Л. Ш. Давиташвили

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ОНТИ НКТП СССР 1936

Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

Действительный член палеонтологической лаборатории Московского государственного университета

56(07.1.1)
Д-13

56(075)

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ, ДОПОЛНЕННОЕ И ПЕРЕРАБОТАННОЕ

Утверждено ГУУЗ НКТП в качестве учебного пособия для нефтяных втузов

Ц. 5 р. 50 к., Перепл. 1 р. 25 к.

773

617

Институт Геологических Наук Академии Наук СССР
Библиотека

Библиотека
Геологического Ин-та
Арм. Фил. Ак. Наук СССР

ОНТИ НКТП СССР 1936
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ ГОРНО-ТОПЛИВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА ЛЕНИНГРАД

ГТ — 10-5-2

А Н Н О Т А Ц И Я

Книга доктора геологических наук Лео Шиовича Давиташвили «Палеонтология» является учебником, соответствующим по объему краткому курсу палеонтологии в некоторых вузах и втузах (в частности нефтяных). Как в каждом учебнике палеонтологии в книге рассматриваются важнейшие группы ископаемых животных, но, кроме того, имеются главы, посвященные определению окаменелостей (глава X), выяснению образа жизни вымерших организмов (глава XII), закономерностям в истории органического мира (глава XIV) и истории палеонтологических знаний (глава XV).

Книга может служить основным учебником и в тех втузах и вузах, где палеонтология проходится не как самостоятельный предмет, а как часть курса исторической геологии.

Студенты, изучающие палеонтологию в более полном объеме, могут пользоваться книгой как пособием в части, касающейся общих вопросов палеонтологии и методов палеонтологических исследований.

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

При переработке этой книги для второго издания общий план ее остался без изменения. В предисловии к первому изданию были изложены основные требования, которым, на наш взгляд, должен удовлетворять всякий учебник палеонтологии, выпускаемый для советской высшей школы. Мы не считаем нужным воспроизводить здесь эту часть предисловия к первому изданию нашей книги, так как рассчитываем более подробно рассмотреть этот вопрос в особой работе, которую мы предполагаем посвятить методике преподавания палеонтологии. Небольшая часть этой работы, имеющая характер введения, помещена под заглавием «О методике преподавания палеонтологии в советской высшей школе» в № 8 «Проблем советской геологии» за 1935 г.

Палеонтология преподается у нас в вузах и втузах различных типов по программам, значительно отличающимся одна от другой. Наша книга предназначена для прохождения краткого курса, который обычно изучается до исторической геологии. Первое издание книги имело в виду прежде всего студентов, изучающих палеонтологию в нефтяных втузах. На деле оказалось, что книга в основном приемлема и для некоторых других втузов и вузов. Мы сочли необходимым принять это во внимание при подготовке книги ко второму изданию. В новом издании мы постарались, помимо внесения необходимых исправлений, сделать значительные дополнения во всех почти главах книги. Особенно сильно расширить пришлось главу, посвященную позвоночным, без изменения, однако, основного характера этой главы, имеющей целью дать представление об истории развития класса: более подробное рассмотрение систематики и морфологии позвоночных заставило бы нас во много раз увеличить этот раздел книги, что сделало бы его малодоступным для студентов тех вузов и втузов, где прохождению его уделяется очень небольшое число часов. Кроме того, мы даем новую главу, посвященную истории палеонтологических знаний. Так как для понимания этой главы необходимо, конечно, знакомство с предметом палеонтологии и с некоторыми из ее основных достижений, то мы решили поместить эту главу в конце книги. В этой же главе рассматриваются и перспективы палеонтологии в нашей стране, где созданы совершенно исключительно благоприятные, небывалые условия для быстрого роста и развития палеонтологической науки.

Во втором издании книги, так же как и в первом, дается немало материала, относящегося к биологии современных нам организмов. Это, однако, не значит, что мы предполагаем у читателя полное отсутствие элементарных биологических знаний (начатки биологии поступающий в вуз или втуз должен был получить уже в средней школе). Но мы, во-первых, считаем нелишним при прохождении палеонтологии

напомнить студенту те знакомые уже ему основные данные из биологии, четкое и твердое знание которых особенно важно для понимания курса палеонтологии; во-вторых, мы убеждены в необходимости дать в этом учебнике краткие сведения об экологии тех групп современных организмов, которые особенно важны с палеонтологической точки зрения, так как таких данных учащийся не найдет не только в кратких учебниках биологии, но и в объемистых руководствах по биологии для высших учебных заведений.

При переработке книги для второго издания мы пользовались советами и указаниями многих научных работников. С глубокой благодарностью мы отмечаем многочисленные ценные указания покойного проф. Д. И. Иловайского. Не можем отказать себе в удовольствии выразить искреннюю признательность и всем другим лицам, которые помогли нам в этом деле: К. А. Али-Заде, М. В. Баярунасу, С. А. Гатуеву, д-ру М. Ф. Глесснеру, д-ру П. Гочеву (Варна), проф. А. Морлей Дэвису (Prof. A. Morley Davis), проф. А. И. Джанелидзе, Т. А. Добролюбовой, проф. Ю. А. Жемчужникову, Б. П. Жижченко, И. В. Качарава, Е. А. Ивановой, д-ру В. П. Колесникову, проф. В. И. Крокосу, проф. М. Л. Левину, М. Д. Метальникову, В. В. Меннеру, Д. Д. Обручеву, Д. М. Раузер-Черноусовой, Н. Т. Сазонову, Т. Г. Сарычевой, Е. Д. Сошкиной, В. А. Теряеву, проф. В. Фридбергу (Prof. Dr. W. Friedberg), Н. А. Штрейсу и др.

Л. Давиташвили

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

Дать учебник палеонтологии, соответствующий потребностям современной высшей школы, — дело нелегкое... работа моя будет вознаграждена, если данный учебник, как первый учебник нового типа, будет способствовать популяризации идей, которые я старался положить в его основу, и тем ускорит подготовку более удачных опытов в этом направлении.

ГЛАВА I

ВВЕДЕНИЕ

Предмет палеонтологии

Палеонтология есть наука об организмах, существовавших на протяжении геологической истории. Самое название этой науки происходит от трех греческих слов: palaion — древний, ontos — существо, logos — слово или учение, наука. Таким образом, «палеонтология» буквально означает: «наука о древних существах». Итак, эта наука изучает все организмы, когда-либо жившие на земном шаре, поскольку до нашего времени сохранились какие бы то ни было данные, относящиеся к этим существам.

Составляя часть биологии в широком смысле слова, наша наука граничит с ботаникой и зоологией, как с дисциплинами, изучающими современный нам органический мир, и отчасти совпадает с этими науками по объему, так как многие из ныне живущих организмов составляли часть органического мира и в геологическом прошлом земного шара.

Палеонтология изучает древний органический мир по сохранившимся остаткам или следам жизнедеятельности животных и растений. Эти остатки и следы жизнедеятельности организмов прежних времен, находимые в слоях земной коры, называются *окаменелостями* или *ископаемыми*.

Палеонтология изучает все организмы, жившие до нынешнего геологического момента, и их историю. Таким образом, предмет изучения в палеонтологии несравненно обширнее, чем в биологии современных нам существ. Действительно, палеонтология должна изучать строение и систематику древних организмов, происхождение живших когда-то животных и растений; она, далее, должна исследовать их и со всех других сторон, с которых рассматривает организмы биология вообще: со стороны их образа жизни, физиологии и т. д., поскольку это доступно исследованию. В частности, палеонтология должна изучать *экологию* древних организмов, т. е. отношения этих организмов к окружающей их органической и неорганической среде.

Представляя собою историю жизни на земле, палеонтология тем самым неразрывно связывается с исторической геологией.

Именно с геологией наша наука связана теснейшим образом и в *народнохозяйственном* отношении. Если биология современных организмов является теоретической основой для медицины, животноводства, растениеводства, то палеонтология, как это будет ясно из дальнейшего, обслуживает геологию и прикладные отрасли последней, и в этом именно заключается значение палеонтологии для народного хозяйства.

Окаменелости

Окаменелостями или ископаемыми называют, как мы видели, всякие остатки или следы жизнедеятельности организмов прошедших геологических моментов, сохранившиеся в слоях земной коры.

Согласно этому определению, окаменелостями надо считать и окаменевшие твердые части тела животного, в которых первоначальное вещество более или менее замещено минеральными веществами, и совершенно не измененные раковины, не отличимые по сохранности от раковин ныне живущих животных, и следы ног древних позвоночных, и окаменевшие остатки экскрементов животных, и остатки скорлупы яиц птиц и пресмыкающихся, — словом, всякие остатки организмов или даже следы их жизнедеятельности, в той или иной степени сохранившие свою первоначальную форму.

При исключительно благоприятных условиях остатки организмов сохраняются в почти не измененном виде. Примерами такого сохранения древних организмов могут послужить замерзшие трупы мамонтов, находимые в Сибири.

Остатки организмов будут называться окаменелостями или ископаемыми даже в том случае, если они принадлежат видам, п р о д о л ж а ю щ и м существовать и в нынешний геологический период.

В то же время остатки организмов, происходящие из осадков, образовавшихся в н ы н е ш н и й геологический момент в современных морях или озерах при ныне существующих физико-географических условиях, не могут быть названы окаменелостями, независимо от степени изменения этих остатков в осадках. Но совершенно ясно, что резкую границу между подобными остатками и окаменелостями провести нельзя, как нельзя провести резкую границу между геологическим прошлым и настоящим земной коры.

Обычно, однако, органические остатки претерпевают значительные изменения после погребения в отложившихся осадках.

После смерти остатки организмов, как правило, подвергаются разложению; в результате этого процесса обыкновенно совершенно разрушаются все органические вещества. Таким образом, разрушаются целиком организмы, лишенные твердых образований; эти последние иногда состоят исключительно из органических веществ (например хитин — роговое вещество, содержащее азот, весьма стойкое в отношении воздействия кислот и щелочей), чаще же они содержат и минеральные вещества (известь, кремнезем). Твердые образования, состоящие лишь из органических веществ, обычно также подвергаются распаду; они могут сохраняться лишь в исключительно благоприятных случаях.

Если те или иные остатки организмов сохраняются в ископаемом состоянии, то они обычно подвергаются некоторым процессам, изменяющим их состав и строение.

Наиболее обычный процесс, которому подвергаются остатки животных, — процесс так называемого окаменения, при котором различные минеральные вещества, содержащиеся в воде в растворенном состоянии (карбонаты, кремнезем, сернистое железо или другие), проникают во все пустоты и заполняют их или замещают собою вещества, первоначально содержавшиеся в органических остатках. Так например, известковые раковины могут быть замещены кремнеземом, а кремне-

вые скелеты губок — кальцитом. Процессу окаменения, кроме остатков животных, могут подвергаться и остатки растений (стволы деревьев). Очень часто стволы и другие части растений подвергаются обугливанию, при котором они превращаются, например, в бурый уголь или в ка-

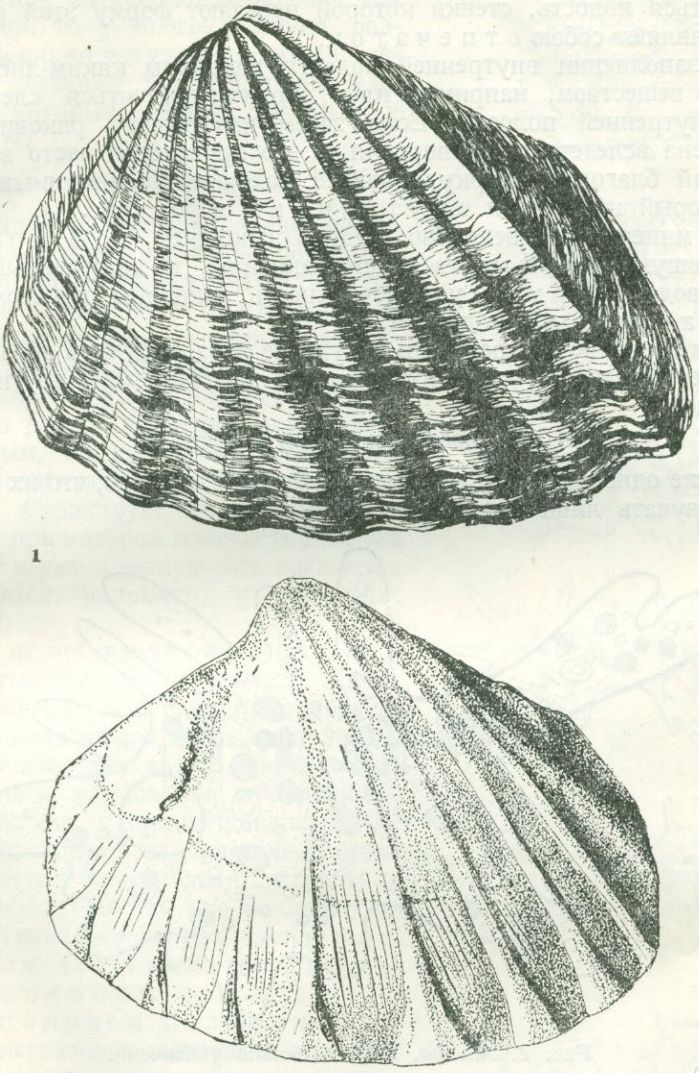


Рис. 1. *Didacna crassatellata*:
1 — раковина; *2* — внутреннее ядро.

менный уголь; листья же могут превращаться в тонкие углистые пленки, в которых очень часто сохраняются тончайшие жилки. В исключительных случаях остатки животных, состоящие из особого рогового вещества, называемого хитином, также встречаются в обугленном состоянии (например граптолиты, см. главу VI).

Отпечатки и ядра

Значение терминов — отпечаток, внутреннее ядро и внешнее ядро — легко уяснить себе на примере двустворчатых моллюсков. Если после погребения раковины последняя растворилась, то на ее месте может образоваться полость, стенки которой передают форму этой раковины и представляют собою о т п е ч а т о к.

При заполнении внутренней полости раковины каким-либо минеральным веществом, например илом, может получиться слепок или отлив внутренней полости. Если затем известковая раковина была уничтожена вследствие растворения (а это происходит часто в пластах отложений благодаря циркулирующей воде), то останется лишь слепок, который называется в н у т р е н н и м ядром (рис. 1).

Если минеральное вещество осадков заполняет в с ю п о л о с т ь, образовавшуюся после растворения раковины, то полученный слепок воспроизводит н а р у ж н у ю поверхность раковины и потому называется н а р у ж н ы м я д р о м.

Таким образом, внутренние и наружные ядра являются образовавшимися в естественных условиях слепками раковин или других частей организмов.

Строение и жизнь клетки

Низшие одноклеточные организмы обычно так малы, что их строение можно изучать лишь под микроскопом.

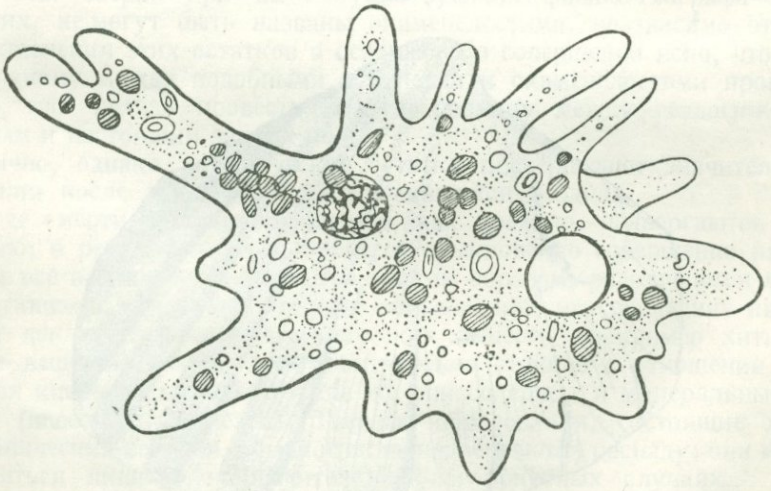


Рис. 2. *Amoeba*. Весьма сильно увеличено.

Возьмем для примера строение амёбы (рис. 2). Она представляет собою комочек бесцветного и прозрачного студенистого вещества, так называемой п р о т о п л а з м ы. Наружная часть протоплазмы обычно более плотна. Из других элементов клетки амёбы упомянем лишь я д р о, являющееся важной составной частью клетки. Если клетку разделить на две части, из которых одна будет содержать ядро, то другая часть обречена на смерть. Такое в основном строение имеют все одноклеточные организмы.

Одноклеточные организмы обычно очень малы. Те из них, которые имеют твердый скелет, например из извести, могут сохраняться в виде окаменелостей.

Если у одноклеточных все жизненные функции выполняются одной и той же клеткой, то у многоклеточных различные функции могут выполняться различными клетками или группами клеток, из которых состоят ткани и органы.

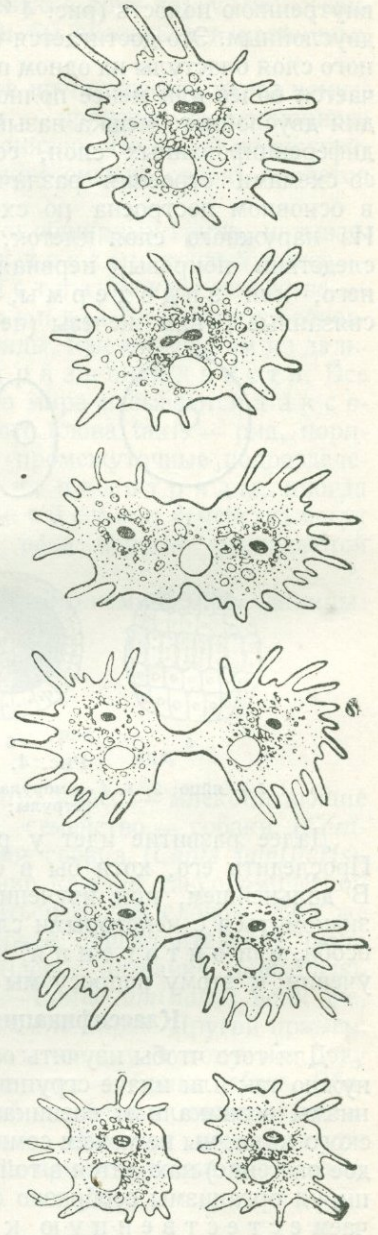


Рис. 3. Процесс деления у *Amoeba*.

Размножение и развитие

Животные размножаются либо бесполым, либо половым путем. Бесполое размножение может происходить или путем деления, или путем почкования. Деление состоит в том, что организм распадается на две половины. Процесс деления одноклеточного организма иллюстрируется на рис. 3. Деление может быть поперечным, когда клетка перед делением перетягивается как бы поперечным пояском. Существует также продольное деление, при котором плоскость деления проходит через длинную ось организма (наблюдается, например, у некоторых кораллов).

Если от организма отделяется некоторая, относительно небольшая часть, или, иными словами, если при распадении организма на две части одна значительно меньше другой, то такой способ размножения называется почкованием. И при делении, и при почковании образуются две части. У одноклеточных организмов клетки иногда делятся сразу на несколько частей, как это показано на рис. 50[4]. Такое явление называется распадочным делением, или спорообразованием.

