосудистого пучка; *sv. l* — ситовидная трубка; *sp. v* — спиральные сосуды; *sc. v* — лестничные сосуды.




*C* и *D* — клетки паренхимы и прозенхимы; *F* — часть ситовидной трубки с ситовидными участками *sv. pl. F*— часть спирального сосуда со спиральным волокном. *G* — часть клетки скелетного элемента.

Рис. 809. Анатомические элементы высших растений.

К ним принадлежат подотделы *Bryophyta* (мохообразных) и *Pteridophyta* (папоротникообразных). У первых основная генерация растения,

собственно «мох», представлена гаметофитом (*половым поколением*), слоевищеобразна или расчленена на стебель и листья, но не имеет проводящих пучков или таковые самого простого устройства. Наоборот, гаметофит папоротникообразных проявляется лишь в виде мелкого, часто едва заметного глазу заростка, или проталлия, и все функции жизнедеятельности растения, кроме полового процесса, осуществляются спорофитом (бесполым поколением), представляющим расчлененное на стебель, листья и корень растение. Кроме того, у них развита система сложно устроенных проводящих пучков. Так как, в противоположность мхам и другим ниже организованным группам растений, проводящая или сосудисто-волокнистая система всех высших растений, начиная с папоротникообразных, имеет много общего, то здесь именно будет уместно коснуться анатомии этих растений.

Черты анатомии папоротникообразных и высших зародышевых растений. Водоросли, грибы, лишаи и мхи (представители последних 3 групп почти не имеют палеонтологического значения) являются организмами без дифференциации тканей, состоят из более или менее *однородных клеток*. Остальная часть царства растений представляет организмы с обособившимися в теле тканями, состоящими из клеток определенной формы и функции. Лишь две ткани обособлены без отношения к функции слагающих их клеток: прозенхимой называют ткань, состоящую из вытянутых в одном направлении клеток с заостренными концами (рис. 809, *D*), тогда как остальные типы тканей называют паренхимой; клетки типичной паренхимы имеют приблизительно одинаковые размеры по всем направлениям (рис. 809, *C*).

Прозенхимные клетки дают разнообразные видоизменения (см. рис. 809); стенки их могут нарастать снутри, местами, так что на стенке являются тонкие и утолщенные места; при этом на внутренней поверхности оболочки получаются узоры, просвечивающие через стенку, видимые снаружи. Иногда утолщение клетки представляет спиральную полоску (см. рис. 809, *F*) или отдельные кольца, расположенные в отдельных поперечных сечениях клеток. Часто встречается сетчатое утолщение стенки (см. рис. 809, *A*), с неодинаковыми петлями сетки. Просветы петель иногда представляются снаружи точечными или щелевидными («поры»). Бывают клетки с особыми, сравнительно сложного строения окаймленными порами, очерчивающимися двумя концентрическими кружками.

Прозенхимные клетки при расположении их в ряды по длине стебля, с прилеганием заостренных концов, нередко дают происхождение длинным трубкам; прилегающие участки стенки уничтожаются или продырявливаются таким образом, что устанавливается непрерывное сообщение полостей целого ряда клеток. Такие новообразования, составленные из вышеперечисленных типов прозенхимных клеток, называются сосудами; соответственно типам клеток различают спиральные, коленчатые, сетчатые сосуды. Растения, имеющие сосуды, противоположно слоевищу бессосудистых, представляют корень, стебель и листья. К сложным образованиям, возникающим подобно сосудам из клеток, принадлежат ситовидные трубочки. Стенки этих трубок (см. рис. 809, *E*) представляют участки, пронизанные действительными, а не кажущимися лишь, как у сосудов, отверстиями. Протоплазматическое содержимое соседних трубок сообщается сквозь отверстия сит. Ситовидные трубки посто-

янно находятся в коре растений: назначение их — передача по телу растения органических веществ, вырабатываемых листьями.

В коре не бывает сосудов, составляющих главным образом древесину. Полости сосудов лишены протоплазматического содержимого, утратили его после слияния слагающих сосуд клеток; сосуды состоят лишь из мертвых оболочек клеток и наполнены водою. Назначение сосудов — передача по растению воды с растворенными в ней солями, извлекаемыми корнями из почвы. Сосуды и ситовидные трубки служат органами питания растения.

В растении существуют и скелетные элементы, дающие опору; эти элементы бывают прозенхимными и паренхимными. Скелетные элементы толстостенны: утолщение стенки доходит до того, что полость клеток крайне сокращается. Это большею частью отмершие, не содержащие протоплазмы и наполненные воздухом клетки (см. рис. 809, *G*), стенка которых часто приобретает особенную прочность, благодаря изменению целлюлозы в древесное вещество. В коре находятся прозенхимные скелетные элементы луба.

Как элементы, проводящие воду, так и элементы, проводящие органические вещества, не разбросаны по растению без всякого порядка, а собраны в особые пучки, и при этом так, что часть пучка занята элементами, проводящими воду, а остальная часть пучка — элементами, проводящими органические вещества. Эти пучки называются проводящими, сосудистыми или, вследствие присутствия в них и скелетных элементов, — сосудисто-волокнистыми. Часть сосудистого пучка, занятая элементами, проводящими воду, называется ксилемой, первичной древесинною частью. Часть пучка, занятая элементами, проводящими органические вещества, называется флоэмой. Различают несколько типов сосудистых пучков на основании расположения в них ксилемы и флоэмы.

Так называемые коллатеральные сосудистые пучки получили свое название от того, что в них ксилема и флоэма примыкают друг к другу только одной своей стороной, располагаясь по направлению одного и того же радиуса, так что вообще ксилема пучка обращена внутрь, а флоэма — наружу (рис. 810, *A*, *D*).

В одних коллатеральных сосудистых пучках ксилема непосредственно примыкает к флоэме. Такие пучки называются закрытыми (рис. 810, *A*). В других же коллатеральных сосудистых пучках между флоэмой и ксилемой лежит особый слой, состоящий из нескольких рядов клеток, вытянутых в тангенциальном направлении, с тонкими оболочками из чистой клетчатки, с ядром и богатых протоплазмой. Этот слой клеток называется камбием. Сосудистые пучки, содержащие камбий, называются открытыми (см. рис. 810, *B*, *D*). Камбиальные клетки способны делиться. Клетки, отделяемые наружу, в конце концов превращаются в элементы флоэмы; клетки же, отделяемые внутрь, превращаются в элементы ксилемы.

Второй тип сосудистых пучков представляют концентрические сосудистые пучки. Концентрические пучки характеризуются тем, что в них одна часть пучка, состоящая из элементов одной категории (обыкновенно ксилемы), окружена со всех сторон элементами другой части, другой категории. По типу концентрических пучков построены также и стеллы папоротников, раньше рассматривавшиеся как концентрические пучки (рис. 810, *C*).

Первоначальная древесина (например, в одногодовом стволе древесного растения) происходит не из камбия, а из первичной образовательной ткани и называется первичной древесиной, в противоположность вторичной, возникающей вследствие деятельности камбия. В одногодичном стволе хвойных или двудольных имеется в основной ткани лишь одно кольцо сосудистых пучков коллатерального типа, открытых (см. рис. 810, *D*). Основная ткань состоит из обыкновенных паренхимных клеток и по своему

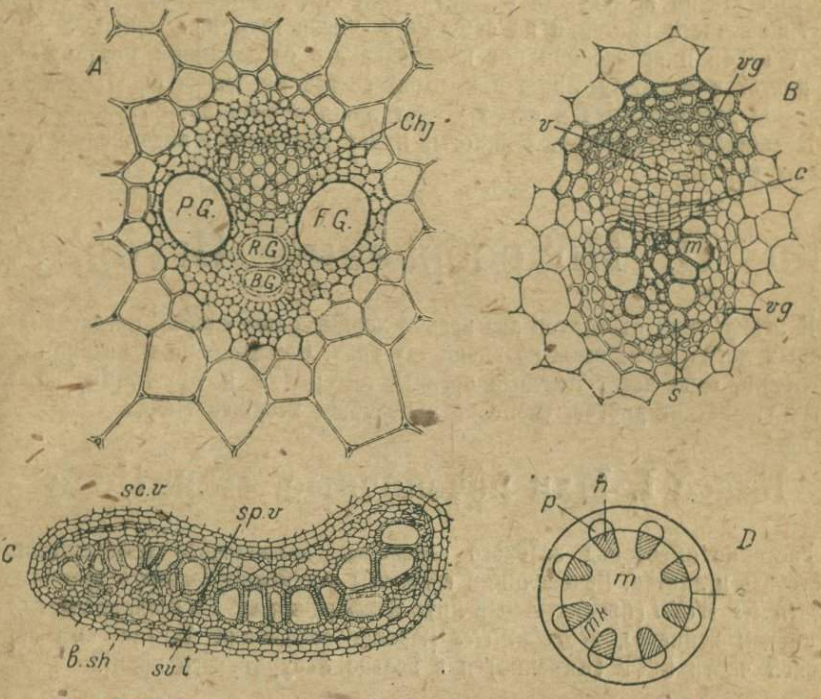



**Рис. 810.** Поперечные разрезы главных типов сосудистых пучков.

*A* — коллатеральный закрытый пучок злака сахарного тростника (*Saccharum officinarum*); *PG* и *RG* — сосуды. *Cbf* — элементы флоэмы; пучок окружен склеренхимными элементами (темные ткани) и совсем снаружи — основной паренхимой; *B* — коллатеральный открытый пучок двудольного лютика (*Ranunculus repens*): *c* — камбий; *m*, *s* — сосуды; *v* — ситовидные трубки; *vg* — оболочка пучка; *C* — концентрический пучок папоротника (*Pteris aquilina*); *b. sh* — оболочка сосудистого пучка; *sv. t* — ситовидная трубка; *sc*, *v* и *sp. v* — сосуды; *D* — схематический поперечный разрез через одногодичный стебель, нарастающий впоследствии в толщину, с 8 сосудистыми пучками; *c* — кольцо камбия; *m* — сердцевина; *mk* — первичные сердцевинные лучи; *h* — первичная древесина; *p* — первичная кора.

положению относительно сосудистых пучков распадается на три части. Часть, лежащая внутри, называется сердцевиной. Часть, лежащая наружу от сосудистых пучков, называется первичной корой. Наконец участки основной ткани, лежащие между пучками, называются первичными сердцевинными лучами. Различают пучковый камбий (камбий сосудистых пучков) и межпучковый. Оба названные камбия составляют одно сплошное камбиальное кольцо, отлагающее внутрь вторичную древесину, а наружу — вторичную кору. В деятельности камбия наших древесных растений сказывается периодичность в зависимости от климатических условий. Она выражается в образовании

так называемых годичных колец. Вообще весной камбий отлагает сосуды с более широким просветом поперечного сечения и с тонкими стенками; к осени отлагаются сосуды, сплюснутые в радиальном направлении, меньшего поперечного сечения и покрытые толстыми оболочками. Образование древесины прекращается на зиму и начинается потом снова весной с образования широкопросветных элементов. Соответственно этому между весенними и осенними слоями существует резкая граница, видимая простым глазом и могущая служить для определения возраста соответствующей части растения на основании числа годичных колец. У пальм между корой и древесиной нет кольцевидного слоя камбия, поэтому ствол их растет в толщину лишь в молодом состоянии, когда еще все клетки способны делиться, затем ствол растет лишь в вышину.

В листьях сосудисто-волокнистые пучки являются в виде жилок, называемых нервами.

# Тип II. Мохообразные. Bryophyta

К этому типу относятся два весьма характерных класса, представители которых легко различимы по внешнему виду. Определенно выявлена смена поколений, одно несет половые органы, антеридии и архегонии, из которых вырастает другое, бесполое поколение, несущее споры.

## Класс I. Мхи печеночные. Hepaticae

Растение имеет вид зеленого слоевища, неимеющего диференциации на стебель и листья. Печеночники известны с каменноугольного времени — *Hepaticites Willsi* (продуктивный ярус Стафордшира); *Palaeohepatica* (в галицийском кейпере), *Marchantites* [юрские отложения Англии, юга европейской части СССР (Каменка) и в вельде Уссурийского края].

## Класс II. Лиственные мхи. Musci frondosi

Лиственные мхи имеют определенно диференцированные стебель и листья; сюда относятся: общераспространенные виды, как кукушкин лен (*Polytrichum*) или торфяной мох (*Sphagnum*), имеющие типично выраженный стебель со спирально расположенными на нем листьями.

Мхи лиственные известны уже с верхнекаменноугольного времени (*Muscites polytrichaceus*); формы близкие современным встречались уже в третичное время.

Хорошо отличимые формы лиственных мхов известны из балтийского янтаря (олигоцен), отложений Энингена (верхний миоцен); играющие большую роль в растительном ландшафте нашего времени торфяные мхи появились в конце третичного времени около ледникового периода и являются ныне активными торфообразователями. В ледниковых и послеледниковых отложениях Евразии мхи довольно обычны.

# Тип III. Папоротникообразные. Pteridophyta

Сюда относятся высокоорганизованные сосудистые споровые растения, *имеющие смену поколений* и сложное анатомическое строение. Существует равно- или разноспоровость.

В настоящее время известно шесть основных классов папоротникообразных: 1) псилофитовые — *Psilophytales*, 2) плауновые — *Lycopodiales*, 3) псилотовые — *Psilotales* (ископаемые виды неизвестны), 4) хвощевидные — *Articulatales*, 5) прапапоротники — *Primofilices* (только вымершие виды) и 6) папоротники — *Filicales*.

## Класс I. Псилофитовые. Psilophytales

Растения мелкие или средней величины, дихотомически ветвящиеся, по облику напоминающие то плауны, то водоросли, без *корней и листьев или с* маленькими щетинистыми листьями, несущие споровместилища, расположенные на концах разветвлений побегов в форме коробочки, напоминающей спорогонии мхов. *Имеют* корневища. Анатомически характеризуются присутствием центрального ствола, состоящего из трахеид, облеченных флоэмой.

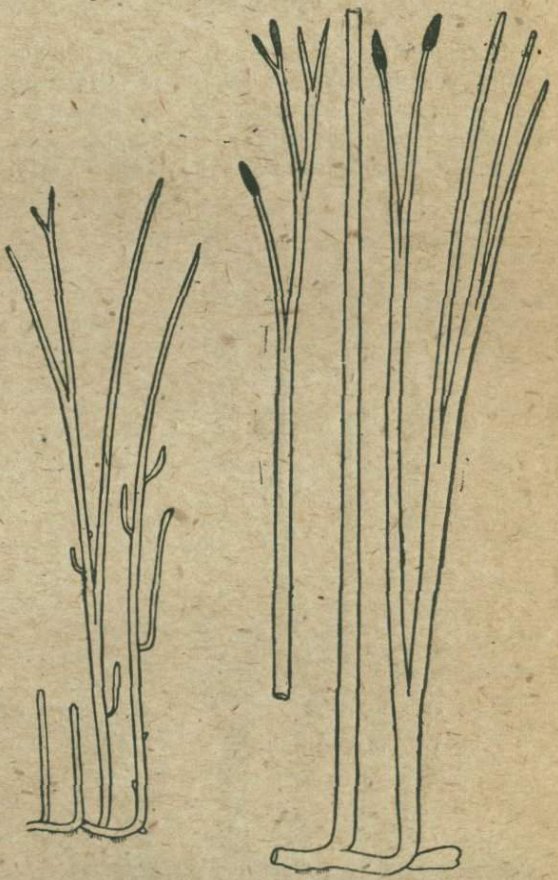


Рис. 811. *Rhynia*. Девон. Реставрация. Слева более ветвистое растение, чем справа. На верхушках ветвей спорангии. Уменьш.

Сюда относятся древнейшие типы наземных растений, сохранивших многие черты сходства с водорослями, свойственные верхнесилурийским и девонским отложениям. Они были распространены по всему свету.

Сюда относятся, например, следующие роды: *Rhynia* (рис. 811) (девон нижней и средней Шотландии и Германии), сантиметров 15 высотой; *Psi-*

*lophyton* (нижний девон Канады, Европы и СССР, Воронежская область); *Asteroxylon* (рис. 812, *а*) (нижний и средний девон Шотландии, Средней и Сев. Европы и южной Сибири — Минусинский район). Имеет побеги до 1 *см* диаметром, листья отличаются примитивным характером, так как в них не входят сосудистые пучки.

## Класс II. Плауновые. Lycopodiales

В современной флоре, так же как и в новейших ископаемых, эта группа представлена только травянистыми плаунами, тогда как в палеозойское время преобладали древовидные представители, обособляемые в группу *Lepidophyta*.



Рис. 812*a*. *Asteroxylon Mackieli*. Девон. Шотландия. $^1/_5$. Реставрация.




Рис. 812*b*. *Protolepidodendron*. Средний девон. Германия.
*1* — реставрация; *2* — спорофилл (спородистик) со спорангием.

Им присуща большая часть признаков организации плауновых. Дихотомически ветвящиеся стеблевые части с тесно примыкающими, сравнительно небольшими игловидными или чешуевидными, однонервными листьями, расположенными спирально; большие спорангии, сидящие поодиночке

в пазухах листьев или на верхней поверхности, у их основания. К этому присоединяются чуждые для новейших плауновых признаки, как то: вторичное нарастание в толщину древесинного цилиндра, покров ствола большими листовыми подушками и рубцами и особый вид корневых органов.

Из современных плаунов наиболее обыкновенные являются равноспоровыми и без «язычка» (ligula) на поверхности нормальных листьев, это будут *Lycopodiales eligulatae* — представители семейства ликоподиевых (*Lycopodiaceae*), куда относятся роды *Lycopodium* (плауны) — около 180 видов из тропических и умеренных стран всего света, и род *Phylloglossum* (Австралия, Тасмания и Нов. Зеландия).

Из числа современных *Lycopodiales ligulatae*, снабженных язычком, известно до 700 представителей рода *Selaginella*.

Ископаемые формы *Lycopodiales*, *Lepidophyta* подразделяются на два основных типа, представителями которых являются хорошо изученные роды *Lepidodendron* и *Sigillaria*.

*Lepidophyta* примыкают по своей разноспоровости и по присутствию ligula к менее изобилующей своими представителями в современной флоре умеренного пояса группе плаунов (*Selaginellaceae*).

У обыкновенных плаунов (*Lycopodium*) заростки хорошо развиты, а у селагинелловых являются упрощенными, редуцированными, оставаясь в пределах оболочки споры, после того как эта оболочка лопнула вследствие развития заростка.

Древнейшие представители лепидодендронов могут считаться появляющимися с среднего девона, как например, *Protolepidodendron* (рис. 812, *b*) представлявший низкое кустообразное растение, похожее на плаун, но отличавшееся от него раздвоенными на вершине листочками. На плодоносящих листочках, на каждом лежал плашмя один спорангий, так что *Protolepidodendron* поэтому имеет отношение к хвощам.

*Lepidodendron* (рис. 813; lepis — чешуя, dendron — дерево) имеет прямой ствол, ветвящийся в верхней части и достигающий в высоту до 30 *м*. Корни ветвятся, подобно стволу, дихотомически, покрыты многочисленными корешками, росли в горизонтальном направлении, вероятно, в болотистой почве или, возможно, частично под водой. Некоторые из более тонких разветвлений ствола оканчивались коническими или овальными спороносными колосками. Игловидные листья, значительно варьирующие в отношении длины у различных видов, покрывают поверхность молодых побегов по тесно прилегающим спиралям, а их расширенные основания или листовые подушки образуют *сплошной покров ствола*, налегающий на кору. Вследствие деятельности зоны образовательной ткани, окружающей цилиндр древесины, главный ствол и ветки нарастают из года в год в толщину; годичные кольца отсутствуют, так что нет указаний на резкую смену времен года.

Хорошо сохраненная листовая подушка *Lepidodendron* — наиболее заметно отличительная особенность рода — ромбоидальна или веретенообразна, достигая в исключительных случаях длины до 8 *см*. Кроме детальных отличий, типичная листовая подушка *Lepidodendron* характеризуется ясно выраженной гладкой площадкой, часто расположенной в средней части (см. рис. 813, *C*). Эта площадка представляет листовой рубец, или место прикрепления основания листа. На листовом рубце находятся три

малых рубчика, из которых наибольший, срединный, отмечает положение единственного сосудистого пучка, проходящего в лист из ствола; боковые

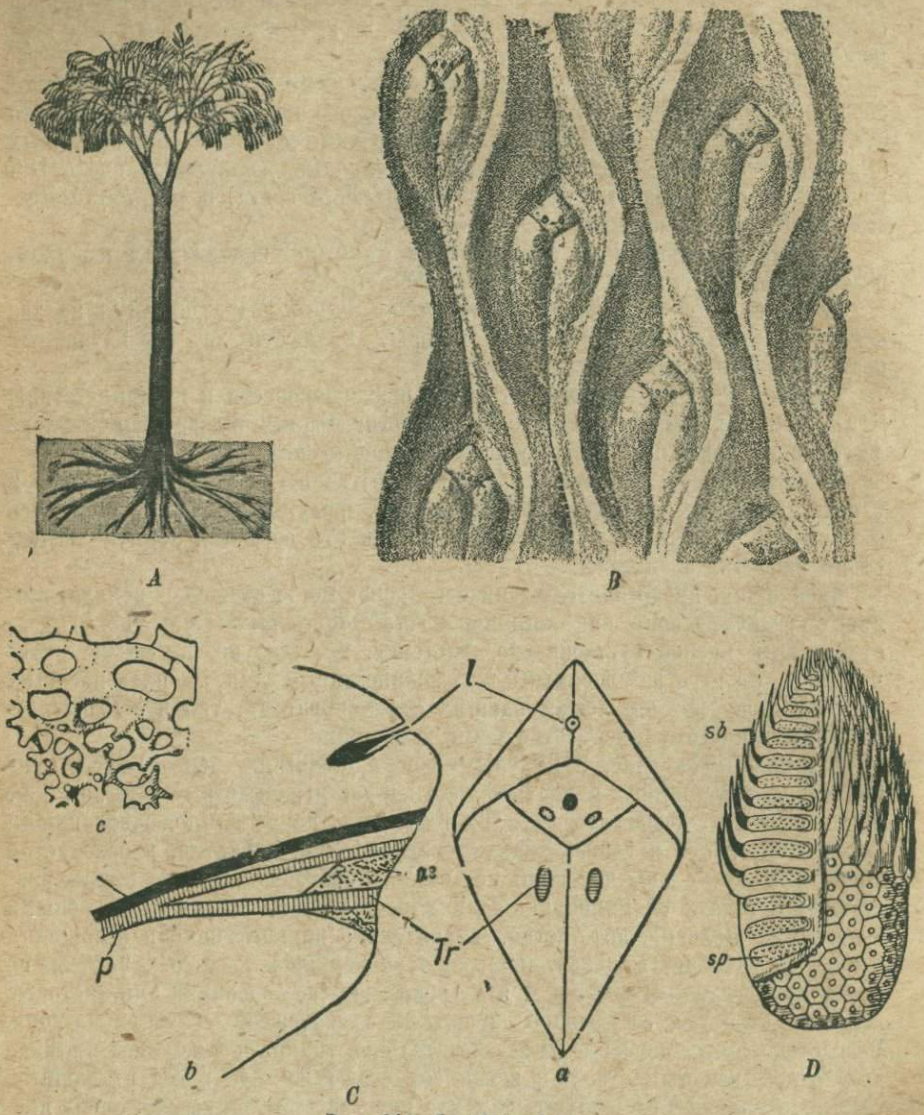



Рис. 813. *Lepidodendron.*

*A* — реставрация растения; *B* — поверхность ствола: *L. aculeatum*, показывающая положение и форму листовых подушек; *C* — одна отдельная листовая подушка, схематически: *a* — вид спереди, *b* — продольный разрез, *l* — вход в камеру при основании язычка; *Tr* — дыхательные отверстия — парихны; *c* и *ae* — аэренхима; (воздушная ткань); *D* — спороносный колосок: *sb* — спорофистик; *sp* — спорангий.

рубчики представляют сечения двух пучков паренхиматозной ткани. Над листовым рубцом находится рубчик, отвечающий месту входа в камеру (*l*) при основании язычка. Листовая подушка в целом образует возвыше-

ние с килеватостью в нижней части. По сторонам этой килеватости под листовым рубцом находятся два больших отверстия (*o*), парихны — дыхательные или выделительные отверстия.

Иногда имеются отпечатки экземпляров с облезшими наружными слоями покровов ствола. На таких отпечатках вышеописанные подробности поверхности листовых подушек не выражены. Тогда сохраняются обыкновенно лишь части листовой подушки, примыкающие, как к основе, к сосудистому пучку; в связи с этим листовая подушечка является в виде сосочковидного образования, направленного косо кверху, на коническом округленном конце которого находится листовой рубец в виде широкого углубления. Такие отпечатки описывались под названием *Knorria*. Формы с поперечно-ромбическими листовыми подушками (рис. 814), которые притом налегают черепичато и представляют вершину с листовым рубцом внизу, выделяются в род *Lepidophloios*. Бугорчатые побеги, несущие шишки, обычно описываются под именем *Halonia*. Плодоношения обыкновенно помещаются на концах крайних стеблевых разветвлений в виде более или менее значительных шишек (см. рис. 813, *A*, *z*) и описываются под названием *Lepidostrobus* (strobus — конус). У другого близкого рода такие шишки являлись сидячими на боковой поверхности стволов, производя тогда на ней крупные конические углубления, расположенные в два противолежащих продольных ряда. Ствол у него гладкий, без парихн и язычков, — этот род называется *Ulodendron* (ule — древесина), свойственный верхнему карбону. Сюда же приближается род *Bothrodendron*, характеризуемый гладкой корой и отсутствием листовых подушечек, замененных спирально расположенными маленькими листовыми рубцами, имеющий язычок и такое же расположение шишек, как и *Ulodendron*.




Рис. 814. Листовая подушка *Lepidophloios macrolepidotus*.

*g* — рубчик прилистника; *l* — рубчик сосудистого пучка листа; *n* — листовой рубец; *s* — боковые рубчики.

Спороносные колоски, находимые иногда изолированными и в окремнелом состоянии (*g*), представляют многочисленные, большей частью спирально расположенные споролистики (см. рис. 813, *D*, *sb* — *sb'*), которые отличаются от простых листьев значительной длиной и шириной, а также почти горизонтальным положением своей нижней части, несущей единственный большой спорангий (*sb'*). Спорангии, достигающие до 2 *см* длиной (см. рис. 813, *D*, *sp*), содержат многочисленные споры — микроспоры или макроспоры. Таким образом лепидодендроны несомненно были растениями разноспоровыми.

Известны макроспорангии, в которых преобладающе развивалась за счет других одна макроспора (*Lepidocarpon*), притом поверх оболочки спорангия здесь развивается еще оболочка, исходящая из споролистика, снабженная вдоль спорангия щелевидным отверстием на верхней стороне. Благодаря присутствию этой оболочки с отверстием спорангий приближается к семени сифоногамных растений. Остается впрочем неизвестным, идет ли сходство далее, происходило ли оплодотворение семени пыльцой; присутствие зародыша в макроспоре открыто не было. Во всяком случае, получается указание на возможность связи плауновых через посредство *Lepidophyta* с голосеменными саговниковыми или хвойными.

Строение ствола. Отличительными особенностями строения ствола

*лепидофитов являются:* 1) малая величина центрального цилиндра древесины (рис. 815, *B*, *h*) по сравнению с диаметром ствола, 2) присутствие вторичной древесины, окружающей первичную, 3) образование вторичной коры цилиндром образовательной ткани, расположенным вилоть у области листовых подушек.

Род *Lepidodendron* появляется в девоне, становится весьма обычным в нижнекаменноугольных отложениях, остается распространенным во всех каменноугольных, за исключением самых верхних, и только в редких представителях проникает в пермь.

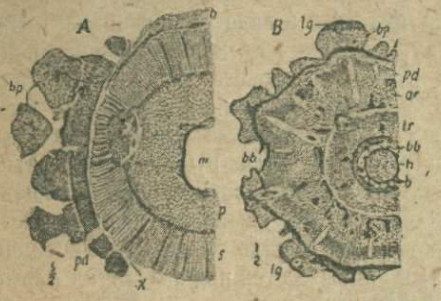



Рис. 815. *Поперечные сечения стволов Lepidodendron.*

*A* — *Lepid. brevifolium*; *m* — сердцевина; *p* — зона первичной древесины; *s* — вторичной (на границе обеих имеется место отхода боковой ветви); *x* — зона внутренней коры, здесь исчезнувшей; *pd* — наружная кора; *bb* — основания листьев: между *x* и *pd* лежит наружная кора; *B* — *Lepid. selaginoides*. Молодой ствол перед образованием вторичной древесины: *h* — первичный древесинный цилиндр; *b* — зона дуба со следами листьев (*bb*); *ir* — внутренняя кора; *ar* и *pd* — наружная кора; *bp* — основания листьев с язычком (*lg*).

Род *Sigillaria* (рис. 816, 817; sigillum — печать) появляется уже

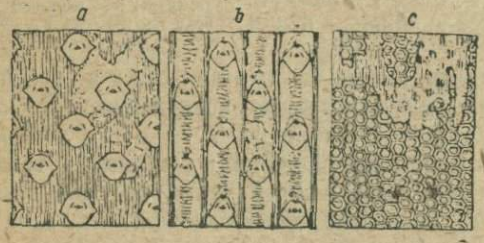



Рис. 816. Части поверхности ствола сигиллярий.

*a* — *Sigillaria Brardi*. Каменноугольные отложения. Вештин. Германия. *b* — *Sig. Boblayi*. Каменноугольные отложения. Рурский бассейн. Германия. *c* — *Sigillaria elegantula*. Рурский бассейн. Германия.

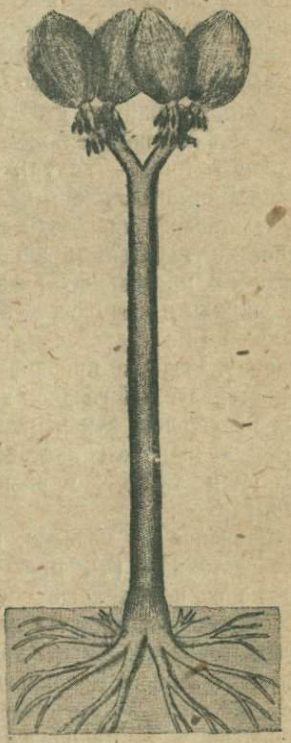


Рис. 817. Реставрация сигиллярии со стигмарией. На концах ветвей пучки листьев. Ниже — плодоношения.

в верхнем девоне, изобилует в средней и нижней части верхнего карбона и исчезает в перми; представители его имеют прямой ствол высотой до 30 *м*, в виде обыкновенно неразветвленной колонны, с куполообразной вершиной, образованной линейными травовидными листьями, реже главный ствол дихотомически ветвится. Более молодые части ствола и его разветвлений у некоторых видов покрыты листьями.

Листовые рубцы — шестиугольного очертания, расположены вертикальными и в то же время спиральными рядами, без листовых подушек, иногда

на гладкой поверхности ствола, а иногда на поверхности вертикально-ребристой (рис 816). Рубцы или прилегают друг к другу или разделены промежутками. Стволы сигиллярий имели вторичное нарастание в толщину (см. рис. 815).

Плодоношения в виде колосков или шишек, сидящих на стебельках, располагались наверху ствола, рядами-мутовками, возникавшими на стебле через некоторые промежутки по его высоте, так что старые мутовки распознаются по рубцам прикрепления их колосков.

Спорангии находились на верхней стороне споролистиков и заключали в себе по нескольку спор. Сигиллярии были растения разноспоровые. Встречаются от нижнекаменноугольных отложений до пермских включительно.

Подземные части сигиллярий (и лепидодендронов) известны под названием стигмарий (*Stigmaria*; рис. 818). Стигмарии представляют дихото-

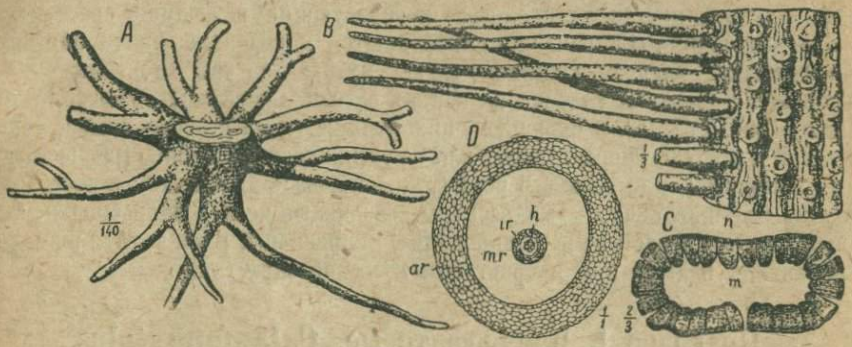



Рис. 818. *Stigmaria ficoides.*

*A* — общий вид сверху. Каменноугольные отложения. Клейтон. Иоркшир; *B* — то же самое. Вогезы. Кусок с рубцами *(n)* и с сохранившимися корешками; *C* — поперечное сечение цилиндра древесины; *m* — сердцевинная полость; *D* — поперечное сечение корешка; *ar* — наружная; *mr* — средняя; *ir* — внутренняя часть коры; *h* — древесина.

мически ветвящиеся, покрытые корешками остатки стволов. Корешки легко спадают, оставляя круглые рубцы (см. рис. 818, *B*).

К классу плауновых принадлежат еще семейства: *Isoetaceae*, представленные одним родом *Isoetes*, довольно широко распространенным в настоящее время (до 60 видов) и появившимся еще в нижнем мелу. Ископаемые формы мало распространены или не сохранились. Растения с клубневидными, растущими в ширину стволами, несущими у основания многочисленные листья. У основания их имеется язычок (лигула) с ямкой, в которой расположен спорангий, где заключены макро- или микроспоры.

Pleuromejaceae — неветвистые растения, высотой до 1 *м*, несущие четыре отходящих в стороны лопасти с придатками на верхушке; кора напоминает кору сигиллярий, покрытую листовыми рубцами, на конце побега — крупная конечная шишка.

Известны два вида: *Pleuromeja sternbergii* и *P. oculina*, встречающиеся в триасе в пестрых песчаниках Германии, среднем триасе Франции и нижнем триасе Русского острова у Владивостока.

# Класс III. Псилотовые. **Psilotales**

В ископаемом виде неизвестны до сих пор, но несомненно существуют. Род *Tmesipteris* распространен в Австралии и соседних с ней областях; род *Psilotum* — в тропиках и субтропиках обоих полушарий.

# Класс IV. Хвощевидные. **Articulatales**

Отличительной особенностью хвощевых является мутовчатое расположение ветвей и листьев; мутовки прикрепляются в узлах, между которыми находятся лишенные ветвей и листьев междоузлия. Листья бесчерешчатые, сидячие, маленькие, шиловидные, однонервные, реже клиновидные и вильчато-нервные, иногда удлиненные и образующие влагалище срастанием своих оснований. Спорангии прикрепляются к видоизмененным листьям, спорофиллам, располагающимся также мутовчато, так что сближенные мутовки их образуют колоски на концах ветвей. Спорофиллы иногда щитовидны (рис. 824, *А*), и спорангии прикрепляются на стороне щитка, обращенной к стеблю. Споры бывают или все одинаковой величины (равноспоровые хвощевые), или двоякого рода (разноспоровые хвощевые); в последнем случае большие споры — макроспоры, развивающиеся в макроспорангиях, дают женские заростки; меньшие споры, микроспоры, развиваются в микроспорангиях и дают при прорастании мужские заростки.

## Подкласс I. Каламофитовые. **Calamophytales**

Растения с членистыми стеблями и ветвями и ветвистыми спорофиллами (рис. 819).

Листочки у них раздваивающиеся и спорангии сидят на особых, загибающихся к оси ствола, более или менее Т-образных ножках. *Calamophyton* имеет дихотомно разветвляющиеся стволы с ясною поперечной членистостью. К этим формам примыкают древнейшие каламиты.

*Calamophyton* (calamus — камыш) из среднего девона Германии и *Hyenia* из верхнего девона той же страны, а также Норвегии.

## Подкласс II. Псевдоборниевые. **Pseudoborniales**

Напоминают хвощи, несущие четыре дланевиднорассеченных листа. Известен лишь один род — *Pseudoborma* из верхнего девона о-ва Медвежьего.

## Подкласс III. Клинолистовые. **Sphenophyllales**

Характеризуются мутовчатым расположением листьев в числе кратном трем на членистом стебле. Листья клиновидные, цельные или рассеченные, мутовки не чередующиеся. Стебель обладает треугольным пучком, лишен сердцевины, вторичное нарастание. Спорангии в шишкообразных плодоношениях на ножках, также налагающиеся.

*Sphenophyllum* (рис. 820; *sphen* — клин). Тонкие, нежные, по общему виду схожие с каламитами растения палеозойской эры, отличающиеся от остальных хвощевых по преимуществу клиновидными листьями, числом листьев в мутовках, кратным трем, трехкрыльчатым строением древесинного цилиндра, а также отсутствием сердцевинной полости.

Нижний стебель клинолиста покрыт бороздками, которые не-

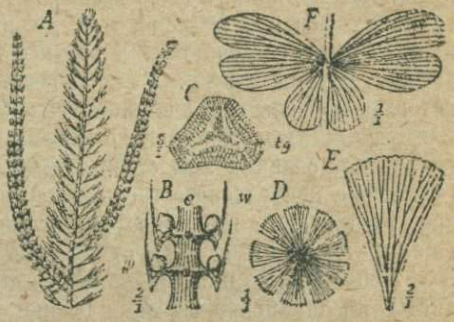



Рис. 820. *Sphenophyllum*. *A* — *S. angustifolia*. Верхнекаменноугольные отложения. Германия.

*A* — ветвь с двумя спороносными колосками; *B* — часть колоска; *a* — ось; *s* — спорангии; *w* — споролистики; *C* — поперечное сечение через узловую линию. *S. stephanense*. Верхнекаменноугольные отложения. Сент-Этьен; кора отсутствует; листовые пучки (*bg*) ответвляются от первичного стержня древесины и проходят через вторичную (здесь четырехслойную) древесину; *D* — *S. cuneifolium*. Верхнекаменноугольные отложения. Мутовка листьев сверху. *E* — нервация. *S. Shlothe mi*. *F* — *S.* (*Trizigia*) *speciosum*. Пермские отложения.

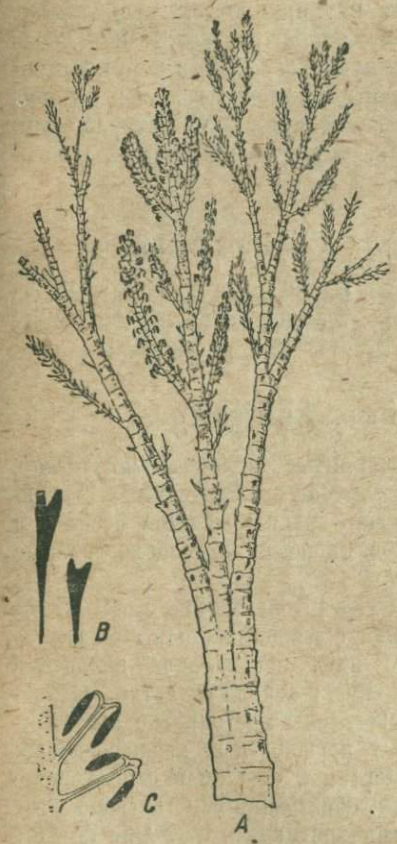



Рис. 819. *Calamophyton primaevum*. Реконструкция побега с листьями и спорангиями (*A*). Внизу — листья (*B*) и спорангии (*C*). Увел. Средний девон. Сев. Германия.

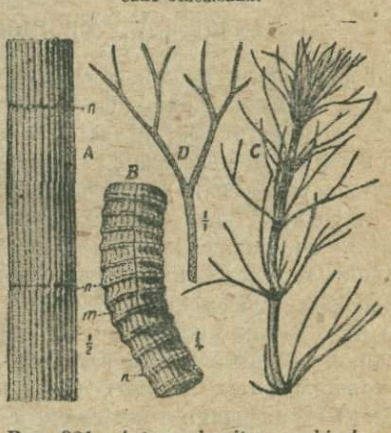



Рис. 821. *Asteroculamites scrobiculatus*. Нижнекаменноугольные отложения.

*A* — ядро части ствола. Моравия. *B* — ядро части корня. Тюрингия. *C* — покрытая листьями ветвь. *D* — отдельный лист. Альтендорф.

прерывно продолжаются через узлы, как у *Asterocalamites* (рис. 821). Разветвление слабое, назушное. Листья в числе 6, 9, 12 или большем, кратном трем, без чередования в смежных мутовках, большей частью ширококлиновидные и зазубренные на усеченном конце (*D*, *E*) с нервами, ветвящимися

повторно вильчато; концы разветвлений нервов оканчиваются каждый в одном из зубцов края (*E*), реже листья глубоко рассечены, подобно тому как у *Asterocalamites* (*A*). Иногда оба рода листьев встречаются на одном и том же растении. *Trizygia* называют такие формы, у которых 6 листов группируются в 2 больших и 1 маленькую пару или наоборот. Троекратность числа листьев стоит в связи с трехчленистым расположением сосудистых пучков ствола. В спороносных колосках (*Sphenophyllostachys*), которые найдены на листоносных побегах (*A*) и не имеют мутовок бесплодных листьев, узкие споролистики несут по одному (*B*), по 2 или по 3 спорангия, сидячих или стебельчатых. Разрез через узловую часть стебля (*C*), кроме центрального трехкрыльчатого первичного древесинного цилиндра, утолщенного вторичной древесиной из крупных клеток, представляет еще листовые тяжи (*bg*), отходящие от первичной древесины и в числе $3 \times 2$ обособленно проходящие через вторичную древесину (и кору). Клинолисты проявились в верхнем девоне; обычны в каменноугольных и пермских отложениях сев. полушария. Природа клинолистов мало изучена: одни авторы считают их водяными растениями, другие — наземными, с вьющимися стеблями.

## Подкласс IV. Хейростробовые. **Cheirostrobales**

Сохранился один род (с одним видом) *Cheirostrobus*, известный из кульма Шотландии, по шишке весьма сложного строения, без вегетативных частей. Систематическое положение этой группы еще не выяснено.

## Подкласс V. Хвощеобразные. **Equisetineae**

Разделяются на три семейства: на каламиты: 1) *Asterocalamitaceae*, 2) *Calamitaceae* и настоящие хвощи, 3) *Equisetaceae*. Растения, достигавшие древесного роста, часто с низким, но сильным ростом стеблей и мутовочным расположением ветвей и побегов. Спорофиллы колосообразные, несущие равно- или разноспоровые побеги.

1. Сем. Астерокаламиты, Asterocalamitaceae (*Asterocalamites*, см. рис. 821). Древовидное растение с разветвленным стеблем. В ископаемом состоянии встречаются часто ядра центральной полости с проходящими бороздками и ребрами, реже — куски корней и листья. Последние в мутовках длинны (до 10 *см*) и разветвлены многократно дихотомически, подобно тому как ветвятся листья у первобытных хвощеобразных (*Calamophyton* и *Hyenia*). Спороносные органы, еще не вполне хорошо известные, повидимому являются колосками, образованными (подобно тому как у хвоща) исключительно спороносящими листиками. Строение стволов отличается существенно от каламитов ребрами и листьями, не чередующимися в соседних междоузлиях, но противопоставленными последним.

На основании редко встречающихся рубцов — следов прикрепления ветвей — можно думать, что стволы этих растений отличаются колоннообразным видом. Встречаются в девоне и особенно в нижнем карбоне.

2. Сем. Каламиты, Calamitaceae. Каламиты (рис. 822) отличаются от хвощей своим древовидным ростом и сильно развитым цилиндром древесины. Остатки представителей этой группы встречаются очень часто в палеозое. Особенно часто встречаются выполнения породой широкого

сердцевинного цилиндра, дающие возможность различить ход сосудистых пучков, ибо последние реброобразно выдаются, как у хвоща, в разрушающуюся паренхиму сердцевины и, вследствие своей плотности, оставляют на ядрах сердцевинной полости отпечатки в виде продольных борозд (*A*, *B*), которые при узлах (*n*) перекрещиваются с поперечными бороздами. У большинства стволов каламитов (*Calamites*, см. рис. 821) сосудистые пучки расположены в смежных междоузлиях, чередуясь (*C*) как у хвоща; у *Asterocalamites* (см. рис. 821) сосудистые пучки смежных междоузлий не чередуются, а соответствуют друг другу, образуя поэтому на ядрах сердцевинной полости проходящие через узлы линии (см. рис. 821, *A*, *B*).

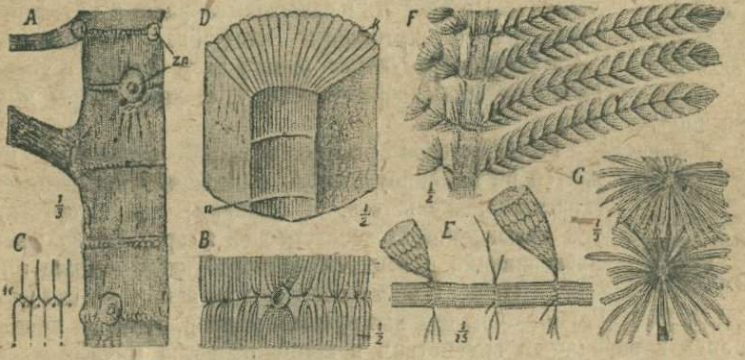



Рис. 822. *Calamites.*

*A—C — pauciramis.* Верхнекаменноугольные отложения. Нижняя Силезия. Часть ствола с ветвями и рубцами от ветвей (*Zn*). Меньшие, тесно сближенные рубцы узловой линии представляют места прикрепления листьев. *B—C. crucialus.* Верхнекаменноугольные отложения. Донецкий бассейн. Узел с одним большим рубцом от ветви и многими точками схождения бороздок. *C* — схема расположения сосудистых пучков при узле; *ic* — подузловые каналы. *D* — кусок цилиндра древесины (= *Arthropitys*). Пермские отложения. Хемниц. Впереди сердцевинная полость с узловыми линиями (*n*); наверху в поперечном сечении, обнаружены клиновидные участки (*k*) древесинного цилиндра, обособленные лучами сердцевины. *E* — корневище с корнями, коническисуженными начальными частями стеблей. *C. Suckowi.* Верхнекаменноугольные отложения. *Луарский бассейн. F — покрытая листьями ветвь Asterophyllites equisetiformis.* Верхнекаменноугольные отложения. Комментри. *G* — ветвь с листьями *Annularia stellata.* Верхнекаменноугольные отложения. Цвикау. Германия.

Род *Calamodendron* (dendron — дерево; верхний карбон и пермь) характеризуется более широкими и сложнее построенными лучами.

Обугленные части стволов каламитов и выполнения породой центральной полости, чрезвычайно частые в каменноугольных отложениях, представляют различного рода ветвление; рубцы от прикрепления ветвей заметны на узловых линиях как более или менее большие чашечкообразные углубления (см. рис. 822, *A*, *zn*), в направлении к которым сходятся сверху и снизу (*B*, средина) сосудистые пучки. Стволы развиваются, начинаясь коническими основаниями на ползущих корневищах с мутовчато расположенными цилиндрическими корнями (*E*).

Строение стволов (*D*). Широкая центральная полость возникает на месте первоначально имеющейся, а затем разрушающейся паренхимы. Центральная полость бывает окружена толстым цилиндром древесины, разделенной на клиновидные участки промежуточными сердцевинными лучами. Внутренние концы этих клиньев вдаются реброобразно в центральную

полость и производят бороздки на поверхности ядер выполнений этой полости.

Листья (*F*, *G*) постоянно простые, однонервные, линейные или ланцетовидные. Когда они приподняты и не срастаются основаниями, они называются *Asterophyllites* (*F*), а когда распространяются в плоскости, причем часто, особенно в молодости, срастаются наподобие влагалища при основании, то называются *Annularia* (*G*).



Рис. 823. Спороносные колоски каламита — *Calamostachys typica*. Верхнекаменноугольные отложения. Радниц. Чехо-Словакия.

Вальцевидные спороносные колоски *Calamostachys* (рис. 823) подобны по общей форме колоскам хвоща, но достигают более значительной величины. Неплодущие чешуйчатые листочки колосков собраны в мутовки, чередующиеся с мутовками плодущих — спорангиофоров. Есть виды, образующие одного рода споры, и есть виды, споры которых двоякого рода, т. е. макроспоры и микроспоры.

Геологическое распространение каламитов простирается на каменноугольные и нижнепермские отложения (*красный лежень сев. полушария; они отсутствуют в* так называемой глоссоптериевой флоре). Наибольшее распространение в верхнекаменноугольных отложениях.

3. Сем. Настоящие хвощи, Equisetaceae. Группа, богатая вымершими родами, которые несомненно относились к различным семействам в конце палеозоя и мезозоя.

В современной флоре к хвощевым принадлежит род *Equisetum*, к которому относятся травянистые растения, лишь в исключительных случаях достигающие значительных размеров (*E. giganteum* в Средней и Южной Америке со стеблями до 12 *м* высотой и до 2 *см* диаметром). Растение имеет далеко распространяющиеся подземные побеги, корневища. Полый, покрытый продольными полосками стебель разделен на междоузлия (рис. 824), причем его срединная полость прерывается днищами, диафрагмами, расположенными в узлах. Каждое междоузлие переходит наконец в мутовку листьев, которые срастаются, образуя влагалище, так что у отдельных листочков, вошедших в состав его, *остаются свободными лишь вершинки* в виде зубцов на краю влагалища.

Центральная полость окружена паренхимой, в которой лежит круг сосудистых пучков с воздухоносными полостями. Сосудистым пучкам соответствуют на наружной поверхности стеблей ребра (*E*), продольно идущие, тогда как промежуточные между ребрами *бороздки лежат в одних радиусах* с широкими воздухоносными бороздковыми полостями коры, которые расположены по-

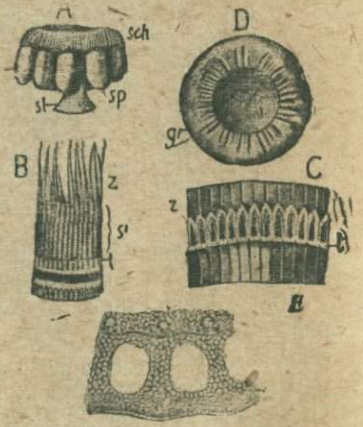



Рис. 824. *Equisetum* (ныне живущ.). *A* — спорофилл. *B* — узловая часть стебля. *Equisetites arenaceus*. Триас. Штутгарт. Германия. *C* — междоузлие. *D* — его диафрагма. *E* — поперечное сечение коры.

*sch* — щиток; *st* — ножка; *sp* — спорангии; *s'* — влагалище; *l* — бахромка коры; *z* — свободные концы листьев.

переменно с сосудистыми пучками в паренхиме коры (*p*). При каждом узле сосудистые пучки соединяются здесь в сосудистый пучок прилегающего междоузлия, так что пучки (а вместе с ними ребра и бороздки наружной поверхности) в смежных междоузлиях расположены попеременно.

В настоящее время хвощи в количестве свыше 20 видов распространены во всех частях света, за исключением Австралии. Ископаемые остатки (*Equisetites*), по всем различным особенностям сходные с ныне живущими, определенно могут быть прослежены отныне до триаса, даже, может быть, до каменноугольных.

Представители триасовых видов достигают огромных размеров (20 *см* толщины ствола), юрские представляют уже уменьшение размеров, третичные не превосходят по размерам современных.

Ископаемые остатки хвощей находят часто в виде песчаниковых выполнений центральной полости, на которых часто различимы также листовые влагалища (*C*), также встречаются обособленные отпечатки диафрагм (*D*).

Ближе к настоящим хвощам, чем к каламитам, стоит характерный род *Schizoneura* с листовыми влагалищами, разорванными на две пластинки, напоминающие два супротивных ланцетных листа. С пермо-триаса до нижней юры.

## Класс V. Прапапоротниковые. Primofilices

Вымершая группа папоротникообразных, известная из отложений от среднего девона до нижней перми.

Примитивные папоротники, в некоторых отношениях примыкающие к *Psylophytales*, а именно тем, что разветвления листьев не лежат в одной плоскости, но в нескольких, подобно разветвлениям ствола, так что нет еще резких различий между стеблями и листьями. Ствол сохраняет еще наклонность к дихотомии. Спорангии имеют еще конечное расположение, совершенно необычное для настоящих папоротников *Cladoxylon*, девон.

Особняком стоят древние типы папоротников, возникших еще в девоне и получивших развитие в каменноугольных и пермских отложениях. Они известны большей частью по остаткам стволов и стеблей, представляющих тип первобытного устройства стелы и листовых следов. Роды *Stauropteris* и *Metaclepsydropsis* имеют листовой след в форме двойного якоря; у *Clepsydropsis* и *Zygopteris* — в форме песочных часов; у *Botryopteris* листовой след имеет форму близкую к омеге — ω (греч. буква), у *Asterochlaena* (пермь) он имеет звездчатую разветвленную форму. Листовые побеги и органы размножения у многих так называемых «первобытных папоротников» *совсем неизвестны до сих пор.*

*Clepsydropsis* найден в кульмских отложениях Киргизских степей (*C. kirgisica*).

## Класс VI. Папоротниковые. Filicales

Растения, обычно имеющие развитые листья. Стебель у травянистых видов подземный, у древовидных — высоко поднимается над землей и бывает покрыт рубцами от опавших листьев и остатками листовых черешков. Ствол некоторых папоротников покрыт плотным покровом воздушных кор-

ней. Сосудистые пучки округленного или линейного сечения различно разбросаны в паренхиме. Вторичное нарастание древесины существует лишь иногда, притом бывает лишь слабо выражено. Листья папоротников называются вайями или перышками, у травянистых папоротников большие сравнительно со стеблем; у многих папоротников вайи даже чрезвычайно крупных размеров, обыкновенно многократно перисто-разделенные (ветвление в несколько порядков). Иногда при основании листового черешка (так называемые рахисы) или его разветвлений находятся особенной формы дополнительные перышки или афлебии, являющиеся аналогами прилистников высших растений. Афлебии служат для прикрытия и для защиты листьев, пока они молоды и находятся еще в спирально свернутом (от вершины листа к основанию) состоянии. У взрослого растения афлебии отпадают. Споровместилища, спорангии — в виде маленьких округленных скоплений — возникают в большом числе на нижней стороне листьев, разбросанно по всей поверхности листьев или только по краям их, иногда собраны в кучки (sori) и снабжены выростком кожицы, называемым покрывальцем.

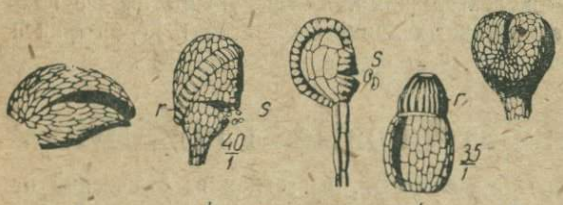



Рис. 825. Типы спорангиев. *a* — *Angiopteris*; *b* — *Cyathea* (*r* — кольцо, *s* — споры); *c* — *Polystichum*; *d* — *Schizaea*; *e* — *Osmunda*.

Заростки однодомны, т. е. один и тот же заросток производит и женские и мужские половые клетки.

Современные папоротники различаются главным образом на основании особенностей строения оболочки их спорангиев: 1) *Eusporangiatae*, 2) *Protoleptosporangiatae* и 3) *Leptosporangiatae*, причем у первой группы спорангии имеют несколько слоев (от двух) клеток в оболочке, вторая группа промежуточная между первой и второй, и наконец у третьей спорангии состоят из однослойной оболочки. Эта группа во многих отношениях архаичного характера; стенка спорангия (рис. 825, *a*) толста, состоит из нескольких слоев клеток и не имеет так называемого кольца (annulus), имеющегося у остальных — большинства современных папоротников. У этих последних спорангии имеют тонкую однослойную стенку и снабжены кольцом, развитым в различной степени: полным периферическим (см. рис. 825, *b* — косое) или неполным периферическим (см. рис. 825, *c*), замкнутым (см. рис. 825, *d*), или недоразвитым, в виде группы утолщенных клеток на боковой стороне под вершиной (см. рис. 825, *e*). Типичное кольцо состоит из одного ряда несколько выдающихся клеток (рис. 825, *c*) с утолщенными радиальными и внутренними стенками. По созревании спорангия, высыхая, внешний ряд стенок сокращается, и кольцо распрямляется, обусловливая тем вернее разрыв стенки спорангия и высевание созревших спор.

Стремясь объединить все, как современные, так и ископаемые, формы, в одной системе филогенетического происхождения, палеоботаник по возможности размещает ископаемые папоротники, спороношение которых достаточно известно, по естественным группам, соответствующим ныне живу-

щим семействам и родам, или по крайней мере устанавливает возможное к ним приближение.

Главнейшие папоротники из типа *Eusporangiatae*. Род *Psaronius* (рис. 826) из сем. *Marattiaceae*. Окремнелые стволы его, часто встречающиеся в верхнекаменноугольных и особенно в нижнепермских отложениях, представляют в поперечном разрезе осевой части ствола сосудистые пучки пластиночного вида, в окружающей зоне коры проходят многочисленные корешки, выходившие наружу. Отпечатки, соответствующие этим окремнелым стволам, описываются под названием *Caulopteris*; окаменелые стволы древовидных папоротников из рода *Protopteris* найдены в верхнеюрских отложениях Волги и меловых отложениях Приуралья.

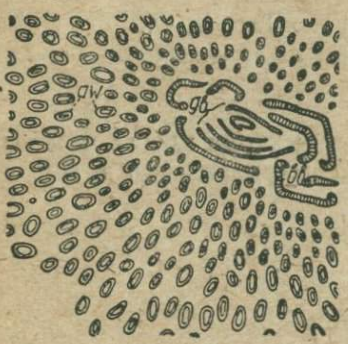



Рис. 826. *Psaronius Gutbieri*. Нижнепермские отложения. Хемниц. *aw* — сечение воздушных корешков. $^1/_1$.

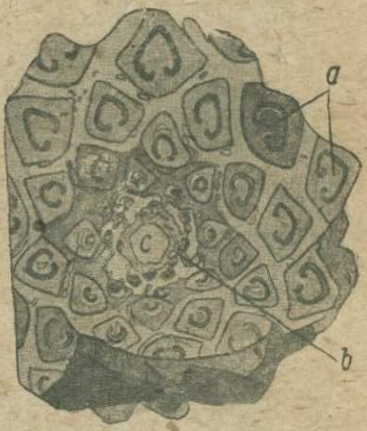



Рис. 827. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Пермские отложения.

*a* — разрезы листовых черешков; *b* — разрез ствола; *c* — стелла.

Из маратиевых типичен также *Marattiopsis* со спорангиями, сросшимися в синангий с оберткой, открывающейся в виде лодочки. Вайи перистые с линейными долями типа *Taeniopteris*. С рэта через всю юру.

Следующие роды относятся к типу *Protoleptosporangiatae*.

*Thamnopteris* (рис. 827; thamnus — куст). Толстые цилиндрические стволы, покрытые снаружи спирально расположенными основаниями листьев; посредине черешка листьев в поперечном разрезе обнаруживается сосудистый пучок подковообразного сечения. Основания вайи образуют большую часть поперечного сечения ствола, собственно ствол — значительно меньшую. Весьма близки сюда роды *Zalesskya*, *Chasmatopteris*, *Petcheropteris*. Эти вымершие роды относятся к доныне живущей группе *Osmundaceae*. Пермские отложения Приуралья.

*Osmundites* — род, близкий по анатомическому строению к современному *Osmunda*, от юры до третичных в обоих полушариях.

*Todites* — род по строению вайи близкий к современному *Todea*; от кейпера до рэта.

*Cladophlebis* — характеризуется косо поставленными к стержню языковидными сегментами вайи и несколько раз дихотомирующими вторичными

нервами. Характеризуют флору мезозойского типа, начиная от кейпера до верхней юры.

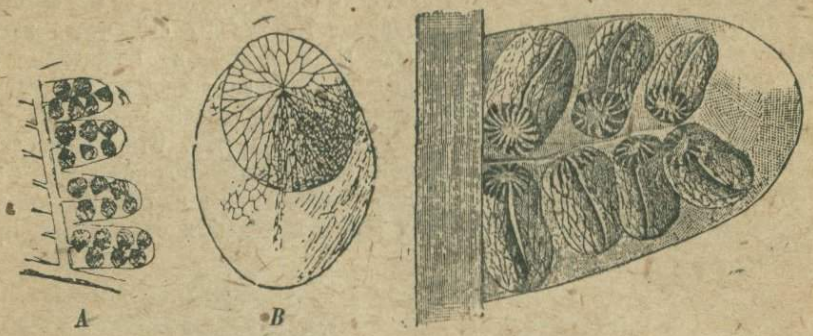



Рис. 828. *Klukia exilis*. Нижняя юра. Галиция. $^{10}/_{1}$.
*A* — часть вайи, *C* — то же самое, более увеличенное и *B* — отдельно спорангий.

К типу *Leptosporangiatae* относятся:

*Klukia* (рис. 828). Ветки с трижды рассеченными вайями, из которых каждая несет на концах группы спорангиев, вскрывающихся в виде колпачка. Верхний лейас — вельда.



Рис. 829. *Clathropteris* из среднего кейпера. Лунц. Альпы. Австрия. $^{1}/_{3}$.
Вправо — часть листа. $^{3}/_{1}$.

*Hymenophyllites* — с нежными вайями из одного слоя клеток, со спорангиями, имеющими экваториальное кольцо, расположенными на окончаниях

жилок, выходящих из основания пластинки листа. В каменноугольных и юрских отложениях (Краков, Сев. Донец).

Замечательны представители обширной, почти вымершей ныне группы *Dipteridaceae*; особенно из сем. *Camptopteridaceae*, именно роды *Clathropteris* (рис. 829), *Dictyophyllum* и *Camptopteris*, с сетчатым жилкованием и дланевидной основной формой пластинки вайи. Спорангии голые, на нижней стороне листа, кольцо неполное.

Сюда относятся также *Salvinia* (рис. 830) — водяные папоротники, имеющие горизонтально плавающий стебель с двумя парами зеленых бесплодных и одним подводным плодущим листом, рассеченным на нитевидные дольки. Разноспоровые растения от верхнего мела до настоящего времени.

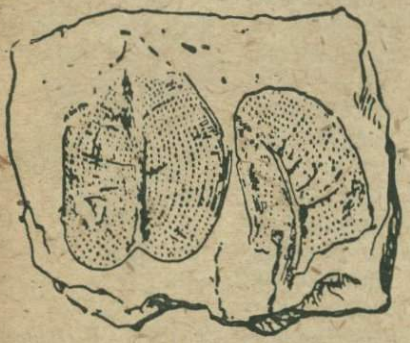


Рис. 830. *Salvinia Reussi*. Два листика. Миоцен. Билин. Чехо-Словакия.




Рис. 831. *Archaeopteris hibernica*. *A* — часть вай и с пером, несущим плодущие сегменты. Уменьш. *B* — отдельно перышко и *C* — группа спорангиев. Верхний девон. Ирландия.

На основании остатков листьев устанавливаются некоторые роды ископаемых папоротников, которые могут фактически принадлежать как прапапоротникам и папоротникам, так и птеридоспермам, например:

*Archaeopteris* (archaios — древний, pteris — крыло; рис. 831) с большими, двукратно перистыми листьями. Перья первого порядка почти противолежащие, косо восходящие, усажены тесно примыкающими перышками, каковые находятся даже на главном стержне (см. рис. 831, *A*). Перышки удлиненно-яйцевидной формы, в основании сильно суженные, несколько нисходящие по стеблю, на краю иногда зазубренные, имеют многочисленные нервы, которые параллельно входят в перышко, лучисто расходятся и дихотомически ветвятся. Плодоносные перышки являются весьма редуцированными в отношении пластинки, которая несет многочисленные веретенообразные спорангии, сидячие или стебельчатые, одиночные или группами по два-три, не имеющие кольца (annulus.)



Рис. 832. *Pecopteris Pluckenetti*. Часть плодоносной ветви с семенами, прикрепленными близ концов перышек. $^2/_1$.

В девоне, особенно в верхнем, имеет широкое географическое распространение (Канада, Медвежий остров, Бельгия, Германия, у нас), редко в нижнем девоне.




Рис. 833. *Sphenopteris*. *A* — *Sph. affinis*. *B* — перышко *Sph. obtusiloba*. Каменноугольные отложения. Англия. *C* — то же, целое перо. Каменноугольные отложения. Англия.

Уже давно обращало внимание то обстоятельство, что для многих родов ископаемых папоротников, как *Alethopteris* (рис. 834; alethos — настоящий), *Neuropteris* (рис. 835) и некоторых *Pecopteris*, никогда не было обнаружено существование обычных для папоротников кучек спорангиев. Плодоношения стали известны лишь в последнее десятилетие, причем оказалось, что они являются в виде так называемых микро- и макроспорангиев; последние представляют черты сходства с семенем низших семенных, именно саговиковых. Таким образом представилась возможность выделить их в особую группу *Pteridospermales*, причем в последнее время считают их за папоротникообразных семенных.



Рис. 834. *Alethopteris Serli*. Каменноугольные отложения. Саарский бассейн. Германия.




Рис. 835. *a* — *Neuropteris heterophylla*. Каменноугольные отложения. Саарский бассейн. Германия; *b* — *N. Schlehani*. Каменноугольные отложения. Верхняя Силезия.

*Pecopteris* (рис. 832). Перышки, прикрепленные широким основанием и почти под прямым углом, большей частью цельно-крайние и параллельнобокие, с протягивающимся главным нервом, от которого также почти под прямым углом отходят побочные, иногда вильчато раздвоенные нервы. Главным образом в каменноугольных и пермских отложениях.

*Sphenopteris* (рис. 833, *A*, *B*, *C*; sphen — клин) имеет двух-, трех- или четырехкратноперистые перышки; небольшие перышки, суженные в основании или даже клиновидные, с краями более или менее глубоко- и часто перисто-лопастными или рассеченными. Дихотомически ветвящиеся нервы рас-

ходятся радиально от основания перышек или отходят под тупым углом от среднего нерва. Анормальные перышки (прилистники — афлебии) нередки. Не резко отграничены от типа листьев *Archaeopteris*. Формы со сфеноптероидной нервацией встречаются от девона до перми; главное распространение — в верхнекаменноугольных отложениях.