При половом размножении у большинства многоклеточных животных после оплодотворения яйцевая клетка делится на две клетки; далее каждая клетка делится опять на две, затем этот процесс повторяется, и образуется последовательно 8, 16 клеток и т. д. (рис. 4). В этой стадии зародыш представляет сплошное скопление прилегающих друг к другу клеток, называемое морулой (от латинского слова morum — ягода шелковицы или тутового дерева). Последующее деление

клеток приводит к образованию полого зародыша — бластулы. На этой стадии организм состоит из одного слоя клеток, облекающего внутреннюю полость (рис. 4 [6]). В следующей стадии зародыш становится двуслойным. Это достигается обычно путем впячивания в полость клеточного слоя бластулы на одном полюсе. Вследствие такого впячивания получается более или менее полное сокращение полости бластулы. Эта стадия двуслойного мешка называется гаструлой. Тут мы имеем два диференцированных слоя, состоящие из клеток. Сравнивая гаструлу со схемами строения различных типов животных, мы видим, что она в основном построена по схеме типа кишечнополостных (см. гл. IV). Из наружного слоя клеток, или эктодермы, развиваются впоследствии покровы, нервная система и органы чувств, а из внутреннего, или эндодермы, — пищеварительный канал и некоторые связанные с ним железы (печень и др.).

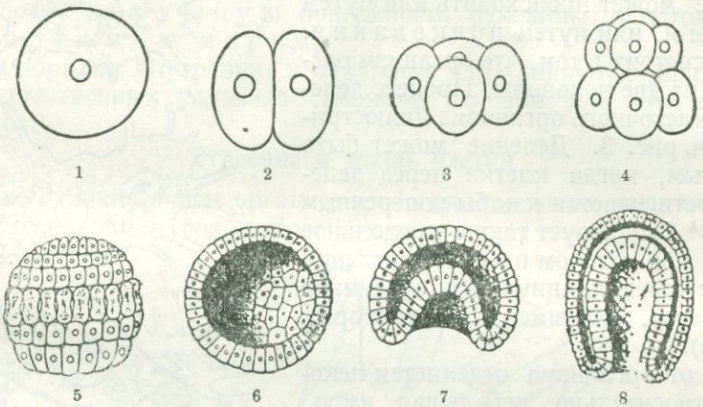


Рис. 4. Стадии развития яйца.

1 — яйцо; *2, 3, 4* — морула; *5 — 6* — бластула; *7* — переход к стадии гаструлы; *8* — гаструла. По Гачеку.

Далее развитие идет у разных групп животных разными путями. Проследить его, хотя бы в самых общих чертах, мы здесь не можем. В дальнейшем, при изучении различных типов и классов, мы будем знакомиться с некоторыми случаями развития особи. История развития особи, или онтогения, имеет большое значение для эволюционного учения; к этому вопросу мы вернемся в конце этой главы (стр. 39).

Классификация. Таксономические единицы

Для того чтобы изучить органический мир во всем его разнообразии, нужно так или иначе сгруппировать все организмы. Зная, что все организмы возникали и возникают в едином процессе развития органического мира, мы не можем сомневаться в том, что каждое животное (и каждое растение) находится в той или иной степени родства с другими. Группируя организмы сообразно с их родственными отношениями, мы получаем естественную классификацию органического мира.

Основой естественной классификации организмов являются, таким образом, их действительные родственные отношения. Искусственной была бы классификация, основанная на присутствии и развитии того или иного произвольно взятого признака или произвольно выбранного комплекса признаков, независимо от родственных отноше-

ний животных. Таким образом, при искусственной классификации животные могли бы оказаться в одной группе, несмотря на отсутствие тесного родства между ними, и наоборот, очень близкие друг другу, тесно связанные по происхождению животные могли бы оказаться в различных группах.

Естественная классификация имеет явное преимущество перед искусственной: она основана на представлении о процессе эволюционного развития органического мира, а потому и понятно, что одной из важнейших задач современной биологии (в широком смысле слова) является построение естественной классификации.

Весь животный мир делится на несколько обширных групп, называемых типами; каждый тип делится на классы; каждый класс — на отряды; каждый отряд — на семейства; каждое семейство — на рода; наконец, рода подразделяются на виды. Вид является основной, элементарной единицей. Но иногда и виды, как мы увидим из дальнейшего, распадаются на подвиды, или разновидности. Все перечисленные подразделения органического мира называются таксономическими единицами (от греческого слова taxis — ряд, порядок и nomos — закон). Иногда вводятся и промежуточные подразделения: так например, отряды часто делятся на подотряды; иногда несколько семейств объединяют в надсемейство; семейства могут быть разделены на подсемейства; рода нередко распадаются на подроды.

Итак, мы знаем следующие основные таксономические единицы:

тип,
класс,
отряд,
семейство,
род,
вид.

Пример: тип — позвоночные (*Vertebrata*), класс — млекопитающие (*Mammalia*), отряд — хищные (*Carnivora*), семейство — собаки (*Canidae*), род — собака (*Canis*), вид — домашняя собака (*Canis familiaris*).

Мы видим на этом примере, что название каждой таксономической единицы, кроме вида, может выражаться одним словом. Вид же обозначается двумя словами, из которых первое, существительное, означает род (*Canis*), а второе представляет видовое название (*familiaris*). Итак, научное название домашней собаки — *Canis familiaris*; волк же, принадлежащий к тому же роду, называется *Canis lupus*. Другой пример: обыкновенная лошадь и осел принадлежат к одному и тому же роду *Equus*; лошадь называется *Equus caballus*, а осел — *Equus asinus*. Обозначение всех видов животных и растений двойными именами называется двойной номенклатурой. Двойная номенклатура введена была Линнеем в 1758 г. Она теперь принята всеми зоологами, ботаниками и палеонтологами всего мира.

Общий обзор животного мира

Познакомимся теперь в самых общих чертах с типами животного мира; при этом расположим эти типы в порядке возрастающей сложности организации.

Все одноклеточные животные объединяются в тип *Protozoa* (простейшие).

Среди остальных животных, объединяемых под названием многоклеточных, или *Metazoa*, можно различать, с одной стороны, животных, у которых клетки лишь частично специализированы и объединены в ткани и органы, а с другой стороны, животных, у которых специализация клеток привела к созданию вполне определенных систем тканей и органов. К первой группе относится тип губок, а ко второй — все остальные многоклеточные. Губки, таким образом, — низший тип многоклеточных животных.

Тело губки имеет неопределенную или мало определенную форму, так как определенность наружной формы, вообще говоря, зависит от существования определенных органов.

Более высоко организованы представители типа кишечнополостных. Сюда относятся, например, медузы и коралловые полипы. Тело кишечнополостного соответствует стадии гаструлы всех более высокоразвитых многоклеточных и представляет собой в основном двуслойный мешок. Животные этого типа имеют уже более определенную внешнюю форму (рис. 5 и 6), частично определяемую существованием отчетливо развитых органов, каковы: щупальца, рот, органы воспроизведения и др. Эти животные обычно обнаруживают довольно совершенную радиальную симметрию. Поперечный разрез тела (рис. 5) показывает, что полость окружена стенкой, состоящей из двух слоев клеток. Клетки наружного слоя (эктодермы) служат для восприятия ощущений и для движения, клетки же внутреннего слоя (эндодермы) служат для пищеварения.

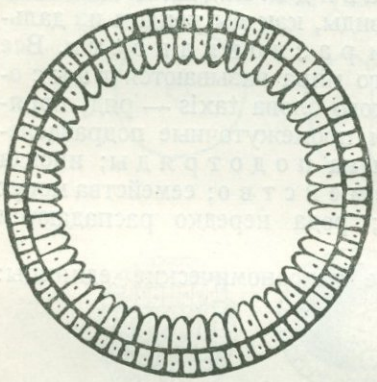


Рис. 5. Схематический поперечный разрез кишечнополостного. Стенка тела состоит из двух слоев клеток: наружного, или эктодермы, и внутреннего, или эндодермы. По Суиннертону.

Рис. 6. Схематический продольный разрез кишечнополостного (ср. рис. 5). Эндодерма зачернена. По Суиннертону.

Животные всех прочих типов отличаются от кишечнополостных присутствием третьего, среднего клеточного слоя — мезодермы, расположенной между эктодермой и эндодермой. Этот средний клеточный слой иногда достигает значительной толщины, так как он дает начало таким массивным образованиям, как кости и мускулы.

Из групп, характеризуемых этой степенью дифференциации, низшей по организации является обширная группа, которая известна под названием «червей». Эта группа состоит, в сущности, из нескольких различных типов, но мы не будем подробно описывать ее, так как лишь немногие

«черви» более или менее хорошо известны в ископаемом состоянии. Мезодерма у так называемых «низших червей» — сплошная (рис. 7), т. е. при своем развитии она не расщепляется для образования полости тела, известной под названием целома. У других «червей» («высших») мезодерма расщепляется на внутреннюю и внешнюю части, отделяемые

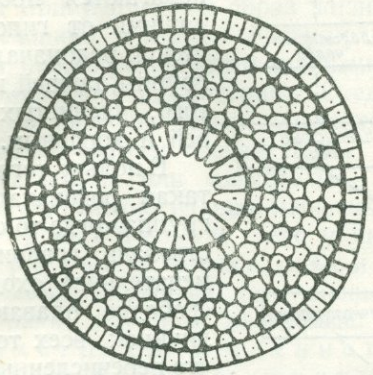


Рис. 7. Схематический поперечный разрез червя, лишенного целома. Видны: наружный слой клеток, или эктодерма, внутренний, или эндодерма, а между ними более толстый слой клеток — мезодерма. По Суиннертону.

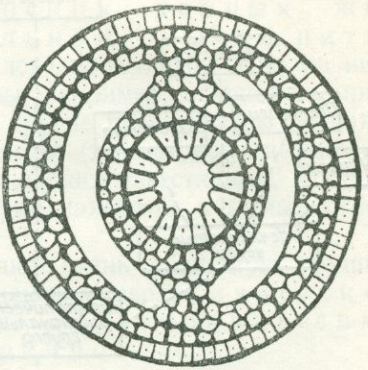


Рис. 8. Схематический поперечный разрез червя, имеющего целом. Как и на рис. 7, видны три слоя клеток: наружный, или эктодерма, внутренний, или эндодерма и средний (толстый), или мезодерма; но мезодерма здесь расщеплена на две части: наружную и внутреннюю, между которыми находится полость, так называемый целом. По Суиннертону.

друг от друга целомом (рис. 8). Эта полость имеется у всех более высокоорганизованных животных. У некоторых «червей», обладающих целомом, тело состоит из «колец», или члеников; некоторые органы повторяются

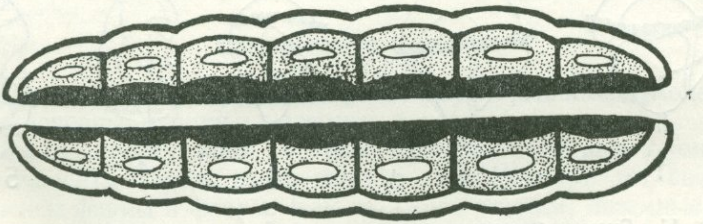


Рис. 9. Схематический продольный разрез членистого червя. Видны: эктодерма (белый слой), эндодерма (зачерненный слой), а между ними мезодерма (пунктир). Тело разделяется на членики. В каждом членике видная часть целома. По Суиннертону.

в каждом таком членике (рис. 9). Другие черви лишены членистости тела. Нечленистые черви являются, повидимому, сравнительно мало изменившимися потомками гипотетической родоначальной группы, от которой, кроме них, произошли также и членистые «черви».

Рис. 10 представляет схему предполагаемых родственных отношений основных групп животного мира. Согласно этой схеме, типы мшанок, плеченогих, моллюсков и иглокожих произошли, вероятно, от нечленистых червей (или от форм, очень близких к последним); нечленистые черви предполагаются происходящими от гипотетической родоначальной группы, давшей, кроме того, членистых червей и хордовых.

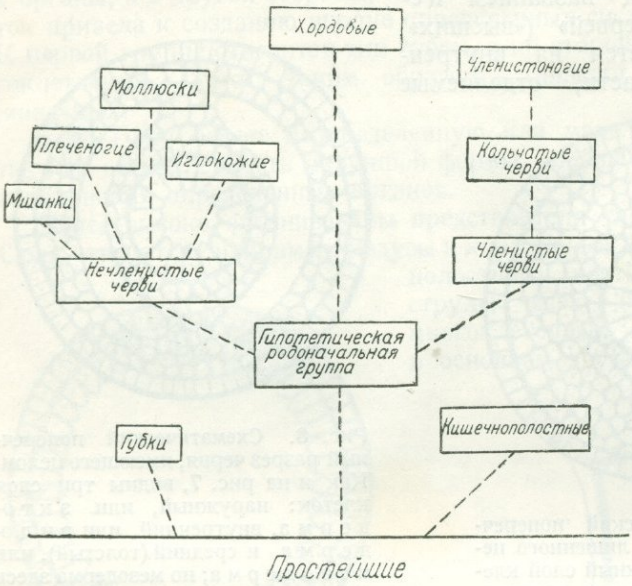


Рис. 10. Родственные отношения важнейших групп животного мира.

В пользу того, что такая родоначальная группа когда-то существовала, говорит замечательное сходство свободно плавающих личинок всех только что перечисленных типов. Взрослые «черви», мшанки, плеченогие, иглокожие и моллюски весьма значительно отличаются друг от друга по форме и строению, личинки же животных всех этих типов сходны: все они имеют простой, дугообразно изогнутый пищеварительный ка-

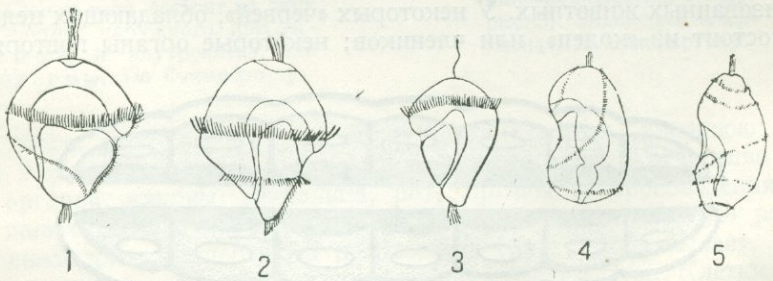


Рис. 11. Схематизированные рисунки свободно плавающих (планктонных) личинок различных беспозвоночных (сильно увеличено):

1 — Polygordius, кольчатый червь; *2 — Eupomatus*, червь из семейства *Serpulidae* (кольчатые черви — трубкожилы); *3 — Dreissensia*, двустворчатый моллюск; *4 — Balanoglossus*, кишечножаберный червь; *5 — Antedon*, морская лилия. По Бэрри.

нал, кольцо ресничек впереди рта, один или несколько жгутиков, под которыми находится нервный узел; иногда могут быть еще дополнительные кольца ресничек (рис. 11).

Мшанки — маленькие колониальные, прикрепленные животные, живущие в воде, почти всегда в морской.

Плеченогие — более крупные, одиночные морские животные, ведущие прикрепленный образ жизни; каждое животное сидит в раковине, состоящей из двух створок — верхней и нижней; единственная плоскость симметрии делит каждую створку на две половины.

Иглокожие — обширная группа морских донных животных; для них характерна радиальная, обычно пятилучевая симметрия тела взрослого животного. Одни из них ведут прикрепленный образ жизни (таковы, например, иглокожие, принадлежащие к классу морских лилий), другие представлены подвижными неприкрепленными донными животными (таковы морские звезды, морские ежи и голотурии). Скелет у иглокожих известковый, состоящий из многочисленных элементов, которые находятся в тесных отношениях к мягким частям тела.

Моллюски, или мягкотелые, составляют очень обширную группу преимущественно водных животных, обладающих твердой известковой раковиной; тело у них обычно двусторонне-симметричное, реже несимметричное.

Весьма обширный тип членистоногих содержит таких животных, как раки, пауки и насекомые. Тело обладает двусторонней симметрией и членистое; при этом, в отличие от червей, многие членики тела имеют по паре конечностей, каждая из которых состоит из нескольких члеников, чем и объясняется название типа. Членистоногие имеют наружный скелет, выделяемый исключительно эктодермой и состоящий из рогового вещества, называемого хитином.

Тип хордовых содержит наиболее высокоорганизованных животных. У низших хордовых скелет представляет эластический тяж, служащий внутренней опорной осью для тела. У более высокоорганизованных хордовых этот тяж замещается рядом хрящевых или костных тел — позвонков; такие животные относятся к подтипу позвоночных. К позвоночным принадлежат рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие.

Организмы и среда

По характеру той среды, в которой живут организмы, можно различать две основные группы: наземные и водные организмы.

Наземные распространены на суше, причем различным геоморфологическим элементам суши соответствуют специфически им свойственные комплексы фауны и флоры. Как мы скоро увидим, наземные животные имеют, в общем, меньшее значение для геологии, чем водные; для определения геологического возраста особенно важны остатки водных организмов. Поэтому мы подробнее остановимся лишь на условиях существования организмов, живущих в водной среде.

Континентальные водоемы. Пресноводные озера и другие континентальные водоемы имеют относительно бедную формами фауну. Объясняется это многими причинами: относительно малой площадью континентальных водоемов, самой пресноводностью большинства водоемов, к которой не приспособлены морские организмы (вследствие этого очень многие морские животные не проникают в реки), разобщен-

ностью пресноводных водоемов (которая препятствует переселению животных из одного водоема в другой), а также геологической недолговечностью озер, в связи с которой организмы не имеют времени приспособиться к условиям, господствующим в этих озерах, и другими факторами.

Морская среда. В морской среде мы видим большое разнообразие условий жизни организмов. Это обстоятельство, наряду с геологической древностью океана и обширностью площади, им занимаемой, объясняет разнообразие и обилие морской фауны.

Значение физико-химических условий морской среды для организмов. Одни водные организмы живут лишь в морской воде нормальной солености (при которой содержание растворенных в морской воде солей составляет 3,5% всей массы), другие могут жить и в более соленой и в менее соленой воде. Первые, т. е. свойственные лишь воде определенной солености, называются стеногалинными, вторые же, способные переносить значительные колебания солености, — эвригалинными. Из стеногалинных животных назовем пока иглокожих, плеченогих и головоногих моллюсков. Из эвригалинных упомянем весьма широко распространенный вид пластинчатожаберных *(Cardium edule)*, который живет в Средиземном море, в Черном и Каспийском, а также был находим в изобилии и в озерах как с весьма пониженной, так и с повышенной соленостью (рис. 250).

Так как каждому столбу воды в 10 *м* соответствует давление в 1 *ат*, то животные, передвигающиеся вертикально в океанических водах, должны переносить изменения давления, выражающиеся в сотнях атмосфер. Слишком значительные изменения давления при вертикальных перемещениях животных могут быть вредными, а иногда даже гибельными для последних.

Температура — весьма важный фактор в распределении морских организмов. Организмы, требующие более или менее одинаковой температуры, называются стенотермными, а те организмы, которые переносят значительные колебания температуры, называются эвритермными.

Солнечные лучи проникают в слои морской воды до известного предела, глубже которого царит мрак. В связи с этим у животных, населяющих части моря, в которые не проникает свет, глаза либо в большей или меньшей степени регрессируют за ненадобностью, либо, наоборот, достигают громадных размеров («телескопические глаза»). Полезность последнего приспособления легко понять, если принять во внимание, что в этих частях моря много светящихся — фосфоресцирующих — животных.

Свет проникает в массу воды приблизительно до глубины в 400 *м*, но гораздо ближе к дневной поверхности он становится уже недостаточным для обеспечения процесса ассимиляции углерода у растений.

Природа морского дна существенно влияет на распространение морских организмов. Так например, каменистый или вообще твердый субстрат необходим для прикрепленных организмов. Моллюски с толстостенными (хотя бы и не прикрепленными) раковинами также обычно живут на каменистом дне. В прибрежных областях организмы приспособляются к постоянному прибою: так, моллюски имеют здесь тенденцию к развитию очень толстостенной раковины. Многие животные защищаются от прибоя различными другими способами.

На илистом дне живут, между прочим, те пластинчатожаберные, которые зарываются в ил. Раковины моллюсков, живущих здесь, обычно относительно тонкостенны.