Ископаемые папоротники — именно палеозойские, отчасти нижнемезозойские — во многих отношениях отличаются от позднейших и современных. Важнейшими отличиями представляются следующие:

Они были разнообразнее и среди них более преобладали древовидные формы, нежели теперь; листья, нередко мощно развитые, часто располагались на стволах продольными рядами. Часто встречается вильчатое ветвление вайи, также и разнообразнейшие переходы к неристому расположению. Листья без срединного нерва, как у *Archaeopteris*, в среднем палеозое очень частые, позже редки. Сетчатонервные листья до перми весьма редки, тогда как в настоящее время они чрезвычайно распространены. Спорангии палеозойских папоротников архаичны, большей частью типа редких в настоящее время *Marattiaceae*.

## Зародышевые сифоногамные. Embryophyta siphonogama

Этот отдел растений, называвшихся ранее «явнобрачными», «семенными» и пр., характеризуется тем, что для достижения яйцеклетки микроспора вырастает в трубку (сифон), заключающую генеративные ядра, откуда и название сифоногамных.

Возникновение разноспоровости составило важный шаг вперед в смысле более раннего разделения полов. Разделение полов, происходящее у разноспоровых лишь на половом поколении, заростке, начало определяться уже на бесполовом поколении, которое и стало давать мужские спорангии (или микроспорангии) и женские спорангии (или макроспорангии). Вместе с тем развитие половых индивидуумов сводится все более собственно к развитию одних лишь половых органов, тело же полового индивидуума, или заросток, несущий эти органы, все более редуцируется. У плаунового *Selaginella* заростки по своему объему выходят из пределов споровой оболочки. У низших явнобрачных редукция полового поколения идет еще дальше. Макроспора, называемая здесь зародышевым мешком, вполне погружена в макроспорангий или семяпочку, у покрытосеменных обычно заключенную еще в двойной покров завязи. Микроспоры не производят сперматозоидов, так как здесь оплодотворение лишь в исключительных случаях происходит при посредстве воды; как правило, оно производится при помощи ветра или насекомых. Микроспоры являются в виде цветковой пыльцы; стенка микроспоры (пыльцы) выпячивается или вырастает в виде трубки (сифона), по которому генеративные ядра и достигают яйцеклетки. Мужской заросток крайне редуцирован в пыльцевом зерне, где развиваются на его счет генеративные ядра пыльцевой трубки. В зародыше различимы уже части, соответствующие корешку и стеблю будущего растения, но он останавливается в своем развитии на известной стадии и заключен в остальной, преобладающей по размерам части — семени, предста-

вляющей зароток с сильно развитым запасом питательных веществ. В семени зародыш находится в покоящемся состоянии, в состоянии приостановки роста. Это состояние скрытой в семени жизни может продолжаться чрезвычайно долго и прекращается при условии обильного доступа влаги; тогда зародыш развивается в зрелое растение.

Сиф ногамные растения распадаются на два типа, весьма различные по своему строению: 1) *Gymnospermae* или голосеменные растения и 2) *Angiospermae* или покрытосеменные растения. У последних семяпочка заключена в замкнутой полости — завязи, образующейся путем смыкания вокруг нее плодолистиков. Таким образом у покрытосеменных семяпочка защищена от вредных внешних воздействий покровом, отсутствующим у голосеменных. Типичные цветки, ярко окрашенные в периферической части — околоцветнике, цветки с выделением соков, приманивающих насекомых, существуют лишь у покрытосеменных.

Голосеменные появляются в каменноугольном периоде, покрытосеменные достоверно начинаются с мела и с тех пор преобладают над голосеменными.

# IV тип. Голосеменные. Gymnospermae

К голосеменным принадлежат классы папоротникосеменных (*Pteridospermales*), кордаитов (*Cordaitales*), беннеттитов (*Bennettitales*), саговиков (*Cycadales*), гинкговых (*Ginkgoales*), хвойных (*Coniferales*) и хвойниковых (*Gnetales*).

## Класс I. Папоротникосеменные. Pteridospermales

*Pteridospermales* представляют своеобразный характер, имея листву папоротникового типа, органы размножения, уклоняющиеся в сторону сифоногамных растений; кроме того, они представляют вторичное нарастание древесины (рис. 836), почему и должны быть относимы к голосеменным растениям.

Более детально изучен род *Lyginopteris;* известно, что семена этого растения, описанные под именем *Lagenostoma* (рис. 837), принадлежат растениям, стволы которых, имеющие вторичную древесину, известны под именем *Lyginodendron*, черешки (вайи) — под именем *Rhachiopteris*, а листва — *Sphenopteris Hoeninghausi*. Возможно, что отпечатки, известные как *Telangium*, являются микроспорофиллами того же растения.

С листьями типа *Neuropteris* и стволами *Medullosa*, имеющими вторичное утолщение черешками *Myeloxylon*, объединяются семена *Trigonocarpus*, достигавшие величины голубиного яйца.

К этой группе «семенных папоротников» несомненно относится целый ряд растений, листва которых была раньше описываема из каменноугольных

отложений как папоротниковая, под названием *Mariopteris*, *Alethopteris* (см. рис. 834), *Neuropteris* (см. рис. 835) и некоторые из *Sphenopteris* (см. рис. 833), а также *Pecopteris* (см. рис. 832), но сейчас еще не

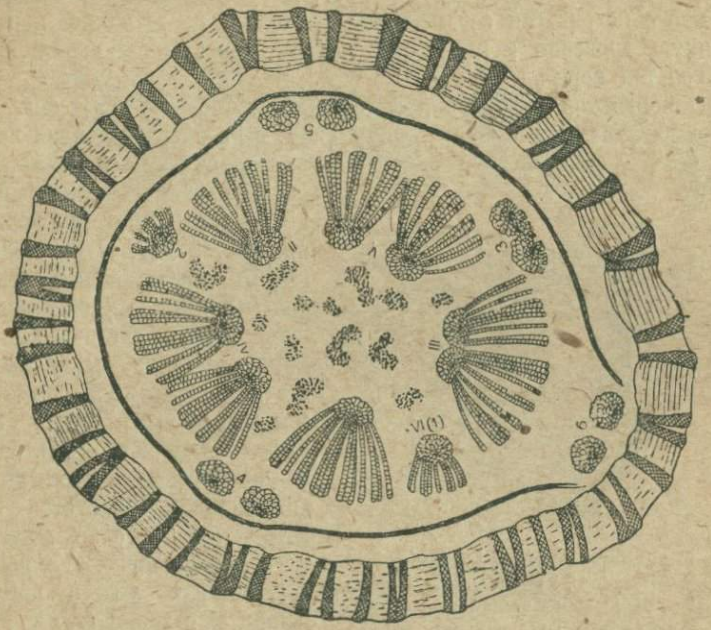


Рис. 836. *Lyginopteris (Lyginolendron) Oldhamia*. Средний карбон. Англия.

*I—IV* — первичные сосудистые пучки. *1—6* — листовые следы

представляется возможности точно провести границу между настоящими папоротниками и голосеменными, имевшими внешность папоротников.

## Класс II. Кордаиты. Cordaitales

Эта группа, распространенная от девона до перми, представляет всего лишь один род (с подродами):

*Cordaites* по имени палеонтолога Корда (рис. 838). Кордаиты были высокие (30—40 *м*) сравнительно тонкоствольные деревья, со стволами, достигающими значительной высоты без разветвления и несущими на вершине густую крону. Последняя состояла из ветвей различных порядков, на которых находились в изобилии простые листья большой величины. Листья варьировали по форме у различных подродов; они были различной формы от лопатчатой с тупыми концами или ланцетовидной, приостренные на концах (см. рис. 838, *B*, *C*), до линейной, весьма узкой и длинной, подобной листьям злаков. Листья всегда параллельно-нервные с коллате-

ральными сосудистыми пучками, почему (и по наружной форме) сходны с отдельными перышками листьев саговниковых.

Стволы представляют сердцевину большого поперечника, которая при дальнейшем росте расщепляется поперек, образуя сближенные горизонтальные пластины (диафрагмы, см. рис. 838, *F*). Цилиндр древесины проникнут многочисленными сердцевинными лучами, представляет первичную и вторичную древесину; последняя сходна с древесиной хвойных. Ствол покрыт толстой корой.

Цветы кордаитов сережковидны, однополы. Мужские и женские цветки не всегда различаются по наружному виду; в некоторых формах все-таки (см. рис. 838, *G*) ось женского соцветия несет одиночные семяпочки, сопровождаемые лишь немногими кроющими листками (прицветниками, см. рис. 838, *I*.) Мужские цветки (*H*, *K*) представляют солидную ось (*a*), с многочисленными чешуевидными листочками и цилиндрическими пыльцевыми мешочками, сидящими на длинных ножках, так что цветы представляют тычинки (*pb*). Внутри пыльцевых зерен (*M*) перед оплодотворением образуется группа клеток (*i*), которая может считаться за зародыш. На окремнелых экземплярах можно наблюдать пыльцевые зерна (*N*) в удлиненной вершине пыльцевой камеры (*sp*) и в ней самой (*pk*).



Рис. 837. Реставрация семени *Lyginodendron (Lagenostoma Lomaxi)*. Семя представлено окруженным открытым чашковидным покровом, снабженным головчатыми железками.

Семена кордаитов часто встречаются обособленными в верхнекаменноугольных и пермских отложениях. Они овальны или сердцевидны (*O*, *P*), имеют толстую, снаружи мясистую (*f*), внутри деревянистую (*h*) оболочку, подобно семенам саговниковых и папоротникообразных.

Из палеозойских родов кордаитов необходимо отметить *Noeggerathiopsis* из нижней Гондваны и тунгусского яруса Сибири, имевшего важное значение в образовании угольных толщ Кузнецкого бассейна. Кордаиты вообще играли значительную роль в образовании каменного угля.

Этот класс, имевший пышное развитие в палеозое, угас без прямых потомков в мезозое.

## Класс III. Беннеттитовые. Bennettitales

Растения весьма сходные с саговниками и лишь весьма недавно получили строго установленное место среди зародышевых сифоногамных растений. Будучи сходны с саговниками по строению ствола и листве, беннеттитовые сильно отличаются своими органами размножения, напоминающими устройство цветка покрытосеменных; их женские органы в виде ортотропных семяпочек в центральной части, мужские органы представляют спи-

рально расположенные микроспорофиллы папоротникового вида, напоминающие собрание тычинок покрытосеменных.

В отличие от ныне живущих саговниковых стволы беннеттитов (см. рис. 839) низкие, приземистые, разветвленные, имеют цветы не верхушечные, а расположенные на боках ствола, благодаря чему при значи-

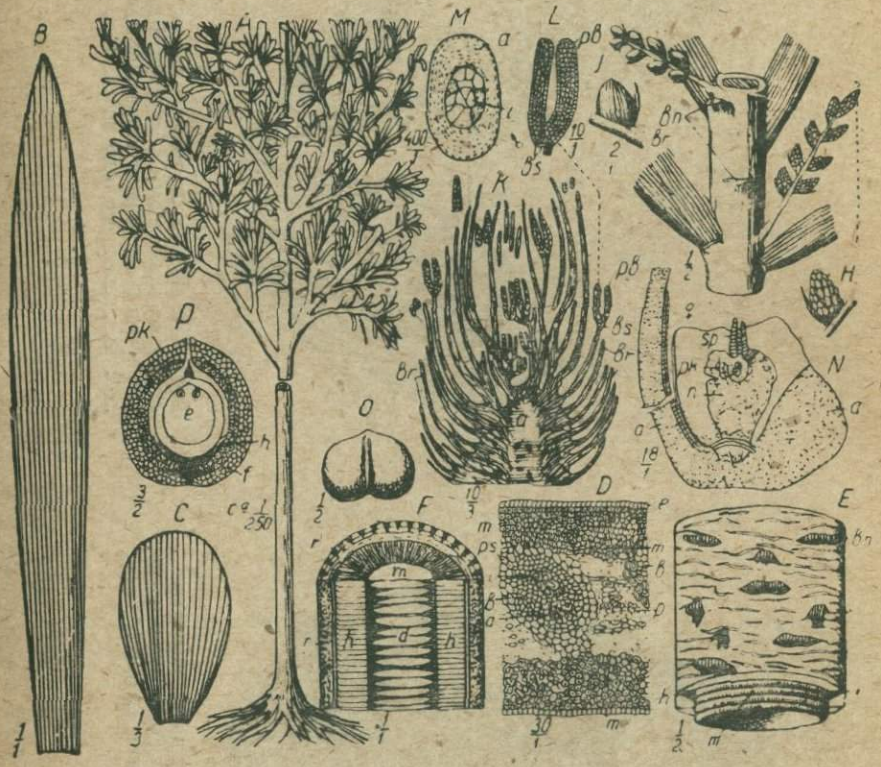


Рис. 838. *Cordaites.*

*A* — общий вид растения (ствол разрезан для укорочения). *B*, *C* — листья. *D* — поперечное сечение листа, показывающее коллатеральный характер сосудистого пучка: *b* — склетные элементы коры; *p* — соединительная ткань сосудистого пучка; *m*, *m'* — механическая ткань; *e* — эпидермис. *E* — кусок ствола с листовыми рубцами *(bn)*; *h* — древесина; *m* — цилиндр древесины *(Artisia)*. *F* — кусок ствола в продольном и поперечном разрезе: *m* — цилиндр сердцевины; *d* — его диафрагма; *h* — цилиндр древесины; *r* — кора. *G* — ветвь с мужскими (сверху — *H*) и женскими (слева — *I*) цветами; *br* — прицветники; *bn* — листовые рубцы. *K* — продольный разрез через мужской цветок: *a* — ось; *br* — прицветник; *bs* — ножка; *pb* — пыльцевой мешочек *(L)*. *M* — зерно пыльцы (= *N*, *pk*): *a* — оболочка; *i* — внутренние группы клеток. *N* — продольный разрез через семяпочку: *a* — наружная оболочка; *n* — ядрышко; *pk* — «пыльцевая камера» с 2 зернышками пыльцы; *sp* — ее вершина. *O* — семя *(Cordaispermum Cuibieri)*. *P* — семя в продольном разрезе *(C. angustodunense)*; *f* — наружная, мясистая, *h* — внутренняя, деревянистая оболочка; *pk* — пыльцевая камера; *e* — внутренняя часть семени.

тельном числе их производилось и значительное количество семян. В остальном стволы почти что обычного строения стволов саговниковых.

Цветы беннеттитов являются в виде кругловатых почкообразных тел, не выдающихся за пределы покрова ствола из листовых черешков (см. рис. 832). Цветы могут считаться сидящими на редуцированных боковых ветвях ствола, и таким образом положение их не представляет ничего исключи-



Рис. 839. *Cycadeoidea marylandica*. Ствол с почти тридцатью незрелыми цветками *a*, рассеянными между старыми основаниями листьев. Нижнемеловые отложения. Сев. Америка. $^1/_8$.



Рис. 840. Неразвернувшийся цветок *Cycadeoidea dacotensis* в продольном сечении. Цветок с одним свернутым и одним распустившимся микроспорофиллом. Нижнемеловые отложения. Сев. Америка. $^1/_2$.

тельно оригинального. Цветы их более сложны, чем у ныне живущих саговиков, представляют совмещение пыльцевых мешочков с семяпочками



Рис. 841. Совершенно раскрывшийся цветок *Cycadeoidea ingens*. $^1/_2$.

в одном цветке, так что цветок является обоеполым.

У рода *Cycadeoidea* (рис. 839—842) семяпочки помещаются на поверхности конического осевого выступа, который является в середине цветка как бы окончанием его оси. Микроспорофиллы, несущие пыльцевые мешочки, являются у данного рода построенными сложно, сложнее чем у высших растений. Именно они перисто разветвлены, так что каждый микроспорофилл напоминает листовое образование папоротника. Эти органы размножения на периферии цветка объемлются покровом околоцветника из высоких волосистых листочков. Сходство в устройстве цветка у беннеттитов и у покрытосеменных позволяет предполагать, что первые дали начало последним.

Близкими родами являются *Bennettites* и *Williamsonia*, и замечательны по строению разветвленных стволов, несущих на разветвлениях цветы, были роды *Wielandiella* и *Williamsoniella*.

Беннеттиты были широко распространены от верхнего триаса до начала мела, преимущественно в северном полушарии.




Рис. 842. Половина поперечного сечения ствола *Cycadeoidea Saxbyana*.

*d* — сердцевинная полость; *x* — древесина; *ph* — флоэма, вместе образующие кольцо коллатеральных сосудистых пучков; *lt* — сосудистые пучки, проходящие наружу через кору и повторно разделяющиеся, распределяясь по листовым черешкам; *lb* — основания листьев, образующие покров вокруг ствола. Нижнемеловые отложения, Англия.

# Класс IV. Саговиковые. Cycadales

В настоящее время саговиковые ограничены в своем распространении тропическими и субтропическими областями. По своему большей частью



Рис. 843. *Cycas circinalis*. Переднее дерево с плодовыми листьями в корне и молодыми Wedeln.



*A*

Рис. 844. Макро- *(A)* и микроспорофилл *(B)* *Cycas* (ныне живущей).

В нижней части первого находится 5 завязей, одна сильно возросшая в размерах (справа). Микроспорофилл представлен снизу, покрыт пальцевыми мешечками.

неразветвленному стволу и по большим перистым листьям (см. рис. 843) саговиковые по общему виду сходны с древовидными папоротниками и пальмами. Перистые листья образуют венец на вершине ствола; основания отпавших листьев большей частью сохраняются и вместе с чешуевидными низовыми листьями одевают ствол плотным чешуйчатым покровом. Перистые листья кожисты, одно-нервны или многонервны (редко с перистым жилкованием). Саговиковые — растения двудомные. Цветы образуются на вершине ствола, имеют форму шишек. Чешуйки таких шишек (микро- и макроспорофиллы) несут пыльцевые мешочки или завязи (рис. 844). Оплодотворение совершается посредством сперматозоидов, развивающихся из микроспор. Эту особенность представляют среди сифоногамных еще лишь гинкговые.



Рис. 845. Четверть поперечного сечения ствола *Cycas revoluta*.

*sp* — сердцевинно-паренхимная часть; $hz^1$, $hz^2$, $hz^3$ и т. д. суть последовательно один за другим образованные слои древесины; $ph^1$, $ph^2$, $ph^3$ и т. д. также последовательно образовавшиеся слои флоэмы; между $ph^1$ и $hz^2$ особенно широкая *зона основной паренхимы*; *x* — последний возникший, еще деятельный камбий; *r* — паренхима коры с радиально и тангенциально проходящими пучками; *p* — периферическая часть коры (черные места ее лежат ниже плоскости сечения).

Ствол представляет сердцевину большого диаметра с полостями в ней. Древесинный цилиндр представляет вторичное нарастание (рис. 845).



Рис. 846. *Pterophyllum Brauni*. Триас.-Верхняя Силезия. Нат. вел.



Рис. 847. *Taeniopteris vittata*. Юра.

В ископаемом состоянии от саговниковых чаще всего находят листья, отчасти сходные с листьями ныне живущих представителей, отчасти уклоняющиеся от формы последних. Цветы и плоды сравнительно редки, напротив, стволы встречаются часто, особенно в юре и мелу.

Многие остатки, могущие принадлежать к *Bennettitales* и *Cycadales* и также некоторым близким к ним классам, пока еще мало изучены.

Некоторые из таких отпечатков листьев имеют нередко важное стратиграфическое значение, но остаются не связанными с определенными родами и пока описываются самостоятельно, как особые роды.



*A* *B* *C*

Рис. 848. *A*, *B*, *C* — *Gloss opteris*. *A* — *Gl. Browniaina*. Пермь. Иоганнесбург. Трансвааль. *B* — *Gl. indica*. Пермь. Ост. Индия. *C*. *Vertebraria*. Пермь. Индия.

К числу их относятся:

*Pterophyllum* (рис. 846). Мелкие или крупные вайи с удлиненными узкими лопастями, сидящими по сторонам главного нерва. От среднего карбона до вельда.

*Taeniopteris* (рис. 847, *A*, *B*; taenia — лента). Листья большие, ленто-видные, параллельнокрайние, с ясно выраженным срединным нервом. Побоч-



Рис. 849. *Nilssonia orientalis.*
Юра. Каменка. Донбасс. $^1/_2$.



Рис. 850. *Zamites Feneonis.*
Верхняя юра. Франция. $^1/_2$.



Рис. 851. *Podozamites distans.*
Рэт-лейас. Франция. $^2/_3$.

ные нервы перпендикулярны к срединному, простые или дихотомически ветвящиеся. От каменноугольных отложений до мела включительно.

*Glossopteris* (рис. 848, *A*, *B*, *C*; glosse — язык) имеет простые языковидные или лопатчатые листья, суживающиеся к основанию (*A*), непосредственно тесными скоплениями прикрепляющиеся к стволу. Нервация

сетчатая. Подобные нервы, под острым углом отходящие от срединного, сливаются в сетку с удлиненными петлями (*B*). Плодоношения недостаточно еще изучены.

Корневища, принадлежащие этому роду, были описываемы под названием *Vertebraria* (см. рис. 848 *C*); продольно складчаты и снабжены поперечными ребрами, на которых прикрепляются нижние листья. Весьма распространенная в перми и триасе южного полушария «глоссоптерисовая флора», найдена также на Сев. Двине. Пермь — триас.

*Nilssonia*. Листва, напоминающая *Taeniopteris*, если пластинка не является разделенной на сегменты. Триас—юра (рис. 849).

*Zamites*. Вайи крупные, несущие сидящие на мозолистых утолщениях кинжаловидные сегменты. Юра (рис. 850).

*Podozamites* (рис. 851). На нижних стержнях сидят двурядно расположенные ланцетовидной формы вайи с параллельными частыми жилками. Обычны в мезозойских отложениях.

## Класс V. Гинкговые. Ginkgoales

Эта группа представлена в современной флоре лишь видом *Ginkgobiloba*, деревом, сохранившимся в восточной Азии, замечательным по присутствию у него в процессе оплодотворения сперматозоидов с произвольным движением. Будучи несколько несходны по устройству плодоношения с тисовыми, гинкговые характеризуются оригинальной вееровидной пластинкой листа, цельной или рассе




Рис. 852. *Ginkgo sibirica*. Юра. Вост. Сибирь.

*a* — лист, *b* — мужское соцветие, *c* — часть его с пыльцевыми мешочками, увел.; *d* — семена.



Рис. 853. *Psygmophyllum expansum*. Артинский ярус. Р. Сылва.

ченной на узкие доли. *Ginkgo* появляются уже с девона, будучи широко распространены в перми и мезозое.

Род *Ginkgo* — листья вееровидные, треугольно-ромбические (рис. 853) от почти цельных до сильно рассеченных. Нервация вильчатая. Мужские цветки сережкообразны, тычинки с 2 или несколькими пыльниками, женские обычно несут две семяпочки. Процветали в юре (*G. digitata*, *G. sibirica*; рис. 852) существовали в мелу и третичном периоде до плиоцена.



Рис. 854. *Walchia piniformis*. Нижнепермские отложения. Нат. вел.

Род *Baiera*, известный с красного лежня до вельда, отличался большой узкостью долей листа и большим числом пыльников и семяпочек в цветках. Более сомнительны: *Czekanowskia* с узколинейными или почти нитевидными долями (от юры до мела), *Ginkgodium* со слабо намеченным расщеплением удлиненной пластинки (юра); *Phoenicopsis* с выходящими пучками и сидящими на укороченных побегах узкими листьями.

Другой цикл родов, отличающихся крупностью сильно рассеченных пластинок листа, характерен для палеозоя: *Psygmophyllum* (рис. 854) с дланевидными листьями, характерен от девона до перми. В настоящее время *Psygmophyllum* определенно относят к папоротникам. *Rhipidopsis* — виды с дланевидно рассеченными обратно-клиновидными листьями, известен из нижнегондванских слоев Индии, Урала и Аргентины.

# Класс VI. Хвойные. Coniferales

Хвойные отличаются прежде всего своими листьями, маленькими, неразделенными, игольчатыми (хвои) или чешуевидными, однонервными многолетними. По листьям хвойные внешне сходны с плаунами, по ветвлению ствола — обильному, большей частью с мутовчатым расположением ветвей — с хвощами.

Цветки однополые, голые, без околоцветника, растения однодомные [1] или реже двудомные. Мужские цветки сережчатые, микроспорофиллы более или менее щитовидной формы. Женские цветки обыкновенно образуют шишки, состоящие из деревенеющих со временем макроспорофиллов, тесно сближенных и спирально расположенных на оси. На верхней стороне спорофиллов находятся макроспорангии (семяпочки). В анатомическом отношении хвойные характеризуются развитием в древесине трахеид, отличающихся от собственно сосудов тем, что поперечные стенки в примыкающих по длине концах клеток не уничтожаются; трахеиды снабжены окаймленными порами.

[1] Т. е. мужскими и женскими цветками на одном и том же индивидууме растения.

Хвойные известны в ископаемом состоянии с каменноугольных отложений и, вместе с саговниками, они преобладают в растительности мезозоя до появления в мелу покрытосеменных. В то время как многие третичные, даже меловые




Рис. 855. *A* — шишка с семенами *Walchia piniformis* *B* — *W. ferialis*. Мужской цветок. Нижнепермские отложения. Отэн. Франция.



Рис. 856. *Ullmannia Bronni*. Медистый сланец Франкенберга.



Рис. 857. Листья *Ullmannia Bronni*. Увелич. Средний красный лежень. Фридрихсрода. Германия.

формы могут быть отождествлены в отношении признаков родового и даже видового характера с ныне живущими, большинство древнейших, известны часто только по бесплодным ветвям и по стволам, сохранившим структуру, могут быть лишь приблизительно размещены в системе. Древнейшие хвойные часто не имеют годичных колец древесины.

Род *Walchia* (рис. 854, 855; по имени ученого Вальха), встречающийся в верхнекаменноугольных отложениях и особенно отличительный для пермских, представляется близким к ныне живущей *Araucaria*, известной в ископаемом состоянии с юры. *Walchia* — деревья с мутовчатым расположением ветвей. Последние разветвляются двурядно, перисто. Иглы короткие. Окаменелые стволы *Walchia*, известные под названием араукаритов или *Dadoxylon* встречаются, например, в изобилии в верхнекаменноугольных отложениях Донецкого бассейна.




Рис. 858. *Voltzia*. *A* — *D* — *V. heterophylla*. Триас. Зульцбад. Эльзас.

*A* — ветвь с длинными и короткими листьями. *B* — ветвь с раскрывшейся шишкой. *C* — мужской цветок. *D* — ветвь с рубцами от листьев. *E* — *V. Liebei*. Верхнепермские отложения. Требниц. Тюрингия. Германия. Четыре шишки с двумя зачатками семян (*s*).

В пермо-карбоне и пермских отложениях встречается род *Ullmannia*, отличающийся маленькими толстыми листьями языковидной формы (рис. 856, 857). В юре и мелу был обычен род *Brachyphyllum*.

Представителем группы, особенно частой в нижнем мезозое, отличающейся глубокими зубцами на краю чешуек шишек, является род *Voltzia* (рис. 858; по имени ученого Вольца). Большие деревья с мутовчато расположенными ветвями; последние разветвляются попеременно. Листья концов ветвей длинны и плоски, листья проксимальных частей ветвей коротки и килеваты (*A*). Пермь, особенно триас. На основании характера шишек считаются предками ныне живущих тисовых.

Болотный кипарис *Taxodium distichum*, растущий теперь в области побережья Мексиканского залива, в миоцене и плиоцене принадлежал к распространеннейшим хвойным сев. полушария, включая полярные страны. То же положение, начиная с юры, занимал род *Sequoia*, ныне сохранившийся только на западе в Сев. Америке.

Лиственницы, ели, сосны принадлежат к семействам, вероятно существовавшим уже в триасе и во всяком случае в юре. Эта группа изобилует в мелу и в третичных отложениях; ее представители во время олигоцена образовали залежи янтаря в Восточной Пруссии, Литве и Латвии.

Большая часть обычных хвойных лесных пород существует с третичного времени и мало изменилась со средне- и верхнетретичного периода, изменив лишь ареалы своего распространения. Находимые в ледниковых отложениях остатки лиственницы (*Larix europea*), сосны (*Pinus sylvestris*) и ели (*Picea excelsa*) почти ничем не отличаются от форм современных.

## Класс VII. Хвойниковые. Gnetales

Вымирающая древняя группа, сохранившая доныне три резко различных рода: хвойник (*Ephedra*), вельвичия (*Tomboa*) и гнетум (*Gnetum*). В ископаемом состоянии с достоверностью неизвестна.

# V тип. Покрытосеменные. Angiospermae

Плодолистики образуют завязь, в которой скрыты семяпочки; завязь превращается в плод, с заключенными внутри него семенами. Цветки однополы и обоеполы; деревья, кустарники и травы (последние редко сохраняются в ископаемом состоянии; они известны чаще в виде семян и плодов).

Сюда принадлежит большинство ныне живущих цветковых растений. Покрытосеменные появляются в мелу (находки, не представляющиеся достоверными, известны в юре), где были уже обособлены обе подгруппы их — однодольные (*Monocotyledonae*) и двудольные (*Dicotyledonae*).

Ископаемые покрытосеменные представляют мало существенных отличий от современных форм; несовершенство сохранения остатков часто мешает отнести ряд родов с уверенностью к определенным семействам, несмотря на постоянство их присутствия в тех или иных отложениях (меловые *Credneria*, которых ныне сближают с платанами, рис. 859, эоценовые *Dewalquea* и др.).

Древнейшие покрытосеменные известны из отложений, одновременных гольту, из потомакских слоев Америки, валанжинского яруса Португалии, из Англии, с Мадагаскара, из Уссурийского края и др.

# Класс I. Однодольные. Monocotyledonae

Кроме особенностей семени, характеризуются еще простой нервацией листьев (параллельно-нервны) и древесиной с закрытыми сосудисто-волокнистыми пучками, лишенной поэтому способности вторичного нарастания в толщину; пучки лежат разбросанно в основной паренхиме; камбия нет, стволы растут в толщину лишь в молодости.

В ископаемом состоянии довольно часто встречаются

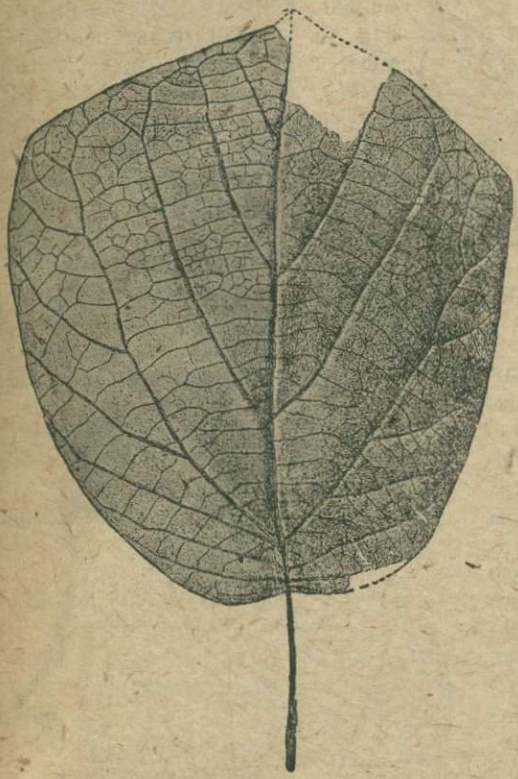


Рис. 859. *Credneria triacuminata*. Сенон. Гарц. Германия. $^2/_3$.



Рис. 860. Перистолистная пальма *(Phoenicites borealis)*. $^1/_4$. Из олигоцена Вейссенфельского буроугольного бассейна Германии.

пальмы, появляющиеся с верхнемеловых и распространенные в третичных отложениях. С эоцена известны как перистолистные, так и вееролистные пальмы. Таков олигоценовый род *Phoenicites* (рис. 860), близкий ныне живущей финиковой пальме *Chamaerops* (рис. 861), в ископаемом состоянии встречающейся в сармате и плиоцене зап. Закавказья.

Широко распространен был в эоцене и олигоцене род *Sabal*, известный и у нас из Могильно на Волыни и из окрестностей Аджамки. Присутствие пальм является особенно ценным критерием для суждения о бывшем климате стран, где они были находимы.

Злаки также появляются с мелового периода, род *Bambusium* (бамбук) известен в эоцене Украины; там же указаны остатки бананов *Musa*.

# Класс II. Двудольные. Dicotyledonae

Представляют кольцевое расположение сосудистых пучков и камбия. Нервация листьев сложная, сетчатая. Уже в сеномане получают решительное преобладание над голосеменными и споровыми.

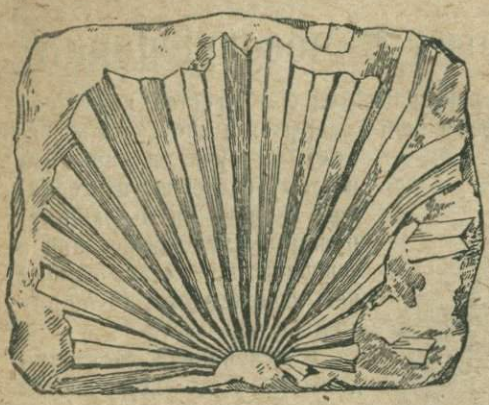


Рис. 861. Вееролистная пальма *(Chamaerops helvetica)*. Олигоцен. Германия.

Начиная с мела, известно много сережкоцветных, причем из третичных отложений часто в формах, близких к современным, как то: тополи (гольт Гренландии), ивы, березы, ольхи (*Salix*, *Betula*, *Alnus*), каштаны (*Castanea*), буки (*Fagus*) и дубы (*Quercus*).

Из сеномана известен *Dryophyllum*, родственный дубам и каштанам.

Вообще двудольные сережкоцветные, как тополя (в гольте Гренландии), ивы, березы, дубы, являются древними.

Широко распространены были виды грецкого ореха, например, *Juglans cinerea*, достигавший р. Алдана; хлебное дерево (*Artocarpus*) было находимо до Гренландии. В меловых и третичных отложениях известны многочисленные виды фикусов (например, *Ficus tiliaefolia*, рис. 862). Тюльпанное дерево (*Liriodendron*) было в мелу и третичном периоде широко распространено по всему сев. полушарию, произрастая теперь в двух разрозненных ареалах (Китай и атлантические штаты США).




Рис. 862. *Ficus tiliaefolia*. Лист (1) и плодовая ветвь (2). Третичные. Эннинген. Германия.

Магнолиевые и в настоящее время имеют примитивные особенности строения, сближающие их с голосеменными, именно — отсутствие сосудов в древесине; они имеют лишь трахеиды с окаймленными порами.

Лавры, камфарные и коричные деревья являлись важными членами третичной флоры Европы, Америки, до арктических стран, но, например, в век сармата были еще многочисленны на Кавказе. Род платанов (*Platanus*, рис. 863) процветал в мелу и в третичном периоде (на склонах Урала), причем

может быть к ним должны быть отнесены и характерные, но довольно загадочные по систематическому положению креднерии (*Credneria*), столь типичные для сеномана и сенона (у нас в Уральской области и на Сахалине). Ныне китайский род айлант (*Ailanthus*) широко распространен был по третичной Европе (у нас в Донецком бассейне, на р. Крынке). Один из наилучше изученных из ископаемых род *Acer* (клен) достоверно встречается с низов третичной системы. Из сем. виноградных род *Vitis* (виноград) известен с эоцена, а *Cissites* является широко распространенным растением сеноманской эпохи, в том числе у нас с Эмбы. Интересно прежнее широкое распространение миртовых — теперь преимущественно жителей тропиков. Евкалипты, характерные ныне для Австралии, росли с мелового периода в Европе, Чехо-Словакии, Азии (Сибирь) и Америке, что доказывается находками не только характерных листьев, но и плодов. Плоды австралийского рода *Leptospermum* известны между прочим из олигоцена Волыни.



Рис. 863. *Platanus aceroides*. Миоцен. Шротбург. Швейцария.

Аралии пользовались обширным распространением еще в мелу (у нас в Уссурийском крае). Может быть, к тому же семейству относятся и *Dewalquea* с дланевидными листьями, типичные для эоцена, но до сих пор загадочные по своим родственным отношениям (найдены у нас на Волге у Камышина). Зонтичные по плодам достоверно установлены лишь с третичного периода. Сложноцветные достоверно известны из олигоцена.

Наиболее достоверно нахождение таких родов, которые дали, кроме отпечатков листьев, остатки плодов или цветов, как, например, отпечатки из балтийского янтаря. Хотя большинство ископаемых древесин семенных растений принадлежит голосеменным, в частности хвойным, в кайнозойских отложениях находятся нередко и остатки покрытосеменных; из однодольных — пальм (*Palmoxylon* — с мела), а из двудольных — многих родов,

чаще других березы (*Betlinum*), дуба (*Quercinium*), бука (*Fegonium*), лавра и др. Ряд ископаемых древесин пока не мог быть выяснен и помещен в то или другое из ныне существующих семейств.

Флора покрытосеменных мелового периода характеризуется тем, что, при отсутствии известных у них плодов, многие настолько еще далеки от современных нам форм, что с трудом укладываются в наши семейства.

Растения начала третичного периода узнаются легче, но находимые в средних широтах, например, в Средней Европе, формы или их близкие родичи теперь произрастают лишь в субтропиках или тропиках.

Лишь во флоре постплиоцена мы находим формы, живущие и теперь на тех же местах, или даже более северные, и весьма редко — вымершие в ближайших районах или странах (как например *Trapa*, *Brasenia*), имеющие ныне разорванные ареалы распространения.

## Общий очерк распространения и развития растений

В докембрийских отложениях известны образования, с большею или меньшею степенью достоверности принимаемые за остатки простейших микроскопических водорослей *Cyanophyceae* или бактерий, и часто встречаются породы органического происхождения, по мнению геологов, именно известняки, графиты и железные руды; известняки иногда имеют органогенную структуру рифового характера, являясь отложениями в результате жизнедеятельности синезеленых бактерий.

Из этих древнейших времен, а также палеозоя, включая силур, известны исключительно морские или во всяком случае водные растения, так же как это имеет место и в отношении животных. Таким образом жизнь возникла в водной среде, т. е. вероятно в море. В кембрии образования, связанные с бактериями и водорослями (*Gymnosolen*, *Collenia*) встречаются чаще, чем в докембрии, а в исключительно благоприятных условиях сохранения в среднем кембрии Бюргесс в Британской Колумбии найдены разнообразные остатки, принадлежащие к *Cyanophyceae*, *Rhodophyceae* и частью, может быть, к *Chlorophyceae*. В кембрии встречаются таким образом не только микроскопические одноклеточные, но и крупные многоклеточные водоросли с некоторым разделением труда между различными клетками, между которыми различают 3—4 типа.

Господство водорослей и бактерий продолжалось до конца силурийского периода, причем в силуре водоросли разнообразнее. Кроме вышеуказанных групп имеются мутовчатые сифонные (*Rhabdoporella*, *Cyclocrinus* и др.) и бурые водоросли. В силуре впервые появляются толщи горючих ископаемых, образованных скоплениями растений, именно кукерситы Эстляндии и Ленинградской области, образованные водорослью *Gloeocapsomorpha*. Можно предполагать существование уже в верхнем силуре наземных растений в связи с существованием тогда первых наземных животных (скорпионов).

В девоне флора морей обогащается появлением некоторых новых типов, как например, харовых водорослей (*Characea*) *Trochiliscus*, *Sycidium*.

Из девона известна первая флора суши земного шара, так как остатки наземных растений из силура еще очень проблематичны и крайне скудны. Из девона известны древнейшие представители сосудистых растений, *Pterydophyta* (*Protolepidodendron* из среднего девона), хвощевидных лепи-

додендронов (*Calamophyton* и *Hyenia*), прапапоротников (*Primofilices*)' а кроме того, встречаются наиболее примитивные сосудистые *Psilophytales* (*Rhynia*, *Asteroxylon*), с отсутствием корней и без резкого обособления листьев от стволов. *Psilophytales* с одной стороны примыкают к водорослям, иногда вовсе не имея листьев, а с другой стороны получают организацию стеблевых растений, примыкая к *Lycopodiales* и *Primofilices*; у некоторых из последних листья тоже могут быть сочтены за ветви, тогда как другие представляют ясный переход к настоящим пластинчатым листьям.

В основании верхнего девона появляются представители папоротников, *Archaeopteridae*.

В каменноугольном периоде наземная флора достигает более высокого уровня, появляются многие новые типы, и преобладающие группы представлены бо́льшим разнообразием форм. Палеозойский мир растений достиг своего высшего развития в конце каменноугольного периода. Обращает внимание одна из вымерших групп, семенные папоротники, или папоротникообразные семенные — *Pteridospermae*, названные так потому, что большие сложные листья их совершенно сходны с листьями папоротников, но отличаются тем, что несут семена, а не споры. Если это семенные растения, то простейшие из семенных — голосеменные. С ними вместе существовали несомненные настоящие папоротники, из которых одни сильно отличались от существующих ныне, а другие уже представляют характеристичные особенности ныне живущих.

*Pteridospermae* повидимому занимали в верхнем палеозое положение, соответствующее тому, что теперь занимают цветковые растения, возможно, что обе эти группы имеют отношение одна к другой, а именно семенные папоротники дали происхождение саговиковым.

Кроме папоротников в каменноугольных и пермских отложениях, а главным образом в верхнем карбоне были распространены древовидные хвощевые — каламиты, в карбоне — древовидные плауновые лепидодендроны, затем в карбоне и перми — кордаиты. В конце палеозойской эры, в связи с изменением физико-географических условий в пермском периоде, растения, связанные с образованием каменного угля, уменьшаются в числе, и появляются новые типы, саговиковые и хвойные, предки мезозойских форм. Ледниковый период, бывший во время перми в Австралии, Индии, Южной Африке и Южной Америке, имел последствием распространение новых типов, коллективно обозначаемых названием глоссоптерисовой флоры. Древнейшая часть мезозойской эры была временем широкого распространения морей; осадки, образовавшиеся в то время на суше, содержат мало ископаемых растений, лишь в конце триаса известна значительная флора. За время триаса произошли значительные изменения флоры. Уцелело кое-что немногое из старого мира, а затем имелись изменившиеся потомки хвойных, саговиковых, гинкговых и многочисленные предки современных семейств папоротников. Мезозой называется веком голосеменных, а может быть еще лучше название век саговиковых, потому что они имелись в нем в большом изобилии и разнообразии.

Известные нам юрские флоры из болотистых и из возвышенных мест состояли первоначально из папоротников, саговиковых и хвойных. Все формы папоротников были умеренных размеров. Саговиковые не были так крупны, как в настоящее время. Выше общего низкого уровня этих

саговиковых были различные хвойные, между которыми были гинкговые, в настоящее время представленные только одним видом.

Нижнемеловые растения найдены на всех континентах и в особенном изобилии в Сев. Америке и в Европе.

Хотя известные нам флоры нижнемеловой эпохи должно быть представляют только небольшой процент видов, существовавших в то время, они доставляют интересные данные относительно развития растений в то время, когда появились впервые цветковые растения, когда происходил переход от юрской флоры к верхнемеловой и, по существу, к современной флоре. Типы, господствовавшие в конце юрского периода — папоротники, саговиковые и хвойные — продолжали существование без заметных изменений во время первой части мелового периода. Древнейшие меловые саговиковые, по существу, являются типами обыкновенными в позднейшее юрское время. Но перед концом нижнемеловой эпохи все-таки большая часть этих растений вымерла, и в то время появились первые представители покрытосеменных растений, которые получали постепенно преобладание в верхнемеловую эпоху. Цветковые растения имеют большое значение, так как они представляют концентрированный запас пищи, сделавший возможным во время третичного периода развитие млекопитающих — группы лошадей, быков, баранов, свиней и т. д. Древнейшие флоры кенозоя, который называется веком млекопитающих и цветковых растений, сильно приближаются к современным. Они состоят в большой степени из предков ныне живущих форм, и главный научный интерес их состоит в больших различиях географического распространения по сравнению с географическим распространением их ныне живущих потомков. В отношении флоры контраст между континентами был не так велик, и все северное полушарие было покрыто лесами, сходными с теми, что в настоящее время существуют в юго-восточной Азии и на юго-востоке Сев. Америки. В Европе были обыкновенны пальма *Nipa*, растущая теперь в тропиках, магнолия, секвойя, ореховое дерево и сассафрас, а в Сев. Америке финиковая пальма и хлебное дерево.

Постепенно эти флоры приблизились к современным, травянистым растениям, не имеющим постоянного древесинного ствола, размножились, а затем подошла новая эпоха изменения климата во время плейстоцена. Наступил ледниковый период, оказавший сильное влияние на млекопитающих и породы леса в северном полушарии. В начале оледенения древесная флора всех трех континентов северного полушария была по существу сходная. Отступание последнего ледникового покрова оставило обедневшую флору в Европе и два больших района пережитков флоры — на востоке Сев. Америки и в Вост. Азии. Объяснение этих различий очень просто. В Америке и Азии с их обширными прибрежными равнинами и горными цепями, протягивающимися в северо-южном направлении, не было непреодолимых препятствий к распространению растений на юг, вдаль от мерзлых почв, но в Европе горные кряжи — Пиренеи, Альпы, Карпаты, Балканы, Кавказ, идущие в широтном направлении и частью слишком низкие, чтобы быть локальными центрами оледенения, образовали непереходимые барьеры для эмиграции растений, и полосы моря заполнили промежутки между горными системами. Поэтому многие из лесных пород плиоцена в Европе не могли избежать вымирания. Большие массы льда накоплялись в стране в продолжение по крайней мере четы-

рех отдельных эпох. Каждая из этих эпох продолжалась от 10 000 до 20 000 лет, и они отделялись эпохами мягкого климата, межледниковыми, каждая измеряется тысячелетиями, во время которых флоры распространялись к северу даже за пределы их современного распространения. Некоторые ископаемые межледниковые флоры в Америке и Европе были основательно изучены, в последней в связи с экономическим изучением торфяников.

Изучение межледниковых флор показало, что они едва отличимы от современных, за исключением деталей географического распространения видов. Послеледниковое улучшение климата, освобождение для заселения растениями площадей, которые были покрыты льдом, перемешивание почв под действием двигавшегося льда, — все соединилось для возбуждения энер-

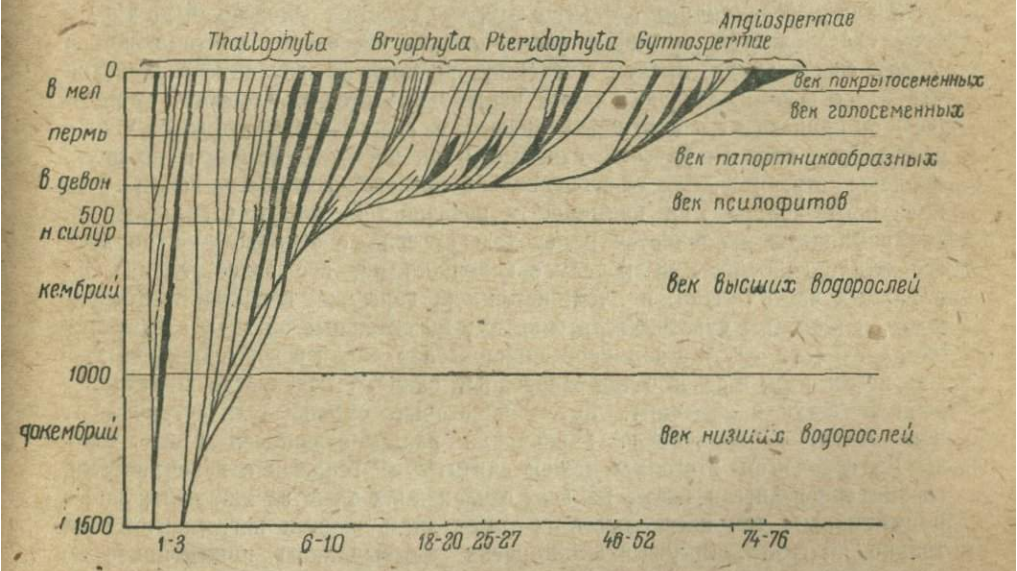



Рис. 864. Схема развития царства растений в прошлые геологические периоды. Ординаты представляют геологическое время в миллионах лет. Абсциссы — число различных родов клеток в соответствующих растениях.

гии развития растений, особенно травянистых форм. Вероятно семейства травянистых растений, характерных для умеренной климатической зоны, возникли в это время.

Обозрение флор прошлых геологических периодов свидетельствует, что они развивались. Наблюдается постепенное превращение простого и обобщенного в сложное и специализированное. Постепенное усложнение выражается увеличением числа типов клеток и проявляется яснее в царстве растений, чем в царстве животных. Мы видим различные группы растений, специализирующиеся различным образом и на некоторое время получающие преобладание, и видим также затем, как одни группы уступают место другим, более приспособленным к жизни, в особенности при изменении ее условий.

Нижеследующая графическая схема (рис. 864) поясняет развитие царства растений в порядке развития его классов, *Thallophyta* дают в ниж-

нем палеозое происхождение *Bryophyta* и *Pterydophyta*, от *Pterydophyta* за время от верхнего девона до перми обособляются *Gymnospermae*, от них в мелу *Angiospermae*; ординаты изображают приблизительно геологическое время в миллионах лет, абсциссы — среднее число различных сортов клеток в соответствующих группах растений.

## НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

### Законы возрастающей диференциации и специализации, морфологического и биологического прогресса

Закон диференциации состоит в том, что простой, однородный по характеру своих частей организм расчленяется, обособляет различающиеся между собою части, причем с течением времени это различие становится все более резким. Так, кольчатый червь отличается от плоского, от которого он происходит, своею метамериею, т. е. подразделением тела на части, следующие одна за другою, сходные и по внешней форме, и по внутреннему строению, за исключением переднего, головного конца тела и заднего конца. При наличности конечностей, как у членистоногих, диференциация проявляется в переходе от тела с одинаковыми по всей его длине конечностями к телу с конечностями, все более различными в разных частях тела, причем, например, передние конечности превращаются в органы чувств, хватательные и жевательные органы, следующие же конечности служат для передвижения плаванием и хождением, частью для носки яиц, в связи с чем однородные сначала конечности принимают разную форму и величину. Затем некоторые отделы тела утрачивают конечности, первоначально равномерно распределявшиеся вдоль тела.

На основании этого мы можем считать многоножек с конечностями, весьма однородными почти на всех сочленениях тела, за животных более примитивных, чем насекомые с их тремя лишь парами ног, имеющимися только на груди. Среди членистоногих чрезвычайною примитивностью отличаются близкие к ракообразным вымершие трилобиты палеозоя, с конечностями под всеми члениками тела, подразделенного все-таки на голову, туловище и хвост, содержащие по нескольку сегментов. Конечности трилобита по всей длине тела не так сильно разнятся между собою, как у ракообразных. Наружная сегментация у трилобитов выражена хорошо, даже в голове, чего нет у ракообразных, и что служит, несомненно, показателем примитивного состояния.

При возрастающей диференциации и подразделении тела на отделы число метамер и конечностей в каждом отделе тела становится все более определенным, фиксируется. У тех же трилобитов число сегментов в туловище колеблется от 2 до 29, у низших ракообразных, так называемых *Branchiopoda*, известных с того же времени, как трилобиты, число сегментов, как говорят, неопределенно, т. е. сильно колеблется, тогда как у позднейших ракообразных, десятиногих, к которым принадлежит и наш речной рак, число сегментов всегда 20 (5 головных, 8 грудных и 7 брюшных). Подобная же фиксация происходит и у позвоночных. У низших из них, рыб, число сегментов и связанное с ними число позвонков

сильно колеблется, неопределенно, вообще большое, иногда свыше 300 так же как и число ребер. У высших позвоночных это число становится все более определенным и меньшим, причем определенность числа устанавливается даже в различных отделах позвоночника, особенно у млекопитающих, имеющих, например, 7 шейных позвонков.

Если взять четвероногих позвоночных, то для низших (амфибии, стегоцефалы) характерна слабая расчлененность позвоночника на отделы, ребра имеются во всех отделах позвоночника (чего нет у высших позвоночных), обособленность тазового пояса наименьшая среди четвероногих позвоночных, — всего лишь один тазовой позвонок.

Диференциация морфологическая сопровождается диференциацией и физиологической, различиями в функциях. Кроме того, происходит централизация функций, т. е. в системе органов, предназначенной для выполнения какой-либо функции, является центр, поражение которого влечет расстройство действия системы и даже прекращение ее действия. Такое значение в отношении нервной системы получает головной мозг, в отношении органов кровообращения — сердце и т. п. Впрочем понятие централизации не легко обособляется от понятия диференциации; централизация является собственно высшей степенью проявления диференциации. Диференциация и централизация имеют последствием усложнение организации, считающееся многими за указание на прогресс организации, совершенство ее. Другие указывают, что морфологический прогресс организации не всегда является необходимым условием для наличности прогресса биологического, выражающегося в приспособленности организма к условиям жизни в определенной среде. Переход от образа жизни со свободным передвижением к сидячему, неподвижному образу жизни, например, влечет за собою у животных упрощение организации, а именно, редуцируются или атрофируются органы животной жизни (движения и чувств) и остаются органы растительной жизни (питания, размножения). При этом животное является вполне приспособленным к образу жизни, требующему меньшей активности, меньшей затраты энергии и потому выгодному для животного, так что биологически упрощение его организации в данном случае может считаться соответствующим требованиям прогресса; морфологически же животное, упрощая свою организацию, регрессирует.

Подобные же регрессивные изменения организации, и по аналогичным причинам, происходят у животных, ведущих паразитический образ жизни. С биологической точки зрения можно считать, что вообще прогресса нет, так как и амёба и человек в одинаковой степени приспособлены к их условиям жизни, или можно считать, что все организмы одинаково прогрессировали.

Если рассматривать распространение различных групп животных и растений во времени, то бросается в глаза, что более сложно организованные появляются позднее, чем организованные просто.

Так, *Fusulinidae*, наиболее сложные по строению из палеозойских корненожек или фораминифер, являются лишь в конце палеозоя, а наиболее сложные из послепалеозойских фораминифер — нуммулиты, орбитоиды — лишь со средины мезозоя.

В отношении губок обращает внимание, что древнейшие типы представляют несросшиеся между собою скелетные элементы. *Lyssakina* из *Hexactinellidae*, с несросшимися скелетными элементами, встречаются

с кембрия, тогда как *Dyctionina*, со сросшимися элементами и, следовательно, с более прочным скелетом, лишь с девона.

Новейшее время отличается распространением коралловых рифов, тогда как в палеозое рифы были образуемы главным образом другими организмами, но не кораллами. Рифовая форма образования колоний кораллов наиболее сложная.

Из плеченогих моллюскообразных, имеющих наибольшее распространение в палеозое, наиболее сложные и курьезные типы их (*Richthofenia*, *Oldhamina*) встречаются в конце палеозоя.

Морские ежи, с течением времени получающие все большее распространение, характеризуются в своем развитии тем, что после палеозоя, — во время которого существовали лишь хищные плотоядные, снабженные челюстями ежи, — появляются кроме того ежи, питающиеся мелкими организмами, находящимися в иле морского дна. Таким образом, ежи получают возможность занять большее число мест в экономии природы.

Другая группа иглокожих, морские звезды, после палеозоя приобретают более гибкие лучи, обстоятельство, дающее возможность более успешного продвижения в расселинах скалистого берега, где они живут.

Что касается моллюсков, то двустворчатые пластинчатожаберные моллюски палеозоя в большинстве отличаются сравнительною простотою соединяющего створки «замка» (таксодонтный и плагиодонтный типы), редким присутствием и слабым развитием сифонов. Замок служит для прочного соединения створок раковины, отсюда понятно значение его улучшения, достигаемого со временем. Сифоны устраняют смешение тока чистой воды, приносящей пищу и служащей для дыхания, с водою загрязненною, выбрасываемой из заднепроходного отверстия, так что развитие их представляет преимущество; кроме того, наличность сифонов дает возможность уходить глубоко в песчаное дно, чем животное ставится в безопасное положение.

Развитие брюхоногих моллюсков (улиток) также характеризуется развитием сифонов с конца палеозоя. Снабженные сифонами улитки плотоядны, в отличие от бессифонных, по преимуществу травоядных, так что с конца палеозоя брюхоногие используют более разнообразные роды пищи. Развитие насекомых представляет пример использования более разнообразных родов пищи с течением времени, так как громадное большинство насекомых с сосательными органами (*Hymenoptera*, *Diptera*, *Lepidoptera*) появляются лишь с мезозоя. Ракообразные с течением времени занимают большее число мест в экономии природы, становясь отчасти пресноводными и наземными.

В развитии животных позвоночных и растений отметим все более экономичное расходование материала на воспроизведение потомства. Низшие животные и низшие растения затрачивают массу материала на производство половых клеток; образование последних во множестве является необходимостью при таком способе оплодотворения, когда семенные клетки выбрасываются в окружающую водную среду и, блуждая, в благоприятном случае встречают и оплодотворяют яйцевые клетки вне материнского организма. Производство массы яйцевых клеток у низших позвоночных необходимо, потому что из яиц, развивающихся в зрелое животное в н е родительского организма, масса погибает. У высших животных при оплодотворении (а на высшей стадии и развитии) в н у т р и роди-

тельского организма воспроизведение потомства осуществляется с наименьшими затратами материала и наименьшими опасностями для зародыша в течение всего периода развития. У высших растений, где оплодотворение производится не ветром, а насекомыми, оно также происходит с наименьшею затратою материала половых клеток.

В развитии позвоночных, начавшемся с появлением рыб в силуре, надо отметить появление в девоне четвероногих, амфибий, живущих и в воде и на суше, возникновение освободившихся от связи с водной средой рептилий в перми, возникновение теплокровных млекопитающих в этом же периоде и птиц в мезозое. В кенозое млекопитающие довольно рано представляют то разнообразие, которое мы видим и в настоящее время, и достигают высшей степени развития умственных способностей.

## Закон необратимости эволюции

Закон этот, формулированный в 1893 г. известным бельгийским палеонтологом Долло, состоит в том, что органы, раз утраченные организмом в процессе эволюции, уже не появляются снова, не восстановляются.

Орган служил для выполнения определенной функции при определенном образе жизни, и утрата органа обыкновенно происходит при изменении образа жизни. Возвращение к былому образу жизни при помощи уже иного, нового приспособления возможно, но невозможно возвращение к утраченному строению организации. Заново возникающие особенности создаются как следствие взаимодействия внешних условий и строения организма. Но если организм повторно становится в те же условия жизни, которым когда-то удовлетворял исчезнувший орган, то в организации следы прошлого неизгладимы, организация теперь является уже не тою, при которой орган строился впервые. Хотя бы при действии тех же внешних сил, орган строится уже на почве иной организации, и результат будет иной. Повторно возникшая потребность удовлетворяется уже другим способом, при помощи иного органа. А выполнение одной функции при помощи довольно различно построенных органов возможно. Например, полет у позвоночных осуществлялся в разных группах их — у птиц, летающих ящеров и летучих мышей — при помощи различно видоизмененных передних конечностей.

Приведем примеры необратимости эволюции. Род *Productus* из брахиопод отличается отсутствием area, хотя предки его имели ее, имели первичную area на обеих створках. При развитии *Strophalosia* из *Productus* у нее снова возникает area, как несложное образование, но pseudodeltidium она имеет уже необычного характера, с иглами.

Подобный же пример представляет развитие панцыря черепах рода *Dermochelys*, ведущих пелагический образ жизни, в соответствии с чем у них ноги совершенно превращены в ласты и лишены когтей. У всех современных черепах, за исключением *Dermochelys*, представленного лишь одним видом, панцырь спинной стороны тела образован большими костяными щитками, лежащими над позвоночным столбом и над ребрами и соответственно сросшимися с тем и с другими. У рода *Dermochelys* позвоночный столб и ребра не принимают участия в образовании спинного панцыря, который лежит над ними и состоит исклю-

чительно из мозаично расположенных многочисленных маленьких костяных табличек, лежащих в теле поверхностно. Под этим скелетом у *Dermochelys* имеются кости обычного панцыря, но лишь немногие и притом находящиеся в рудиментарном состоянии. Такова так называемая затылочная пластинка на спинной стороне и некоторые кости брюшного панцыря. Появление мозаичного панцыря с остатками под ним обычного панцыря объясняется следующим образом.

Панцырь типичных черепах соответствует известным, хотя и несколько варирующим, условиям существования: жизнь наземная, жизнь болотная, жизнь речная, жизнь морская прибрежная (первичная прибрежная жизнь).

Когда типичные морские черепахи оставляют области, близлежащие к берегу, чтобы жить постоянно в открытом море (жизнь пелагическая), то, в соответствии с необходимостью постоянного плавания и облегчения веса тела, их панцырь редуцируется и почти совершенно исчезает.

Затем, некоторая часть пелагических черепах, в связи с могущими измениться условиями жизни (например, недостаток пищи) возвращаются к берегам (вторичная прибрежная жизнь), где снова является необходимость в панцыре вследствие условий прибрежной жизни (прибой, волнение, возможность повреждения о скалы). Под угрозой вымирания породы здесь развивается панцырь. Но черепахи уже не в состоянии восстановить редуцированный прежний панцырь (первичный панцырь), который все-таки находится на глубине в рудиментарном состоянии и который функционально замещается новым совершенно другим панцырем (вторичный панцырь).

Древнейшие птицы, юрские и меловые, имели челюсти, снабженные зубами подобно тому, как у пресмыкающихся; эти зубы совершенно отсутствуют у позднейших третичных и современных птиц, а в том случае, когда зубы понадобились, у древнетретичной птицы *Odontopteryx*, развились зубцы края челюстей, зазубренных наподобие пилы.

Плеченогие моллюскообразные, прикрепляются к почве (морскому дну) прирастая посредством так называемой ножки; это приспособление, не являясь удачным, дегенерирует в различных группах плеченогих; ножка атрофируется, и животное становится свободно лежащим на дне. В некоторых случаях, однако, снова понадобилось прикрепление, полезное при жизни в полосе с волнением воды. Ножка при этом вторичном прикреплении не восстанавливается, прикрепление осуществляется цементацией, выделением известкового отложения, прикрепляющего раковину к посторонним предметам.

И в других группах животного царства, у пластинчатожаберных, усоногих раков, морских лилий, если исчезает первоначальное прикрепление мягкими или, по крайней мере, гибкими органами,—пучком роговых нитей (биссус), ножкой, стеблем,—то на смену ему, вторично, может развиться лишь прикрепление цементацией.

Нет правила без исключения. Есть ограничения и закона необратимости эволюции. Если орган редуцирован, но не атрофирован, уменьшился в размерах, но не совершенно исчез, то развитие его может пойти обратным путем в направлении восстановления, увеличения. Так, глаза пещерных животных, живущих постоянно в темноте (например, протея), редуцированы, скрыты под кожей и не действуют, но при вос-

питании молодых животных на свету глаза их развиваются прогрессивно, увеличиваясь в размерах и усложняясь в своем строении. Можно считать, что есть возможность восстановления не только редуцированного, но даже внешне атрофированного у взрослого животного органа, если хотя бы в эмбриональных стадиях сохранились его зачатки, но если нет даже и этого, то восстановление невозможно. Вообще развитие, характеризующееся совершенной регрессией, уменьшением числа однородных органов, необратимо. Лошадь не восстановит пятипалой конечности своих предков, киты не восстановят утраченных задних конечностей. Но развитие, характеризующееся прогрессией, увеличением числа однородных органов, их усложнением, может пойти обратно; меловые аммониты со сложной линией края перегородок (сутурная линия) дают происхождение упрощенной сутурной линии цератитового характера, невиданной со времени триаса.

Закон необратимости эволюции зачастую дает руководящие указания при установлении филогении.

Человек, например, имея по пяти пальцев на руках и ногах, может иметь только пятипалых предков; для животных, имеющих меньшее число пальцев, исключена возможность быть в числе предков человека; точно так же предками человека могли быть животные только с зубной системой, содержащей зубы трех категорий, — резцы, клыки и коренные, притом зубы каждой категории в числе не меньшем, чем у человека.

## Вымирание животных и растений и его причины

Вымирание есть явление геологической истории мира организмов весьма резко бросающееся в глаза при ознакомлении с этой историей.

Каковы же причины этого загадочного и величественного явления, имеющего последствием смену одних миров другими?

Важным фактором изменения органического мира является изменение физико-географических условий существования и, прежде всего, климата.

Мы живем в то время, когда на земном шаре наблюдаются заметные климатические различия, колеблющиеся между весьма холодным полярным климатом и жарким, влажным или сухим, тропическим. Это не всегда было так, потому что не в столь отдаленную геологическую эпоху температура на земле была ниже, чем в настоящее время, а с другой стороны, климаты прошлого большею частью были теплы, оставались такими в течение долгих геологических эпох, и если и тогда были колебания температуры и климатические пояса, то все-таки полярные области были обыкновенно обитаемы растениями и животными, которые свойственны странам, где отсутствует наша зима. Колебания температуры выражались в том, что долгие теплые периоды сменялись короткими холодными. Холодные климаты наступали, когда материки были наиболее обширны и наиболее возвышенны, во время заключительных стадий периодов и эр, во время сильных проявлений горообразовательных процессов или непосредственно вслед за ними. Высота материков над океанами достигала тогда максимума, и так как климат в связи с этим становился суше, прохладнее и даже холодным, то можно думать, что эти времена были также критическими для растений и животных, тогда существовавших.

Похолодание, изменение более теплого климата в менее теплый, вероятно, не убивает прямо представителей той или другой группы животных, оно действует, главным образом, на еще незрелых молодых индивидуумов и на развитие зародышей. И у взрослых животных понижение температуры производит понижение жизнедеятельности. Ящерицы при 20° С чувствуют себя еще довольно апатично и даже бывают оцепенелыми. При понижении температуры замедляется пищеварение; у змеи-питона в жаркое время пищеварение продолжается 8 дней, в прохладное 38 дней, в холодное время же в течение целых 113 дней животное отказывалось принимать пищу. Конечно, взрослые животные сопротивляются вредному влиянию понижения температуры лучше, чем молодые животные или зародыши. Вследствие относительно меньшей поверхности тела тепловые потери у взрослого меньше. Понижение температуры может замедлять и даже совершенно остановить эмбриональное развитие. Наилучшая температура для развития зародыша в курином яйце 38° С, тогда выход нормальных цыплят составляет около 80%, но их бывает всего лишь 40% при 34°, т. е. при понижении температуры всего лишь на 4° С нормальных цыплят выводится вдвое меньше. Понижение весенней температуры, происходившее в некоторых геологических периодах, могло действовать гибельно на развитие детенышей у рептилий. Если развитие яйца до выхода детенышей требует 4 месяца, то при среднем понижении температуры на 4° С развитие яиц происходит на 2 месяца дольше. В настоящее время есть рептилии, у которых нормальное развитие продолжается более 4 месяцев; при еще более медленном развитии конец его пришелся бы на холодный период, и зародыши не могли бы развиться.