Весьма большое значение для распространения водных животных имеет присутствие в воде кислорода и других газов, главным образом углекислоты и сероводорода. Различные организмы относятся далеко не одинаково к недостатку кислорода в воде. Количество фактически присутствующего в воде кислорода можно выражать в процентах того количества, которое необходимо для насыщения воды кислородом. Некоторые животные нуждаются в насыщенной кислородом воде (100%). Таковы многие животные, населяющие самую мелкую зону моря, живущие у самого уровня моря или на ничтожной глубине. Между тем, количество кислорода в морской воде нередко бывает ниже 100%. На рис. 12

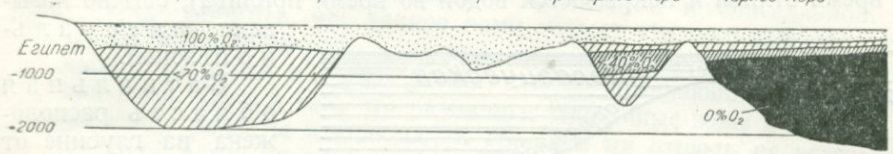


Рис. 12. Схематический разрез через восточную часть Средиземноморской области.

мы даем схематический разрез через восточную часть Средиземноморской области. На этом разрезе показана в приблизительных числах степень насыщенности кислородом различных морей и различных слоев воды этих морей. Мы видим, что количество кислорода колеблется от 100 до 0%. Кислород отсутствует в глубоких слоях Черного моря, которые к тому же заражены сероводородом. Последний отравляюще действует на большинство организмов; поэтому глубокие слои Черного моря являются почти безжизненными. Сильно пониженное количество кислорода обычно сопровождается сероводородным заражением. Если в настоящее время водоемы, в которых существуют условия, аналогичные современному Черному морю, сравнительно мало распространены, то в геологическом прошлом подобные бассейны иногда занимали, повидимому, значительные пространства.

Области морской среды

В море обычно различают следующие области (рис. 13) по глубине и по связанным с нею условиям, по проникновению света и по присутствию или отсутствию субстрата:

Области	Освещенность	Субстрат (дно)
Мелководная	Светлая	Есть
Батиальная	Почти темная	Есть
Абиссальная	Темная	Есть
Пелагическая	Светлая и темная	Нет

Область мелководная, или неритовая, простирается от поверхности до глубины около 200 *м*. Эта область характеризуется постоянным, более или менее сильным движением вод и изменчивой температурой, в связи с чем организмы, живущие в этой области, должны

617.

быть более или менее эвритермными. Она исключительно важна с точки зрения биологической. С одной стороны, сюда проникает свет, обусловливая возможность обильного развития водорослей — зеленых в верхних слоях воды и красных, в более глубоких — с другой стороны, тут на небольшой глубине от поверхности моря присутствует субстрат, на котором могут жить донные организмы. Эти организмы должны были выработать приспособления для защиты от ударов волн (зарывание в песок; просверливание углублений в камнях; присасывание к скалам; массивный прочный скелет, например массивные толстостенные раковины у моллюсков). Далее относительная мелководность обусловливает большую эффективность невысоких барьеров в смысле изоляции, являющейся существенным фактором, влияющим на эволюцию.

Самую мелководную часть этой области, а именно ту зону, которая ограничивается крайними пределами прилива и отлива (обнажается во время отлива и покрывается водой во время прилива), обычно называют литоральной зоной.

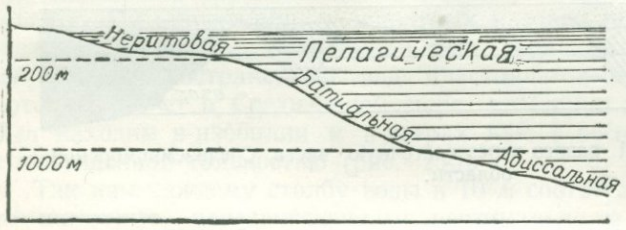


Рис. 13. Схема важнейших областей моря.

Батиальная область расположена на глубине от 200 до 1000 *м* и более. Волны нарушают спокойствие вод этой области лишь во время сильнейших бурь; течения же, постепенно слабеющие сверху вниз, охватывают всю ее толщу. Температура довольно постоянна, так как здесь нет не только суточных, но и годовых колебаний температуры. Соответственно этому все животные являются стенотермными.

Свет весьма слабо проникает в верхние слои и совершенно не проникает в более глубокие; поэтому здесь мало растениеядных животных, а преобладают илоядные, питающиеся илом, богатым органическими веществами, происходящими от организмов, падающих из верхних слоев после смерти. Окраска животных более или менее однообразная.

Абиссальная область расположена ниже глубины в 1000 *м*. Область эта характеризуется следующими особенностями: 1) Отсутствие света: здесь господствует глубокий мрак, нарушаемый лишь светящимися животными; 2) Покой: здесь нет движения воды, кроме чрезвычайно медленных глубоководных течений океана; 3) Холод: воды имеют постоянную низкую температуру, близкую к 0° С; однако в Средиземном море средняя температура выше благодаря барьеру у Гибралтарского пролива, препятствующему циркуляции более глубоких и более холодных вод. 4) Давление: давление воды в абиссальной области огромно; оно возрастает прямо пропорционально глубине.

Таким образом, абиссальная область представляет однообразную область огромных размеров, почти не подверженную изменениям. Растительность совершенно отсутствует; животные здесь питаются умершими организмами, падающими из расположенных выше слоев воды, или плотоядны. Здесь много слепых животных. Организмы, населяющие эту область, стенотермны.

Относительная неизменность условий в глубоком море давала повод думать, что оно может служить приютом весьма древним морским формам, вымершим в других областях моря. Однако глубоководные исследования не подтвердили этой догадки. Фауна этой области, надо думать, состоит преимущественно из животных, недавно переселившихся из менее глубоководных областей.

Пелагическая область. Приведенные выше подразделения морской среды относятся лишь к слоям, близким к морскому дну. Та масса воды, которая населена организмами, не связанными с дном, свободно передвигающимися в воде либо активно, либо пассивно, называется пелагической областью. Можно различать пелагические воды мелкого моря, расположенные над неритовой донной областью, и пелагические воды всего остального пространства, соответствующего донным областям — батиальной и абиссальной.

Надо заметить, что данное нами только что подразделение морской среды является широко принятым в настоящее время, но не единственным: существуют и другие схемы, заметно отличающиеся от рассмотренной нами. Дело в том, что различные глубинные зоны и области далеко не всюду развиты одинаково, и границы их отнюдь не всегда бывают на одной и той же глубине.

Бентос, планктон и нектон

Организмы в значительной степени зависят от среды, в которой они живут: так, у живущих в воде органы дыхания должны быть устроены иначе, чем у живущих на суше. Большое значение имеет для организмов отношение к твердому субстрату (к морскому дну). Как в мелководной прибрежной области, так и в глубоководных областях строение донных животных находится в тесной связи с природой дна.

Организмы, живущие на дне, неподвижно на нем покоящиеся или движущиеся по нему, составляют так называемый бентос. Формы, неподвижно прикрепленные ко дну, образуют сидячий или прикрепленный бентос, а формы, способные передвигаться по дну, составляют блуждающий бентос. Прикрепленными бентонными организмами являются многочисленные морские водоросли, кораллы, морские лилии, плеченогие, мшанки, некоторые двустворчатые моллюски и другие животные. Бентонные организмы, как правило, имеют тенденцию к развитию радиальной симметрии, особенно в тех случаях, когда условия среды одинаковы со всех сторон (например движение воды в одном господствующем направлении помешало бы развитию совершенной радиальной симметрии). Есть, впрочем, значительные исключения из этого правила; например плеченогие, которые построены по двусторонней симметрии. Для представителей прикрепленного бентоса характерны: утрата или слабое развитие мускулатуры и органов движения, а также органов зрения. Сюда, между прочим, относится огромное большинство колониальных организмов (колониальные кораллы, мшанки и др.).

Обширная группа блуждающих бентонных животных включает большое количество морских животных. В состав блуждающего бентоса входят: большинство корненожек, большинство червей, большинство пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков, морские ежи, морские звезды, большинство голотурий. У животных этой группы

преобладает двусторонняя симметрия, причем ротовое и анальное отверстия обычно находятся на двух противоположных концах тела; впрочем, имеются животные и с радиальной симметрией (например многие морские ежи, морские звезды). Сильно развиты органы движения и органы высших чувств. Колониальных организмов среди животных этой группы нет. Резкой границы между блуждающими бентонными и активно плавающими организмами провести нельзя: относительно некоторых животных трудно решить, к какой из этих групп следует их отнести (например некоторые ракообразные). Такие животные занимают промежуточное положение.

Нектон. Животные, относящиеся к нектону, активно плавают и обладают хорошо развитыми органами передвижения, которые позволяют этим животным плыть даже против течения. Одним из таких органов является хвост. Сюда относятся рыбы (большинство), киты, дельфины, а из вымерших позвоночных — многие пресмыкающиеся. Из моллюсков можно упомянуть многих головоногих, например осьминогов. Многие ракообразные также активно плавают и живут далеко от дна. Нектонные организмы обычно проявляют тенденцию к развитию хорошо обтекаемой, нередко веретенообразной формы тела, которое построено по двусторонней симметрии. На переднем конце тела обыкновенно имеется голова, где находятся органы чувств (глаза) и рот. Тело их не прозрачно. Они имеют ту или иную окраску, которая иногда следует определенным закономерностям. Скелет, мускулы и высшие органы чувств обычно высоко развиты.

К планктону относятся животные и растения, которые пассивно переносятся в воде волнами и течениями и у которых либо совершенно нет способности к активному передвижению, либо эта способность развита слабо. Очень многие планктонные организмы микроскопически малы и в чрезвычайном изобилии водятся в океанах, особенно у поверхности, другие достигают довольно крупных размеров (например медузы). К планктонным организмам относятся многие водоросли, в том числе — диатомовые, и многие одноклеточные животные (многие фораминиферы, например глобигерины, все радиолярии), медузы, крылоногие моллюски, некоторые ракообразные и другие животные, обычно очень малых размеров.

Наконец, как мы увидим в дальнейшем, планктонный образ жизни ведут личинки очень многих бентонных животных.

Тела планктонных организмов более или менее прозрачны, обычно бесцветны, лиловаты или розоваты; у них почти отсутствуют непрозрачные скелетные элементы, и лишь некоторые обладают тонкими раковинками. Тела у них очень часто радиально симметричны. В современных морях планктонная фауна распространена преимущественно до глубины в 2000 *м*. Многие планктонные организмы обладают гидростатическими органами, позволяющими им передвигаться в вертикальном направлении, и они имеют возможность опускаться на день, а также во время бурь, в более глубокие слои воды, где их не беспокоят свет и волны. Нередко удельный вес планктонных животных уменьшается благодаря содержащимся в них капелькам жира.

Таким образом, мы видим, что двусторонняя симметрия развивается обычно у активно передвигающихся животных; иными словами, она обычно связана со способностью двигаться в определенном направлении

(блуждающий бентос и нектон). Наоборот, организмы, у которых способность к активному передвижению отсутствует или слабо развита, обычно проявляют тенденцию к развитию радиальной симметрии (прикрепленный бентос и планктон): все направления для них безразличны. Когда мы познакомимся с достаточным количеством фактического материала, будет небесполезно вернуться к этому вопросу.

Целесообразным приспособлением планктонных организмов являются также прозрачность и малые размеры тела.

Наконец, заметим, что и наземные животные и растения могут быть разделены на группы, аналогичные до известной степени некоторым из только что рассмотренных нами: так, деревья, кустарники и травы принадлежат в «воздушному» (или «наземному») «прикрепленному бентосу»; млекопитающие и пресмыкающиеся в большинстве представляют аналогию блуждающему бентосу, а птицы и насекомые ведут своего рода «нектонный» образ жизни.

Биоценозы и танатоценозы и их значение в палеонтологии

Мы рассматривали уже условия среды, от которых зависит органическая жизнь. В водной среде, как мы видели, состав флоры и фауны связан с характером грунта, температурой, глубиной, соленостью и с другими условиями; поэтому вполне естественно, что на различных участках дна одного и того же бассейна мы видим различные «сообщества» животных и растений, различные комплексы живущих там организмов. На одних участках преобладают одни формы, на других — другие. Такие комплексы форм, встречающиеся в том или ином пункте бассейна в зависимости от определенных условий существования, называются б и о ц е н о з а м и. Так, изучение бентоса современного Черного моря позволило установить в заливах и в открытом море биоценозы скал, песка, зарослей, тех или иных водорослей, ракушечника, илов и др. Каждый биоценоз характеризуется тем или иным составом флоры и фауны. Например, сверлящие моллюски встречаются в биоценозе скал и отсутствуют в биоценозах илов. В других случаях связь между населением и условиями существования не бросается сразу в глаза, и требуется тщательное изучение, для того чтобы ее выяснить.

Надо твердо помнить, что к биоценозу того или иного пункта относятся организмы, ж и в у щ и е там. Так например, в Черном море был описан биоценоз прибрежного ракушечного песка с большим количеством живущих там моллюсков; там же оказалось очень много раковин одного маленького брюхоногого (улиткообразного) моллюска (называемого *Rissoa splendida*) и много обломков раковин одного двустворчатого моллюска (*Mytilaster lineatus*). Оба эти вида не относятся к данному биоценозу; они живут выше, по скалам и среди водорослей, растущих на скалах, а в ракушечном песке они находят только свою могилу.

«Сообщества» м е р т в ы х животных или растений, встречаемые в тех или иных пунктах дна моря или иного бассейна, предложено было называть т а н а т о ц е н о з а м и. Остатки мертвых организмов нередко образуют большие скопления; закономерности, которым подчиняются танатоценозы, представляют большое значение для палеонтологии.

Встречая остатки организмов в слоях земной коры, мы должны изучать характер комплексов этих ископаемых и их отношения к биоценозам и танатоценозам соответствующего геологического момента. Что мы

должны понимать под «ископаемым» танатоценозом? — Это танатоценоз того или иного момента геологической истории, состоящий из организмов, погребенных под осадками и сохранившихся в виде ископаемых. Ясно, что в данном случае организмы погибли и составляли уже «сообщества мертвых» до погребения их под осадками.

Возьмем несколько примеров таких «ископаемых» танатоценозов. Скопления раковинок планктонных организмов безусловно представляют собою «ископаемые» танатоценозы. К танатоценозам можно отнести скопления глобигеринового ила на дне современных океанов, а также скопления раковинок мелких планктонных спирально завитых моллюсков рода *Spirialis* (рис. 387); в миоценовых (чокракских) отложениях некоторых мест Северного Кавказа встречаются целые слои, сплошь сложенные из раковинок этого рода.

Наблюдая залегание раковин двустворчатых моллюсков в пластах, мы нередко замечаем, что створки ориентированы определенным образом, а именно обычно они обращены выпуклостью кверху. Как можно объяснить это явление? — Очевидно, раковины уже мертвых моллюсков распадались на створки, затем створки эти некоторое время находились в движении, до тех пор пока они не ложились на дно выпуклостью вверх. Приняв такое положение, створки, при сравнительно слабом и спокойном движении воды, оставались уже неподвижными до их погребения под осадками.

В других случаях мы можем убедиться в том, что встреченный нами комплекс ископаемых находится там, где они жили, т. е. на месте биоценоза, состоявшего из организмов, остатки которых мы здесь находим. Об этом может свидетельствовать прежде всего ориентировка окаменелостей в породах, если она соответствует положению, занимаемому обычно живым организмом. Например, нахождение раковин сверлящих моллюсков в пустотах, ими же просверленных, с несомненностью доказывает, что они тут и жили. Некоторые двустворчатые моллюски, как мы увидим в дальнейшем, занимают вертикальное положение в слое песка или ила, в который они зарываются. Нахождение раковин таких моллюсков в положении, перпендикулярном плоскостям напластования, убеждает нас в том, что эти раковины погребены там же, где они и жили. О том же свидетельствует нахождение вертикально стоящих стволов деревьев. Встречая коралловые или мшанковые рифы, мы имеем возможность удостовериться в том, что место погребения есть место, когда-то занимавшееся соответственными биоценозами. Некоторые признаки ископаемых могут указывать на то, что организмы жили либо на месте нынешнего нахождения их ископаемых остатков, либо очень близко от этого места. Об этом может свидетельствовать, например, обилие целых, неокатанных раковин с сомкнутыми створками. Множество нагроможденных створок устриц может указывать на древнюю устричную банку. Но если при внимательном рассмотрении оказывается, что все раковины более или менее окатаны (и просверлены хищными моллюсками), то, очевидно, приходится думать, что в данном случае был танатоценоз перенесенных водою створок, а не устричная банка.

Находя в пластах окаменелости, мы очень часто не имеем возможности установить, принадлежит ли данное «сообщество» к биоценозу данного пункта или нет. Но даже в таких случаях иногда можно — по способу сохранения ископаемых и по условиям их нахождения в осадках —

судить о биоценозе, из которого происходят данные остатки организмов. Иногда можно, например, установить, что последние происходят из биоценоза, находившегося недалеко от места теперешнего нахождения окаменелостей. Таким образом, даже не имея перед собою настоящего «ископаемого биоценоза», мы можем нередко получить о нем более или менее точное представление.

Совершенно ясно, что различение танатоценозов и биоценозов является делом весьма важным. Если нам удается по тем или иным данным восстановить биоценоз данного пункта для данной эпохи, то присутствие следов этого биоценоза позволит нам судить об условиях среды в данном пункте бассейна. Присутствие же «ископаемого танатоценоза» не позволяет делать непосредственно такие выводы для места его нахождения, хотя бы уже потому, что остатки организмов после смерти последних могут переноситься на очень большие расстояния.

Иногда движение воды производит удивительную сортировку остатков организмов по удельному весу и даже по форме: например, легкие раковины уносятся дальше, чем массивные. Таким образом, раковины одного и того же биоценоза могут быть распределены на несколько «механических фракций». Принятие каждой фракции за особый биоценоз может привести нас к совершенно неправильным палеогеографическим выводам, и это еще раз подтверждает необходимость различения биоценозов и танатоценозов.

Значение ископаемых для исторической геологии

Общепринятое деление геологической истории основано, как известно, на изучении ископаемых флор и фаун.

Чем древнее геологически ископаемые фауны и флоры, тем дальше они стоят от нынешних по своему составу и по организации видов, к ним принадлежащих.

Надо иметь в виду, что успехи тщательного изучения ископаемых позволяют геологам подразделять системы осадков на все более и более дробные комплексы слоев, проводить все более и более детальное подразделение геологических периодов.

Не все ископаемые имеют одинаковое значение для определения геологического возраста слоев, из которых они происходят. Некоторые организмы сравнительно мало изменялись на протяжении геологической истории, другие, наоборот, варьировали весьма быстро (в геологическом смысле).

Ископаемые, дающие возможность определить возраст слоя, из которого они происходят, называются р у к о в о д я щ и м и. Одни и те же руководящие окаменелости, встреченные в пластах, обнажающихся в двух различных пунктах, указывают на одинаковую древность, или одинаковый геологический возраст этих пластов.

Некоторые быстро изменяющиеся рода представлены различными видами в следующих друг за другом горизонтах. Это обстоятельство усиливает значение таких форм в качестве руководящих ископаемых. Далее, ценность руководящих окаменелостей тем выше, чем обширнее площадь их распространения в данном горизонте. Таким образом, руководящее значение форм зависит от их значительной и з м е н ч и в о с т и во времени и широкого р а с п р о с т р а н е н и я в отложениях данного возраста.