Нас интересуют эпохи значительного изменения климатических условий жизни на земле, притом лишь эпохи, бывшие за промежуток времени от кембрия доныне, из которых сохранились остатки организмов в ископаемом состоянии.

В этот промежуток времени выделяются главнейшие три эпохи смены климатических условий: из них первая, древнейшая, лежит на границе между нижним и верхним силуром (или между ордовичем и силуром, когда ордовичем обозначают нижний силур) — это эпоха возникновения так называемых каледонских кряжей, вторая около границы каменноугольного и пермского периодов — эпоха возникновения герцинских горных кряжей, и, наконец, третья на грани между мезозойской и кенозойской эрами — эпоха образования альпийских горных кряжей.

Рассматривая приложенную таблицу распространения во времени различных групп животных и растений (рис. 865), видно, что в этом распространении три момента являлись критическими, а именно моменты разделительные между эрами протерозойской, палеозойской, мезозойской и кенозойской.

На границе между протерозоем и палеозоем вымирают безосные граптолиты, многие цистоидеи, текоидеи и карпоидеи, беззамочные плеченогие. Около этой границы, наоборот, берут начало или получают расцвет другие группы, тетракораллы, граптолиты с осью, бластоидеи, замочные плеченогие, аммонитиды, наземные членистоногие (многоножки и скорпионы), рыбы.

На границе палеозоя и мезозоя вымирают *Rugosa* (тетракораллы), трилобиты, бластоидеи, некоторые группы морских лилий, плеченогих,

насекомых и рыб, сокращается количество амфибий и древовидных споровых. Получают начало или сильное развитие *Hexacoralla*, мезозойские лилии и ежи, пластинчатожаберные и улитки, снабженные сифонами ам-

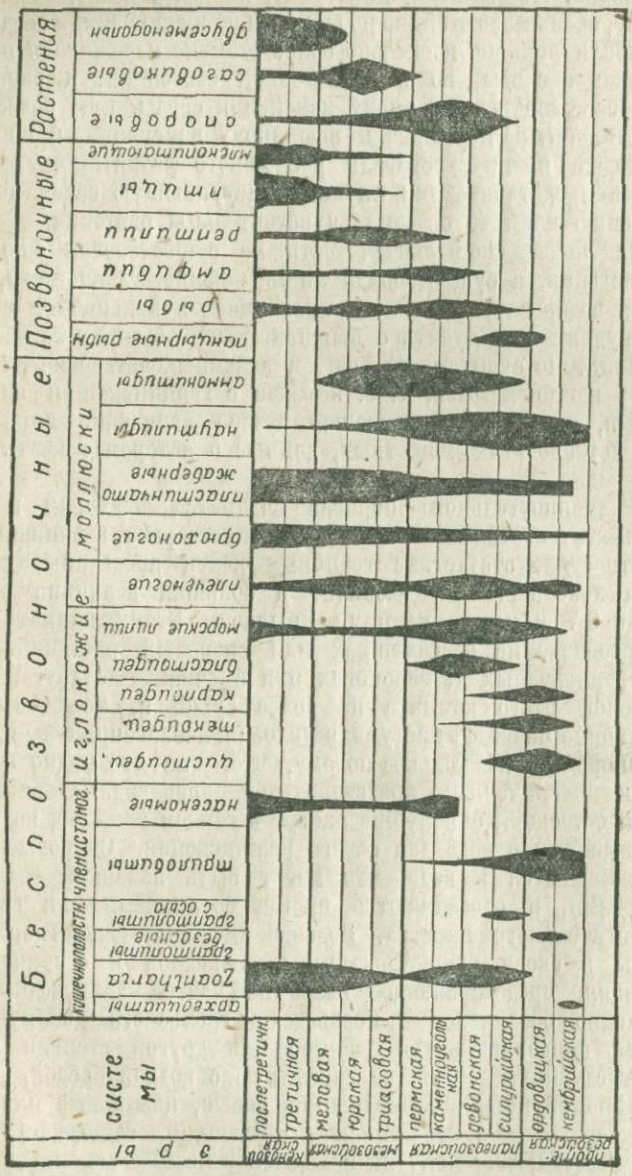



Рис. 863. Схема распространения различных групп органического мира по геологическим периодам.

мониты, некоторые группы ганоидных рыб и разнообразные рептилии, птицы, млекопитающие и саговиковые растения.

Около границы мезозоя и кенозоя вымирают аммониты, белемниты, многие группы пресмыкающихся, сокращается количество саговиковых,

начинается расцвет птиц, млекопитающих, двусеменнодольных и насекомых, посещающих цветы.

При рассмотрении распределения во времени различных групп животных и растений видно, что вымирание наступает не всегда резко. Можно думать, что животные, очень мало стойкие по отношению к изменениям среды *(Stenoletria)*, погибали раньше, несколько более стойкие переживали начальные эпохи изменения среды, но в ослабленном состоянии, и окончательно вымирали в завершительную эпоху изменений среды. Еще более стойкие животные *(Euryletria)* переживали всю эпоху изменений, и по её миновании некоторые из них достигали роскошного развития и становились характерными представителями фауны в наступающую затем новую эру.

К изменению климата особенно чувствительны растения.

Во время каледонской складчатости не существовали еще высшие наземные растения, а существовали лишь низшие, главнейшие, по всей вероятности, водоросли, редко сохраняющиеся в ископаемом состоянии, так что затруднительно судить о бывшем, может быть, в то время изменении растений. Не существовало еще и наземных четвероногих. В конце палеозоя и в конце мезозоя, т. е. в связи с герцинской и альпийской складчатостью, несомненно произошло резкое изменение мира высших растений и четвероногих животных, данные о котором имеются в ископаемом материале.

Климат каменноугольного периода считается влажным и жарким. На это указывают изобилие отложений каменного угля, возникших в болотистых местностях, отсутствие годичных колец древесины, связанных с периодами холодных зим, изобилие и большая величина насекомых (стрекозы до 0,7 *м* между концами крыльев). Этому климату соответствовало преобладание бессеменных или споровых растений, с одной стороны, и земноводных четвероногих или амфибий — с другой.

С переменою этого климата на более сухой и, может быть, более холодный в конце палеозоя наступили условия, неблагоприятные для существования споровых не только потому, что, как это видно из распространения их современных представителей, древовидных папоротников и крупнейших хвощей, они лучше растут в теплом климате, но и потому, что они нуждаются в воде для своего размножения. Споровые растения настолько нуждаются в воде, что могут быть названы гидрофилами, т. е. водолюбами, и обозначаются иногда ботаниками как своего рода амфибии растительного царства. Подобно амфибиям животного царства, они связаны в своем существовании и с водной и с земной средой. Слово амфибия, представляющее название класса земноводных позвоночных, именно обозначает в переводе с греческого двойную жизнь, подразумевая первоначальную — в той или другой степени в водной среде, и последующую жизнь, не связанную с водной средой.

Необычайно крупные древовидные споровые, плауновые папоротники, столь характерные для палеозойских отложений, вымирают на грани палеозоя и мезозоя; на смену им являются в мезозое семенные растения, оплодотворяющиеся при посредстве ветра, почему они называются анемофильными или ветролюбами. Сначала это более простые по своей организации, так называемые голосеменные, саговиковые и хвойные растения, лучше споровых приспособленные к более сухому климату, с большими колебаниями температуры. В меловом периоде, с наступлением эпохи

альпийского горообразования, саговниковые сокращаются в своем распространении, уступая место вышедшим из них же покрытосеменным двусеменодольным растениям, переносящим более значительные колебания климата, как это видно из географического распространения современных двусеменодольных сравнительно с саговниковыми.

Считается возможным и даже вероятным, что рыбы мелководья дали происхождение амфибиям, способным жить в местах просто сырых, благодаря воздушному дыханию и ходным конечностям. Амфибии, расцвет которых принадлежит верхнему палеозою, уменьшились в числе с переходом влажного климата в сухой. В их развитии в те времена можно различать три фазы. Самые древние и самые примитивные амфибии были еще животными, всю свою жизнь проводившими в воде и всю жизнь имевшими жабры. Затем путем утраты жабр в зрелом возрасте они приспособились к жизни на суше, во влажном и теплом климате. С изменением такого климата на более сухой и холодный, неблагоприятный для жизни их на суше, они уступили место пресмыкающимся, рептилиям, не нуждающимся в водной среде даже в стадии юности и вообще приспособленным по своим свойствам для жизни в сухом климате.

Рептилии или пресмыкающиеся, занявшие место амфибий в мезозое, крайне разнообразны и многочисленны, число отрядов ископаемых рептилий гораздо больше, чем ныне живущих, так что мезозой, как известно, называется веком рептилий. Особенностями рептилий, делающими для них возможным совершенно отрешиться от жизни в воде, являются: твердая кожа, пальцы, снабженные когтями, внутреннее оплодотворение и большие яйца с прямым развитием (без метаморфоза), избавляющим от водной стадии.

Рептилии были распространены на суше и в воде и, кроме того, в воздухе занимали место птиц. Но и рептилии ограничиваются в своем распространении своей холоднокровностью, и смена климата, бывшая в эпоху альпийского горообразования, явилась для них роковой.

Млекопитающие, так же как и птицы, появившиеся на земле почти одновременно с рептилиями, оставались некоторым образом в тени, на заднем плане во время мезозоя, пока условия существования были благоприятны для рептилий, а затем, благодаря своей теплокровности, пережили смену климата, распространились, выступили на первый план, заняв место вымерших рептилий, и, подобно этим последним, развили большое разнообразие форм и приспособлений к различным условиям жизни.

Млекопитающие, вначале мелкие, однообразные, развиваясь в различных направлениях, дают крупные группы травоядных копытных, хищных (достигающих наибольшего развития вслед за копытными) и др.; представители различных групп наземных млекопитающих приспособляются к жизни в воде; таким образом возникают группы китообразных, ластоногих и сиреновых.

Широкое развитие копытных, как было сказано выше, ставится в связь с распространением в третичном периоде травянистых степей.

Сравнительно поздно, в противовес развитию хищных, среди копытных возникает группа жвачных, способных набирать запас пищи наскоро, без основательного пережевывания, в желудок и лишь спустя некоторое время отрыгать эту полупережеванную и полупереваренную пищу в рот

и пережевывать ее окончательно, спокойно поместившись где-либо в укромном месте, в безопасности от врага; кроме того жвачные снабжены орудием защиты — рогами, отсутствующими у древних копытных.

В числе вымирающих групп надо, прежде всего, отметить прародительские группы, для которых вымирание является общим правилом (вымерли стегоцефалы, дав происхождение рептилиям и современным амфибиям, вымерли рептилии *Theromorpha*, дав происхождение млекопитающим, вымерли *Condylarthra*, дав происхождение копытным, и т. д.); вымирают, однако, не только прародительские группы, но и группы, не являющиеся исходными для развития других.

Выше было выяснено, что пресмыкающиеся с течением времени неизбежно должны были уступить господство птицам и млекопитающим, что из многих отрядов пресмыкающихся, существовавших во время мезозойской эры, до настоящего времени сохранились лишь четыре. Почему же, спрашивается, вымерли одни группы пресмыкающихся, а не другие, уцелевшие?

В ответ на этот вопрос можно сказать вообще, что чем проще организм или, по крайней мере, чем менее специализированы его органы, тем более организм имеет возможность измениться не в том, так в другом направлении, тем более разнообразное применение могут получить, видоизменяясь, его органы.

Напротив, чем сложнее и специализированнее организм, тем труднее для него приспособиться к изменившимся условиям жизни, тем менее возможности измениться вообще. Вследствие этого, чем специализированнее становится какая-либо группа, тем более индивидуумы, входящие в состав ее, будут сходны между собой, что в конце концов будет иметь последствием те же результаты, какие получаются при скрещивании индивидуумов, находящихся в близких степенях родства, т. е. вырождение, неустойчивость породы, невыгодно сказывающуюся при изменении условий жизни, и, наконец, вымирание даже при не изменяющихся условиях жизни.

Как сказано, в конце мезозойской эры вымерло несколько групп морских пресмыкающихся: морские крокодилы, ихтиозавры, плезиозавры, мозазавры. Происхождение животных этих групп от предков, живших на суше, в науке считается несомненным, подобно тому, как происхождение современных китов и тюленей от наземных предков.

Напротив, переход от водного образа жизни, связанного с плаванием, к наземному существованию, характеризующемуся хождением, происходил крайне редко и осуществлялся столь несовершенно, что получившиеся типы трудно считать типично бегающими или ползающими.

Таким образом, представителей перечисленных групп водных пресмыкающихся надо считать животными специализированными, приспособившимися к образу жизни, коренное изменение которого представляется затруднительным. Очевидно, при наступлении условий, неблагоприятных для жизни в море, такие водные животные легко могут вымереть, не будучи в состоянии перейти к иному образу жизни.

Животные травоядные или плотоядные являются специализированными сравнительно со всеядными; нельзя себе представить, чтобы, например, зубная система копытного животного могла превратиться в зубную систему типа хищных.

Лошадь — превосходный скакун, но в жертву специальному приспо-

соблению ног ее для бега принесена всякая возможность изменения их в ином направлении. Лошадь не в состоянии приспособить свои конечности для лазанья по деревьям или стать водным животным, превосходным пловцом, подобно китам и тюленям.

Другой возможной причиной вымирания является обыкновенно наблюдаемое возрастание размеров потомков в развивающихся группах. Первые птицы, первые млекопитающие, первые копытные и т. д. все были животные малой величины, давшие происхождение, между прочим, весьма крупным потомкам. Среди вымерших млекопитающих сумчатых есть формы, достигавшие величины слонов. Вымерли вообще многие крупные млекопитающие третичного и послетретичного периодов, оригинальные слоны (мастодонты и мамонты) и носороги, отличавшиеся бо́льшим распространением, нежели в настоящее время; вымерли так называемые титанотерии, огромные ленивцы (мегатерии) и огромные броненосцы.

Возрастание размеров тела сопровождается удлинением продолжительности жизни индивидуума или, по крайней мере, более поздним наступлением половой зрелости [1], а необходимым последствием как того, так и другого будет то, что в данный период времени меньшее число поколений сменит друг друга; это же уменьшит возможность быстрого изменения породы, так так изменения сказываются заметно лишь в ряде поколений через известное число их.

Вопрос, выживет ли данная группа организмов при изменении окружающих условий жизни или вымрет, разрешается в зависимости от способности данной группы, достаточно быстро изменившись, стать в соответствие с новыми условиями жизни.

Отсюда следует, что животные малых размеров, с быстрой сменой поколений, имеют, по условиям размножения, более шансов выжить, чем крупные и медленно размножающиеся животные, которые сверх того, к невыгоде своей, являются обыкновенно также более специализированными, чем мелкие животные, и потому способны к меньшему кругу изменений, чем последние [2].

Крупность размеров невыгодна еще потому для животного, что делает для него трудною возможность достаточного прокорма при наступлении неблагоприятных условий жизни: гиганту необходимо большое количество пищи.

Из вышеизложенного ясно, что способность организмов эволюционировать имеет пределы, что совершенство организации, выражающееся в соответствии ее условиям жизни, является часто указанием на предстоящее данной форме или группе исчезновение, — именно, если это совершенство сопровождается сложностью, специализированностью организации. Геологическая история мира организмов дает нам величественные картины возникновения животных, чудовищ не только по размерам, но и по формам, и роковой гибели их.

Специализация и часто связанная с нею оригинальность организации заводит в безвыходный тупик, она обыкновенно несовместима со способ-

---

[1] Слоны производят потомство, начиная лишь с возраста в 30 лет.

[2] Другим результатом увеличения продолжительности жизни индивидуума будет то, что во время древнего периода истории развития известной группы изменения, претерпеваемые ее членами, протекают более быстро, нежели в позднейшие эпохи этой истории.

ностью приспособляемости; а потому будущее принадлежит менее оригинальным типам.

При заселении свободных мест открывалась широкая возможность к развитию новых групп путем скачковых изменений. В давно прошедшие времена,—говорит французский зоолог Кено,—когда было много свободных мест, пресные воды, болота, твердая земля, трещины почвы и пещеры, полярные области, воздух и т. д., была возможность возникновения новых видов и новых групп, но в настоящее время мутации имеют все менее и менее возможности найти *свободное место в концерте солидаризованных* существ, которые в настоящее время населяют землю. Эволюция не прекратилась,—делает заключение Кено, но по крайней мере чрезвычайно замедлилась. До наступления нового критического периода,—прибавим мы,—когда вымирание существующих групп организмов откроет возможность распространения новых групп организмов и даст побуждение к их развитию.

Одна группа, становящаяся на *место другой, обыкновенно разом* расцветает после вымирания другой, или даже появляется только после ее исчезновения, занимая ее место в экономии природы, как это было с кораллами *Hexacoralla*, явившимися на смену палеозойским *Tetracoralla*.

Млекопитающие не вытесняли постепенно пресмыкающихся, но стали развиваться непосредственно после того, как первые разом сократились в своем распространении, когда *вымер целый ряд их отрядов*.

Кораллы мезозоя, несомненно, заняли в экономии природы место кораллов палеозоя, но эти две группы не смешиваются в своем геологическом распространении,—одна является на место другой после ее вымирания.

Вымирание значительной части брахиопод и морских лилий в конце палеозоя дало возможность занять их место в экономии природы пластинчатожаберным, ведущим сходный образ жизни и начавшим сильно распространяться именно в мезозое.

Голосеменные заняли место споровых и в свою очередь уступили место двусеменодольным.

Изложение о причинах вымирания было бы заметным образом неполно, если бы мы не упомянули о так называемых внутренних причинах вымирания, т. е. таких, которые существуют не во внешней среде, не во внешних условиях жизни организма, а *внутри его самого, в его организации*. Еще 60 лет тому назад Карл Эрнест фон Бэр, знаменитый русский биолог и академик, писал: «в настоящее время нередко встречаешь утверждение, выставляемое как не требующее доказательств, что как индивидуумы умирают, так и виды или генетические ряды организмов одной и той же формы приходят к своей кончине. Это утверждение никоим образом не ново, и аналогия кажется, на первый взгляд, столь большой, что можно легко поверить, что *умирание органических индивидуумов* делает вероятным или даже совершенно необходимым вымирание видов. Между тем, стоит только это сопоставление или сравнение рассмотреть немного ближе, чтобы признать, что в основе смерти индивидуума лежит внутренняя необходимость, но что в отношении гибели видов таковую нельзя ни доказать эмпирически, ни сделать вероятной теоретически».

Наличность предполагаемой некоторыми тенденции к вырождению и вследствие этого к вымиранию в природе опровергается тем, что в истории земли вымирали с особенным постоянством формы, проявлявшие тенденцию к увеличению роста, а не к его уменьшению, таковы были гигантские (до 2 *м*) ракообразные и насекомые палеозоя, пресмыкающиеся — ихтиозавры, плезиозавры, динозавры и мозазавры мезозоя и т. д.

Правда, в последнее время была сделана попытка считать, что возрастание величины тела, происходящее с течением времени в различных филогенетических рядах, есть явление патологическое, проявление болезненного состояния. Исходя из того, что некоторые, хотя и немногочисленные наблюдения над ныне живущими животными показывают, что запоздалое наступление половой зрелости имеет последствием увеличение роста тела, так как оно продолжается до наступления половой зрелости, считают, что, обратно, имея примеры гигантизма в прошлых геологических периодах, можно принять за его причину болезненное ненормальное состояние половых желез, имеющее последствием также уменьшенную плодовитость и, в связи с ней, вымирание.

Едва ли можно считать такое объяснение приемлемым.

Увеличение размеров тела животного происходит постепенно во всех филогенетических рядах и особенно бросается в глаза в таких хорошо изученных рядах, как слоновые, лошадиные. Развитие последних продолжалось около 50 миллионов лет, начавшись в эоцене животными величиною с кролика. Нельзя же считать, что увеличение размеров сразу совпало с болезненным состоянием, и что последнее продолжалось так долго, причем животное прогрессировало в отношении развития ног, зубов, черепа.

Как это ни покажется парадоксальным, но представляется возможным объяснить не только увеличение размеров организма в целом, но и его отдельных органов, даже часто рост за пределы полезности, действием естественного отбора. Когда полезный орган, как например, клык дикой свиньи, только начинает впервые развиваться, или выполнять новую функцию, для каковой возрастание органа в размерах может представлять преимущество, естественный отбор будет благоприятствовать тем индивидуумам, у которых этот орган будет расти наиболее быстро. Если рост нормально задерживается, контролируясь некоторым специальным выделением (гормоном) желез так называемой внутренней секреции, естественный отбор будет благоприятствовать тем индивидуумам, в которых железы, производящие этот гормон, менее всего развиты, или, по крайней мере, менее всего активны. При повторении этого процесса из поколения в поколение эти железы могут в конце концов совершенно уничтожиться, или, по крайней мере, совершенно перестать давать свое выделение. Когда орган достиг наиболее выгодных для организма размеров, конечно, желательно, чтобы он не увеличивался больше, но теперь может не быть возможности задержать его развитие. Задерживающий гормон более не производится, тормоз удален, и дальнейший рост органа может происходить без соответствия с полезностью, до тех пор пока размеры органа не станут слишком чрезмерны и потому несовместимы с благополучием породы, тогда естественный отбор снова вмешается и уничтожит породу. Можно думать, что некоторые особенности организации ископаемых позвоночных, например,

бивни мамонта, иногда спирально закрученные и направленные остриями к его телу, или кустообразные, чрезмерно разветвленные и имеющие огромный вес рога ирландского оленя (*Megaceros hibernicus*), не могли иметь полезности, а могли быть даже обременительны и прямо вредны. Такое чрезмерное развитие их может быть объяснено именно так, как изложено выше. Это возможно, но если теперь желают объяснить таким образом все случаи вымирания, то это трудно принять, потому что непонятно, почему внутренние причины этого рода вели различные группы органического мира не разновременно, а одновременно, в известные периоды, к вымиранию.

*Таким образом, значение внутренних причин в процессе вымирания* в широких размерах не доказано, подлежит сомнению, по крайней мере при современном состоянии научных знаний.

## ЛАТИНСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ


A

Abdomen 127, 137.
Acalephae 75.
Acantharia 52.
Acanthoceras 242, 247.
Acanthodes 284, 291, 294, 309.
Acanthodii 321.
Acephala 248.
Acer 469.
Aceratherium 378, 392, 393, 395.
Acicularia 425.
Acipenser 315.
Acipenseroidea 314, 315, 323.
Actaeonella 212, 213, 216.
Actinocrinus 165, 171, 172.
Actinomma 52.
Actinopterygii 312, 323.
Actinostroma 70, 71.
Adambulacralia 195.
Adapis 410.
Adductores 109.
Adjustores 109.
Adlacrymale 325.
Aeglina 143.
Agelacrinus 181.
Agnatha 297, 322.
Agnostus 147, 148, 149.
Agoniatites 229, 230, 247.
Agorophius 408.
Ailanthus 469.
Alcyonaria 76, 81, 91, 92, 95, 97.
Alethopteris 452, 453, 455.
Alisphenoideum 289, 290, 375, 376.
Allorisma 271, 273, 274.
Alnus 468.
Alveolina 46, 51.
Amalgamata 104.
Amaltheus 236, 246, 247.
Ambulacralia 161, 164, 165, 195.
Amia 313, 316.
Amiskwia 100.
Ammodiscus 40.
Ammonoidea 219, 225, 226, 229, 246, 276.
Amoeba 37.
Amoebina 53, 54.
Amphibia 323, 336.
Amphicyon 387.
Amphimorphina 41.
Amphineura 197, 198, 199, 200, 254, 275.
Amplexus 85, 86, 88, 95.
Ananchytes 189.
Anapsida 339, 340, 359, 364, 366.
Anaspida 322.
Anchitheriinae 396.
Anchitherium 378, 396, 397.
Ancyloceras 242, 246.
Angiopteris 448.
Angiospermae 417, 454, 466, 473, 474.
Angulare 326, 335, 338, 349, 360, 365, 374, 375.
Anisomyaria 249, 256, 274.
Annelida 32, 97, 101, 196.
Annularia 445, 446.
Annulus 220, 448, 451.
Anthozoa 65, 66, 76, 84, 95, 97.
Anthropidae 411.
Anthropomorpha 410.
Antiarcha 300, 323.
Anura 327, 329, 335, 336, 337.
Anus 172, 176, 177.
Aphrodite 101.
Apoda 327.
Aporrhais 210, 216.
Apterygota 155.
Aptychus 227.
Apus 131, 132.
Arachnida 19, 149.
Arachnoidea 152.
Araeoscelis 359, 366.
Araucaria 465.
Arca 255, 256, 257, 273.
Arcacea 256, 257.
Arcestes 232, 233, 247.
Arcestidae 246.
Archaeocidaris 190, 191.
Archaeocyathida 95, 97.
Archaeocyathus 96.
Archaeolithothamnium 429.
Archaeopteridae 471.
Archaeopteris 451, 452, 453.
Archaeopteryx 21, 370, 372.
Archaeornis 21, 370, 372.
Archaeornithes 370.
Archegosaurus 281, 284, 326, 332, 333.
Arcidae 252, 257.
Argonauta 245, 246, 276.
Area 108, 119, 120, 251, 252, 257.
Arietites 235, 236, 246, 247.
Arthrodira 303, 323.
Arthropitys 445.
Arthropoda 127, 196.
Articulare 289, 290, 326, 338, 349, 360, 365, 374, 381.
Articulata 112, 113, 115, 165, 166, 170, 195.
Articulatales 417, 442.
Artiodactyla 397, 414.
Artisia 457.
Artocarpus 468.
Asaphus 146, 148, 149.
Ascophyllum 428.
Aspidosoma 184.
Astacus 138.
Astarte 251, 265, 266, 273.
Astartidae 255, 264, 269, 274.
Asterocalamitaceae 444.
Asterocalamites 443, 444, 445.

Asterochlaena 448.
Asteroidea 183, 195.
Asterolepis 302, 303.
Asterophyllites 445, 446.
Asteroxylon 436, 471.
Asterozoa 195.
Astraeospongia 63, 64, 65.
Astragalus 352, 354, 380, 385, 391, 397, 414.
Astropecten 184.
Astylospongia 61, 62, 65.
Athyris 125, 126.
Atrypa 110, 125, 126.
Aucella 259, 273.
Aulocopium 60, 61, 65.
Aulosteges 112, 120, 126.
Auriculae 187, 192.
Aves 340, 367.
Avicula 252, 256, 258, 266, 273.
Aviculidae 257, 261, 274.
Axillare 163.
Axonolipa 74.
Axonophora 74.

B

Bactrites 228, 229, 230, 246, 247.
Baculites 228, 235, 236, 246.
Baiera 464.
Balanus 134.
Baluchitherium 394, 395.
Bambusium 467.
Basalia 160.
Basioccipitale 290, 325, 332, 342, 345, 349, 365, 375.
Basisphenoideum 289, 290, 329, 342, 349, 360, 365, 375, 376.
Basitemporale 369.
Basleocrinus 171.
Bathycrinus 166.
Batoidei 306.
Beggiatoa 418.
Belemnitella 244, 245.
Belemnites 243, 244, 245.
Bellerophon 203, 205, 206, 216.
Bellinurus 150.
Belodon 351, 352.
Belosepia 244, 245.
Bennettitales 417, 454, 456, 461.
Bennettites 459.
Betlinum 470.
Betula 468.
Beyrichia 133.
Bigenerina 43, 44, 51.
Biloculina 45, 51.
Bison 400.
Bivalvia 248.
Bivium 159, 189, 190.
Blastoidea 178, 179, 180, 181, 182, 195.
Bos 400.
Bothriocidaris 190, 194.
Bothriolepis 302, 303.
Bothrodendron 439.
Botryococcaceae 423.
Botryococcus 423.
Bouëina 423.
Brachia 159, 181.
Brachialia 161, 162, 163, 165.
Brachidium 110, 123, 124.
Brachiolae 172, 173, 176, 177, 178, 179, 181.
Brachiopoda 32, 106.
Brachyphyllum 465.
Brachyura 136, 137.
Branchiopoda 131, 142, 474.
Branchiosauria 327, 329, 331, 334, 336.
Branchiosaurus 329, 330, 331, 335.
Brasenia 470.
Bretonia 421.
Brissopsis 188.
Bronteus 147, 148, 149.
Bryophyta 417, 430, 434, 473, 474.
Bryozoa 102.
Buccinum 204, 211, 216.
Bulla tympanica 375.
Bunolophodon 403, 404.
Byssus 255.

C

Cacops 332.
Cadoceras 237, 238, 247.
Calamitaceae 444.
Calamites 445.
Calamodendron 445.
Calamoichthys 314.
Calamophytales 442, 443.
Calamophyton 442, 444, 471.
Calamostachys 446.
Calcaneum 352, 354, 380, 385.
Calceola 87, 88, 95.
Calcispongia 59, 64, 65.
Callopegma 58.
Callopterus 281.
Callorhynchus 311.
Callus 203.
Calymmene 139, 145, 148, 149.
Camarophoria 107, 121, 122, 126.
Camasia 419, 420.
Camerata 165, 166, 171, 195.
Campanularia 68, 69, 96.
Camptopteridaceae 451.
Camptopteris 451.
Canadia 100.
Canidae 386, 387.
Caninia 86, 88, 95.
Canis 387.
Capreolus 399.
Capulus 207, 216.
Carbonicola 268, 273.
Carcharias 294.
Cardiidae 265.
Cardioceras 238, 247.
Cardiola 265, 266, 273.
Cardium 265, 266, 273.
Carina 133.
Carinaria 212.
Carinatae 371, 372, 373.
Carnivora 386, 414.
Carpalia 285, 286, 349, 350.
Carpenteria 41.
Carpoidea 182, 195.
Castanea 468.
Catarrhini 410, 413.
Caudata 327, 334, 335, 337.
Caulopris 449.
Cavicornia 399.
Centrale 285, 286, 351, 352, 354, 380, 381, 390.
Cephaspidae 321.
Cephalaspis 298, 301.
Cephalochorda 276, 277.
Cephalopoda 197, 199, 200, 217, 275.
Ceraospongia 65.
Ceratites 234.
Ceratitidae 246.
Ceratodus 285, 321.
Cercopithecus 9.
Ceriopora 104.
Cerithium 209, 210, 216.
Cervicornia 398.
Cervidae 398.
Cervulus 398.
Cervus 398, 399, 400.
Cestracion 309, 310.
Cetacea 406, 414.
Chaetetes 92, 93, 95.
Chaetognatha 101.
Chaetopoda 100.
Chama 255, 269, 273.
Chamaerops 467, 468.
Chara 425, 426, 427.
Characea 470.
Characeae 425, 427.
Characites 426.
Charophyta 417, 425.
Chasmatopteris 449.
Chasmops 147, 148.
Cheilostomata 105, 106.
Cheirolepis 294.
Cheirostrobales 444.
Cheirostrobus 444.

Chelonia 339, 340, 342, 364, 366.
Chilidium 108.
Chilopoda 154.
Chimaera 311.
Chirocrinus 173, 175, 176.
Chiroptera 386, 414.
Chiton 199.
Chitonidae 199, 200.
Chlamydomonadaceae 422.
Chlorophyceae 417, 422, 470.
Chondrichthyes 297, 304, 305, 321, 323.
Chondrostei 313, 317, 321, 322, 323.
Chondrosteus 315.
Chonetes 116, 118, 119, 126.
Chorda dorsalis 21, 22, 41, 280.
Chordata 19, 276, 277.
Chroococcaceae 420.
Cidaris 187, 191.
Cimolomys 383.
Cirripedia 131, 133.
Cissites 469.
Cladodus 306, 307, 321.
Cladophlebis 449.
Cladoselache 286, 306, 307, 321.
Cladoxylon 447.
Clathropteris 450, 451.
Clavatoraceae 427.
Clavator 427.
Clavicula 284, 285, 330, 331, 333, 342, 343, 345.
Cleithrum 284, 327, 328, 330, 331, 333, 341, 342, 343, 346.
Clepsydropsis 448, 449.
Clidastes 338, 360, 361.
Clisiophyllum 86, 88, 95.
Clymenia 233, 234, 247.
Clypeaster 192, 193, 194.
Coccolithophoraceae 420.
Coccosphaera 420.
Coccosteus 284, 304.
Codaster 179, 180, 181.
Codiaceae 423.
Coelenterata 19, 30, 32, 65, 74, 76, 97.
Coelenteron 65, 76.
Coelom 32, 158, 217.
Coelomata 32, 97.
Coleoptera 156.
Collenia 419, 420, 470.
Collyrites 188, 189.
Columella 203, 324, 359, 374.
Columna 159.
Columnalia 165.
Condylarthra 414, 484.
Condylus 360, 406, 408.
Congeria 260, 273.
Coniferales 417, 454, 464.
Conjugatae 417, 422.
Conularia 213, 215, 216.
Conus 211, 216.
Copepoda 131, 134.
Copulae 283, 289.
Coracoideum 283, 284, 285, 333, 342, 343, 379.
Coracoidea 414.
Corallinaceae 428.
Corax 8.
Cordaispermum 457.
Cordaitales 454, 455.
Cordaites 417, 455, 457.
Corona 159.
Coronoideum 338, 341, 360.
Corticium 56.
Corvus 8.
Coryphodon 380.
Coscinocyathus 96.
Cosmoceras 240, 241, 247.
Cosmoceratidae 242, 246.
Costae 78, 79.
Cotylosauria 339, 340, 347, 348, 364, 366.
Crania 114, 115, 126, 127.
Craspedites 239, 240, 247.
Credneria 466, 467, 469.
Creodontia 376, 386, 390, 408.
Crinoidea 159, 163, 182, 194.
Crioceras 228, 242, 246, 247.
Cristellaria 40, 44, 51.
Crocodilia 340, 350, 361, 365, 366.
Crocodilus 352.
Cromyocrinus 167, 169, 208.
Crossopterygii 283, 312, 317, 319, 321, 323, 328.
Crotalus 362.
Crura 122.
Crustacea 129, 130, 131.
Cryptoclidus 287.
Cryptostomata 105.
Cryptozoon 419, 420.
Ctenacanthus 295.
Ctenophora 65, 97.
Cuboides 380.
Cucullaea 257, 273.
Cupressocrinus 165, 168, 169.
Cuticula 133.
Cutis 277, 279.
Cyanophyceae 419, 470.
Cyathea 448.
Cyathocrinus 164, 165, 167, 168, 169.
Cyathocystis 181.
Cyathophyllum 80, 85, 86, 88, 90, 95.
Cycadales 417, 460, 461.
Cycadoidea 458, 459.
Cycas 460.
Cyclocrinus 423, 425, 470.
Cyclocyathus 96.
Cyclolites 89.
Cyclolobus 232, 233, 247.
Cyclostomata 104, 105, 297, 323.
Cymaclymenia 234.
Cynognathus 347.
Cypraea 210, 211, 216.
Cypridina 132.
Cyprina 264, 273.
Cyprinidae 255, 264.
Cypris 133.
Cyrena 264, 273.
Cyrenidae 255.
Cyrtia 111, 124, 126.
Cyrtina 111, 112, 124, 126.
Cyrtodonta 257, 273.
Cyrtodontarca 257, 273, 274.
Cyrtodontidae 257.
Cystiphyllum 78, 87, 88, 95.
Cystoidea 159, 166, 172, 175, 181, 182, 195.
Cystophyllum 428.
Cystoseira 428.
Czekanowskia 464.

## D

Dadoxylon 465.
Dalmania 139, 143, 148.
Dama 398.
Dasycladaceae 423, 425.
Dasyphyllia 81.
Decapoda 136, 243, 276.
Delthyrium 107, 108.
Deltidium 107.
Demospongiae 59, 61, 64, 65.
Dendroidea 74.
Dentale 289, 291, 326, 338, 347, 349, 360, 365, 374.
Dentalium 275.
Dermalithon 429.
Dermasupraoccipitale 325.
Dermoccipitale 329.
Dermochelys 477, 478.
Desmidiaceae 422.
Desmodonta 254, 271, 274, 276.
Deuterosaurus 346, 347.
Dewalquea 466, 469.
Diadectes 344.
Diademodon 345, 347, 374.
Diapsida 340, 350, 365, 366.

Diatomeae 421.
Diatomaceae 417.
Dibranchiata 219, 243, 248, 276.
Dibunophyllum 87, 88, 95.
Dicellocephalus 144, 148, 149.
Diceras 255, 269, 273.
Diceratinae 269.
Dicerorhinus 393.
Dicotyledonae 417, 466, 468.
Dictyocha 420.
Dictyochaceae 420.
Dictyonema 73, 74.
Dictyophyllum 451.
Dicyclica 166.
Dicynodon 347, 348.
Diductores 109.
Dielasma 122, 123, 126.
Dinichthys 304.
Dinoflagellatae 421.
Dinosauria 340, 350, 353, 359, 365, 366.
Dinotherium 377, 402, 405, 406.
Diotocardia 202, 204, 207, 275.
Diplodocus 354, 355.
Diplograptus 72, 73, 74.
Diplopoda 154.
Diplopora 424, 425.
Diploporita 177, 195.
Dipnoi 312, 318, 319, 321, 323.
Diprotodon 384, 385.
Diprotodontia 382, 383, 384, 414.
Diptera 156, 476.
Dipteridaceae 451.
Dipterus 319, 320.
Dipcina 114, 126.
Discinidae 114, 115, 127.
Discites 224.
Discoglossus 326.
Dissepimenta 78, 89.
Distalia 285, 286.
Distephanus 420.
Dollosaurus 361.
Dreissensia 259, 273.
Dromatherium 376, 383, 384, 413.
Dryophyllum 468.
Dvinosaurus 333.
Dyctionina 476.
Dysodonta 258, 276.

E

Ecaudata 327, 335.
Echidna 379, 382.
Echinobrissus 188.
Echinocaris 135.
Echinoconus 192, 193.
Echinocorys 188, 193.
Echinodermata 19, 157.
Echinoencrinus 176.
Echinoidea 185, 195.
Echinometra 188.
Echinosphaerites 174, 177.
Echinus 187.
Ectocochila 219.
Ectoethmoideum 289, 290.
Ectopterygoidea 326, 329, 349.
Edentata 388, 414.
Edmondia 271, 273.
Edrioaster 182.
Edrioasteroidea 181, 182, 195.
Elasmotherium 378, 394.
Elephas 401, 402, 404, 405.
Eleutherozoa 159, 182, 183, 195.
Elonichthys 294.
Embolomeri 331, 332, 340.
Embryocrinidae 163.
Embryophyta asiphonogama 429.
Embryophyta siphonogama 453.
Emys 344.
Encrinurus 148, 149.
Encrinus 170, 171.
Endoceras 222, 223, 246, 247.
Endocochlia 219.
Endothyra 46, 50, 51.
Endothyridae 46, 48.
Endothyrinae 46.
Enteron 32.
Enteropneusta 276, 277.
Entolium 261.
Eoanthropus 411.
Eobatrachus 335.
Eophrynus 153.
Eosiren 23, 409.
Eotherium 23, 402, 409.
Ephedra 466.
Epioticum 289, 290, 301, 303, 325.
Epipterygoideum 359.
Eplacentalia 381, 414.
Equidae 395, 397.
Equisetaceae 444, 446.
Equisetineae 444.
Equisetites 447.
Equisetum 446.
Equus 6, 396, 397.
Erinaceus 386.
Eryon 137.
Eryops 286.
Estheria 131, 132.
Estonioceras 224, 225, 247.
Ethmoidea 317, 326, 373.
Euamphibia 334, 337.
Eucaenus 155.
Eucarida 136.
Eucyrtidium 52.
Eunotosaurus 344.
Euomphalus 206, 216, 220
Euphoberia 154.
Euprotogonia 391.
Euryletria 482.
Eurypterida 19, 151, 152, 153, 154.
Eurypterus 151, 152.
Eurysternum 344, 345.
Eusporangiatae 448.
Exoccipitale 289, 290, 325, 326, 335, 342, 365, 406.

F

Fagus 468.
Fasciolae 189.
Favosites 94, 95.
Fegonium 470.
Felidae 387, 388.
Felis 388.
Femur 285, 328, 336, 353.
Fenestella 105.
Fibula 285, 287, 354, 381.
Fibulare 285, 286, 342, 352, 354.
Ficus 468.
Filicales 417, 435, 447.
Fissuridea 206, 207, 216.
Fistulata 165, 166, 195.
Flagellata 54, 59.
Flagellatae 417, 420.
Florideae 428.
Flustra 103.
Foramen 107, 123.
Foramen obturatorium 339, 346, 347, 364.
Foramen parietale 325.
Foramen radiale 350, 351.
Foramen transversarium 379.
Foramen ulnare 350, 351.
Foraminifera 38, 53.
Fossula 83.
Frondicularia 41, 44, 51.
Frontale 289, 290, 317, 324, 325, 329, 335, 349, 360, 375, 406.
Fronto-parietalia 325, 326.
Fuaceae 428.
Fucoides 101, 102.
Fucus 101
Fungi 417, 429.
Fusulinidae 475.
Fusulina 46, 47, 51.
Fusulininae 46.
Fusus 211, 215, 216.

Galaxea 80.
Gallionella 418.
Gastrioceras 231, 246, 247.
Gastropoda 197, 198, 200, 275.
Gaudryina 41.
Genae 138.
Gephyrea 101.
Gephyroceras 231.
Gervillia (Gervilleia) 260, 273.
Ginkgo 463, 464.
Ginkgoales 417, 454, 463.
Ginkgodium 464.
Glabella 138.
Glandulina 40, 41.
Gleioconis 420.
Globigerina 48, 50, 51.
Gloeocapsomorpha 419, 420, 470.
Gloeocystis 422.
Glossopetrae 306.
Glossopteris 462.
Glyphea 136, 137.
Glyptodon 389.
Glyptosphaerites 174, 177, 178.
Gnetales 417, 454, 466.
Gnetum 466.
Gomphoceras 220, 223, 224, 247.
Gonioclymenia 234.
Goniophyllum 88, 89.
Graptolithoidea 68, 69, 72, 96.
Gryphaea 263, 273.
Gymnites 233, 247.
Gymnocodium 423.
Gymnophiona 327, 329, 337.
Gymnosolen 419, 420, 470.
Gymnospermae 417, 454, 473, 474.
Gyrogonites 425, 427.

## H

Halicore 409.
Halimeda 423.
Haliotis 206, 216.
Halitherium 23, 409.
Halonia 429.
Halysites 93, 94, 95.
Hamites 235, 246.
Haplophragmium 46, 50, 51.
Harpes 143, 145, 146, 149.
Harpoceras 235, 236, 246, 247.
Hatteria 340, 350.
Helicoprion 7, 310, 321.
Heliolites 92, 93, 95, 94.
Heliopora 92, 93, 94.
Heliozoa 53.
Helix 15, 215, 216.
Hemicidaris 191, 192.
Helminthoides 100, 101.
Hemiptera 156.
Hepaticae 417, 434.
Hepaticites 434.
Heptanchus 284.
Hercynella 215, 216.
Hesperornis 368, 371, 372.
Heterodonta 254, 257, 264, 269, 276.
Heteromyaria 249, 274.
Heteropoda 212, 215, 275.
Heterostraci 297, 321, 322.
Hexacoralla 79, 80, 82, 89, 90, 91, 95, 97, 481, 486.
Hexactinellida 59, 62, 64, 65, 475.
Hexameroceras 221.
Hipparion 378, 395, 396, 397.
Hippurites 255, 269, 270, 273.
Holocephali 304, 305, 309, 310, 312, 321, 323.
Holoptychius 318, 319.
Holostei 315, 316, 317, 321, 323.
Holothurioidea 195.
Homalonotus 145, 148.
Hominidae 411, 413.
Homo 334, 411, 412, 413.
Hoplites 241, 246, 247.
Hoplocarida 135.
Huenella 120.
Humerus 285, 328, 333, 336, 349, 350, 351, 380.
Hungarites 234, 247.
Hybocrinus 161.
Hydra 68.
Hydractinia 69, 71.
Hydraria 68, 96.
Hydrocircus 162.
Hydrocorallina 68, 69, 96.
Hydrorhiza 69.
Hyenia 442, 444, 471.
Hydrozoa 65, 66, 68, 69, 73, 96.
Hylaeobatrachus 334.
Hymanthaliopsis 428.
Hymenophyllites 451.
Hymenoptera 156, 476.
Hyoideum 289.
Hyo-mandibulare 291, 294, 308, 315, 324, 325, 331.
Hyopotamus 377.
Hypocentrum 281.
Hypostoma 139.
Hyracops 390
Hyracotheriinae 396.
Hyracotherium 377, 395, 396, 397.

## I

Ibergiceras 226, 227.
Ichthyocrinus 163, 164.
Ichthyornis 372, 373.
Ichthyosauria 339, 359, 361, 367.
Ichthyosaurus 362, 363, 364, 365, 366, 367.
Ichthyostega 328, 329.
Ichthyostegidae 328, 329, 336.
Iguanodon 356, 357.
Ilium 283, 284, 331, 336, 347, 348, 353, 356, 364, 366, 371.
Illaenus 146, 148, 149.
Inadaptiva 386.
Inarticulata 113, 115.
Incus 374, 381.
Indocrinus 163.
Indricotherium 395.
Infraorbitalia 290.
Infusoria 54.
Inoceramus 260, 261, 273.
Inostrancevia 346, 347.
Insecta 154.
Insectivora 385, 386, 390, 409, 414.
Integrata 104.
Integripalliata 264.
Interambulacralia 164.
Interbrachialia 164.
Intercentra 365.
Interclavicula 301, 327, 330, 331, 333, 342, 343, 345, 350, 351, 364, 379, 382, 414.
Intermedium 285, 286, 341, 342, 352, 354.
Interparietale 347, 375.
Irregularia 190, 192, 194, 195.
Ischium 284, 331, 342, 346, 347, 349, 350, 352, 353, 356, 362, 364, 366.
Isoetaceae 441.
Isoetes 441.
Isomyaria 249, 256.

## J

Jerea 60, 61, 65.
Jugale 301, 323, 324, 325, 326, 329, 340, 349, 360, 365, 375, 376, 406.
Juglans 468.

K

Kadaliosaurus 359.
Kiaeraspis 299.
Klukia 451.
Knorria 439.
Kotlassia 341.
Kosmogyra 427.
Kutorginacea 113.

L

Labyrinthodontia 327, 331, 336.
Lacertilia 359, 366, 367, 370.
Lacrymale 290, 323, 324, 325, 329, 360, 365, 375.
Lagena 50.
Lagenostoma 454, 456.
Lagynophora 427.
Lamellibranchiata 199, 200, 248, 276.
Laminariaceae 428.
Lariodendron 468.
Larix 466.
Larviformia 194.
Lepas 133, 134.
Leperditia 133.
Lepidocarpon 439.
Lepidodendron 437, 438, 440.
Lepidophyta 436, 437, 439.
Lepidophloios 439.
Lepidoptera 156, 476.
Lepidosiren 320.
Lepidostrobus 439.
Lepisma 155.
Lepospondyli 327, 331, 336.
Leptolepis 316, 317.
Leptoria 29.
Leptospermum 469.
Leptosporangiatae 448, 451.
Leptostraca 134.
Lessonia 428.
Lichenes 417, 429.
Lichenoides 172.
Ligula 437.
Lima 251, 256, 262, 273.
Limbus 138.
Limnaeus 15, 215, 216.
Limulus 150, 151, 152.
Lingula 106, 113, 114, 126, 127.
Lingulacea 114.
Lithistida 61, 62, 64.
Lithocampe 53.
Lithophyllum 429.
Lithostrotion 86, 88, 95.
Lithothamnium 428, 429.
Lituites 224, 225, 246, 247.
Lonsdaleia 86, 87, 88, 95.
Lophophyllum 90.
Loxonema 209, 210, 216.
Loxonematidae 215.
Lucina 253.
Lycopodiaceae 437.
Lycopodiales 417, 435, 436, 437, 471.
Lycopodiales eligulatae 437.
Lycopodiales ligulatae 437.
Lycopodium 437.
Lycosuchus 347.
Lyginodendron 454, 455, 456.
Lyginopteris 454, 455.
Lysorophus 329.
Lyssakina 475.
Lystrosaurus 347.
Lytoceras 235, 246, 247.
Lytoceratidae 235, 242, 246.

M

Machairodus 100, 387, 388.
Macrocephalites 237, 238, 247.
Macrodon 256, 273.
Macropus 382.
Macrura 136.
Mactra 251, 265, 266, 273.
Malacostraca 131, 134, 135.
Malleus 381.
Mammalia 340, 373.
Manatus 409.
Mandibulare 289.
Mandschurosaurus 356.
Manticoceras 229, 230, 231, 246, 247.
Marattiaceae 449, 453.
Marchantites 434.
Mariopteris 455.
Marpolia 420.
Marsupialia 381, 382, 383, 384, 413, 414.
Mastigophora 54, 59.
Mastodon 402, 403, 404.
Mastodonsaurus 292, 333, 334.
Maxilla 289, 290, 349, 365.
Maxillare 324, 325, 326, 329, 335, 342, 360, 375.
Meandrina 81.
Medlicottia 226, 227, 232, 247.
Medullosa 454.
Medusites 75.
Meekella 112.
Megaceros 399, 488.
Megalaspis 146, 148.
Megalichthys 294, 318.
Megalobatrachus 334, 335, 336.
Megalodon 268, 269, 273.
Megalurus 313, 316.
Megatherium 388, 389.
Metaxytherium 23.
Melonites 191, 194.
Membranipora 105, 106.
Meretrix 250.
Merriamia 363.
Mesocena 420.
Mesocystis 174.
Mesoethmoideum 289, 290, 406.
Mesohippus 395, 396.
Mesopithecus 410, 411.
Mesopterygium 284.
Metacarpalia 285, 349, 370, 380.
Metaclepsydropsis 448.
Metacoceras 224, 225.
Metapterygium 284.
Metasepta 82.
Metatarsalia 285, 286, 354, 380.
Metastoma 151.
Metaxytherium 409.
Metazoa 3, 30, 32, 54, 55, 57, 59, 97.
Micraster 188, 194.
Microconodon 376.
Microlestes 383, 413.
Microsauria 326, 327, 331.
Microzeuglodontidae 408.
Miliola 39, 43.
Miliolidae 44, 52.
Miliolinae 44, 45.
Millepora 70, 71.
Mixosaurus 363, 367.
Modiola 250.
Moeritherium 402, 403.
Mollusca 196.
Molluscoidea 19.
Monactinellida 61, 64.
Monitor 359.
Monobrachiocrinus 163.
Monocotyledonae 417, 466, 467.
Monocyclica 166.
Monograptus 72, 74.
Monomyaria 249, 256.
Monothalamia 43, 53.
Monotocardia 202, 207, 210, 212, 275.
Monotremata 346, 381, 382, 383, 384, 414.
Mosasauria 361, 366, 367.
Mosasaurus 361.
Multituberculata 382, 383, 413, 414.
Murchisonia 205, 216.
Murex 204.
Musa 417.
Musci frondosi 417, 434.
Myscites 434.
Musculus depressor mandibulae 374.

Musculus tensor tympani 374.
Mya 249, 254, 272, 273.
Myeloxylon 454.
Myophoria 266, 267, 273.
Myrina 250.
Myriopoda 154.
Mytilus 259, 273.
Myxomycetes 417, 421.
Myxospongia 65.

N

Nasale 289, 290, 317, 324, 325, 326, 329, 335, 360, 365, 375, 406.
Nassellaria 52.
Natica 203, 204, 207, 208, 216.
Naticopsis 207, 216.
Naucrates 295.
Nauplius 130, 131, 142.
Nautilius 221.
Nautiloidea 219, 220, 221, 222, 223, 225, 226, 228, 229, 230, 246, 276.
Nautilus 217, 218, 219, 220, 221, 224, 225, 226, 228, 246, 247, 274.
Navicula 421.
Naviculare 380.
Nebalia 135.
Nemaphyton 427, 428.
Neoceratodus 320.
Neoplagiaulax 383.
Neornithes 370, 372.
Nereites 100, 101.
Nerinea 210, 212, 216.
Neuralia 281.
Neurapophyses 281.
Neuroptera 156.
Neuropteris 452, 453, 454, 455.
Nilssonia 462, 463.
Nipa 472.
Nisusia 117.
Nitella 426.
Nodosaria 41, 43, 44, 50, 51.
Nodosaridae 43, 44, 50.
Nodosinella 40, 43, 44, 46, 50, 51.
Nodosinellidae 43.
Noeggerathiopsis 456.
Nonruminantia 398, 414.
Nucula 253, 254, 255, 257, 273.
Nuculacea 256.
Nummulites 48, 49, 51, 52.
Nyctodactylus 358.

O

Obolacea 113, 114.
Obolus 113, 126, 127.
Octocoralla 91, 97.
Octopoda 245, 276.
Odontopteris 478.
Olcostephanus 238, 240, 246.
Oldhamina 476.
Olenellus 143, 144, 145, 148, 149.
Olenus 142, 143, 145, 148, 149.
Ophidia 361, 366, 367.
Ophiaster 185.
Ophiothrix 185.
Ophiuridea 184, 195.
Opisthobranchiata 212, 214, 215, 275.
Opisthoparia 142, 143.
Opisthoticum 219, 290, 365.
Oralia 161, 164, 165, 169.
Orbitoides 49, 50, 51.
Orbitosphenoideum 289, 290, 325, 335, 376.
Orestovia 428.
Ornithischia 354, 355.
Ornithorhynchus 283, 347, 382.
Orthambonites 116.
Orthidae 117, 127.
Orthis 116, 126.
Orthisina 108, 111, 116, 117, 126.
Orthoceras 221, 222, 223, 228, 229, 244, 246, 247.
Orthopoda 355.
Orthoptera 156.
Orthothetes 117, 118, 126.
Oscillatoriaceae 420.
Osculum 56, 59.
Osmunda 448, 449.
Osmundaceae 449.
Osmundites 449.
Os sepiae 245.
Osteichthyes 297, 305, 312, 316, 323.
Osteolepis 317, 318, 341.
Osteostraci 298, 322,
Ostracoda 131, 250.
Ostrea 256, 262, 263, 273.
Otica 290.
Otoceras 234.
Otolithus 297.
Ottoia 100.
Oxyclymenia 234.
Oxytoma 258, 273.

P

Pachyodonta 268, 274, 276.
Palaeaster 183.
Palaeobatrachus 335, 336.
Palaeochara 427.
Palaeocharaceae 427.
Palaeodictyoptera 156.
Palaeohepatica 434.
Palaeomastodon 402, 403, 404, 406.
Palaeomeryx 397.
Palaeoneilo 257, 273.
Palaeoniscidae 314, 315.
Palaeoniscoidea 313, 323.
Palaeoniscus 313, 314.
Palaeophonus 11, 53.
Palaeoporella 423.
Palaeospondyloidea 300, 322.
Palaeospondylus 300.
Palaeosyops 377.
Palatinum 289, 290, 324, 325, 326, 329, 342, 360, 365, 375.
Palato-quadratum 290, 308, 323, 324, 325.
Paliguana 361.
Palmoxylon 469.
Paludina 201, 208, 216.
Palus 77.
Panopaea 271, 272, 273.
Paradoxides 144, 148, 149.
Parapsida 339, 340, 359, 367.
Parasmilia 190.
Parasphenoideum 289, 324, 325, 326, 338.
Parazoa 59.
Pareiasaurus 341, 342, 343.
Parietalia 290, 324, 325, 329, 335, 349, 360, 365, 375, 406.
Parkinsonia 240, 241, 247.
Patella 207, 215, 216.
Paterina 113, 126.
Patriocetus 408.
Pecopteris 452, 453, 455.
Pecten 250, 256, 261, 273.
Pectina 153, 154.
Pectinidae 261, 262.
Pectunculus 250.
Pedipalpi 154.
Pelecypoda 248.
Pelmatozoa 159, 172, 181, 182, 194.
Peltura 144, 148, 149.
Pemmatites 60, 61, 65.
Pemphix 136, 137.
Pentacrinus 170, 171.
Pentameracea 120, 127.
Pentamerus 121, 122, 126.
Pentremites 180, 181.
Peracarida 136.
Peridineae 417, 421.
Peridinium 421.
Perisphinctes 238, 239, 240, 242, 246, 247.
Perissodactyla 391, 414.

Perna 252, 260, 261, 273.
Petrobates 326.
Petrosum 290, 360, 375.
Petcheropteris 449.
Phacops 139, 140, 143, 147, 148, 149.
Phacotaceae 422.
Phacotus 422, 423.
Phaeophyceae 417.
Phascolotherium 384.
Phenacodus 380, 390, 391.
Pheodaria 52.
Phillipsia 143, 148, 149.
Phoenicopsis 464.
Phoenicites 466.
Pholas 272, 273, 274.
Phragmoceras 221, 223, 224, 247.
Phragmoconus 243, 244.
Phylloceras 235, 247.
Phylloceratidae 246.
Phyllograptus 72, 74.
Phyllospondyli 327, 328, 335, 336.
Picea 466.
Pila 423.
Pinacites 229, 230, 247.
Pinacoceras 233, 247.
Pinnipedia 386, 388.
Pinnulae 163, 166, 167, 170, 172, 195.
Pinus 466.
Pisces 293, 322.
Pisocrinus 166.
Pithecanthropus 411.
Placenta 382.
Placentalia 293, 381, 382, 385, 414.
Placodermi 297, 300, 304, 321, 323.
Plagiostomi 305.
Planorbis 36.
Planorbulina 41.
Plantae 30.
Platanus 468, 469.
Platecarpus 360.
Platyceras 207, 208, 216.
Platycrinus 171, 172.
Platyrrhini 410.
Platyschisma 206, 216.
Platysomus 313, 314.
Plesiosauria 339, 345.
Plesiosaurus 287, 348, 349.
Pleuracanthus 307, 308.
Pleurae 137, 140.
Pleurocentra 281.
Pleuromeja 441.
Pleuromejaceae 441.
Pleuromya 271, 273.
Pleurophorus 265, 273.
Pleurotoma 211, 216.
Pleurotomaria 204, 205, 206, 216.
Pleurotomariidae 215.
Podozamites 462, 463.
Polidora 101.
Polycotylus 349.
Polycyathus 96.
Polygordius 98.
Polymorphina 41.
Polyparium 72.
Polyprotodontia 382, 383, 384, 386, 413, 414.
Polypterus 294, 296, 314.
Polyptychites 239, 241, 247.
Polystichum 448.
Polystomella 43.
Polythalamia 43, 53.
Polytrichum 434.
Porambonites 120, 126.
Porifera 55.
Posidonomya 259, 273.
Postfrontale 324, 325, 329, 349, 360, 365, 376.
Postiminimus 286.
Postorbitale 324, 329, 340, 349, 366, 367.
Postparietale 324, 325, 347.
Postp-ubis 353, 356.
Poteriocrinus 167, 168.
Praedentale 356, 357.
Praedentata 355.
Praefrontalia 317, 324, 329, 335, 349, 360, 365, 376.
Praemaxilla 289, 290, 317, 324, 325, 326, 329, 335, 342, 349, 365.
Praemaxillare 360, 375, 406.
Praeoperculare 329.
Praepollex 286.
Praesphenoideum 289, 290, 376.
Praevomer 325, 329, 342.
Primates 389, 409, 414.
Primocorallina 423, 424.
Primotilices 417, 447, 471.
Prioniodus 100.
Proboscidea 401, 408, 414.
Proboscis 164, 166, 170.
Processus uncinati 351.
Procolophon 347.
Procoracoideum 283, 284, 285, 342, 343, 379.
Prodaraelites 226, 227.
Prodremotherium 377.
Productidae 127.
Productus 112, 116, 118, 119, 126, 477.
Proetidae 149.
Proetus 143, 148, 149.
Prolecanites 230, 231, 247.
Prolobites 228, 230, 247.
Protonauplius 142.
Promathildia 210, 216, 217.
Pronorites 231, 232, 247.
Proostracum 244, 245.
Prooticum 289, 290, 325, 326, 360.
Proparia 142, 146.
Propterygium 284.
Prosicanites 226, 227.
Prosimiae 410, 413, 414.
Prosobranchiata 202, 204, 212, 215, 275.
Protolepidodendron 470.
Protoleptosporangiatae 448, 449.
Protopteris 449.
Protista 30.
Protoceras 377.
Protocetus 407, 408.
Protolepidodendron 436, 437.
Protophyceae 420.
Protopteris 320.
Protosepta 82.
Prototaxites 427, 428.
Protozoa 3, 30, 33, 37, 55, 59.
Protriton 329.
Psammodus 310, 321.
Psaronius 449.
Pseudobornia 442.
Pseudoborniales 442.
Pseudocostae 78.
Pseudodeltidium 107, 108, 112, 113, 119, 120, 477.
Pseudodiadema 188.
Pseudomonotis 258, 259, 273.
Pseudosepta 92.
Pseudotextularia 41.
Pseudotheca 77.
Psilophytales 417, 435, 447, 471.
Psilophyton 435.
Psilotales 417, 435, 442.
Psilotum 442.
Psygmophyllum 463, 464.
Pteraspidae 321.
Pteraspis 297, 298.
Pterichthys 300, 301, 302, 303, 304.
Pteria 258.
Pteridophyta 417, 430, 435, 473, 474.
Pteridospermae 471.
Pteridospermales 417, 453, 454.
Pterinea 258, 273.
Pteris 433.
Pterodactylus 358.
Pteronautilus 224, 225.
Pterophyllum 461, 462.

Pteropoda 212, 214, 215, 275.
Pterosauria 350, 356, 359, 365, 367.
Pteroticum 290.
Pterydophyta 470.
Pterygoideum 289, 290, 324, 325, 326, 329, 335, 338, 342, 349, 360, 365, 375, 376.
Pterygopalatinum 288.
Pterygotus 152.
Ptychoparia 142, 143, 144, 148, 149.
Ptyctodus 311, 312.
Pubis 284, 330, 331, 335, 342, 346, 347, 349, 350, 352, 353, 355, 356, 363, 364, 366.
Pulmonata 214, 215, 275.
Pulpa 279.
Pygaster 192, 294.
Pygidium 140.
Pyrocystites 174.

## Q.

Quadrato-articulare 374.
Quadrato-jugale 323, 324, 325, 329, 340, 365.
Quadratum, 288, 289, 290, 324, 325, 326 329, 335, 342, 349, 360, 365, 373, 374, 381.
Quercinium 470.
Quercus 468.
Quinqueloculina 40, 45, 51.

## R

Radiale 285, 286.
Radiata 19.
Radiolaria 52, 54.
Radius 285, 328, 349, 381.
Radix 159.
Radula 197, 200, 218.
Raja 294.
Ranodon 287.
Ranunculus 433.
Rastrites 72, 74.
Ratitae 370, 372.
Receptaculidae 63, 64.
Regularia 190, 195.
Reinschia 422.
Reptilia 337, 366, 384.
Retzia 124, 126.
Rhabdammina 39, 40, 43, 51.
Rhabdamminidae 39, 43, 50.
Rhabdopleura 74.
Rhabdoporella 470.
Rhachiopteris 454.
Rhachis 137.
Rhachitomi 332.
Rhamphorhynchus 357, 358.
Rhaphistoma 205, 216.
Rhinobatus 310, 311.
Rhinoceros 378, 392, 393.
Rhinocerotidae 392.
Rhipidopsis 464.
Rhizocorallium 101.
Rhizophyllum 87, 88.
Rhizopoda 38, 53.
Rhizostomites 75.
Rhodophyceae 417, 428, 470.
Rhombifera 175, 195.
Rhynchocephalia 350, 365, 366.
Rhynchonella 109, 110, 122, 126.
Rhynchonellacea 122.
Rhynchonellidae 127.
Rhynia 435, 471.
Rhytina 409.
Richthofenia 476.
Rostrale 139, 329.
Rostrum 244, 289, 307, 363.
Rotalia 39.
Rotalidae 47, 50.
Rudistae 255, 274.
Rugae 78.
Rugosa 24, 82, 83, 84, 85, 88, 89, 90, 91, 96, 97, 480.
Ruminantia 398, 414.
Rustella 113, 126.
Rustellacea 113.

## S

Sabal 467.
Saccammina 43, 50, 51.
Saccharum 433.
Sagenocrinus 164.
Salix 468.
Salvinia 451.
Sao 142.
Sargassum 428.
Saurischia 354, 355.
Sauropsida 367.
Sauropterygia 345, 348, 365, 366.
Scaphites 228, 242.
Scaphopoda 200, 218, 274, 276.
Scapula 283, 328, 330, 331, 333, 335, 342, 343, 346.
Scapulare 283, 284, 285.
Sclerocephalus 326.
Schizaea 448.
Schizodonta 266, 267, 276.
Schizodus 267, 273.
Schizomycetes 417, 418.
Schizoneura 447.
Selaginellaceae 437.
Selaginella 437, 453.
Selachii 278, 295, 305, 306, 321, 323.
Scyphozoa 65, 66, 75, 97.
Scymnus 280.
Scutosaurus 341, 342.
Scuta 133, 134.
Scorpio 153.
Sciaena 297.
Schwagerina 47, 51.
Schloenbachia 241, 247.
Schizophyceae 417, 419.
Schizophoria 116.
Semitae 189.
Sepia 217, 218, 244, 245.
Septae 77, 220.
Septum 114.
Sequoia 466.
Serosa 293.
Serpula 99, 209.
Seymouria 341.
Seymouriidae 341.
Sicula 72, 73, 74.
Sigillaria 437, 440.
Silicoflagellatae 420.
Simbirskites 240, 241, 247.
Simiae 410, 413
Sinanthropus 411.
Sinupalliata 265.
Siphoneae 423.
Siphonophora 68, 96.
Siphonotreta 114, 126, 127
Sirenia 402, 408.
Solea 295.
Sorex 386.
Sori 448.
Sphaerechinus 157.
Sphagnum 434.
Sphenodon 283, 337, 340, 350, 351.
Sphenophyllales 442.
Sphenophyllostachys 444.
Sphenophyllum 443.
Sphenopteris 452, 454, 455.
Spicula 57.
Spiracula 181.
Spiraculum 180, 289, 299, 318.
Spirialis 213, 216.
Spirifer 10, 11, 110, 111, 124, 126.
Spiriferacea 111, 124, 125, 127.
Spiriferina 111.
Spirocyathus 96.
Spirogyra 422.
Spiroloculina 45, 51.
Spiroplecta 41.
Spirorbis 99, 100, 209.