Нередко бывает, что отложения одного и того же возраста содержат значительно отличающиеся друг от друга комплексы окаменелостей. Тогда присутствие хотя бы одной или немногих общих окаменелостей может указывать на одинаковый геологический возраст; другие же окаменелости могут указывать на различия условий жизни этих комплексов. В отдельных случаях различия фаун одного и того же возраста могут зависеть, например, от различия солености, температуры воды, в которых жила эта фауна, от характера грунта, от глубины бассейна и от различных других условий. Различиям палеонтологическим часто соответствуют и различия литологических свойств осадков одного и того же возраста. Так, песчаники с крупными и разнообразными толстостенными раковинами могут соответствовать в некоторых случаях по возрасту глинам с редкими тонкостенными мелкими раковинами. Палеонтологические и литологические особенности, отличающие комплекс осадков, отложившихся в одном месте, от осадков, одновременно отложившихся в других местах, характеризуют ф а ц и ю этого комплекса осадочных отложений.

Изучение ископаемых может пролить обильный свет на условия образования осадков, в которых погребены эти ископаемые. Например, по присутствию пресноводных моллюсков можно решить, что осадки отложились в пресноводном бассейне; наоборот, морские стеногалинные виды указывают на соленость, близкую к нормальной. Многие формы служат доказательством солоноватоводности бассейна, т. е. солености, которая заметно ниже нормальной морской солености. Остатки растений указывают на определенные климатические условия. Так, присутствие остатков некоторых двудольных растений, характерных для теплого климата, в нижне-третичных отложениях в Гренландии служит доказательством мягкого климата, господствовавшего там в нижне-третичное время.

Некоторые животные указывают на определенные климатические условия: так, современные рифовые кораллы могут успешно развиваться при температуре не ниже 20° С, (хотя они могут в течение продолжительного времени переносить температуру 18° С). Так как формы третичных рифовых кораллов более или менее близки современным, есть основание думать, что распространение этих ископаемых видов также зависело от наличия температуры не ниже указанной.

Виды наземных животных, например моллюсков, могут служить указанием на то, что осадки, их содержащие, образовались на с у ш е. Конечно, при такого рода заключениях нужна осторожность, так как раковины и кости наземных животных могут быть снесены в море текучими водами.

Недостатки и достоинства палеонтологической летописи

Для каждого ясно, что в некоторых отношениях исследование окаменелостей находится в определенно худших условиях, чем исследование ныне живущих форм. Это прежде всего зависит от условий сохранения ископаемых в слоях земной коры.

Во-первых, мягкие и нежные части организмов, часто наиболее важные для познания анатомического строения и систематического положения этих организмов, почти никогда не сохраняются. Организмы, лишенные твердых скелетных элементов, крайне редко сохраняются

в ископаемом состоянии. При этом надо иметь в виду, что весьма обширные группы различных типов животных совершенно не содержат форм, имеющих части, могущие сохраняться в обычных условиях.

Во-вторых, для того чтобы остатки организмов сохранились и были доступны геологическому и палеонтологическому исследованию, необходим ряд благоприятных обстоятельств. Так, остатки животных могут сохраниться лишь в том случае, если до их разрушения они были погребены под отлагающимися осадками; там, где не происходит отложение последних, трупы организмов не могут сохраниться. Этим объясняется, например, исключительная редкость остатков птиц в слоях различных возрастов. Из юрской системы мы знаем лишь два птичьих скелета; оба найдены в верхнеюрском золенгофенском литографском сланце в Баварии. И это не удивительно: гораздо больше шансов сохраниться имеют морские и вообще водные животные, чем наземные, а тем более птицы.

В-третьих, необходимо, чтобы погребенные остатки не были уничтожены последующими процессами: например химическими процессами, происходящими в связи с циркулирующими в слоях водами, процессами уплотнения осадков и другими процессами, связанными с дальнейшей геологической историей отложений (диагенезом и метаморфизмом).

Далее, осадки, которые не были подняты до нынешней дневной поверхности, могут сделаться объектом палеонтологического изучения только по образцам пород из более или менее глубоких буровых скважин.

Как мы видим, ряд условий препятствует получению нами окаменелостей для палеонтологического изучения; поэтому трудно рассчитывать извлечь из слоев земной коры полную летопись развития жизни. Однако, несмотря на эти трудности, восстановление цельной картины развития организмов вполне возможно, и палеонтология успешно борется с этими трудностями. Преодолению их благоприятствуют следующие обстоятельства.

Во-первых, наука накопляет огромное количество фактического материала. Колоссально разросшаяся палеонтологическая литература ясно свидетельствует об этом; особенно важно то обстоятельство, что в некоторых случаях, например из толщ сравнительно юных отложений третичного периода некоторых областей, удается накопить огромные материалы, весьма обильно представляющие фауны последовательных горизонтов. Имея исключительные по богатству коллекции из относительно незначительных толщ осадков, распространенных на определенных, хотя бы и не очень обширных, участках земной коры, мы получаем возможность устанавливать общие закономерности развития организмов.

Во-вторых, углубленное изучение палеонтологических объектов позволяет непрерывно совершенствовать методы исследования, а это дает возможность познавать истину там, где вскрыть ее раньше старыми, более примитивными методами было невозможно.

Для выяснения путей развития тех или иных крупных отделов мира животных иногда огромное значение имеет изучение какого-нибудь одного представителя. В этом смысле знание одного-двух родов птиц из юрских отложений бросает весьма обильный свет на историю развития всего класса птиц. Таких примеров палеонтология насчитывает много; мы будем иметь возможность останавливаться на некоторых из них в систематической части нашего курса.

Палеонтология и эволюция

Эволюция органического мира есть часть единого процесса исторического развития материи.

Когда-то, в весьма отдаленное время, должны были возникнуть первые живые существа, гораздо более простые, чем любые из нынешних простейших (стр. 41); затем они развивались на протяжении всей геологической истории, давая несметное множество разнообразнейших форм. Огромное большинство этих форм исчезло, другие сохранились до нашего времени.

Такое представление о возникновении и эволюции жизни, как продукта исторического развития материи, есть необходимая основа научной биологии в широком смысле слова.

Эволюционная идея, идея единого происхождения всех организмов, высказывалась и развивалась в той или иной форме многими естествоиспытателями и мыслителями в различные моменты человеческой истории, в частности, в конце XVIII и в первой половине XIX в.; однако до половины XIX столетия эта идея имела мало успеха у натуралистов, большинство которых придерживалось старых взглядов о постоянстве форм органического мира.

Одни из этих натуралистов считали, что все без исключения виды были созданы творцом вселенной, другие, как Линней, допускали, что количество сотворенных богом видов в дальнейшем могло немного возрасти вследствие скрещивания между различными видами, в результате которого получались новые виды.

Однако успехи биологии в широком смысле слова — и в частности палеонтологии в области изучения вымерших животных — поставили сторонников сотворения видов перед непреодолимыми затруднениями. Знаменитый французский ученый Кювье, изучавший ископаемые остатки животных и восстанавливавший их скелеты, убедился в том, что остатки эти принадлежат к родам вымершим, не существующим в нынешней фауне. Исходя из этого, Кювье построил теорию катастроф. Катастрофы, по Кювье, были внезапными революциями в земной коре. Таковы например, опускания земной коры, за которыми следовал захват континентальных площадей морями. Другие катастрофы вызывали поднятие горных цепей и отступание морей; таким образом осушалось дно моря и создавались новые континентальные площади; по этим площадям могли распространяться наземные фауны, которые переселялись сюда из других областей.

Однако миграции организмов и их вымирание в связи с катастрофами далеко недостаточны для объяснения изменений, наблюдаемых в органическом мире на протяжении геологической истории. Дальнейшее накопление фактов в области исторической геологии и палеонтологии заставило ученика Кювье, известного палеонтолога д'Орбиньи, признать, что буквально после каждой катастрофы следовало новое сотворение живых существ. Этот ученый в 1849 г., незадолго до появления книги Дарвина «Происхождение видов» (которая была опубликована в 1859 г.), писал:

«Первый творческий акт имел место в силурийское время. После того как по какой-то геологической причине произошло уничтожение живых существ, через значительный промежуток времени совершился

новый творческий акт в девонское время. Таким образом, творческие акты имели место последовательно 27 раз, и земля вновь населялась растениями и животными после каждого геологического потрясения, уничтожившего все живое в природе. Таков факт — несомненный, но непостижимый; мы ограничиваемся установлением этого факта, не пытаясь проникнуть в сверхчеловеческую тайну, которая его окутывает».

В конце XVIII и в начале XIX в. палеонтология, подобно зоологии и ботанике, занималась преимущественно накоплением и систематизацией фактического материала.

Одной из главных задач было установление систематического порядка на основе введенной Линнеем двойной номенклатуры. Наука о животных и растениях пользовалась в то время метафизическим методом, сводящимся в основном к расчленению явлений, к установлению граней, которые признавались тогда неизменными. С этой точки зрения понятны слова Кювье: «Постоянство видов есть необходимое условие для существования научного естествознания».

Но эмпирические данные накапливались, и параллельно с этим процессом подготовлялся переворот в области метода. Метафизическое понимание органического мира, ставящее между явлениями абсолютные, неизменные грани, явно противоречило фактам и уже при д'Орбиньи не могло двигать биологию вперед. В связи с этим уже с конца XVIII, а в особенности в XIX в. отдельные натуралисты выдвигают учение о развитии (Ламарк, Жоффруа Сент-Илер и др.), борются с верой в постоянство видов.

Окончательный крах веры в неизменность видов органического мира связан с моментом выхода в свет в 1859 г. книги Чарльза Дарвина — «Происхождение видов». К этому времени описательное естествознание накопило великое множество фактов по систематике и морфологии организмов, а также по геологической истории животных и растений. Наивная история о двадцатисемикратном сотворении всего населения земли решительно опровергалась этими фактами. Первичное накопление фактов, для которого так много сделали натуралисты до-дарвиновской эпохи, подготовило торжество эволюционного учения, хотя сами естествоиспытатели, собиравшие и систематизировавшие эти факты, были в большинстве противниками этого учения. Таким образом, победа эволюции тесно связана со всем ходом развития естествознания. Здесь мы разберем в самых общих чертах учение Дарвина, или дарвинизм.

Теория естественного отбора

Естественный отбор есть, по Дарвину, фактор, обусловливающий эволюционное развитие всего органического мира. Теория естественного отбора, в сущности, весьма проста и состоит из моментов, объективное значение которых действительно не может быть подвергнуто сомнению. Мы разберем эти моменты, а затем перейдем к выводам.

1. *Изменяемость признаков в пределах одного и того же вида.* Дети одних и тех же родителей не вполне похожи друг на друга. Они нередко отличаются друг от друга различными, часто довольно резко выраженными признаками. У детей наблюдаются признаки, которых нельзя было заметить у родителей, и наоборот — у детей исчезают признаки, существовавшие у родителей. Бывают также колебания в степени развития тех или иных признаков.

Так, у многих видов ныне живущих наземных моллюсков замечается большое разнообразие в окраске, величине и форме раковины. Раковины представителей одного и того же вида иногда отличаются по своему облику друг от друга больше, чем раковины, относимые к двум различным ископаемым видам (рис. 480).

2. Обилие производимых на свет индивидуумов. Число производимых на свет особей всегда значительно больше числа доживающих до зрелого возраста.

Было вычислено, какое потомство произведет одно семя хорошо знакомого всем нам однолетнего растения, одуванчика, в течение 10 лет, при условии, что ни одно семя не погибнет. Оказалось, что десятое поколение, которое должно появиться в десятый год, было бы так обильно, что для него потребовалась бы площадь в 15 раз больше поверхности всей суши земного шара. Морской налим мечет зараз 28 000 000 икринок. Несмотря на это колоссальное количество особей, которые могли бы жить, количество особей этой рыбы остается приблизительно нормальным из года в год; следовательно, выживает примерно один зародыш из 14 000 000.

Мясная муха производит около 20 000 личинок, которые очень быстро развиваются; поэтому еще Линней указывал на то, что лошадь может быть съедена тремя мухами так же быстро, как львом.

Устрица может откладывать 60 000 000 яиц, а в среднем американские устрицы откладывают 16 000 000 яиц. Если бы из всех этих яиц вылупились личинки, которые дожили бы до зрелого возраста, то раковины пра-правнуков (пятого поколения) образовали бы скопление, объем которого был бы в восемь раз больше объема земного шара.

Ничего похожего, разумеется, мы не видим в природе. Это говорит о наличии фактора, противодействующего умножению числа особей каждого вида. Этот фактор — борьба за существование.

3. Борьба за существование. Это есть борьба особей каждого вида против всех воздействий, препятствующих их развитию и процветанию, против всех конкурентов и врагов и против неживой природы, поскольку она мешает существованию и развитию данных организмов.

Это есть прежде всего борьба между особями того же вида. Так, молодые деревца в лесу борются между собою. Одни из них скоро отмирают. Далее, некоторые из выживших, высоко подняв свои кроны, мешают доступу лучей солнца к менее высоко поднявшимся деревцам, к своим низкорослым братьям. Таким образом, число особей быстро уменьшается. Ту же борьбу мы видим у всех животных: борьбу за место, за пищу и за другие необходимые условия существования. Можно было бы привести много примеров борьбы между особями различных видов животных; достаточно, однако, упомянуть хотя бы о хищниках, преследующих свою добычу, или о паразитах, вызывающих заболевания у различных животных. Наконец, организмам приходится выдерживать жестокую борьбу против неблагоприятных условий неорганической природы: против засухи, губящей и животных и растения, против холода и других явлений.

4. Переживание наиболее приспособленных. Итак, в жесточайшую борьбу за свое существование вступает великое множество особей одного и того же вида, из которых лишь сравнительно

немногие могут дожить до зрелости. Какие из них имеют больше всего шансов выдержать эту борьбу со всеми многосложными трудностями и выйти победителями? — Естественно, что такими могут оказаться те, которые лучше других вооружены для борьбы, которые лучше других приспособлены к данным условиям, т. е. к борьбе с врагами и конкурентами и с неживой природой. Умирают те особи, которые менее приспособлены к борьбе за жизнь. Конечно, этот принцип применим к историческому процессу развития организмов, а не к каждой отдельной особи, судьба которой может быть несчастной или счастливой и по причинам, не зависящим от приспособленности к условиям жизни. Так, неожиданно напавший хищник может уничтожить всякое животное, как бы оно хорошо ни было приспособлено к обороне против подобных хищников.

Переживание наиболее приспособленных можно иллюстрировать следующим примером. Сумчатый волк (*Thylacynus cynocephalus*) ныне живет лишь на о. Тасмании, но его ископаемые остатки встречаются в поверхностных отложениях материка Австралии, что указывает на сравнительно недавнюю гибель этого вида в Австралии. Это сумчатое животное занимало в Австралии то положение, которое у нас принадлежит волку. Оно вымерло, очевидно, в связи с проникновением в Австралию собаки «динго», которой сумчатый волк уступает прежде всего по развитию интеллекта.

Отметим, что многие ученые делали попытки проверить принцип переживания наиболее приспособленных непосредственными наблюдениями и даже экспериментами. Так, было замечено, что в лесах Саксонии гусеница бабочки-монашенки беспощадно объедает некоторые сосны, но совершенно не трогает других сосен. Изучавший это явление ученый установил, что последние содержат на $^1/_2\%$ меньше терпентина. При одном из экспериментов разнообразно окрашенные куколки бабочки-капустницы были помещены на разных предметах (на растениях, заборах и т. д.) с целью выяснить, какие куколки будут уничтожены птицами. Оказалось, что выжили лишь куколки, находившиеся на предметах, цвет которых соответствовал цвету самих куколок. В других случаях аналогичные эксперименты были произведены с богомолами — крупными насекомыми, которые бывают окрашены в зеленый, желтый или бурый цвет. Их помещали на растениях различной окраски. При этом оказалось, что богомолы, сидевшие на одинаково с ними окрашенных растениях, в большинстве своем оставались нетронутыми, и наоборот, богомолы, посаженные на субстрат несоответствующей окраски, почти все уничтожались птицами.

5. Наследственность признаков. В борьбе за существование переживают, как изложено выше, наиболее приспособленные особи; те признаки переживающих, которые дали последним победу в борьбе за жизнь, могут оказаться наследственными и, таким образом, закрепляются у вида.

Если у представителей вида появляется какая-либо особенность, представляющая выгоду с точки зрения борьбы за жизнь, то эта особенность может обусловить переживание представителей, обладающих ею; а поскольку остальные особи, у которых эта новая особенность отсутствует или слабо развита, умирают, не оставляя потомства, происходит естественный отбор форм, обладающих этим признаком. При этом необходимо, чтобы данные признаки передавались по наследству. Нена-

следственные признаки, конечно, не могут закрепляться путем отбора. Итак, наследственная передача вновь появившихся или усилившихся признаков есть необходимое условие успеха естественного отбора.

Таким образом, происходящий в природе естественный отбор подобен искусственному отбору, при котором человек закрепляет за расой признаки, выгодные с точки зрения животноводства или растениеводства, и выводит ценные породы. Для разработки своего учения великий автор «Происхождения видов» использовал факты, связанные с разведением животных и растений. В этом отношении Англия является как раз классической страной. «Дарвин нашел, что при разведении животных и растений одного и того же вида удалось искусственно вызвать среди экземпляров их различия бóльшие, чем те, которые наблюдаются у видов, признаваемых вообще разными». В качестве примера искусственного отбора можно привести изученные Дарвином разнообразные домашние породы голубей, которые Дарвин считает происшедшими от одного вида — от дикого сизого голубя (рис. 14). Эти породы, выведенные человеком, так сильно отличаются друг от друга и от своего дикого предка, что если бы они были найдены в диком состоянии, то зоологи непременно отнесли бы их к различным видам или даже к различным родам.

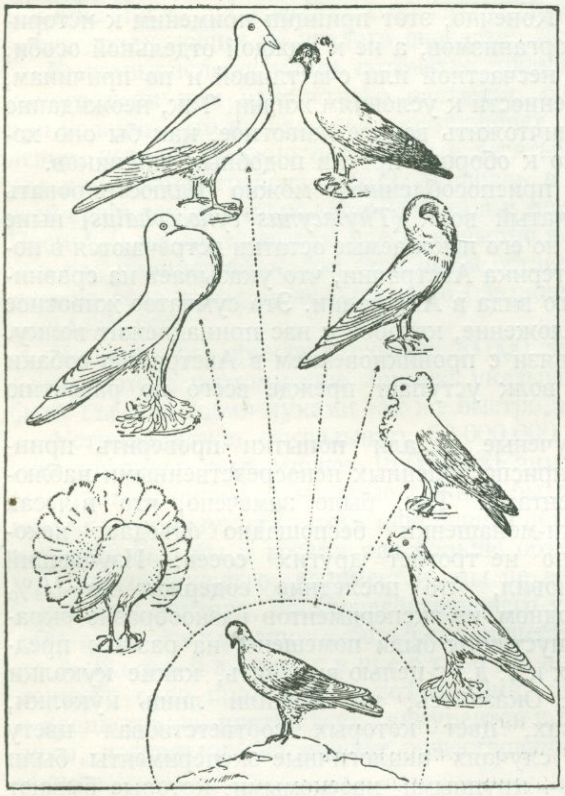


Рис. 14. Изменчивость у голубей. Различные породы голубей, выведенные искусственно из дикого сизого голубя, который изображен внизу.

Различные объяснения причин эволюции

Приведенное выше дарвиновское объяснение эволюции не есть единственное в настоящее время. Если эволюция органического мира стала незыблемой основой биологии, несмотря на повторяющиеся иногда весьма жалкие попытки мракобесов и реакционных «ученых» умалить ее значение или даже отрицать ее, то в отношении факторов, обусловливающих эволюционное развитие, в современной науке нет единства. Одни из объяснений причин эволюции исходят из явно ложных, ненауч-

ных предпосылок, допуская участие какого-то сверхъестественного фактора в этом процессе. Другие, подобно теории естественного отбора, пытаются исходить из естественных причин.