Perna 252, 260, 261, 273.
Petrobates 326.
Petrosum 290, 360, 375.
Petcheropteris 449.
Phacops 139, 140, 143, 147, 148, 149.
Phacotaceae 422.
Phacotus 422, 423.
Phaeophyceae 417.
Phascolotherium 384.
Phenacodus 380, 390, 391.
Pheodaria 52.
Phillipsia 143, 148, 149.
Phoenicopsis 464.
Phoenicites 466.
Pholas 272, 273, 274.
Phragmoceras 221, 223, 224, 247.
Phragmoconus 243, 244.
Phylloceras 235, 247.
Phylloceratidae 246.
Phylloglossum 437.
Phyllograptus 72, 74.
Phyllospondyli 327, 328, 335, 336.
Picea 466.
Pila 423.
Pinacites 229, 230, 247.
Pinacoceras 233, 247.
Pinnipedia 386, 388.
Pinnulae 163, 166, 167, 170, 172, 195.
Pinus 466.
Pisces 293, 322.
Pisocrinus 166.
Pithecanthropus 411.
Placenta 382.
Placentalia 293, 381, 382, 385, 414.
Placodermi 297, 300, 304, 321, 323.
Plagiostomi 305.
Planorbis 36.
Planorbulina 41.
Plantae 30.
Platanus 468, 469.
Platecarpus 360.
Platyceras 207, 208, 216.
Platycrinus 171, 172.
Platyrrhini 410.
Platyschisma 206, 216.
Platysomus 313, 314.
Plesiosauria 339, 345.
Plesiosaurus 287, 348, 349.
Pleuracanthus 307, 308.
Pleurae 137, 140.
Pleurocentra 281.
Pleuromeja 441.
Pleuromejaceae 441.
Pleuromya 271, 273.
Pleurophorus 265, 273.
Pleurotoma 211, 216.
Pleurotomaria 204, 205, 206, 216.
Pleurotomariidae 215.
Podozamites 462, 463.
Polidora 101.
Polycotylus 349.
Polycyathus 96.
Polygordius 98.
Polymorphina 41.
Polyparium 72.
Polyprotodontia 382, 383, 384, 386, 413, 414.
Polypterus 294, 296, 314.
Polyptychites 239, 241, 247.
Polystichum 448.
Polystomella 43.
Polythalamia 43, 53.
Polytrichum 434.
Porambonites 120, 126.
Porifera 55.
Posidonomya 259, 273.
Postfrontale 324, 325, 329, 349, 360, 365, 376.
Postiminimus 286.
Postorbitale 324, 329, 340, 349, 366, 367.
Postparietale 324, 325, 347.
Postp-ubis 353, 356.
Poteriocrinus 167, 168.
Praedentale 356, 357.
Praedentata 355.
Praefrontalia 317, 324, 329, 335, 349, 360, 365, 376.
Praemaxilla 289, 290, 317, 324, 325, 326, 329, 335, 342, 349, 365.
Praemaxillare 360, 375, 406.
Praeoperculare 329.
Praepollex 286.
Praesphenoideum 289, 290, 376.
Praevomer 325, 329, 342.
Primates 389, 409, 414.
Primocorallina 423, 424.
Primofilices 417, 447, 471.
Prioniodus 100.
Proboscidea 401, 408, 414.
Proboscis 164, 166, 170.
Processus uncinati 351.
Procolophon 347.
Procoracoideum 283, 284, 285, 342, 343, 379.
Prodaraelites 226, 227.
Prodremotherium 377.
Productidae 127.
Productus 112, 116, 118, 119, 126, 477.
Proetidae 149.
Proetus 143, 148, 149.
Prolecanites 230, 231, 247.
Prolobites 228, 230, 247.
Protonauplius 142.
Promathildia 210, 216, 217.
Pronorites 231, 232, 247.
Proostracum 244, 245.
Prooticum 289, 290, 325, 326, 360.
Proparia 142, 146.
Propterygium 284.
Prosicanites 226, 227.
Prosimiae 410, 413, 414.
Prosobranchiata 202, 204, 212, 215, 275.
Protolepidodendron 470.
Protoleptosporangiatae 448, 449.
Protopteris 449.
Protista 30.
Protoceras 377.
Protocetus 407, 408.
Protolepidodendron 436, 437.
Protophyceae 420.
Protopteris 320.
Protosepta 82.
Prototaxites 427, 428.
Protozoa 3, 30, 33, 37, 55, 59.
Protriton 329.
Psammodus 310, 321.
Psaronius 449.
Pseudobornia 442.
Pseudoborniales 442.
Pseudocostae 78.
Pseudodeltidium 107, 108, 112, 113, 119, 120, 477.
Pseudodiadema 188.
Pseudomonotis 258, 259, 273.
Pseudosepta 92.
Pseudotextularia 41.
Pseudotheca 77.
Psilophytales 417, 435, 447, 471.
Psilophyton 435.
Psilotales 417, 435, 442.
Psilotum 442.
Psygmophyllum 463, 464.
Pteraspidae 321.
Pteraspis 297, 298.
Pterichthys 300, 301, 302, 303, 304.
Pteria 258.
Pteridophyta 417, 430, 435, 473, 474.
Pteridospermae 471.
Pteridospermales 417, 453, 454.
Pterinea 258, 273.
Pteris 433.
Pterodactylus 358.
Pteronautilus 224, 225.
Pterophyllum 461, 462.

Pteropoda 212, 214, 215, 275.
Pterosauria 350, 356, 359, 365, 367.
Pteroticum 290.
Pterydophyta 470.
Pterygoideum 289, 290, 324, 325, 326, 329, 335, 338, 342, 349, 360, 365, 375, 376.
Pterygopalatinum 288.
Pterygotus 152.
Ptychoparia 142, 143, 144, 148, 149.
Ptyctodus 311, 312.
Pubis 284, 330, 331, 335, 342, 346, 347, 349, 350, 352, 353, 355, 356, 363, 364, 366.
Pulmonata 214, 215, 275.
Pulpa 279.
Pygaster 192, 294.
Pygidium 140.
Pyrocystites 174.

## Q.

Quadrato-articulare 374.
Quadrato-jugale 323, 324, 325, 329, 340, 365.
Quadratum, 288, 289, 290, 324, 325, 326 329, 335, 342, 349, 360, 365, 373, 374, 381.
Quercinium 470.
Quercus 468.
Quinqueloculina 40, 45, 51.

## R

Radiale 285, 286.
Radiata 19.
Radiolaria 52, 54.
Radius 285, 328, 349, 381.
Radix 159.
Radula 197, 200, 218.
Raja 294.
Ranodon 287.
Ranunculus 433.
Rastrites 72, 74.
Ratitae 370, 372.
Receptaculidae 63, 64.
Regularia 190, 195.
Reinschia 422.
Reptilia 337, 366, 384.
Retzia 124, 126.
Rhabdammina 39, 40, 43, 51.
Rhabdamminidae 39, 43, 50.
Rhabdopleura 74.
Rhabdoporella 470.
Rhachiopteris 454.
Rhachis 137.
Rhachitomi 332.
Rhamphorhynchus 357, 358.
Rhaphistoma 205, 216.
Rhinobatus 310, 311.
Rhinoceros 378, 392, 393.
Rhinocerotidae 392.
Rhipidopsis 464.
Rhizocorallium 101.
Rhizophyllum 87, 88.
Rhizopoda 38, 53.
Rhizostomites 75.
Rhodophyceae 417, 428, 470.
Rhombifera 175, 195.
Rhynchocephalia 350, 365, 366.
Rhynchonella 109, 110, 122, 126.
Rhynchonellacea 122.
Rhynchonellidae 127.
Rhynia 435, 471.
Rhytina 409.
Richthofenia 476.
Rostrale 139, 329.
Rostrum 244, 289, 307, 363.
Rotalia 39.
Rotalidae 47, 50.
Rudistae 255, 274.
Rugae 78.
Rugosa 24, 82, 83, 84, 85, 88, 89, 90, 91, 96, 97, 480.
Ruminantia 398, 414.
Rustella 113, 126.
Rustellacea 113.

## S

Sabal 467.
Saccammina 43, 50, 51.
Saccharum 433.
Sagenocrinus 164.
Salix 468.
Salvinia 451.
Sao 142.
Sargassum 428.
Saurischia 354, 355.
Sauropsida 367.
Sauropterygia 345, 348, 365, 366.
Scaphites 228, 242.
Scaphopoda 200, 218, 274, 276.
Scapula 283, 328, 330, 331, 333, 335, 342, 343, 346.
Scapulare 283, 284, 285.
Sclerocephalus 326.
Schizaea 448.
Schizodonta 266, 267, 276.
Schizodus 267, 273.
Schizomycetes 417, 418.
Schizoneura 447.
Selaginellaceae 437.
Selaginella 437, 453.
Selachii 278, 295, 305, 306, 321, 323.
Scyphozoa 65, 66, 75, 97.
Scymnus 280.
Scutosaurus 341, 342.
Scuta 133, 134.
Scorpio 153.
Sciaena 297.
Schwagerina 47, 51.
Schloenbachia 241, 247.
Schizophyceae 417, 419.
Schizophoria 116.
Semitae 189.
Sepia 217, 218, 244, 245.
Septae 77, 220.
Septum 114.
Sequoia 466.
Serosa 293.
Serpula 99, 209.
Seymouria 341.
Seymouriidae 341.
Sicula 72, 73, 74.
Sigillaria 437, 440.
Silicoflagellatae 420.
Simbirskites 240, 241, 247.
Simiae 410, 413
Sinanthropus 411.
Sinupalliata 265.
Siphoneae 423.
Siphonophora 68, 96.
Siphonotreta 114, 126, 127
Sirenia 402, 408.
Solea 295.
Sorex 386.
Sori 448.
Sphaerechinus 157.
Sphagnum 434.
Sphenodon 283, 337, 340, 350, 351.
Sphenophyllales 442.
Sphenophyllostachys 444.
Sphenophyllum 443.
Sphenopteris 452, 454, 455.
Spicula 57.
Spiracula 181.
Spiraculum 180, 289, 299, 318.
Spirialis 213, 216.
Spirifer 10, 11, 110, 111, 124, 126.
Spiriferacea 111, 124, 125, 127.
Spiriferina 111.
Spirocyathus 96.
Spirogyra 422.
Spiroloculina 45, 51.
Spiroplecta 41.
Spirorbis 99, 100, 209.

Spleniale 338, 360.
Spondylidae 274.
Spondylium 109, 110, 111, 112, 117, 120, 121, 122.
Spondylus 251, 262, 273.
Spongiostromata 420.
Sporozoa 54.
Spumellaria 52.
Squaloidei 306.
Squamata 339, 359, 366, 367.
Squamosum 289, 290, 324, 325, 329, 335, 340, 342, 349, 360, 365, 366, 367, 373, 375, 376, 406.
Squatina 288.
Stafia 41.
Stapes 324, 326, 331, 342, 374.
Stauropteris 448.
Stegocephali 327, 336, 340.
Stelleroidea 183.
Stellispongia 58, 64.
Stenodyctia 156.
Stenoletria 482.
Stephanoceras 227, 237, 247.
Stephanoceratidae 246.
Stereospondyli 333.
Stigmaria 441.
Stilodictya 53.
Straparollus 206, 216.
Streptelasma 82, 84, 85, 88, 95.
Stringocephalus 123, 126.
Stromatopora 71.
Stromatoporoidea 70, 71.
Strombus 210, 216.
Strophalosia 119, 126, 477.
Strophomena 116, 117, 118, 126.
Strophomenacea 111, 113, 115, 127.
Strophomenidae 127.
Styliola 213, 214.
Styliolina 214, 216.
Subpronorites 226, 227.
Subtetrapedia 420.
Sulci lateralis 138.
Supraangulare 338, 349, 360, 365.
Supracleithrum 328.
Supramaxillare 325, 329.
Supraoccipitale 289, 290, 341, 360, 365, 375, 406.
Suprascapulare 283, 284.
Suprasquamosum 365.
Supratemporale 301, 324, 325, 329, 365.
Sus 398.
Sutura 139.
Sycidium 426, 427, 470.
Synapsida 339, 340, 341, 345, 350, 364, 366, 413.
Synapticulae 77, 78, 89.
Syncarida 135.
Syringopora 94, 95.

T

Tabulae 78.
Tabulare 324, 325, 329, 347, 359, 360.
Tabulata 92, 94, 95, 105.
Taeniopteris 449, 461, 462, 463.
Talpa 386.
Tapirus 391, 392.
Tarsalia 285, 350, 354, 380.
Tarsometatarsus 368.
Tatusia 374.
Taxocrinus 165.
Taxodium 466.
Taxodonta 256, 259, 274, 276.
Tegmen 160, 161, 162, 164, 166, 170.
Telangium 454.
Teleosaurus 352.
Teleostei 316, 321, 323.
Teleostomi 312.
Telson 149.
Temnospondyli 331, 336.
Temporale 375.
Tentaculites 213, 214, 215, 216.
Terebratella 111.
Terebratula 109, 110, 112, 122, 123, 126.
Terebratulacea 122, 123, 124, 127.
Terebrirostra 111.
Terga 133, 134.
Testudinata 340.
Testudo 338.
Tetrabranchiata 219, 243, 245, 275.
Tetracoralla 82, 89, 95, 97, 486.
Tetractinellida 61, 64.
Tetrapoda 293, 323.
Textularia 40, 41, 43, 44, 46, 50, 51.
Textularidae 41, 43, 50.
Thallophyta 417, 418, 473.
Thamnopteris 449.
Theca 77.
Therapsida 345, 365, 366.
Theromorpha 338, 339, 345, 347, 348, 374, 381, 484.
Theropoda 370.
Thinopus 328.
Thorax 127, 140.
Tibia 354, 380, 391.
Tibiale 285, 286, 342, 352, 354.
Tibio-tarsus 354.
Timanites 230, 231, 246.
Tmesipteris 442.
Todea 449.
Todites 449.
Tomboa 466.
Tornoceras 229, 231, 246, 247.
Toxaster 193, 194.
Trachodon 356.
Trachylina 68, 96.
Transversum 325, 326, 338, 359.
Trapa 470.
Trematops 286.
Trepostomata 104, 105.
Tretospira 211, 216.
Triarthrus 141.
Triassochelys 345.
Trichosurus 385.
Trigonia 254, 267, 268, 273.
Trigoniidae 274.
Trigonocarpus 454.
Trigonosemus 111.
Triisodon 376.
Trilobitae 137.
Triloculina 45, 51.
Trinucleus 142, 143, 145, 148, 149.
Triton 202, 215, 220.
Trivium 159, 189, 190.
Trizygia 443, 444.
Trochidae 207, 215, 218.
Trochiliscus 426, 427, 470.
Trochus 207, 216.
Tubicolae 99.
Tubipora 92, 104.
Tubularia 68, 69, 96.
Tunicata 19, 276, 277.
Turbinidae 215.
Turbo 206, 207, 216.
Turrilites 228, 235, 236.
Turritella 209, 216.
Turritellidae 215.
Tylosaurus 360.
Tympanicum 374, 375.

U

Udenodon 338, 347, 348.
Ulemosaurus 346, 347.
Ullmannia 465.
Ulna 285, 287, 328, 349, 381.
Ulnare 285, 286.
Ulodendron 439.
Umbilicus 203.
Umbo 42.
Uncites 124, 125, 126.
Unio 268, 273.

Unionidae 255, 267, 274.
Uralotimania 71.
Urodela 327, 329, 334, 336.
Ursidae 387.
Ursus 387.

V

Velum 75, 197, 281.
Ventriculites 62, 63, 65.
Venus 266, 273.
Vermetus 202, 209, 216, 220.
Vermes 97.
Vertebraria 461, 463.
Vertebrata 277.
Vespertilio 386.
Virgatites 240, 247.
Virgula 72, 73, 74.
Virtus formativa 35.
Vis plastica 35.
Vitis 469.
Viverra 376.
Vola 261.
Volborthella 222, 223, 246, 247.
Volborthia 113, 126.
Voltzia 465, 466.
Volvocineae 422.
Volvox 55.
Vomer 290, 324, 325, 326, 338, 342, 360, 365, 375.

W

Walchia 465.
Waldheimia 106, 107, 108, 112, 123, 126.
Wielandiella 459.
Williamsonia 459.
Williamsonella 459.

X

Xanthidium 422.
Xiphosura 19, 149, 150.

Z

Zalesskya 449.
Zamites 462, 463.
Zaphrentis 83, 85, 86, 88, 95.
Zoantharia 76, 82, 90, 91, 96, 97, 481.
Zoëa 130, 131.
Zeuglodon 408.
Zeuglodontidae 422.
Zygnemaceae 422.
Zygopleura 209, 215, 216.
Zygopteris 448.

---

## РУССКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Абдомен 150.
Абиссальная область 24.
Авикулярии 103.
Автостилический череп 294.
Адамбулякральн. пласт. 183.
Айлант 469.
Акродонтные зубы 339.
Акромиальн. отрост. 379.
Акулы 305.
Аллантоис 293.
Альвеола 244, 339.
Альвеолиновый известняк 46.
Амбулякральная ножка 157.
Амбулякральная пластинка 12, 183.
Амбулякральная система 157.
Амеба 37.
Амебовидные 38.
Аммониты 225, 246.
Амнион 293.
Амниоты 293.
Ампуллы 158, 183.
Амфибии 323, 334.
Амфиневры 199, 254.
Амфицельн. позвон. 282.
Аналогия 22.
Анальная таб. 164.
Анальная трубка 164.
Анальное отверстие 97, 188.
Анальн. плави. 287.
Анаптих 228.
Аннелиды 127, 101, 196.
Антенны 128.
Антеридий 430.
Антилопы 399.
Антисифонная лопасть 226.
Апертура 39, 203.
Аптих 228.
Аралия 469.
Ареа 108, 251.
Аристотелев фонарь 186.
Аррагониты 76.
Артериальн. кровь 291.
Архегоний 430.
Археоциатиды 95.
Ассиметрия моллюсков 201.
Аскон 56.
Астерокаламиты 444.
Астероспондил. позв. 305.
Афлебии 447, 452.

Б

Багрянки 428.
Базальные таблички 160.
Бактерии 418.
Балочки 79.
Бананы 467.
Барабанная кость 375.
Бедренная кость 285.
Беззамочн. брахиопод 109, 127.
Беззубые киты 408.
Безногие 327.
Белемниты 245.
Беннеттиты 454, 456
Бентос 25.
Береза 468, 470.
Берцовые кости 285.
Бесплодовые 381.
Бессифонные 429.
Бесхвостые амфибии 327, 335.
Бесчелюстные 297.
Бивни 404.
Биморфные раковины
Биология 23.
Бисериальный плавн. 285.
Биссус 255.
Бластоидеи 178.
Боковая линия 292.
Боковые затылочн. кости 290.
Боковые перегородки 83, 84.
Боковые решетчатые 290.
Боковые таблички 179.
Большой круг кров. 292.
Бороздки трилоб. 137, 138.
Борьба за жизнь 12.
Брахиодонтные зубы 378.
Брахиоподы 112, 125, 126.
Броненосцы 388.

Брызгальце 289.
Брюхоногие 200.
Брюшные плавники 286, 287.
Бугорчато-режущий зуб 377.
Бугорчатые зубы 377.
Бук 468.
Бунодонтный зуб 377.
Бурые водоросли 427.
Быки 400.

В

Вайи 447.
Вакуоля 35.
Васкулярное впечатление 107.
Век 27.
Вельвичия 466.
Венечн. отросток 338.
Венозная кровь 291.
Венцы морских лилий 160.
Верхнечелюстн. кость 290.
Верхние ребра 283.
Верхняя затылочн. к. 290.
Верхушечное почкование 81.
Вершинный угол 203.
Вершинный щиток 186.
Вибракули 103.
Вид 6.
Виноград 469.
Височная кость 290.
Височные отверстия 340.
Висцеральные дуги 288.
Влагалище 279.
Внутренний скелет 277.
Внутренние лопасти 226.
Внутренностный мешок 200.
Внутренняя связка 251.
Водоносное кольцо 162.
Водоносные сосуды 162.
Водоросли 419.
Воздушные камеры 219, 221, 222.
Волосы 278.
Воронка 217.
Воротничковые клетки 56.
Вспомогательные лопасти 226.
Вторичная древесина 432.
Вторичная кора 432.
Вторичная чашечка 162.
Вторичное нёбо 337.
Вторичное перо 279.
Вторичные лучи 285.
Вторичные перегородки 82.
Вторичный череп 289.
Выделительные органы 99.
Высшие животные 54.
Высшие зародышевые 430.

Г

Гаверсовы каналы 278.
Гагары 372.
Гаметофит 430.
Ганоидные рыбы 313.
Ганоидные чешуи 294.
Гаплодонтные зубы 376.
Гастрозоид 70.
Гастроподы 200.
Гастропор 69.
Гемальные дуги 283.
Генеративные ядра 453.
Генитальные таблички 186.
Гетеродонтная зубная сист. 376.
Гетеродонтный замок 253.
Гетероцеркный плавник 296.
Гиббон 410.
Гидрактинии 69.
Гидрант 66.
Гидрокораллы 69.
*Гидрозойные* 66.
Гидропор 172.
Гидроспира 179.
Гиоидная дуга 189, 374.
Гиостилический череп, 294, 305, 309.
Гипердактилия 362.
Гиперфалангия 362.
Гипостома 139.
Гипоцентр 327, 333.
Гипсодонтный зуб 378.
Глабель 138, 140.
Главная перегородка 83.
Глаза 67, 128.
Глазнично-височное отв. 324.
Глазнично-клинов. кость 290.
Глазные таблички 186.
Глоссоптерис. флора 463.
Годичные кольца 432.
Гнатобазы 149.
Голова 128, 277.
Головной мозг 128, 373.
Головогрудь 129.
Головоногие 217.
Голосеменные 454.
Голостомные молл. 203, 210.
Гомодонтная зубная сист. 376.
Гомология 24.
Гомоцеркный плавн. 297.
Гонада 200.
Гониатиты 226, 228, 229, 233.
Гонопор 172.
Гонотека 69.
Гонофор 69, 73.
Горилла 410.
Горловые пластинки 317.
Граптолиты 72.
Грибы 429.
Грудная кость 283, 339, 371.
Грудной плавник 284.
Грудь членистоногих 127.
Губки 55.
Губные хрящи 291.
Губы морских ежей 183.
Губы моллюсков 203.

Д

Дактилозооид 70.
Дактилопор 70.
Двойные поры 173, 174.
Двояковогнутый позв. 282.
Двоякодышащие 314, 318.
Двугубый рот м. ежей 189.
Двудольные 466, 468.
Двужаберные 243.
*Двукрылые* 156.
Двурезцовые 384.
Двурядные руки 163.
Двустворч. раковина 248.
Двусторонн. симметрия 76.
Двуцикл. диск 161.
Деление 38.
Дельтидиальн. таблички 107.
Дельтоидальн. табл. 178.
Дельфин 408.
Дентин 279.
Десмодонтный замок 253
Десмы 61.
Десятиногие 136, 243.
Диатомовые 421.
Диафрагмы 446.
Дизодонтный замок 253.
Динозавры 353.
Диплопондил. позв. 281, 327.
Диск морских лилий 160.
Диссепименты 81.
Дистальный 72.
Дифицеркный плавник 296.
Дихотомия 162.
Днища 78.
Древесина 431.
Древние птицы 370.
Древовидные папоротники 447, 460.
Древовидные плауны 437.
Древовидные хвощи 444.
Дубы 468, 470.

Дуги жаберные 286, 288.
Дуги позвонков 281.
Дудки сифонные 220.

Е

Евкалипт 469.
Еж 386.
Ежи морские 185.
Ель 466.
Епанча молл. 196.
Ехидна 382.

Ж

Жаберная дуга 280.
Жаберная крышка 294.
Жаберная полость молл. 200, 201.
Жаберная щель 289, 293
Жабры 98, 128.
Жабры моллюсков 202. 204, 212.
Жабры позвоночн. 276, 286.
Жвачные 398.
Жгутиковые 420.
Жгутиковые камеры 56.
Желобки 161, 162.
Желток 293.
Желточный мешок 293.
Жилая камера 219.
Жирафа 389.
Жуки 156.

З

Завитки раковины 203.
Заднежаберный 212.
Задняя ключица 284.
Закрытые сосуд. пучки 432.
Замок моллюсков 252.
Замок плеченогих 108
Замочная площадка 252.
Замочно-створчатые 113.
Замочные пластинки 108.
Замочный отросток 108.
Замыкатели 248.
Запястье 285.
Зародышевые бессиф. 429.
Зародышевые сифоногамные 453.
Затылочная бороздка 138.
Затылочное кольцо 138.
Затылочные кости 290.
Звезды морские 183.
Зеленые водоросли 422.
Землеройка 386.
Земноводные 323.
Зигосфен-зигантрум 361.
Змеехвостки 184, 195.
Змеи 327, 361.
Зригельн. капсула 288.
Зубастые киты 408.
Зубная кость 291.
Зубная формула 378.
Зубные пластинки 109.
Зубные ямки 108.
Зубы 400.
Зубы млекопит. 376.
Зубы моллюсков 252.
Зубы морских ежей 186.
Зубы плеченогих 108.
Зубы позвоночных 280.

И

Ивы 468.
Иглокожие 157, 194.
Иглы губок 57.
Иглы морских ежей 189.
Известковые губки 64.
Известковые раковины 42.
Известковый хрящ 278.
Изменчивость 10.
Изодонтный замок 261.
Изотомия 162.
Инволютная раковина 220.
Интербрахиальные таблички 164.
Интеррадиальные таблички 166.
Интерсептальная камера 77.
Интерсептальный канал 42, 50.
Интерцентры 339.
Инфрабазальные таблички 160.
Инфузории 38.
Ихтиодорулиты 295.
Ихтиозавры 361.

К

Каламиты 443, 444.
Каламофитовые 442.
Камбий 432.
Каменистая кость 290.
Каменистый канал 157.
Каменные губки 61.
Камеры простейших 43.
Камеры головоногих 219.
Камфарные 468.
Капюшон 220.
Каракатицы 243.
Кардинальные зубы 252.
Кашалоты 408.
Каштаны 468.
Квадратная кость 290.
Квадратно-скуловая кость 290.
Квадратный хрящ 288.
Крыловидно-небный хрящ 289.
Киленогие 212.
Кистеперые 317, 328.
Кисть позвоночных 285.
Китовый ус 407.
Китообразные 406.
Киты 408.
Кишечнодышащие 276.
Кишечножаберные черви 74.
Кишечнополостные 65, 96
Клен 469.
Клетки 54.
Клетчатые 416.
Климении 233, 246.
Клиновидные кости 290.
Клинолистовые 442.
Клоака 382.
Клюв 368.
Клювоголовые 350.
Ключица 284.
Клыки 376.
Кобчиковая кость 326.
Кожа позвоночных 278.
Кожномускульный мешок 196.
Кожное чувство 292.
Кожные жабры 184.
Кожные зубы 279.
Кожные кости 278.
Кожный скелет 277.
Козы 399.
Кокколитофоры 420.
Коллатеральные 432.
Колокол медузы 66.
Колонии 58.
Колоски 442, 446.
Кольцевая кайма 68.
Кольцо папоротн. 448.
Кольчатые черви 97.
Конвергенция 111.
Конечности позвоночных 285.
Конодонты 100.
Консолидационный аппарат 169.
Конхиолин 196.
Концентр. сосудистые пучки 432.
Копролиты 364.
Копытные 390.
Кора 431.
Коралловые полипы 76.
Кордаиты 455.
Коренной зуб 370.
Корень морских лилий 159.
Корень растения 431.
Коричное дерево 468.
Корненожки 38, 59.
Корреляция 16, 112, 369.
Космоидная чешуя 294.
Костистые рыбы 312, 316.
Костная ткань 277.
Костные тельца 278.

Кость 277.
Кошки 387.
Крабы 130.
Краевые пластинки 183.
Краевые элементы глабели 138.
Краниальный отдел 287.
Креднерия 469.
Кремнистые жгутиковые 420.
Крестец 342.
Кровообращение 276, 292
Кровь 98, 291.
Крокодилы 340, 351.
Крона 159.
Крот 386.
Кроющие пластинки 162.
Круглоротые 297.
Крыло 155, 369, 372.
*Крыловидная кость* 290.
Крыло-клиновидная кость 290.
Крыло-небная дуга 288.
Крылоногие 212.
Крышечка моллюсков 201.
Крышечка мшанок 103.
Крышечка ракообразных 134.
Крышка жаберная 294.
Ксилема 432.
Ктеноидная чешуя 295.
Куккерсит 420.
Кукушкин лен 434.
Кутикула 37.
Кучки папоротн. 448.

## Л

Лабиринтовые зубы 326, 361.
Лабиринтодонты 331, 364.
Лавры 468.
Ланцетник 277.
Ланцетовидная пластинка 178, 179.
Латеральные зубы 253.
Легкие 128, 153.
Легочные 214.
Лейкон 56.
Ленивцы 389.
Лепидодендрон 441.
Леноспондиловый позв. 327.
Летающие ящеры 356.
Летучие мыши 357, 386.
Лилии морские 159.
Лимб 139.
Линзы трилоб. 140.
Лист 430.
Лиственница 466.
Лиственн. мхи 434.
Литоральная фауна 24.
Лицевой шов 139.
Личинки иглокожих 159.
Личинки мечехв. 150.
Личинки моллюсков 197.
Личинки насекомых 155.
Личинки ракообразных 131.
Личинки трилобитов 142.
Лишайники 429.
Лобные части глабели 138.
*Лобковые кости* 284.
Лобная кость 290.
Ложная стенка 77.
Ложные перегородки 92.
Ложные ребра 78.
Ложный столбик 78.
Ложноножки 37.
Локтевая кость 285.
Лопасти головоногих 221.
*Лопастной орган* 197.
Лопатка 283.
Лопатоногие 274.
Лофодонтные зубы 377.
Лофофор 102.
Лошадь 396.
Луб 431.
Лужанки 201.
Луночка моллюсков 202.
Лучевая кость 285.
Лучевая симметрия 157.
Лученосцы 287.
Лученеперые 312.
Лучи пера 279.
Лучи плавниковые 287.

## М

Магнолиевые 468.
Мадрепоров. пластинка, 157, 183 186.
Макроспора 439, 441, 442, 453.
Макроспорофилл 460.
Макушка плеченогих 107.
Макушка моллюсков 203.
Малый круг кров. 292.
Мамонт 404.
Мандибулярный хрящ 291.
Мантийная линия 249.
Мантийная полость 201, 217.
Мантия плеченогих 106.
Мантия моллюсков 196.
Маховыя перья 370.
Медведи 387.
*Медузоид* 66.
Медузы 66, 75.
Межглазничная перегородка 310.
Междоузлия 442, 444.
Межключичная кость 327, 343.
Межпучковый камбий 432.
Межчелюстная кость 290.
*Мезентериальная перегородка* 76.
Мезентериальные складки 76.
Мезентерий 97.
Мезодерма 54.
Мезоптеригий 285.
Меккелев хрящ 289.
Метаморфоза 155.
*Метаптеригий* 285.
Метастома 151.
Мечехвосты 149.
Микроспора 439, 441, 442, 453.
Микроспорангий 442.
Микроспорофилл 460.
Микроструктура иглокожих 157.
Микроструктура кораллов 78.
Миксины 297.
Миноги 297.
Миртовые 469.
Млекопитающие 373.
Млечные железы 373.
Многобугорчатые 382.
Многобугорчатые зубы 383.
Многокамерные 43.
Многоножки 154.
Многорезцовые 383.
Мозазавры 361.
Мозолистость раковины 203.
Моллюски 275.
Молоточек 374.
Молочные зубы 376.
Морские ежи 185, 194, 195.
Морские звезды 183, 185.
Морские коровы 23, 408.
Морские кубышки 195.
Морские лилии 159, 194.
Мохообразные 434.
Мочевой пузырь 293.
*Мускульные впечатления* 109, 249.
Мускульные клетки 55, 66.
Мускульные утолщения 76.
Мхи 434.
Мшанки 102.
Мыщелки затылочные 325, 333, 345.
Мягкотелые 196.
Мясные иглы 58.

## Н

Надвисочные кости 325.
Наковальня 374.
Наружная связка 251.
Наружная стенка зуба 377.

Насекомоядные 385, 386.
Насекомые 154.
Наследственность 10.
Науплиус 142.
Настоящий столбик 78.
Настоящие хвощи 446.
Неандертальский человек 411, 412.
Небная кость 290.
Н бно-квадратн. хрящ 288.
*Небо вторичное* 337, 338.
Небо первичное 337.
Нежвачные 398.
Нектон 25.
Непарнокопытные 391.
Непарный плавник 287.
Неподвижные щеки 139.
Неполнозубые 388.
Неправильные ежи 190
Нервная ткань 54.
Нервная система моллюсков 197.
Нервные други 271.
Нервные клетки 66.
Нервные узлы 94, 192.
Нервы листьев 434.
Нетопырь 386.
Нижнечелюстной хрящ 288.
Нижние ребра 282, 283.
Нижняя челюсть 290.
Нимфы 351.
Новые птицы 372.
Нога моллюсков 196.
Ноги четвероногих 284.
Ногочелюсти 130.
Ножка грантолитов 72.
Ножка иглокожих 157.
Ножка плеченогих 106.
Ножки амбулякральные 188
Ножки плавательные 129.
Ножные мускулы 109.
Носовые кости 278.
Носороги 393, 394.
Нуллипоров. водор. 429.
*Нуллипоров. известняк* 429.
Нуммулит. известняк 52.
Нуммулиты 49.