Изложим в немногих словах учения двух предшественников Дарвина: Ламарка и Жоффруа Сент-Илера; элементы этих учений сохранились доныне в так называемом неоламаркизме.

Ламарк в своей знаменитой «Философии зоологии», вышедшей в 1809 г., изложил свою эволюционную теорию. Он был убежден в постепенном развитии организмов, в происхождении одних видов от других и более высоко организованных форм от менее высоко организованных. Ламарк думал, что основным законом эволюции является «закон» постепенного совершенствования всего органического мира. «Природа — говорит Ламарк, — создавая в течение долгого времени животных и растения, образовала в том и другом царстве настоящую лестницу в смысле все увеличивающейся сложности их организации». Эта л е с т н и ц а, этот постепенно повышающийся ряд «как в животном, так и в растительном царстве должен начинаться с простейших тел и оканчиваться наиболее совершенными по организации и способностям». Это совершенствование есть «порядок природы», установленный «верховным творцом всего сущего», и совершенно не зависит от каких-либо внешних причин. Но внешние условия все же влияют на эволюцию организмов. «Если бы, — говорит Ламарк, — причина, непрестанно стремящаяся к усложнению организации, была единственной, имеющей влияние на форму и органы животных, то это усложнение происходило бы всегда в совершенно правильной прогрессии. Но это далеко не так». Эта равномерная эволюция нарушается воздействием внешней среды, которая обусловливает развитие новых видов и даже родов. Соответственно этому с т у п е н и упомянутой уже лестницы «... можно уловить, — по словам Ламарка, — только в главных группах общего ряда, а не в видах, даже не в родах».

Однако внешние условия не прямо влияют на форму и строение животных, а через психику. По Ламарку, изменения внешних условий могут вызвать изменения в употреблении тех или иных органов и частей тела животного. Продолжительное же упражнение, так же как и продолжительное неупотребление органов ведет, по Ламарку, к изменению органов тела, к появлению новых признаков строения.

«Частое и продолжительное употребление какого бы то ни было органа, — говорит Ламарк, — укрепляет мало-по-малу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, пропорциональную продолжительности его употребления, а постоянное неупотребление органа незаметно ослабляет его и в конце концов заставляет его исчезнуть».

Приобретенные таким образом изменения п е р е д а ю т с я п о н а с л е д с т в у.

Как же собственно возникают изменения? — Они возникают под действием внутренних сил, как бы бессознательных волевых импульсов, которые отвечают на воздействие внешних факторов выработкой тех или иных изменений организации. Так, в лишенных травы частях территории Африки жирафа не могла найти иной пищи, кроме листвы высоких деревьев; в связи с этим она вытягивала шею и передние ноги. Эти усилия вызывали изменения указанных частей тела, что привело с течением времени к выработке удивительного строения тела, характеризующегося длинной шеей и исключительно высоким ростом. Таким образом, в дан-

ном случае мы можем отметить следующие моменты принимаемого Ламарком процесса: 1) воздействие внешнего мира (растительность, представленная главным образом высокими деревьями); 2) ощущение потребности (потребности питаться листвой деревьев); 3) упражнение органов (вытягивание шеи); 4) превращение (удлинение шеи и прочие изменения строения). Итак, волевые усилия, обусловливающие упражнение тех или иных органов, приводят к изменениям организации. В этом заключается основная сущность ламаркова объяснения процесса эволюции животных.

Принять это объяснение — «значит принять магическое миропонимание», говорит Э. Дакке, один из нынешних палеонтологов, весьма сочувственно излагающий учение Ламарка. И действительно, эволюция организма, вызываемая сознательными или бессознательными волевыми усилиями, есть процесс чудесный, сверхъестественный и, если угодно, «магический».

Таким путем развитие новых видов может происходить, по Ламарку, у животных, которые имеют нервную систему.

Что же касается эволюции растений и низших животных, не имеющих нервной системы, то тут Ламарк принимает прямое изменяющее воздействие внешних условий.

В противоположность Ламарку, отвергавшему прямое изменяющее влияние внешних условий в отношении животных, Жоффруа Сент-Илер утверждал, что «... окружающая среда всемогуща в изменении форм организмов».

В прямом влиянии этой среды на животное или растение он видел причину изменений организации, развитию же привычек он не придавал значения. Кроме того, Жоффруа Сент-Илер допускал внезапное возникновение новых форм, скачки в развитии. Подобные скачки, по его мнению, совершаются не во взрослом организме, а в зародыше: внезапные превращения организмов зависят от глубоких изменений, происходящих в яйце под влиянием внешних условий.

Ламарк большое значение придает «внутреннему чувству организма», и учение его является виталистическим.

Витализм, как известно, для объяснения явлений природы прибегает к признанию воздействия сверхъестественных сил. Многие виталисты совершенно откровенно заявляли и заявляют, что в жизненных явлениях участвует особая сила, vis vitalis («жизненная сила»). Другие виталисты не решаются прямо говорить о каком-то сверхъестественном принципе, руководящем явлениями жизни, и облекают свои воззрения в более или менее туманную форму. Эта осторожность вполне понятна, так как неприкрытый мистицизм не может рассчитывать на большой успех в наше время.

Возьмем, например, учение о так называемом о р т о г е н е з е; согласно этому учению, изменчивость, а следовательно, и эволюция происходят по предопределенным линиям, зависящим от некоторых закономерностей, причины которых нам неизвестны.

Одни из сторонников ортогенеза не скрывают сверхъестественной сущности сил, которые, по их мнению, руководят эволюцией. Так, Карл Негели верит в некоторый мистический принцип совершенствования, верит в то, что в органической природе есть какая-то внутренняя тенденция эволюционного развития.

«Подобно тому, — говорит Негели, — как из каждой яйцеклетки в силу свойственного ей строения возникает только определенный растительный или животный вид, так и в возникших путем произвольного зарождения одноклеточных организмах была заключена возможность образования тех рядов развития, которые мы встречаем теперь в растительном и животном царстве».

Другой сторонник ортогенеза, Ф. Эймер, дает более осторожную, завуалированную формулировку своих виталистических воззрений. Он считает, что линии эволюционного развития подчинены немногим определенным направлениям, которые обусловлены не естественным отбором, а законом органического роста. Новый признак, раз возникнув, должен проделать известный путь до конечного пункта, предопределенного для данных условий. Естественному отбору отводится совершенно второстепенное место. Причины органического роста, по Эймеру, заключаются в воздействии внешних влияний, климата, питания или в определенной конструкции организма.

Этот органический рост Эймер сравнивает с ростом кристаллов, который происходит по определенным направлениям. «Именно в силу того, — говорит он, — что органическое образование форм основывается на физико-химических процессах, оно является, как и форма неорганических кристаллов, определенным и... может итти лишь по определенным направлениям».

Таким образом, ортогенез, в противоположность теории естественного отбора, или дарвинизму, говорит о предопределенности линий изменчивости и эволюции. Другой разновидностью виталистического объяснения эволюции является так называемый номогенез, или эволюция на основе закономерностей (по твердым законам). По мнению автора этого учения, живое вообще обладает способностью реагировать на раздражение целесообразно: целесообразность является основным свойством живого; «эволюция идет в определенном направлении»; самые существенные признаки организмов развиваются независимо от всякого влияния внешней среды.

В биологической, а в частности в палеонтологической литературе мы встречаем нередко виталистические воззрения. Не может быть, конечно, никаких сомнений в противонаучности и в реакционности всевозможных виталистических построений. Витализм — одно из наиболее ярких проявлений идеализма в естествознании. Элементы витализма можно найти даже в высказываниях ученых, называющих себя противниками его. В дальнейшем, в связи с конкретными примерами из области палеонтологии, мы не раз остановимся на виталистических представлениях различных ученых. Вскрытие всех разновидностей витализма, как бы искусно они ни были замаскированными, есть необходимая часть стоящей перед нами задачи перестройки естествознания на основе правильного метода.

Отнюдь не следует думать, что в настоящее время витализм уже сокрушен, обезврежен. Видные представители науки, в том числе и палеонтологи, открыто его исповедуют. Так, Клэн, изучавший геологическое строение и палеонтологию небольшого пресноводного третичного бассейна Штейнгейма в Вюртемберге, признает, что полученные им в результате детального и кропотливого исследования выводы идут в разрез

с витализмом, но он все же остается при своих виталистических убеждениях.

Итак, и в наши дни очень многие ученые Запада высказывают виталистические взгляды на жизнь и ее развитие. Чем следует объяснить такую тенденцию?

Победа учения Дарвина в биологии была по существу победой материалистического мировоззрения. Однако после этой победы в конце XIX в. в биологии начинается поворот к идеализму и к метафизике. Об этом повороте говорят выступления очень многих ученых. Он тесно связан с новой стадией развития человеческого общества, со стадией, которая характеризуется наличием непосредственной опасности, нависшей над общественным строем, еще недавно существовавшим во всех без исключения странах земного шара. Сторонники этого строя, столь близкого к своей гибели, вынуждены естественно защищать его всеми доступными им средствами, среди которых не последнее место занимает идеологическая реакция. Эта последняя и выразилась, в частности, поворотом к идеализму и метафизике в биологических дисциплинах.

Но как же был возможен такой поворот после решительной победы эволюционного учения Дарвина? — Дело в том, что с последней четверти XIX в. в естествознании, а в частности и в биологии, происходит исключительно интенсивный рост знаний. Открытия, делаемые благодаря быстрому совершенствованию средств и способов исследования, позволяют биологии устанавливать новые факты и закономерности, которые нельзя было обнаружить прежними способами. В биологии возникают новые дисциплины. Идет небывало интенсивный рост всех отраслей биологии. Все это, естественно, обусловливает ломку старых понятий.

Таким состоянием биологии (и вообще естествознания) пользуется идеологическая реакция: делается возможным упомянутый выше поворот части ученых к идеализму и метафизике. Следовательно, реакционные попытки находятся в прямой зависимости от самого прогресса науки. Такова в общем картина кризиса современной биологии.

Итак, несмотря на все достижения биологии конца XIX в., среди зоологов, ботаников и палеонтологов большое распространение получают идеалистические воззрения.

Эволюция как процесс развития

Оставляя более подробное рассмотрение отдельных вопросов учения об эволюции до следующих глав нашего курса, т. е. до того момента, когда в нашем распоряжении будет достаточный фактический материал из области палеонтологии для подкрепления общих идей, мы здесь коснемся лишь общих свойств эволюционного процесса, имеющих принципиальное значение для правильного понимания эволюции как процесса развития.

Одно из этих свойств заключается в том, что эволюция может быть не только п р о г р е с с и в н о й, но и р е г р е с с и в н о й. Это собственно вытекает из отрицания определенных, предначертанных путей развития, которые принимаются сторонниками ортогенеза. В противоположность виталистам, которые нередко утверждают, что эволюция есть лишь исключительно прогрессивное развитие, мы должны признать, что, поскольку эволюция определяется внешними условиями и соотноше-

нием между последними и организмом, эволюция может быть в некоторых случаях и регрессивной и вообще может итти по разным линиям, не представляющим никакой стройности и правильности. Отрицание этой возможности неизбежно ведет к витализму.

Другая существенная особенность эволюции заключается в том, что она является созидательным процессом, процессом превращения одних качеств в другие. Между тем, некоторые ученые стараются умалить созидательное значение эволюции. Так например, голландский ботаник Лотси высказывает чисто метафизическую уверенность в неизменяемости наследственных зачатков, находящихся в зародышевых клетках. По Лотси, признаки, возникающие у организмов на тех или иных стадиях развития, не новы: они извека существуют (в скрытом виде) в абсолютно неизменных наследственных зачатках (генах), содержащихся внутри ядра половой клетки.

Гены являются «носителями» тех или иных передаваемых по наследству признаков. Возьмем, например, такой признак, как окраска цветов какого-нибудь растения. В ядре половых клеток растения, имеющего красные цветы, находятся особые гены «красноцветности». Все наследственные признаки заключены в тех или иных генах. И вот, по представлению Лотси, формы, возникающие в процессе эволюции, — по существу — не новые формы, а новые комбинации извека данных генов. «Новые виды, — говорит Лотси, — возникают лишь путем скрещивания». Наследственные зачатки (гены), по мнению Лотси, вполне аналогичны химическим элементам, из которых состоят химические соединения; последние аналогичны видам. Каждому виду соответствует определенная комбинация генов; при скрещивании организмов двух различных видов может возникнуть новый вид, обусловленный новой комбинацией генов. Нечего и говорить, что идея о неизменности генов (наследственных зачатков) не научна и по существу отрицает эволюцию как созидательный процесс не только количественного, но и качественного развития. Выдвигая эту идею, метафизика, жестоко пострадавшая в результате торжества эволюционного учения, пытается вновь овладеть потерянными ею позициями. Дарвин окончательно разрушил идею о неизменности видов как таковых; лишенная возможности пойти против эволюционного учения лобовой атакой, метафизика пробует восстановить учение о неизменности в биологии, опираясь на представление о неизменных наследственных зачатках. Вера в неизменяемость вида заменяется верой в неизменяемость зачатков. Независимо от конкретных успехов наших знаний об этих зачатках, мы можем и должны решительно отвергнуть взгляды Лотси и подобные им, как основанные на абсолютно противонаучной уверенности в постоянстве зачатков (генов), так как неподвижность и постоянство в природе не совместимы с научным мировоззрением.

Наконец, мы должны теперь же отметить еще одну важную особенность эволюции как процесса развития. Эта особенность заключается в соотношениях между непрерывностью и перерывами. Эволюция, как мы знаем, показывает нам историческую связь между формами органического мира; она представляет собою единый процесс развития всего органического мира.

В этом смысле процесс эволюции есть всеобщий, единый процесс. Однако непрерывность в этом процессе, несомненно, нарушается пере-

рывами, так как появление новых форм связано, как мы увидим, со скачками.

Эволюция как процесс развития совершается скачкообразно; объяснение эволюционного процесса, игнорирующее этот момент, не может быть удовлетворительным. У Дарвина мы не видим четкого понимания скачкообразности. Однако нетрудно видеть, что если мы будем исходить из теории Дарвина, то возникновение нового вида нельзя объяснить без скачков. В самом деле, для этого необходимо появление новых наследственно передающихся признаков. У «старого» вида этих наследственных признаков сначала не было, затем такие признаки возникают и далее закрепляются путем естественного отбора. Новый признак, новое качество — это, несомненно, скачок. Важно, что скачки неизбежны для объяснения эволюции по теории Дарвина, хотя они могут быть весьма незначительны и даже почти незаметны для наблюдателя. Совершенно определенно высказался в пользу скачкообразного характера возникновения новых признаков голландский ботаник де-Фриз, который утверждает, что эволюция происходит путем внезапного появления новых разновидностей. Такие сразу появляющиеся разновидности де-Фриз назвал мутациями. Так как слово «мутация» употреблялось до де-Фриза для обозначения разновидностей другими исследователями в ином смысле, чем у де-Фриза, то было предложено заменить термин мутация термином «сальтация». Это последнее слово, происходящее от латинского saltatio — скачок, прыжок, к тому же верно передает смысл явления.

Признавая большую заслугу де-Фриза, подметившего и изучившего очень важное для науки явление мутации, мы не можем обойти молчанием слабые стороны его понимания эволюционного процесса; де-Фриз отрицает созидающее значение естественного отбора, объясняя возникновение видов внезапным, после тысячелетнего покоя, появлением новых мутаций, причем это событие совершается независимо от внешних условий. «В том или ином виде, — говорит де-Фриз, — просыпается творческая сила, и старое племя сразу производит несколько новых форм, но творческая деятельность не зависит от господствующих жизненных условий».

Вообще говоря, момент превращения одной формы в другую, новую, есть момент возникновения нового качества. Но скачки не должны быть обязательно резкими; скачок может быть незначительным, неуловимым. Мутация в смысле де-Фриза, будучи наследственной, может быть все же столь незначительной, что ее нельзя обнаружить без помощи самых утонченных средств, и наоборот, некоторые изменения строения, не представляющие наследственного характера, могут иногда придавать организму резко измененный облик.

Как мы уже сказали, дарвинизм по сути своей не противоречит скачкообразности развития, хотя он и не говорит о внезапном появлении новых таксономических единиц как вид. Но мы должны помнить, что процесс развития вовсе не требует обязательно больших скачков. Развитие нельзя понимать как непрерывный процесс, изредка лишь нарушаемый огромными скачками-революциями; развитие идет всегда скачкообразно. Заметим тут же, что принятие дарвинизма отнюдь не исключает также возможности больших скачков-революций в органическом мире. В истории органического мира были моменты усиленного видообразо-

вания, повышенной изменчивости видов. В такие моменты развитие новых видов происходит в зависимости от условий среды гораздо быстрее, чем в другое время. На таких моментах мы будем останавливаться в следующих главах нашего курса.

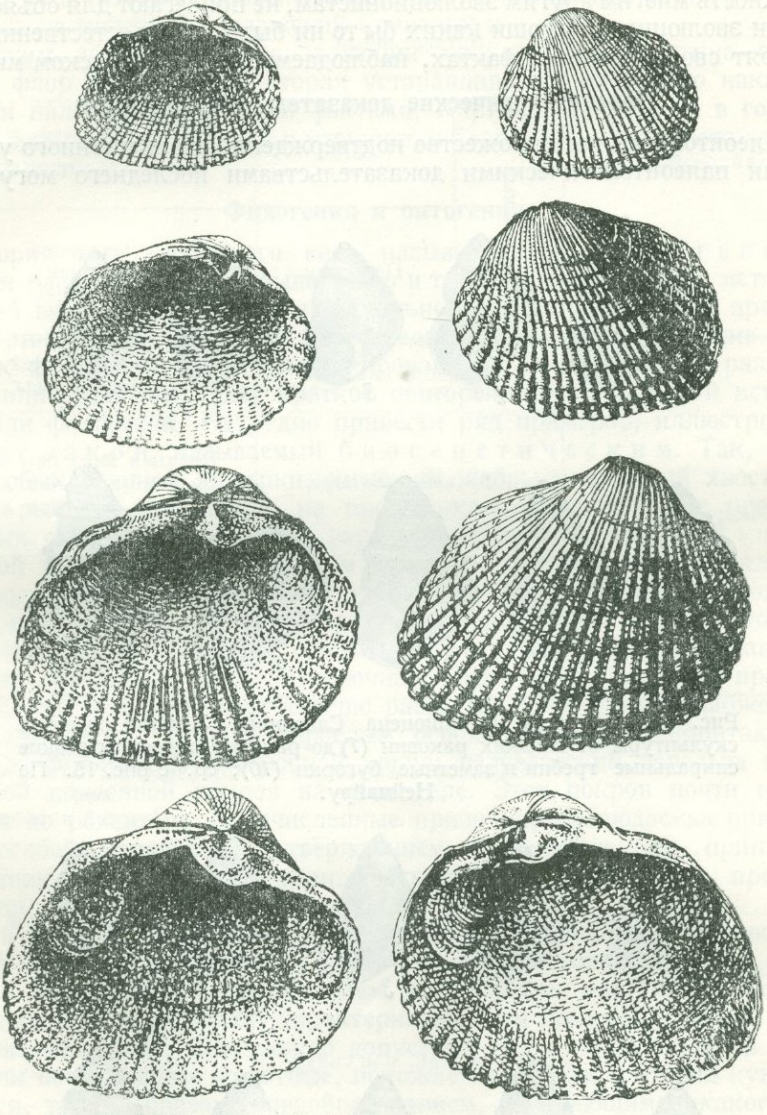


Рис. 15. Ряд *Didacna multistriata* из плиоцена Черноморского бассейна. Верхний ряд — *Didacna multistriata* из киммерийского яруса; раковина тонкостенная, хрупкая, с нежными замочными зубами; следующий ряд — *Didacna medeae* из куяльницкого яруса (непосредственно выше киммерийского); раковина крупнее и толстостеннее предыдущей, замочные зубы массивнее; два нижних ряда — *Didacna medeae* var. *celaeno*, из того же куяльницкого яруса; раковина становится еще крупнее и толстостеннее, особенно в области замка; замочные зубы весьма массивны.

Мы рассмотрели в самых общих чертах теорию естественного отбора, или дарвинизм. В дальнейшем мы постараемся подвергнуть критическому рассмотрению различные объяснения причин эволюции, в том числе и дарвиновское. Здесь же мы лишь отметим, что дарвинисты, в противоположность многим другим эволюционистам, не прибегают для объяснения причин эволюции к помощи каких бы то ни было сверхъестественных сил и строят свое учение на фактах, наблюдаемых в органическом мире.

Палеонтологические доказательства эволюции

Палеонтология дает множество подтверждений эволюционного учения. Такими палеонтологическими доказательствами последнего могут слу-

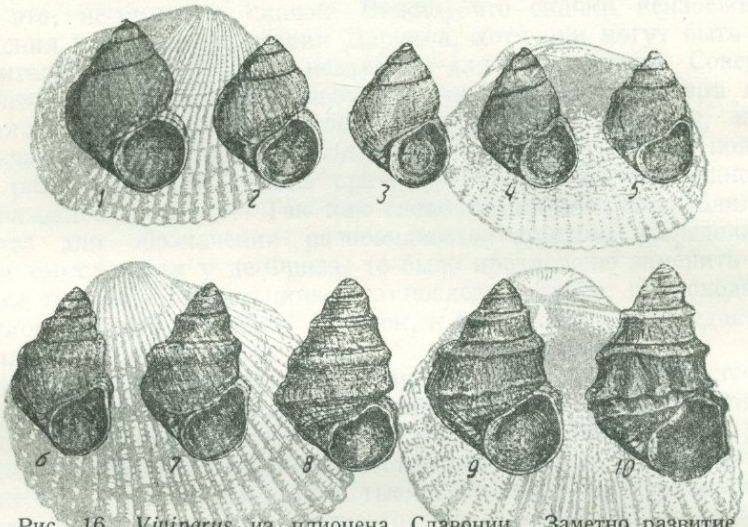


Рис. 16. *Viviparus* из плиоцена Славонии. Заметно развитие скульптуры от гладких раковин (*1*) до раковин, имеющих резкие спиральные гребни и заметные бугорки (*10*); ср. с рис. 15. По Неймайру.

Рис. 17. Ряд *Viviparus* из плиоцена о. Кос. Наблюдается развитие спиральных гребней и изменение контура раковин. По Неймайру.

жить, например, ряды форм, происходящих одна от другой, нередко прослеживаемые на протяжении нескольких следующих друг за другом геологических горизонтов и наглядно иллюстрирующие последовательные изменения видов в течение более или менее длинного отрезка времени (рис. 15 — ряд *Didacna multistriata*, а также рис. 16 и 17 — ряды *Viviparus* из третичных отложений Славонии и о. Кос).

Лучшим доказательством эволюции является вся картина смены фаун и флор во времени, которая устанавливается постоянно накапливаемыми палеонтологическими фактами. Картина эта из года в год все более и более детализируется и уточняется благодаря новым достижениям палеонтологии.

Филогения и онтогения

История того или иного вида называется его ф и л о г е н и е й. История развития особи называется о н т о г е н и е й. Между историей развития вида и историей индивидуального развития каждого представителя этого вида существует замечательное сходство. Отношение онтогении к филогении было сформулировано Э. Геккелем так: развитие особи, или онтогения, дает краткое повторение эволюционной истории вида, или филогении. Нетрудно привести ряд примеров, иллюстрирующих этот з а к о н, называемый б и о г е н е т и ч е с к и м. Так, головастик обыкновенной лягушки, имеющий жабры и длинный хвост, подобный рыбьему, указывает на происхождение лягушки от предков, подобных рыбам. Человеческий зародыш развивается из одной клетки, подобной тем отдаленным предкам человека, которые представляли собой простейших, одноклеточных животных. Далее зародыш проходит стадии морулы, бластулы и гаструлы подобно прочим многоклеточным животным. Жаберные щели, существующие у зародыша, представляют аналогию жабрам низших позвоночных. Замечательно, между прочим, что зародыш человека имеет хорошо развитый, подвижный, снабженный мускулами хвост, подобно взрослым особям других млекопитающих. В определенной стадии утробной жизни человеческий зародыш имеет сплошной волосяной покров на всем теле. Этот покров почти всегда исчезает до рождения. Перечисленные признаки, наблюдаемые при развитии особей, являются подтверждением биогенетического принципа. Совокупность явлений онтогении, соответствующих филогении, представляет так называемый п а л и н г е н е з.

Но в онтогении бывают явления, безусловно нарушающие ее соответствие филогении. Эти явления образуют в своей совокупности ц е н о г е н е з. Так например, все мы знаем, что у бабочек и других насекомых существует стадия куколки, характеризующаяся неспособностью к передвижению. Конечно, невозможно допустить, что в числе предков бабочек были неподвижные животные, похожие на куколку. Стадия куколки является, таким образом, новообразованием, не имеющим никакого подобия в филогении. Проходя путь от яйца к взрослому состоянию, организм не может, конечно, воспроизводить в с е этапы филогении своего вида. Многие из этих этапов совершенно не воспроизводятся в онтогении. В одной из ближайших глав, посвященной типу простейших, мы укажем примеры такого у с к о р е н н о г о развития, при котором пропускаются важные «главы» филогенетической истории (при рассмотрении так называемых мегалосферических особей видов отряда фораминифер).

Подразделение геологического времени

Эры	Периоды		Эпохи
Кайнозойская	Четвертичный		Голоцен Плейстоцен
	Третичный	Неоген	Плиоцен Миоцен
		Палеоген	Олигоцен Эоцен Палеоцен
Мезозойская	Меловой, или мел		Верхний мел Нижний мел
	Юрский, или юра		Верхняя юра, или мальм Средняя юра, или доггер Нижняя юра, или лейас
	Триасовый, или триас		Верхний триас Средний триас Нижний триас
Палеозойская	Каменноугольный, или карбон		Уральская, или верхний карбон Московская, или средний карбон Нижний карбон
	Девонский, или девон		Верхний девон Средний девон Нижний девон
	Силурийский, или силур		Верхний силур Нижний силур
	Кембрийский, или кембрий		Верхний кембрий Средний кембрий Нижний кембрий
Протерозойская Археозойская			

ГЛАВА II

ТИП *PROTOZOA* (ПРОСТЕЙШИЕ)

Весь животный мир делится на две большие группы: *Protozoa* и *Metazoa*. Главная разница между этими группами состоит в том, что *Protozoa* являются одноклеточными животными, в то время как *Metazoa* — многоклеточные животные, у которых клетки имеют неодинаковое устройство (например клетки нервные и клетки мускульные) и входят в состав различных тканей.

Простейшие делятся на несколько классов. Из последних мы рассмотрим лишь один класс — класс *Rhizopoda* (корненожки).

Класс *Rhizopoda* (корненожки)

Такое название было дано этому классу в связи с тем, что представители его могут выдвигать корнеподобные отростки протоплазмы и втягивать их обратно. Эти отростки называются ложноножками (рис. 2). Они служат прежде всего для захватывания пищевых частиц, а также и для передвижения (например для ползания по дну у многих бентонных фораминифер).

Многие корненожки строят себе твердый скелет (раковины) и могут, следовательно, сохраняться в ископаемом состоянии.

Такие корненожки принадлежат главным образом к двум отрядам: к отряду *Foraminifera* (фораминиферы) и к отряду *Radiolaria* (радиолярии).

Отряд *Foraminifera* (фораминиферы). К этому отряду относятся одноклеточные животные, имеющие в поперечнике от долей миллиметра до нескольких сантиметров. Большинство форм обычных в нынешних океанах мелки (менее 1 *мм*), за исключением мелководных тропических видов, которые достигают значительных размеров.

Представители этого отряда почти всегда имеют раковину, причем здесь можно проследить различные степени развития скелета. У очень немногих наблюдается лишь некоторое уплотнение поверхностного слоя протоплазмы, сохраняющего гибкость. У других поверхностный слой уже представляет оболочку из рогового вещества, похожего на хитин. У третьих это хитиноподобное вещество служит цементом, скрепляющим (склеивающим) частицы песка («песчаные» фораминиферы). Это хитиноподобное вещество может заменяться у некоторых форм известковым. Наконец, многие фораминиферы совершенно не пользуются посторонним материалом (песчинками) для построения своего скелета и выделяют известковые раковинки. Ясно, что в осадках сохраняются лишь формы, имеющие прочный скелет, — «песчаные» и известковые.

Животное состоит из протоплазмы с ядром; ядро находится всегда внутри раковины. От протоплазмы отходят наружу по всем направлениям тонкие протоплазматические ложноножки.

Раковина может представлять собою одну к а м е р у или несколько камер; по этому признаку все фораминиферы могут быть подразделены на о д н о к а м е р н ы е и м н о г о к а м е р н ы е.

Раковина имеет так называемое у с т ь е (апертуру); устье является отверстием, через которое основная масса протоплазмы сообщается с наружной средой. Раковинки известковых фораминифер имеют более правильное строение, чем раковинки «песчаных» форм. Рассматривая известковых фораминифер при увеличении, мы заметим, что одни из них более или менее стекловидны, а другие непрозрачны и фарфоровидны. Это дает повод различать «с т е к л о в и д н ы е» и «ф а р ф о р о в и д н ы е» формы.

Стенки некоторых форм прободены радиальными канальцами, открывающимися наружу мелкими отверстиями — порами. У многих эти поры отсутствуют; поэтому фораминиферы делились прежде на прободенных (с порами) и непрободенных (без пор). Теперь, однако, этот признак не считается достаточным основанием для подразделения отряда на группы, так как поры могут присутствовать и отсутствовать у заведомо близко родственных форм, и даже у одного и того же вида они могут присутствовать в молодости и исчезать при наступлении зрелого состояния. Поры служат для выхода ложноножек (стр. 41). У непрободенных форм единственным местом выхода ложноножек является устье.

Р а з л и ч н ы е т и п ы с т р о е н и я р а к о в и н ы у м и к р о с к о п и ч е с к и х ф о р а м и н и ф е р. По рис. 19 читатель может составить представление о том, как могут развиваться различные формы раковины.

Простейшая форма раковины — однокамерная раковина, наружная поверхность которой может иметь те или иные украшения. Такую раковину имеют представители рода *Lagena* (силур — ныне). В типичной своей форме она напоминает колбочку; устье ее расположено на свободном конце горлышка (рис. 18). Стенка стекловидная, с очень тонкими дырочками.

Н а ч а л ь н а я к а м е р а других фораминифер, изображенных на рис. 19, напоминает взрослую *Lagena*. Здесь эта начальная камера изображена зачерненной. По мере роста особи протоплазма, которая помещается в начальной камере, увеличиваясь, «переливается» из устья; затем часть протоплазмы, оказавшаяся вне камеры, выделяет стенку, и таким образом получается вторая камера. В дальнейшем таким же способом образуются следующие камеры. Если все они, следуя друг за другом, располагаются в один прямой ряд, то получается четковидная раковина (рис. 19 [1]) рода *Nodosaria* (нижний палеозой — ныне).

В другом случае протоплазма, переливаясь из устья начальной камеры, стекает по двум противоположным сторонам устья и доходит до противоположного конца начальной камеры или даже идет дальше в этом направлении; затем излившаяся протоплазма выделяет стенку второй камеры. Вторая камера таким образом облекает начальную. Этот процесс многократно повторяется, и взрослая раковина имеет форму, изображенную на рис. 19 [2]. Таким строением характеризуется род *Frondicularia* (пермь — ныне).

Но камеры не всегда располагаются по прямой линии: иногда они следуют друг за другом, например по плоской спирали, т. е. так, что каждая новая камера делает некоторый поворот в одну и ту же сторону. Такой тип (рис. 19 [3]) имеет большое распространение и представлен родом *Cristellaria* (верхний кембрий — ныне).

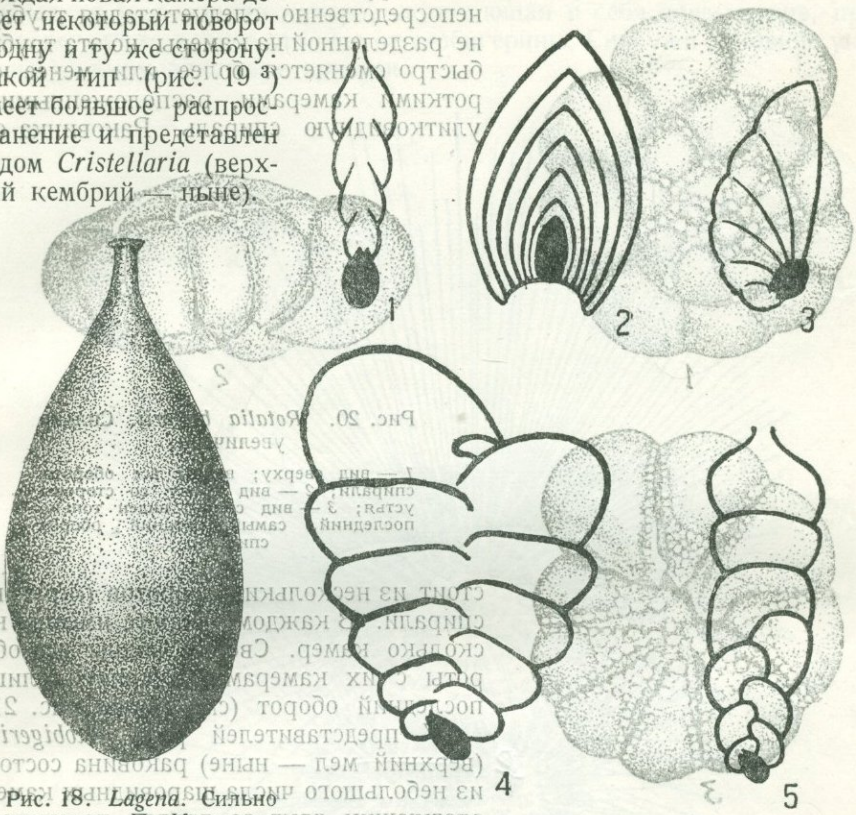


Рис. 18. *Lagena*. Сильно увеличено. По Кушмэну.

Рис. 19. Различные типы нарастания камер у фораминифер: *1 — Nodosaria; 2 — Frondicularia; 3 — Cristellaria; 4 — Textularia; 5 — Bigenerina*. У всех этих фораминифер начальная камера (зачерненная) похожа на раковину] взрослой *Lagena* (рис. 18). Сильно увеличено. По Бэрри и Суиннертону.

Рис. 19 [4] дает представление о развитии раковины с двумя рядами чередующихся камер. Если такой способ нарастания камер продолжается и во взрослом состоянии, то получается раковинка, характерная для рода *Textularia* (кембрий — ныне).

У других раковинок некоторое количество камер, следующих за начальной, располагается двурядно, по типу *Textularia*, а затем камеры следуют друг за другом в прямолинейном ряду, т. е. по типу *Nodosaria* (рис. 19 [5]). Так построены раковины рода *Bigenerina* (карбон — ныне).

Если у кристеллярий раковина завивается по плоской спирали, то у многих других фораминифер камеры следуют одна за другой по улитковидной (нисходящей) спирали. У фораминифер с улитковидной спиралью со стороны верхушки, где начинается рост раковины, видны все камеры, а с противоположной стороны — со стороны основания раковины — видны лишь камеры последнего оборота («круга») спирали.

Улитковидная спираль хорошо выражена у раковинок форм, группирующихся вокруг рода *Rotalia* (мел — ныне, рис. 20). У представителей этой группы за начальной камерой непосредственно следует стадия трубки, не разделенной на камеры, но эта трубка быстро сменяется более или менее короткими камерами, расположенными в улитковидную спираль. Раковинка состоит из нескольких оборотов («кругов») спирали. В каждом обороте имеется несколько камер. Сверху видны все обороты с их камерами, а снизу — лишь последний оборот (см. также рис. 21).

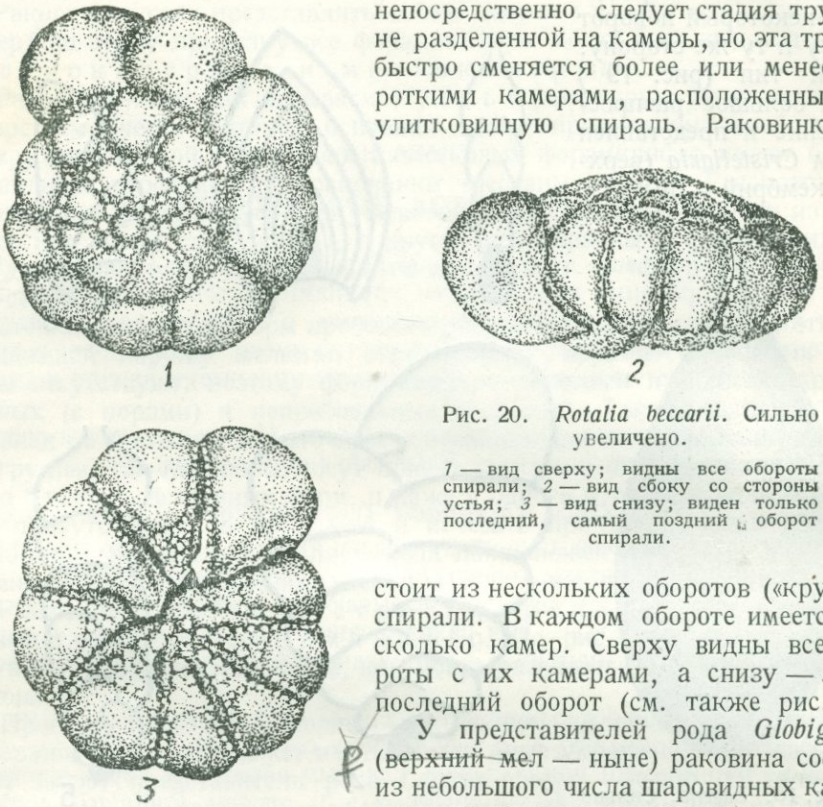


Рис. 20. *Rotalia beccarii*. Сильно увеличено.

1 — вид сверху; видны все обороты спирали; *2* — вид сбоку со стороны устья; *3* — вид снизу; виден только последний, самый поздний оборот спирали.

У представителей рода *Globigerina* (верхний мел — ныне) раковина состоит из небольшого числа шаровидных камер, следующих друг за другом по улитковидной (нисходящей) спирали (рис. 22). Впрочем спиральное строение не имеет здесь отчетливого развития. Толстые стенки раковины покрыты тонкими шипами и решетчаты (вследствие обилия пронизывающих их канальцев).

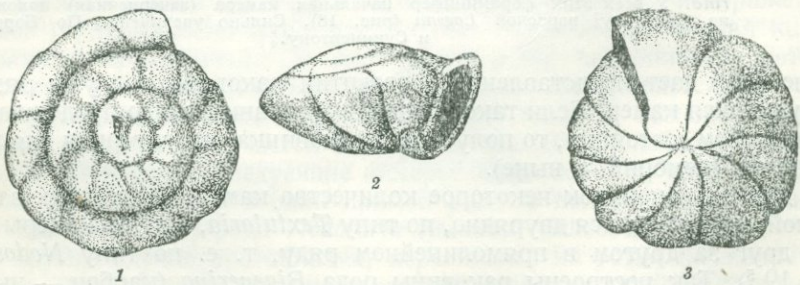


Рис. 21. Представитель семейства *Rotaliidae* (*Gyroidina*). Сильно увеличено.