## О

Обезьяны 410.
Оболочки зародыша 293.
Оболочники 276.
Обонятельные кости 373.
Общая полость тела 97, 158.
Овицелли 102.
Овцы 399.
Однодольные 466, 467.
Однокамерные 40, 43.
Однопроходные 382.
Однорядные руки 163.
*Одноцикловый диск* 161.
Околоротовый скелет 291.
Оленерогие 398.
Олени 398.
Ольха 468.
Онтогения 20, 40, 44.
Опистосома 149, 150.
Опистоцельн. позвонки 282
*Опорная пластинка* 66.
Оральные таблички 161.
Оранг-утанг 410.
Орех 468.
Ортоконхная раковина 255.
Осевой орган 158.
Осевой канал 58.
Осетровые 314.
Основная затылочная кость 290.
Основная клиновидная кость 290.
Основная пластинка зуба 280.
Остеобласты 278.
Остистый отросток 281.
Остроконечия щечные 138.
Осьминоги 243, 245.
Отбор естественный 12.
Отбор искусственный 11.
Отверстия черепа 325.
Открыватели 109.
Открытые сосудистые пучки 432.
Отолиты 297.
Офиуры 184.
Очин пера 279.

## П

Пальмы 460, 467, 469.
Пальцеходящие 380.
Пальцы 285.
Панцырноголовые 327.
Панцырные рыбы 297, 300.
Панцырь *броненосц.* 388.
Панцырь крокодилов 352.
Панцырь черепах 343.
Папоротники 435, 447, 454.
Папоротниковые 447.
Папоротникообразные 430, 435.
Папоротникосеменные 454.
Парабазальн. табл. 161.
Паранодии 99, 101.
Парасфеноид 290.
Паренхима 431.
Парietальный орган 292.
Парнокопытные 397.
Парные плавн. 284.
Паукообразные 152.
Пахиодонтный замок, 253.
Пелагическая фауна 24.
*Первичная древесина* 431, 432.
Первичная кора 432.
Первичная раковина 221, 226.
Первичн. сегментация 277.
Первичная чашечка 162.
Первичное небо 337, 361.
Первичное перо 279.
*Первичные копытные* 390.
Первичные перегородки 82.
Первичный череп 288.
Перегородки головоногих 220.
Перегородки коралл. 77.
Перегородка межглазничная 369.
Перегородка у носорогов 393.
Перегородки у плеченогих 109.
Перегородки у простейших 47, 48.
Перидинеи 421.
Переднежаберные 202.
Передняя клиновидная кость 290.
Перемычки 77.
Перепончатокрылые 156.
Перерывы фаун 27.
Период 27.
Перистом 186.
Перламутровый слой 196.
Перо 279.
Перышки папоротн. 447, 451.
Песчаные раковины 42.
Петалоидн. амбулякры 187.
Печеночники 434.
Пещерный медведь 387.
Пищеварит. канал 97.
Плават. пузырь 312.
Плавники 285.
Плагиодонтный замок 253.
*Плакоидные чешуи* 23, 279, 294.
Планктон 25.
Пластинчатожаберные 248, 274.
Пластическая сила 248, 274.
Платан 466, 468.
Платицельные позвон. 334, 379.
Плауновые 435, 436
Плауны 435, 437.
Плевральные ребра 283.
Плевродонтные зубы 339.
Плеврокопхные формы 255.
Плевроцентры 281, 316, 328.

Плезиозавры 348.
Плечевая кость 285.
Плечевой пояс 283.
Плеченогие 106, 125.
Плечо морск. лилий 163.
Плодолистики 454, 466.
Плоские позвонки 282.
Плотоядный зуб 386.
Плюсневые кости 285.
Подвздошная кость 283.
Подвижные щеки 139.
Подглазничное кольцо 290.
Подглазничная дуга 289.
Позвонки морск. звезд 184.
Позвонки позвоночных 281.
Позвоночные 277.
Позвоночный столб 280, 379.
Покрытосеменные 466.
Полипы коралловые 76.
Полипняк граптолитовый 72.
Полипоид 366.
Полорогие 399.
Полость тела кишечнополостных 65.
Полость тела общая 97.
Полужесткокрылые 156.
Полуобезьяны 410.
Полупластинки 187.
Полупозвонки 316.
Поперечноротые 305.
Поперечные отростки 283.
Поры иглокожих 173.
Послед 293.
Последовые 381, 385.
Почкование 38, 58.
Пояса конечностей 283.
Правильные ежи 190, 195.
Предплюсна 295.
Пресмыкающиеся 337.
Преформирован. кость 278.
Призматический слой 196.
Прикрепление иглокож. 159.
Прилистники 452.
Приматы 409.
Проводящие пучки 431,
Прозенхима 450.
Происхождение видов 7.
Проксимальный 72.
Проптеригий 285.
Просома 149, 156.
Простейшие 37.
Противопол. перегородка 83.
Протонаутилус 142.
Протоплазма 37.
Протоплазматическое тело 38.
Процельные позвон. 282.
Прямокрылые 156.
Псевдоборниевые 442.
Псевдоподии 137.
Псилотовые 435, 442.
Псилофитовые 435.
Птеригоподий 304.
Птеродактили 357.
Птероподовый ил 213.
Птицы 367.
Пузырчатая эндотека 78.
Пупок 293.
Пупок раковины 203.
Пучки кораллов 79.
Пучки сосудистые 431, 432.
Пучковый камбий 432.
Пыльца 453.
Пястные кости 285.
Пятилучевая симметрия 157.
Пятипальн. конечность 284.
Пятка зуба 377.
Пяточная кость 354, 380.

## Р

Равномускульные 249.
Равноспоровые 437, 442.
Радиальная симметрия 76, 91.
Радиальные таблички 160, 166.
Радианальная табличка 166.
Радиолярии 38, 52.
Радула 197, 218.
Развитие лопастной линии 226.
Развитие особи 18.
Развитие позвоночных 293.
Развитие скачками 117.
Размножение высших 55, 68.
Размножение простейших 38.
Разномускульные 249.
Разноспоровые 437, 442.
Раковина морских ежей 185.
Раковина моллюсков 196.
Раковина плеченогих 106.
Раковина простейших 42.
Раковина ракообразных 129.
Раковинчатые 131.
Ракообразные 129.
Расхождение признаков 17.
Расщепленные ножки 130.
Рахитомные позвонки 281, 327.
Ребра 109, 152, 281, 283, 339.
Резец 376.
Рептилии 337, 364.
Решетчатая кость 373.
Рога млекопитающих 373, 392, 393, 398.
Роговые образования 287.
Ромбовые поры 173.
Ростр 244, 338, 363.
Рот 66.
Рудисты 255, 269.
Руки 106, 160.
Рукокрылые 386.
Ручной аппарат 109.
Рыбы 293.
Рыльце трилобита 139.

## С

Саговиковые 417, 460.
Свайка 77.
Свинья 398.
Связка 250, 251.
Связочные нимфы 251.
Сегментация червей 97.
" членистоногих 127.
" хордовых 176.
Сегменты трилобитов 140.
Седалищная кость 284.
Седло головоногих 221.
Седло плеченогих 112.
Седлообразные позвонки 369.
Селахии 306.
Селенодонтные зубы 377.
Семенная клетка 55.
Семенные 417, 453.
Семиты 189.
Семя 453.
Семяночка 453, 457, 464, 466.
Сепия 218.
Септальные пластинки 108.
Септальное углубление 83.
Сердце 128, 197, 291.
Сердцевидные ежи 194.
Сердцевина 432.
Сердцевидные лучи 432.
Сережкоцветные 468.
Сериальное запястье 381.
Серозная оболочка 293.
Сетчатокрылые 156.
Сигиллярии 441.
Сикон 56.
Синезеленые водор. 417, 419.
Синус моллюсков 204, 249.
Синус плеченогих 112.
Сиреновые 23, 408.
Систематика геол. 27.
Систематика зоол. 19.
" палеонтол. 19.
" палеоботан. 416.
Ситовидные трубочки 431.

Сифон 249, 453.
Сифонные дудки 220, 223.
Сифонные лопасти 226
Сифоностомные молл. 203, 210.
Сифонофоры 73.
Скаты 305, 306, 310.
Скелет гидрокоралл. 69,
„ граптолитов 72.
„ губок 57, 64.
„ иглокожих 157, 160.
„ кораллов 76, 91.
„ позвоночных 277.
„ простейших 42.
Скелетн. элементы раст. 431.
Склеротика 288.
Скорпионов. пауки 154.
Скорпионы 153.
Скуловая дуга 290, 376.
„ кость 376.
Скульптура раковины 229.
Слезная кость 290, 323.
Слизевики 417, 421.
Слизевые каналы 292.
Слоевище 434.
Слоевищные 417.
Слоевцовые 417, 418.
Сложная связка 260.
Сложн. табл. м. ежей 186.
Слоны 401, 404.
Слуховая капсула 288, 290.
Слуховые кости 290, 374.
Смена зубов 296, 376.
Собаки 386.
Соединительная ткань 54, 277.
Соденин 91.
Солнечники 38.
Сосна 466.
Сосочек 278, 279.
Сосудисто-волокн. пучки 432.
Сосуды растений 431.
Сохранение остатков 5.
Сочленовные отростки 282.
Сошник 290.
Сперматозоид 425, 430, 460, 463.
Спикули 53, 57.
Спинная струна 280.
Спинной плавник 287.
Спиракули 180.
Спираль молл. 201.
„ плечен. 107.
Спонгин 58.
Спорангии 448, 453.
Споровые 417.
Спорофит 430.
Споры 38, 430.
Сравнит. анатомия 22.
Среднее ухо 374.
Средняя решетчатая кость 290.
Статоцисты 67, 99, 197.
Стволы ископ. раст. 439, 444.
Створки водор. 421.
„ моллюск. 248.
„ плеченог. 106.
Стебель морск. лилии 159, 165.
„ растений 431.
Стебельные 417.
Стегоцефалы 323.
Стенка кораллов 77.
Стереоспондил. позв. 281, 333.
Стигмарии 441.
Стигмы 153.
Столбик коралл. 78.
„ молл. 203, 270.
„ позвоночных 324, 359, 374.
Столоны 91.
Стрекател. клетки 65.
Стремя 374.
Строматопороиды 70.
Ступня 285, 380.
Сумочные кости 382.
Сумчатые 382.
Сутурная линия 221.
Схождение признаков 111.
Сцеплянки 417, 422.
Сяжки 128.

Т

Таблички иглокожих 186.
Тазовый пояс 283.
Тайнобрачные 417.
Таксодонтный замок 253.
Тапиры 392.
Таранная кость 380.
Текальные поры 173.
Текодонтные зубы 339, 341, 376.
Тектиспондиловые позвонки 305.
Тельсон 150.
Теменная кость 290.
Теменной орган 292.
Темноспондиловые позвонки 327.
Теплокровные 292.
Ткани 55, 430.
Тополя 468.
Торфяные мхи 434.
Трабекулы 79.
Трахеи 128, 153.
Трахеиды 468.
Трепел 422.
Триконодонтные зубы 377.
Трилобитовая стадия 150.
Тритоны 312.
Тритуберкулярн. зубы 377.
Трубкожилы 99.
Туловище 277.
Туникаты 276.
Тур 400.
Тюлени 386.
Тюльпанное дерево 468.

У

Узлы 425.
Узлы нервн. 99, 200.
Универсальный плавник 285.
Усики 165.
Усоногие 133.
Устье 39.
Утконос 383.
Ушки боковые 228.
Ушные кости 297.

Ф.

Фаланги 285.
Фарфоровидный слой 296.
Фасеточные глаза 129, 140.
Фасциоли 189.
Фация 26.
Фибры кораллов 76.
Фикус 468.
Филлоспондиловые позвонки 327.
Филогения 19.
Флоэма 432.
Форминиферы 38, 50.
Фрагмоконус 244.
Фуконды 428.
Фулькры 313.

Х.

Харовые 417, 425.
Хвойниковые 454, 466.
Хвойные 454, 466.
Хвост 277.
Хвостатые амфибии 327, 334.
Хвостовой плавник 287, 296.
Хвостовой сегмент 151.
Хвощевидные 435, 442.
Хвощеобразные 444.
Хвощи 446.
Хелицеры 149, 150.
Хемера 27.
Хейростробовые 444.
Химеры 305, 310.
Хищные 386.
Хлебное дерево 468.

Хлорофилл 416.
*Хоаны* 319, 226.
Хоботные 401.
Хоботок медуз 66.
*Хоботок морских лилий* 164.
Холоднокровные 292.
*Хронология* 25.
Хрящ 277.
Хрящ известковый 278.
Хрящевой череп 289.
Хрящевые рыбы 304.

Ц.

Целлулоза 416.
Цёлом 97, 162.
Цельноголовые 310.
Цемент зубов 280.
Цёненхима 78.
Цёногения 22.
Цёносарк 78.
Центральная капсула 52.
Центральный диск 183.
Цератиты 233, 246.
Цефалоподы 217.
Циклоидные чешуи 295, 312.
Циклоспондиловые позвонки 305.
Циклы морских лилий 161.
Циприс 133.
Цистоидеи 174.
Цистокарпий 428.

Ч.

Чашечка кораллов 76.
Чашечка морских лилий 160.
*Человекообразные* 410.
Челюсти моллюсков 197.
Челюсти мшанок 103.
Челюсти червей 100.
Челюсти членистоногих 128.
Челюстная дуга 288.
Челюстные кости 290.
Червеобразные моллюски 199.
Черви 97.
*Чередование поколений* 68.
Череп 287.
*Чернильный мешок* 218.
Черепахи 343.
Четвероногие 283.
Четырехжаберные 219.
Чешуекрылые 156.
Чешуи рыб 279.
Чешуи четвероногих 278.
Чешуйчатая кость 290.
Чешуйчатые 359.
Членистоногие 127.
Членистость жаберных дуг 291.
Чувство равновесия 67, 99.

Ш.

*Шагрень* 294, 326.
Швы трилобитов 139.
Шизодонтный замок 253.
Шимпанзе 410.
Шип хвостовый 44.
Шипы плеченогих 114.
Шовная линия 226.

Щ.

Щеки трилобитов 138.
Щетинки плеченогих 113.
Щетинки червей 99.
Щетинконогие 100.
Щит трилобитов 140.
Щит черепах 343.
Щиток пластинчатожаберных 252.
Щиток рыльцевой 139.
Щупальца 274.

Э.

Эволюция 7.
Экзотекальные образования 78.
Экология 23.
Эктодерма 54.
Эмаль 279.
Эмболомерный позвонок 281, 327.
Эмбриология 20.
Эндосифон 223.
Эндотека 78.
Энтодерма 54.
Эпидермис 97, 278.
Эпитека 77.
Эпителий 54.
Эпифиз мозга 292.
Эпоха 27.
Эра 27.

Я.

Явнобрачные 417.
Ядро внешнее 35.
Ядро внутреннее 35.
Ядро клеточное 37.
Яйцевая клетка 155.
Яйцеклетка 453.
Ячейка 76.
Ящерицы 359.
Ящеры летающие 356.

БИБЛИОТЕКА
Геологического Ин-та
Арм. Фил. Ак. Наук СССР

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к пятому изданию . . . . . 3

Предисловие к первому изданию . . . . . 4

Введение . . . . . 5

Предмет и задачи палеонтологии (5). Условия сохранения остатков организмов в ископаемом состоянии (5). Палеонтологическая систематика (6). Теория эволюции (7). Теория естественного отбора (11). Действие естественного отбора на организмы при установившихся внешних условиях жизни и при условиях изменяющихся (14). О причинах изменения живых существ. (15). Расхождение признаков (17). Отношение палеонтологии к эмбриологии (20). Отношение палеонтологии к сравнительной анатомии (22). Отношение палеонтологии к биологии (23). Хронология ископаемых фаун (25). Древнейшая из ископаемых фаун (29). Генеалогическое древо животного царства (30). Изменения и процесс окаменения остатков организмов в ископаемом состоянии (34). Историческое развитие палеонтологии (35).

### ПАЛЕОЗООЛОГИЯ

*I тип. ПРОСТЕЙШИЕ. PROTOZOA* . . . . . 37

Класс I. *Корненожки. Rhizopoda* . . . . . 38

Отряд I. *Фораминиферы. Foraminifera* . . . . . 38

Подотряд I. Однокамерные. Monothalamia . . . . . 43
Подотряд II. Многокамерные. Polythalamia . . . . . 43

*Распространение фораминифер* . . . . . 50

Отряд II. *Радиолярии. Radiolaria* . . . . . 52

Характеристика групп простейших . . . . . 53

Высшие животные. Metazoa . . . . . 54

*Общие замечания* . . . . . 54

*II тип. ГУБКИ. PORIFERA* . . . . . 55

Класс I. *Demospongiae* . . . . . 61
Класс II. *Hexactinellida* . . . . . 62
Класс III. *Известковые губки. Calcispongia* . . . . . 64

Характеристика групп губок . . . . . 64

*Распространение губок* . . . . . 65

*III тип. КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ. COELENTERATA* . . . . . 65

Класс I. *Гидрозойные. Hydrozoa* . . . . . 66

Отряд *Campanularia* . . . . . 69
Отряд *Tubularia* . . . . . 69
Отряд *Hydrocorallina* . . . . . 69

*Stromatoporoidea* . . . . . 70

Отряд *Граптолиты. Graptolithoidea* . . . . . 72
Класс II. *Сцифомедузы. Scyphozoa* или *Acalephae* . . . . . 75
Класс III. *Коралловые полипы. Anthozoa* . . . . . 76
Подкласс I. *Zoantharia* . . . . . 76
Отряд I. *Rugosa (Tetracoralla)* . . . . . 82
Отряд II. *Hexacoralla* . . . . . 89
Подкласс II. *Octocoralla* или *Alcyonaria* . . . . . 91
*Распространение Anthozoa* . . . . . 95
Характеристика групп кишечнополостных . . . . . 96
*IV тип. ЧЕРВИ. VERMES* . . . . . 97
*V тип. МШАНКИ. BRYOZOA* . . . . . 102
Класс I. *Cyclostomata* . . . . . 104
Класс II. *Trepostomata* . . . . . 104
Класс III. *Cryptostomata* . . . . . 105
Класс IV. *Cheilostomata* . . . . . 105
*VI тип. ПЛЕЧЕНОГИЕ. BRACHIOPODA* . . . . . 106
Класс I. *Inarticulata* . . . . . 113
Класс II. *Articulata* . . . . . 115
Подкласс I. *Strophomenacea* . . . . . 115
Подкласс II. *Pentameracea* . . . . . 120
Подкласс III. *Rhynchonellacea* . . . . . 122
Подкласс IV. *Terebratulacea* . . . . . 122
Подкласс V. *Spiriferacea* . . . . . 124
*Распространение плеченогих* . . . . . 125
*VII тип. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ. ARTHROPODA* . . . . . 127
*Подтип I.* Ракообразные. Crustacea . . . . . 129
Класс I. *Жаброногие. Branchiopoda* . . . . . 131
Класс II. *Раковинчатые. Ostracoda* . . . . . 131
Класс III. *Усоногие. Cirripedia* . . . . . 132
Класс IV. *Copepoda* . . . . . 134
Класс V. *Malacostraca* . . . . . 134
Отряд *Leptostraca* . . . . . 134
Подкласс I. *Syncarida* . . . . . 135
Подкласс II. *Hoplocarida* . . . . . 135
Подкласс III. *Peracarida* . . . . . 136
Подкласс IV. *Eucarida* . . . . . 136
*Подтип II.* Трилобиты. Trilobitae . . . . . 137
Группа *Opisthoparia* . . . . . 143
Группа *Proparia* . . . . . 146
*Распространение трилобитов* . . . . . 149
*Подтип III.* Паукообразные. Arachnida . . . . . 149
Класс I. *Мечехвосты. Xiphosura* . . . . . 149
Класс II. *Eurypterida* . . . . . 151
Класс III. *Паукообразные. Arachnoidea* . . . . . 152
*Подтип IV.* Многоножки. Myriopoda . . . . . 154
*Подтип V.* Насекомые. Insecta . . . . . 154
*VIII тип. ИГЛОКОЖИЕ. ECHINODERMATA* . . . . . 157
*Подтип I.* Pelmatozoa . . . . . 159
Класс I. *Морские лилии. Crinoidea* . . . . . 159

Отряд I. *Fistulata* . . . . . 166
Отряд II. *Articulata* . . . . . 170
Отряд III. *Camerata* . . . . . 171

Класс II. *Cystoidea* . . . . . 172

Отряд I. *Rhombifera* . . . . . 175
Отряд II. *Diploporita* . . . . . 177

Класс III. *Blastoidea* . . . . . 178
Класс IV. *Edrioasteroidea* . . . . . 181

*Геологическое развитие Pelmatozoa* . . . . . 182

*Подтип II.* Eleutherozoa . . . . . 183

Класс I. *Морские звезды. Stelleroidea* . . . . . 183

Подкласс I. *Asteroidea* . . . . . 183
Подкласс II. *Офиуры. Ophiuridea* . . . . . 184

Класс II. *Морские ежи. Echinoidea* . . . . . 185

Отряд I. *Regularia* . . . . . 191
Отряд II. *Irregularia* . . . . . 192

*Геологическое распространение морских ежей* . . . . . 194

Характеристика групп иглокожих . . . . . 194

*IX Тип. МЯГКОТЕЛЫЕ. MOLLUSCA* . . . . . 196
Класс I. *Червеобразные моллюски. Amphineura* . . . . . 199
Класс II. *Брюхоногие. Gastropoda* . . . . . 200

Подкласс I. *Prosobranchiata* . . . . . 204
Подкласс II. *Opisthobranchiata* . . . . . 212
Подкласс III. *Легочные. Pulmonata* . . . . . 214

*Геологическое распространение брюхоногих* . . . . . 215

Класс III. *Головоногие. Cephalopoda* . . . . . 217

Подкласс I. *Четырехжаберные. Tetrabranchiata* . . . . . 219

Отряд I. *Nautiloidea* . . . . . 219
Отряд II. *Ammonoidea* . . . . . 225

Подкласс II. *Двужаберные. Dibranchiata* . . . . . 243

Отряд I. *Десятиногие. Decapoda* . . . . . 243
Отряд II. *Осьминогие. Octopoda* . . . . . 245

*Распространение головоногих* . . . . . 246

Класс IV. *Пластинчатожаберные. Lamellibranchiata (Acephala, Bivalvia, Pelecypoda)* . . . . . 248

Отряд I. *Taxodonta* . . . . . 256
Отряд II. *Dysodonta* . . . . . 258
Отряд III. *Heterodonta* . . . . . 264
Отряд IV. *Schizodonta* . . . . . 266
Отряд V. *Pachyodonta* . . . . . 268
Отряд VI. *Desmodonta* . . . . . 271

*Распространение пластинчатожаберных* . . . . . 274

Класс V. *Лопатоногие. Scaphopoda* . . . . . 274

Характеристика групп моллюсков . . . . . 275

*X Тип. ХОРДОВЫЕ. CHORDATA* . . . . . 276

*Подтип.* Позвоночные. Vertebrata . . . . . 277

*Надкласс I. Рыбы. Pisces* . . . . . 293

Класс I. *Бесчелюстные. Agnatha* . . . . . 297
Отряд I. *Heterostraci* . . . . . 297
Отряд II. *Osteostraci* . . . . . 298
Отряд III. *Palaeospondyloidea* . . . . . 300
Класс II. *Placodermi* . . . . . 300
Отряд I. *Antiarcha* . . . . . 300
Отряд II. *Arthodira* . . . . . 303
Класс III. *Хрящевые рыбы. Chondrichthyes* . . . . . 304
Отряд I. *Selachii (Plagiostomi, поперечноротые)* . . . . . 305
Отряд II. *Химеры. Holocephali (цельноголовые)* . . . . . 310
Класс IV. *Костистые рыбы. Teleostei* или *Osteichthyes* . . . . . 312
Подкласс I. *Лучеперые. Actinopterygii* . . . . . 312
Отряд I. *Chrondrostei* . . . . . 313
Подотряд I. Palaeoniscoidea . . . . . 313
Подотряд II. Acipensoroidea . . . . . 314
Отряд II. *Holostei* . . . . . 315
Отряд III. *Собственно костистые рыбы* . . . . . 316
Подкласс II. *Кистеперые. Crossopterygii* . . . . . 317
Подкласс III. *Двоякодышащие. Dipnoi* . . . . . 318
*Геологическое распространение рыб* . . . . . 320
Характеристика групп рыб . . . . . 322
*Надкласс II. Четвероногие. Tetrapoda* . . . . . 323
Класс I. *Амфибии. Amphibia* . . . . . 323
Подкласс I. *Панцырноголовые. Stegocephali* . . . . . 327
Отряд I. *Phyllospondyli* . . . . . 328
Отряд II. *Lepospondyli (Microsauria)* . . . . . 331
Отряд III. *Temnospondyli (Labyrinthodontia)* . . . . . 331
Подотряд I. Embolomeri . . . . . 331
Подотряд II. Rhachitomi . . . . . 332
Подотряд III. Stereospondyli . . . . . 333
Подкласс II. *Амфибии собственно. Euamphibia* . . . . . 334
Отряд I. *Хвостатые. Urodela* или *Caudata* . . . . . 334
*Геологическое распространение амфибий* . . . . . 335
Характеристика групп амфибий . . . . . 336
Класс II. *Пресмыкающиеся. Reptilia* . . . . . 337
Группа Anapsida . . . . . 340
Отряд I. *Cotylosauria* . . . . . 340
Отряд II. *Черепахи. Chelonia* . . . . . 343
Группа Synapsida . . . . . 345
Отряд III. *Theromorpha* . . . . . 345
Отряд IV. *Плезиозавры. Sauropterygia* . . . . . 348
Группа Diapsida . . . . . 350
Отряд V. *Клювоголовые. Rhychocephalia* . . . . . 350
Отряд VI. *Крокодилы. Crocodilia* . . . . . 351
Отряд VII. *Динозавры. Dinosauria* . . . . . 353
Отряд VIII. *Летающие ящеры. Pterosauria* . . . . . 356
Группа Parapsida . . . . . 359

Отряд IX. *Чешуйчатые. Squamata* . . . . . 339

Подотряд I. Ящерицы. Lacertilia . . . . . 359
Подотряд II. Мозазавры. Mosasauria. Ящеры с Мааса 361
Подотряд III. Змеи. Ophidia . . . . . 361

Отряд X. *Ихтиозавры. Ichthyosauria* . . . . . 361

*Геологическое распространение рептилий* . . . . . 364

Характеристика групп пресмыкающихся . . . . . 366

Класс III. *Птицы. Aves* . . . . . 367

Подкласс I. *Древние птицы. Archaeornithes* . . . . . 370
Подкласс II. *Новые птицы. Neornithes* . . . . . 372

*Геологическое распространение птиц* . . . . . 372

Класс IV. *Млекопитающие. Mammalia* . . . . . 373

Подкласс I. *Беспоследовые. Eplacentalia* . . . . . 381

Отряд I. *Однопроходные. Monotremata* . . . . . 382
Отряд II. *Сумчатые. Marsupialia* . . . . . 382

Подотряд I. Многобугорчатые. Multituberculata . . 382
Подотряд II. Многорезцовые. Polyprotodontia . . . . . 383
Подотряд III. Двурезцовые. Diprotodontia . . . . . 384
Подкласс II. *Последовые. Placentalia* . . . . . 385

Отряд I. *Насекомоядные. Insectivora* . . . . . 385
Отряд II. *Рукокрылые. Chiroptera* . . . . . 386
Отряд III. *Хищные. Carnivora* . . . . . 386
Отряд IV. *Неполнозубые. Edentata* . . . . . 388
Отряд V. *Первичнокопытные. Condylarthra* . . . . . 390
Отряд VI. *Непарнокопытные. Perissodactyla* . . . . . 391
Отряд VII. *Парнокопытные. Artiodactyla* . . . . . 397

Подотряд I. Нежвачные. Nonruminantia . . . . . 398
Подотряд II. Жвачные. Ruminantia . . . . . 398

Отряд VIII. *Хоботные. Proboscidea* . . . . . 401
Отряд IX. *Китообразные. Cetacea* . . . . . 406
Отряд X. *Морские коровы. Sirenia* . . . . . 408
Отряд XI. *Приматы. Primates* . . . . . 409

Подотряд I. Полуобезьяны. Prosimiae (Lemuroidea). 410
Подотряд II. Обезьяны. Simiae . . . . . 410

*Геологическое распределение млекопитающих* . . . . . 413

Характеристика групп млекопитающих . . . . . 414

## ПАЛЕОБОТАНИКА

*Тип I. СЛОЕВЦОВЫЕ. THALLOPHYTA* . . . . . 418

Класс I. *Бактерии. Schizomycetes* . . . . . 418
Класс II. *Синезеленые водоросли. Schizophyceae* или *Cyanophyceae* . . . . . 419
Класс III. *Жгутиковые. Flagellatae* . . . . . 420
Класс IV. *Слизевики. Myxomycetes* . . . . . 421
Класс V. *Перидинеи. Peridineae (Dinoflagellatae)* . . . . . 421
Класс VI. *Диатомовые водоросли. Diatomeae* . . . . . 421
Класс VII. *Сцеплянки. Conjugatae* . . . . . 422
Класс VIII. *Зеленые водоросли. Chlorophyceae* . . . . . 422
Класс IX. *Харовые. Charophyta* . . . . . 425
Класс X. *Бурые водоросли. Phaeophyceae* . . . . . 427
Класс XI. *Багряные водоросли. Rhodophyceae (Florideae)* . . . . . 428
Класс XII. *Грибы. Fungi* . . . . . 429
Класс XIII. *Лишайники. Lichenes* . . . . . 429

Зародышевые бессифонные. Embryophyta asiphonogama . . . . . 429
*Тип II. МОХООБРАЗНЫЕ. BRYOPHYTA* . . . . . 434
Класс I. *Мхи печеночные. Hepaticae* . . . . . 434
Класс II. *Лиственные мхи. Musci frondosi* . . . . . 434
*Тип III. ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ. PTERIDOPHYTA* . . . . . 434
Класс I. *Псилофитовые. Psilophytales* . . . . . 435
Класс II. *Плауновые. Lycopodiales* . . . . . 436
Класс III. *Псилотовые. Psilotales* . . . . . 442
Класс IV. *Хвощевидные. Articulatales* . . . . . 442
Подкласс I. *Каламофитовые. Calamophytales* . . . . . 442
Подкласс II. *Псевдоборниевые. Pseudoborniales* . . . . . 442
Подкласс III. *Клинолистовые. Sphenophyllales* . . . . . 442
Подкласс IV. *Хейростробовые. Cheirostrobales* . . . . . 444
Подкласс V. *Хвощеобразные. Equisetineae* . . . . . 444
Класс V. *Прапапоротниковые. Primofilices* . . . . . 447
Класс VI. *Папоротниковые. Filicales* . . . . . 447
Зародышевые сифоногамные. Embryophyta siphonogama . . . . . 453
*IV Тип. ГОЛОСЕМЕННЫЕ. GYMNOSPERMAE* . . . . . 454
Класс I. *Папоротникосеменные. Pteridospermales* . . . . . 454
Класс II. *Кордаиты. Cordaitales* . . . . . 455
Класс III. *Беннеттитовые. Bennettitales* . . . . . 456
Класс IV. *Саговиковые. Cycadales* . . . . . 460
Класс V. *Гинкговые. Ginkgoales* . . . . . 463
Класс VI. *Хвойные. Coniferales* . . . . . 464
Класс VII. *Хвойниковые. Gnetales* . . . . . 465
*V Тип. ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. ANGIOSPERMAE* . . . . . 465
Класс I. *Однодольные. Monocotyledonae* . . . . . 467
Класс II. *Двудольные. Dicotyledonae* . . . . . 468
*Общий очерк распространения и развития растений* . . . . . 470
Некоторые закономерности развития органического мира . . . . . 474
Законы возрастающей дифференциации и специализации, морфологического и биологического прогресса . . . . . 474
Закон необратимости эволюции . . . . . 477
Вымирание животных и растений и его причины . . . . . 479
Латинский указатель . . . . . 489
Русский указатель . . . . . 499





Отв. редактор *А. Н. Рябинин.* Техн. редактор *Р. Аронс.*

Издат. № 174. Тираж 5 000. Сдано в пр-во с готовых матриц 14/XI 1936 г. Подп. в печать 26/V 1936 г. Формат бумаги 62 × 94. Уч.-авт. листов 40,75. Бумажных листов 16. Печатных знаков в бумажном листе 101 000. Заказ 1937. Ленгорлит № 12772. Выход в свет декабрь 1936 г.

3-я тип. ОНТИ им. Бухарина. Ленинград, ул. Моисеенко, 10.

620