1 — вид сверху; видны все обороты спирали; *2* — вид сбоку; видно устье (зачерненное); *3* — вид снизу; виден только последний, самый поздний оборот спирали. По Кушмэну.

У рода *Orbulina* (третичный период — ныне) последняя камера представляет собою шар, в котором помещаются все предыдущие камеры (рис. 23 и 24). Молодая раковина построена по типу *Globigerina*, и лишь последняя шаровидная камера, включающая в себя предыдущие, представляет существенное отличие от глобигерины. Снаружи раковина украшена тонкими длинными шипами.

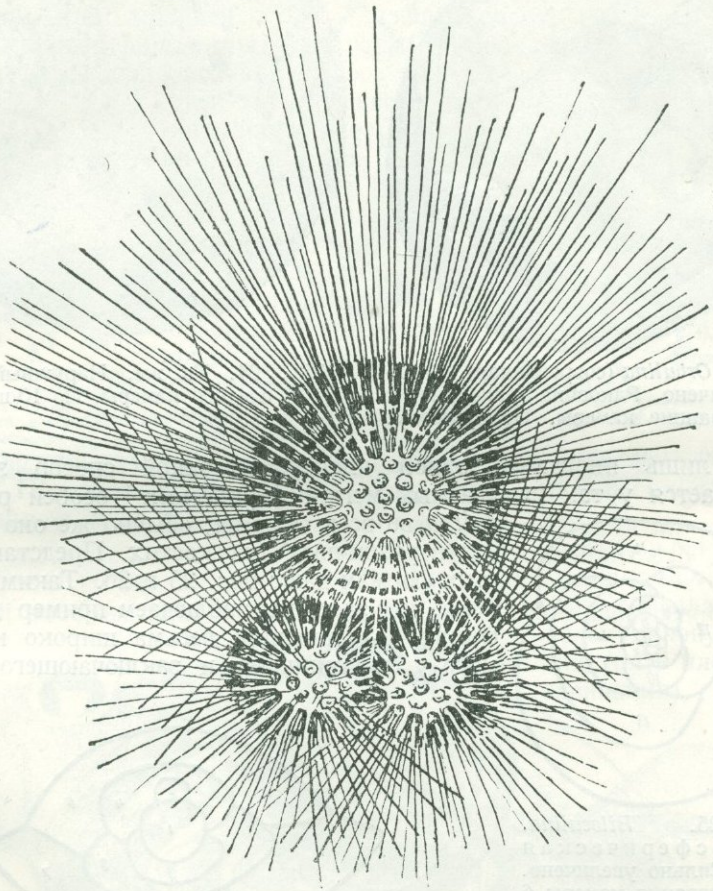


Рис. 22. *Globigerina* (современная). Сильно увеличено.

У *Orbulina* шипы значительно увеличивают наружную поверхность раковины и этим способствуют поддержанию ее в воде.

Шаровидность есть весьма совершенное приспособление к планктонному образу жизни. Если у орбулины раковина уже достигла такого совершенного строения, то у глобигерины мы видим лишь такое расположение камер, которое приближает общую форму раковины к шаровидной.

Представители семейства *Miliolidae* принадлежат в большинстве к числу фарфоровидных фораминифер. Они не имеют многочисленных дырочек, которые наблюдаются у представителей других семейств.

Сюда относятся такие роды, как *Quinqueloculina*, *Triloculina* и *Biloculina*. Раковинка состоит из удлиненных камер, из которых каждая последующая охватывает часть предыдущей. При этом завивание происходит лишь иногда в одной плоскости; такой способ завивания наблюдается у так называемых мегалосферических [1] особей рода *Biloculina* во всех стадиях; обычно же оно происходит в различных плоскостях. Представление об этих формах дают рис. 25 и 26. Таким образом ясно, что здесь мы наблюдаем пример д и м о р ф и з м а — явления, весьма широко наблюдаемого у фораминифер и заключающегося в том, что раковинки представителей двух различных поколений одного и того же вида по своему строению относятся к двум различным типам. Это

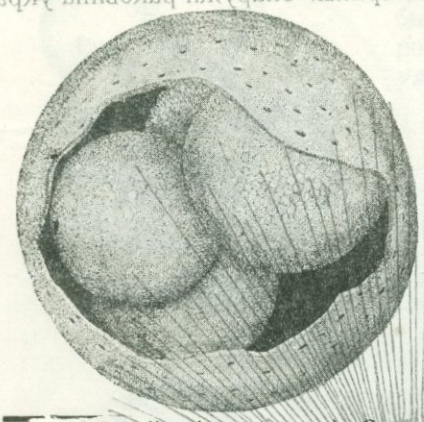


Рис. 23. *Orbulina* (современная). Сильно увеличено. Раковина проломана, и видны ранние камеры. По Кушмэну.

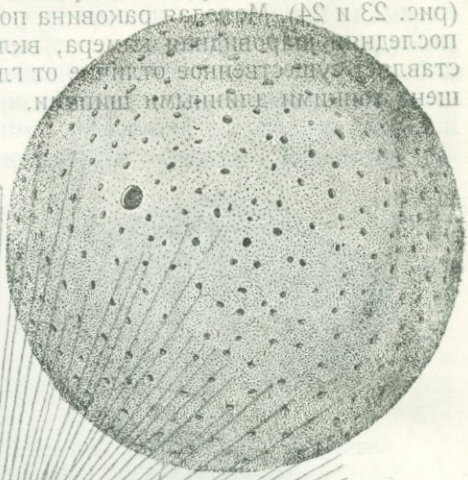


Рис. 24. То же. Наружный вид последней камеры. По Кушмэну.

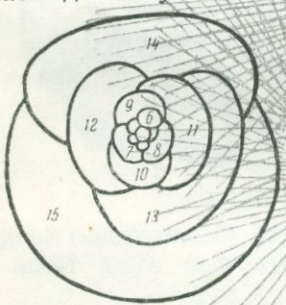


Рис. 25. *Biloculina*. М и к р о с ф е р и ч е с к а я форма. Сильно увеличено. До образования камеры *6* раковина проходит к в и н к в е л о к у л и н о в у ю стадию; во время образования камер *9*, *10* и *11* — т р и л о к у л и н о в у ю стадию, а последние две камеры располагаются определенно по б и л о к у л и н о в о м у типу. По Суиннертону.

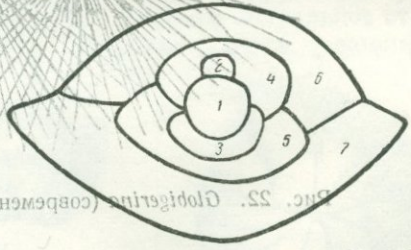


Рис. 26. *Biloculina*. М е г а л о с ф е р и ч е с к а я форма. Сильно увеличено. Раковина от самого начала развивается по б и л о к у л и н о в о м у типу (ср. с рис. 25). По Суиннертону.

[1] О микросферических и мегалосферических формах см. стр. 55 и 56.

явление мы рассмотрим по ознакомлении с некоторыми важнейшими родами отряда.

У *Quinqueloculina* (карбон? — ныне) раковинка завивается в пяти плоскостях; каждая камера по длине занимает полоборота (рис. 27).

У *Triloculina* (триас — ныне) ранние камеры тоже располагаются по пяти плоскостям (по крайней мере, у микросферических форм), а далее они завиваются по трем плоскостям, равно отстоящим друг от друга (т. е. на 120°). При этом снаружи видны лишь три последние камеры, расположенные в трех различных плоскостях (рис. 28).

Рис. 27. *Quinqueloculina*. Сильно увеличено.
1 — вид со стороны устья; 2 и 3 — вид сбоку. По Кушмэну.

У *Biloculina* (лейас — ныне) в ранних стадиях (по крайней мере, у микросферических особей) раковина проходит сначала квинквелокулиновую стадию (пять плоскостей завивания), затем — трилокулиновую (три плоскости завивания), и, наконец, во взрослом состоянии каждая последующая камера располагается против предыдущей, т. е. нарастание камер происходит в плоскостях, отстоящих друг от друга на 180° (т. е. в одной плоскости). Эти отношения видны на схематических рис. 25 и 26 и на рис. 29.

Рис. 28. *Triloculina*. Сильно увеличено. Вид со стороны устья. По Кушмэну.

Рис. 29. *Biloculina*. Сильно увеличено. 1 — вид сбоку; 2 — вид со стороны устья. По Кушмэну.

Нуммулиты и орбитоиды. В течение верхнемеловой и нижнетретичной эпох существовали крупные многокамерные корненожки.

Эти крупные формы, среди которых имеются подлинные гиганты отряда фораминифер, жили главным образом в обширных морях, соединявших площади, занимаемые ныне Атлантическим и Индийским океанами, и покрывавших южную Европу, северную Африку и прилежащие части Азии.

Рассмотрим сначала очень важные для палеонтологии формы, группирующиеся вокруг рода *Nummulites* (семейство *Nummulitidae*).

У представителей рода *Operculina* (нижний мел — ныне) плоская раковина состоит из быстро расширяющихся 3—4 оборотов, разделенных перегородками на камеры (рис. 30). Перегородки двойные; между двумя пластинками, из которых они состоят, имеется система тонких канальцев, лежащих в срединной плоскости (рис. 31).

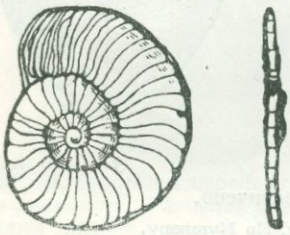


Рис. 30. *Operculina granulosa*. Увеличено.

Рис. 31. *Operculina*. *a* — разрез по плоскости симметрии; *b* — поперечный разрез; *c* — схема канальцев внешней (периферической) стороны раковины и средней части перегородки.

Канальцы перегородок соединены с подобной же системой, находящейся по периферии раковины. Камеры внутренних оборотов более или менее седловидны, и боковые их выступы нависают на края более внутренних оборотов, закрывая (обнимая) последние. Степень этого нависания (инволютности) уменьшается по мере роста раковины, так что в более взрослых частях раковины ранее образовавшиеся обороты лишь немного охватываются последующими.

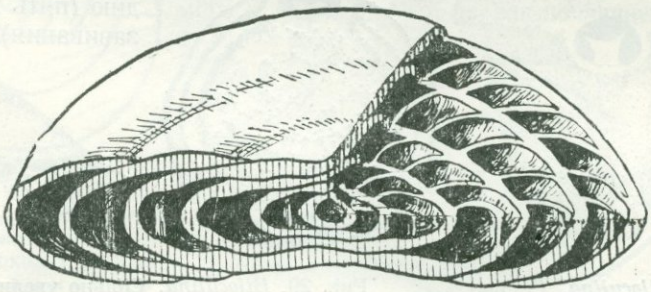


Рис. 32. *Assilina*, схема строения раковины.

Несмотря на нависание более поздних оборотов на боковые части более ранних, все же снаружи можно различить все обороты раковины.

У других родов мы наблюдаем увеличение числа оборотов и камер, а также и возрастание инволютности, т. е. перекрытия каждого оборота нависающими боковыми частями следующего оборота. Система канальцев характерна для всех представителей этой группы, имеющих более сложно устроенную раковину.

У рода *Assilina* (эоцен) нависание (инволютность) оборотов становится заметным и в более зрелых частях раковины, но все же некоторые обороты всегда видны снаружи. У представителей этого рода (рис. 32 и 33) обороты часто очень низки; они многочисленны и подразделены на большое количество камер.

У *Nummulites* (палеоген, преимущественно эоцен, рис. 34) нависание оборотов, которые мы наблюдали у *Operculina* лишь в молодом состоянии, удерживается на протяжении всей жизни; благодаря этому снаружи виден всегда лишь последний оборот (рис. 35).

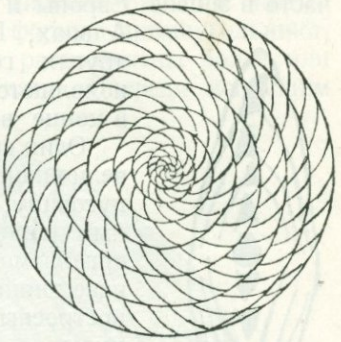


Рис. 33. *Assilina*, схема разреза, проведенного по плоскости симметрии.

Рассмотрим рис. 34, где изображен нуммулит в трех взаимно перпендикулярных разрезах.

Справа мы видим часть боковой поверхности нуммулита. Ближе к центру боковой поверхности наружный слой раковины удален, и поэтому мы видим здесь более или менее извилистые «ребрышки», соответствующие перегородкам, а также «зернышки», соответствующие так называемым столбикам (рис. 36 и 37).

В левой части рис. 34 мы видим экваториальное сечение нуммулита, где, между прочим, показана система канальцев, пронизывающих стенки.

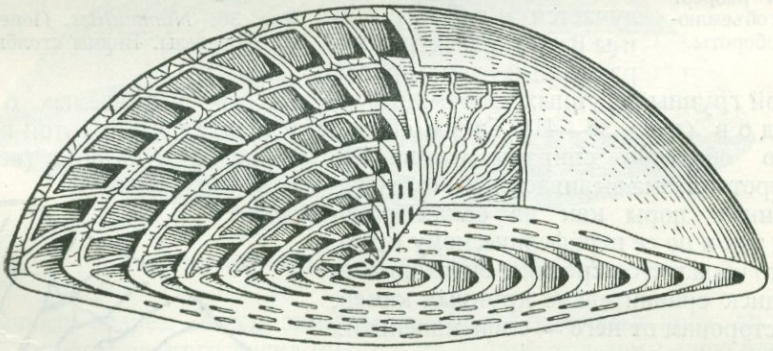


Рис. 34. *Nummulites*. Внутреннее строение раковины.

Таким образом, *Nummulites* отличаются от *Assilina* тем, что у первого все обороты обычно вполне инволютны, так что более ранние обороты снаружи никогда не видны (рис. 35).

В срединной («экваториальной») плоскости — плоскости симметрии — у *Nummulites* камеры менее высоки, чем у *Operculina*, но система канальцев сохраняется.

В боковых (расположенных по обеим сторонам от плоскости симметрии) частях перегородок системы канальцев нет; эти части через известные промежутки укрепляются столбиками (рис. 36).

В общем, рассмотренные нами роды: *Nummulites*, *Assilina* и *Operculina* настолько близки друг к другу, что один из лучших исследовате-

лей современных и ископаемых корненожек пришел совсем недавно к заключению, что эти «рода» и некоторые другие, близкие к ним, в сущности, относятся к одному роду.

Нуммулиты и близкие к ним рода встречаются весьма часто в эоцене Европы и Азии, образуя известняки в Альпах, Гималаях и в других горных цепях; появляются нуммулиты в конце верхнего мела.

Рис. 35. *Nummulites*. Поперечный разрез. Видны объемлющие обороты.

Один вид этого рода, величиной с большую пуговицу, является главным породообразующим организмом египетского известняка, из которого построены многие пирамиды.

Если при росте раковины вначале камеры располагаются по спирали, а затем концентрическими кольцами, причем последняя, кольцевая стадия преобладает над спиральной, то получается орбитоидный тип развития, характерный для другой важной группы крупных фораминифер, для так называемых орбитоидов (рис. 38—41). Таким образом, у представителей этой группы вместо оборотов спирали мы видим кольца. У *Orbitoides* (верхний мел) протоплазма выливается через многочисленные поры как на боках раковины, так и по ее периферическому краю, так что образуется средний экваториальный диск сравнительно крупных камер, а по сторонам от него — слои маленьких камер.

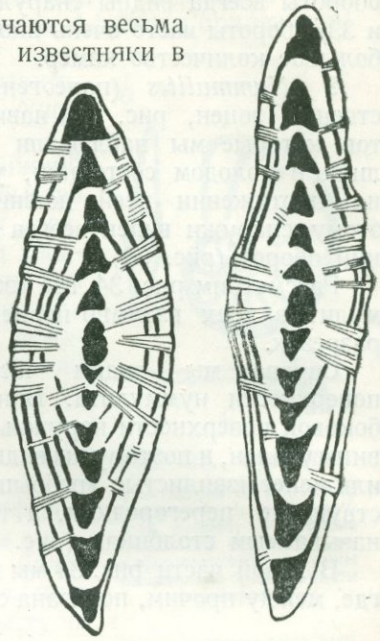


Рис. 36. *Nummulites*. Поперечные разрезы. Видны столбики.

В верхнемеловое и особенно в нижнетретичное время было много родов орбитоидов, представители которых нередко играли большую роль как породообразующие организмы. Орбитоиды по наружному виду похожи друг на друга, так что для различия родов нужно иметь срединные шлифы по плоскости симметрии; такие шлифы дают возможность изучить первые камеры и геометрическую форму разреза камер, составляющих экваториальный диск. Так, у верхнемелового рода *Orbitoides* сечение каждой

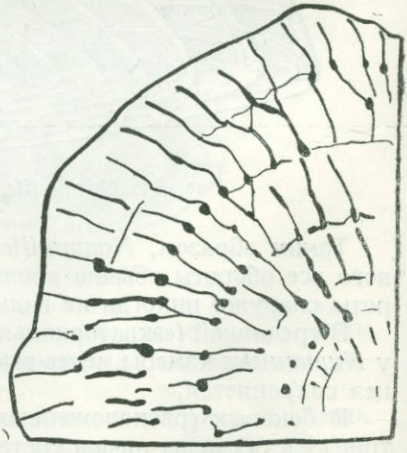


Рис. 37. *Nummulites*. Часть боковой поверхности. Видны «ребрышки» и «зернышки».

экваториальной камеры несколько напоминает низкий равнобедренный треугольник с округло-выпуклым основанием, у эоценового рода *Discocyclina* разрез экваториальных камер имеет вид удлиненного прямоугольника (рис. 40).

На рис. 38 дана схема строения раковины дискоциклины. В экваториальном сечении (справа) камеры имеют форму прямоугольника, вытянутого в радиальном направлении. Они расположены более или менее определенными концентрическими кольцами. Впереди мы видим

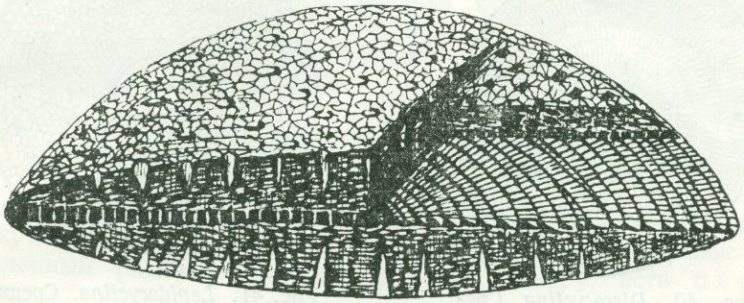


Рис. 38. *Discocyclina*. Схема строения раковины.

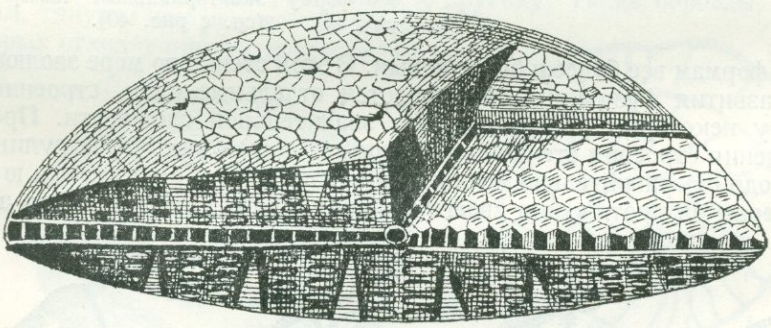


Рис. 39. *Lepidocyclina*. Схема строения.

поперечный разрез. Здесь заметны камеры экваториального диска, а по обе стороны от этого диска имеется по одному толстому слою боковых камер. На боковой поверхности видны зернышки, которые, как у нуммулитов, являются окончаниями столбиков.

Как видно на нашем рисунке, столбики начинаются либо в непосредственной близости от экваториального диска, либо на некотором расстоянии от него; постепенно утолщаясь, они направляются к боковой поверхности раковины, где концы их и выступают в виде «зернышек».

Необходимо заметить, что орбитоиды лишены системы канальцев, чем существенно отличаются от фораминифер группы нуммулитов.

Фузулины и близкие к ним формы. Сюда относятся довольно крупные верхнепалеозойские фораминиферы со спирально завитыми раковинами, то более, то менее вытянутыми по оси завивания раковины. Снаружи виден лишь один последний оборот, так как раковина вполне инволютна. Раковина двусторонне-симметрична.

Стенка раковины состоит из двух или нескольких слоев, отличающихся друг от друга своим строением и толщиной.

Прослеживая эволюцию форм, группирующихся вокруг рода *Fusulina* (т. е. семейства *Fusulinidae*), мы замечаем, что строение стенки раковины у них значительно изменяется при переходе от самых древних

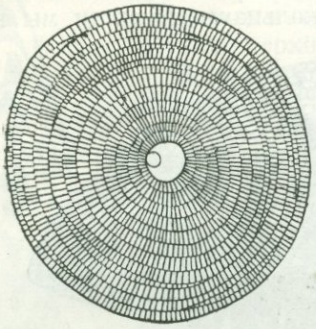


Рис. 40. *Discocyclina*. Срединный разрез (по плоскости симметрии).

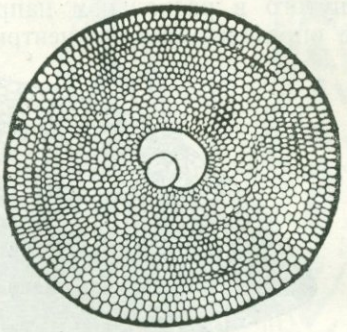
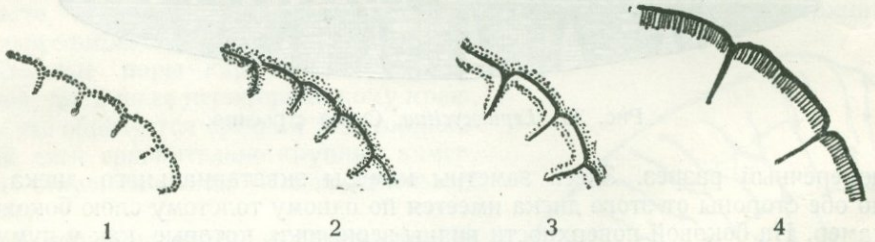


Рис. 41. *Lepidocyclina*. Срединный разрез (по плоскости симметрии). Обратить внимание на форму экваториальных камер (ср. с рис. 40).

форм к формам все более и более новым. В этой стенке по мере эволюционного развития фузулинид обособляются отдельные слои, строение которых у некоторых родов достигает значительной сложности. Процесс усложнения строения стенки связан прежде всего с тем, что фузулиниды, происходя от сравнительно мелких форм, заметно у в е л и ч и в а ю т с я в размерах на протяжении своего эволюционного развития. Дело в том,



1 2 3 4

Рис. 42. Различные типы строения стенок у фузулинид.

что обособление отдельных слоев в стенке обусловливает упрочение раковинки без чрезмерного увеличения ее веса. У фузулинид наблюдаются следующие четыре главных типа строения стенки.

Первый тип характеризуется однородным строением стенки, которая состоит из одного только слоя. Иногда при этом наружная часть последнего несколько плотнее внутренней (рис. 42 [1]).

Стенка второго типа уже трехслойна: она состоит из одного среднего тонкого темного слоя и двух более широких и светлых слоев — наружного и внутреннего (рис. 42 [2]).

Стенка третьего типа имеет четыре слоя: она отличается от стенки второго типа тем, что в ней между темным слоем и нижним светлым

слоем располагается еще более светлый, прозрачный слой (рис. 42 [3]) Такое именно строение имеет стенка у рода *Fusulina*.

Стенка четвертого типа двухслойна: она состоит из тонкого темного наружного слоя и более светлого и широкого внутреннего слоя, имеющего ясное ячеистое строение (рис. 42[4]). Такое строение стенки наблюдается, между прочим, у рода *Schwagerina*.

Рис. 43. *Fusulina*. Сильно увеличено. Вид со стороны устья. По Меллеру.

Рис. 44. Раковина одного из представителей семейства *Fusulinidae*. Видны камерки, образованные срастанием складок соседних перегородок. Увеличено в 8 раз.

В процессе роста раковинки стенка последней через определенные промежутки загибается кнутри (к оси раковинки). Этот отрезок стенки, направленный радиально от периферии к центру, есть перегородка.

На наружной поверхности раковинки мы видим борозды, тянущиеся от одного полюса раковинки к другому. Такие борозды, как мы видим, тянутся как раз по тем линиям, от которых отходят кнутри перегородки раковинки, делящие каждый оборот на многочисленные камеры. Поэтому эти борозды называются перегородочными. Перегородки эти являются выпрямленными у своего основания, т. е. у соответствующей перегородочной борозды. Но по направлению к центру раковинки перегородки у большинства фузулинид становятся складчатыми. Если перегородки сильно и правильно складчаты, то получается картина, которую мы видим на рис. 44, где камеры подразделены на многочисленные камерки, что объясняется срастанием двух соседних перегородок в местах соприкосновения складок, обращенных друг к другу своими выпуклостями. Такое срастание наблюдается, конечно, лишь в ближайших к оси раковинки частях перегородок: ближайшие к периферии части перегородок остаются всегда прямыми.

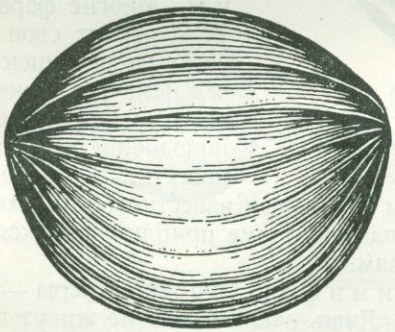


Рис. 45. *Schwagerina*. Сильно увеличено. По Меллеру.

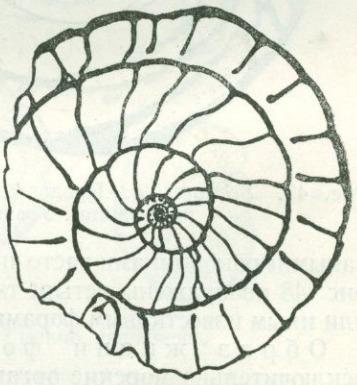


Рис. 46. *Schwagerina*. Поперечный разрез. Увеличено.

Устья представляют вытянутую в длину щель или ряд округленных отверстий.

У рода *Fusulina* (средний карбон) форма раковины может быть веретенообразной, цилиндрической или шаровидной (рис. 43 и 44). Стенки довольно тонки; стенки и перегородки не имеют ячеистого слоя. Перегородки складчаты.

Раковинки рода *Schwagerina* (карбон — пермь) (рис. 45, 46, 47) имеют относительно тонкие перегородки, ранние обороты низкие; высота средних оборотов резко возрастает; в более поздней стадии высота оборотов может уменьшаться. Перегородки обычно прямые или слабоскладчатые; в частях своих, близких к полюсам, они часто волнистые и складчатые. Среди швагерин преобладают шаровидные формы.

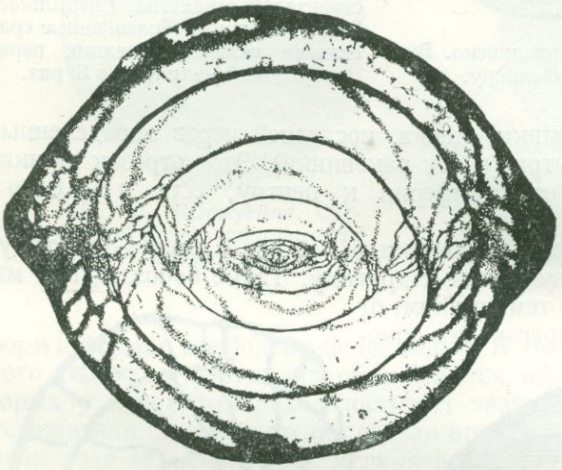


Рис. 47. *Schwagerina*. Продольный разрез (по оси завивания). Увеличено.

Эта весьма высоко специализированная группа широко распространена в каменноугольных и пермских отложениях. Некоторые представители ее служат весьма ценными руководящими ископаемыми.

Песчаные формы. Многие фораминиферы строят свои раковины из песчинок, причем цементом может служить органическое хитиноподобное вещество или известь. Эти формы с «песчаными» раковинками часто подобны некоторым известковым формам. На рис. 48 изображены четыре таких рода, по форме приближающихся к тем или иным известковым фораминиферам.

Образ жизни фораминифер. Фораминиферы — почти исключительно морские организмы. Лишь очень немногие живут в солоноватой или пресной воде. Большинство современных представителей отряда являются морскими бентонными организмами. Одни из них медленно ползают по поверхности океанического дна, другие прикрепляются к тем или иным предметам на дне.

Донные фораминиферы живут большей частью на илистом дне. Они часто встречаются в глинах и мергелях морского происхождения, которые не содержат остатков крупных донных животных. Это, очевидно, объясняется прежде всего тем, что фораминиферы могут жить при сильно пониженном содержании кислорода, которое делает невозможным существование большинства донных организмов.

Лагены и их родичи обычно характерны для неритовой области и очень обильно представлены на глубине от 100 до 1 000 *м*.

Miliolidae обильнее всего представлены в теплых мелких водах областей развития коралловых рифов, хотя некоторые представители этого семейства приспособились к более глубоким и более холодным

водам. Вообще — это одна из наиболее мелководных групп фораминифер.

Крупные фораминиферы являются почти исключительно тропическими бентонными организмами, живущими на глубине менее 60 *м*.

Орбитоиды и нуммулиты, повидимому, были тоже донными животными, о чем свидетельствуют массивность и некоторые другие признаки раковины многих изученных форм. То же самое, очевидно, можно сказать и относительно фузулинид (за исключением некоторых шаровидных тонкостенных форм, которые, быть может, вели планктонный образ жизни).

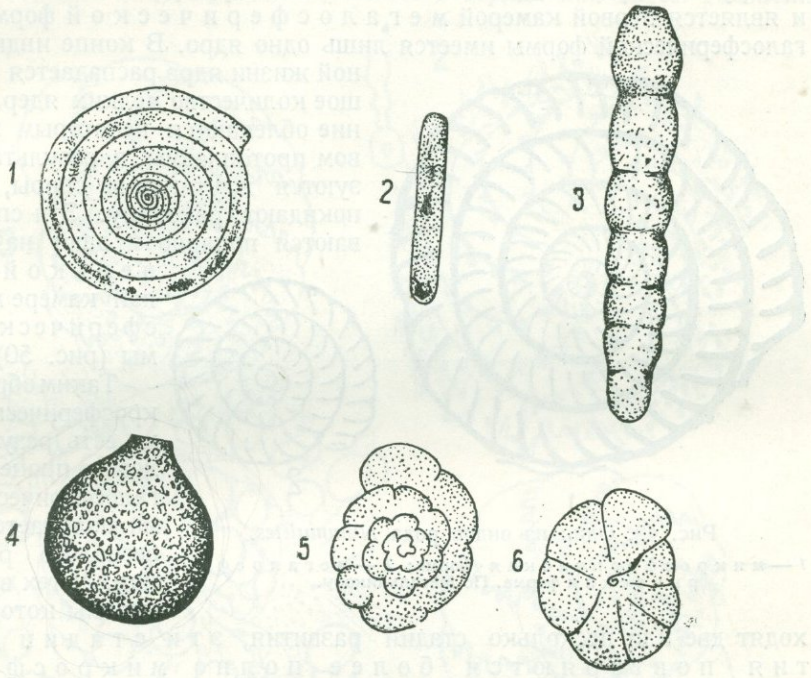


Рис. 48. Песчаные фораминиферы. Сильно увеличено.

1 и *2* — *Ammodiscus*; *3* — *Reophax* (ср. с *Nodosaria*); *4* — *Saccamina* (ср. с *Lagena*); *5* и *6* — *Trochammina* (ср. с *Rotalia*). Вид сверху и снизу. По Суиннертону.

Знание распределения современных родов по различным глубинам нынешних океанов позволяет определять приблизительную глубину, на которой отлагались многие третичные осадки, содержащие раковины фораминифер.

Наконец, существуют фораминиферы, ведущие бесспорно планктонный образ жизни. Сюда относятся прежде всего знакомые нам *Globigerina* и *Orbulina*. Такие организмы имеют шаровидную или вообще вздутую форму, и поверхность их часто покрыта длинными тонкими шипами.

Д и м о р ф и з м и с м е н а п о к о л е н и й. У фораминифер наблюдается смена поколений. Обычно среди особей одного и того же вида встречаются две формы: одна сравнительно небольших размеров,

но с большой начальной камерой, а другая — побольше, но с маленькой начальной камерой. Первая форма называется мегалосферической, а вторая — микросферической (рис. 49).

У микросферической формы имеется много ядер, часто больше, чем камер, они без всякой правильности рассеяны по протоплазме. Когда особь достигает зрелости, число ядер значительно возрастает, и протоплазма либо целиком выходит из раковины и собирается снаружи от нее, либо втягивается в последнюю камеру. Затем каждое ядро собирает вокруг себя некоторое количество протоплазмы и выделяет начальную камеру новой раковинки. Эта начальная камера сравнительно крупна и является первой камерой мегалосферической формы. У мегалосферической формы имеется лишь одно ядро. В конце индивидуальной жизни ядро распадается на большое количество мелких ядер. Последние облекаются некоторым количеством протоплазмы, в результате образуются жгутиковые споры, которые покидают раковину. Эти споры сливаются попарно и дают начало маленькой начальной камере микросферической формы (рис. 50).

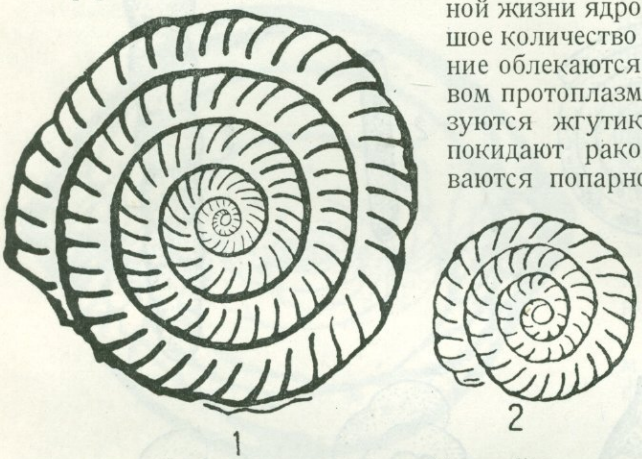


Рис. 49. Один из видов рода *Nummulites*.

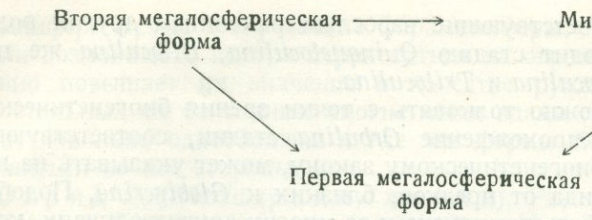
1 — микросферическая форма; 2 — мегалосферическая форма. По Метальникову.

Таким образом, микросферическая форма есть результат полового процесса, а мегалосферическая форма получается путем бесполого размножения. У тех видов, раковины которых проходят две или несколько стадий развития, эти стадии развития повторяются более полно микросферическими особями, у мегалосферических же эти стадии сокращаются или совершенно выпадают (см. схематические разрезы мегалосферической и микросферической особи рода *Biloculina* — рис. 25 и 26 и *Nummulites* — рис. 49).

Итак, у фораминифер наблюдается диморфизм, который выражается в том, что особи одного и того же вида делятся по своему строению на микросферические и мегалосферические.

В последние годы для некоторых фораминифер исследователями указывался триморфизм, который заключается в том, что среди особей одного и того же вида существуют три различные формы: одна микросферическая и две отличные друг от друга мегалосферические.

У триморфных видов микросферическая особь дает бесполым путем начало мегалосферической форме. Эта последняя бесполым же путем дает начало особям второй мегалосферической формы, от которой происходят половым путем микросферические особи. Такой цикл развития может быть выражен следующей схемой:



Фораминиферы и биогенетический закон. Мы видели, что многие рода рассматриваемого отряда при своем развитии

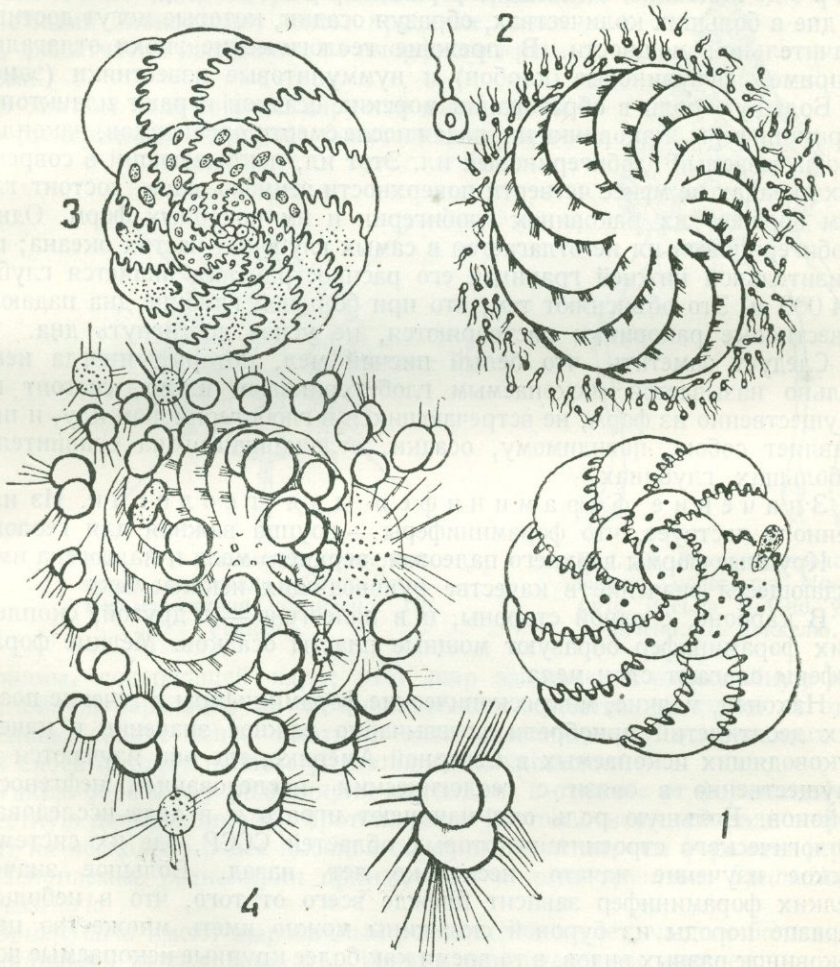


Рис. 50. Диморфизм и смена поколений у *Polystomella*. Схематические рисунки. Сильно увеличено.

1 — взрослая мегалосферическая особь, освобожденная от известковой раковины. Черные точки — образующиеся споры. Темное пятно справа — ядро; *2* — выход спор; рядом слева изображена сильно увеличенная спора; *3* — микросферическая особь, освобожденная от известковой раковины; видно много ядер; *4* — микросферическая особь, производящая новые мегалосферические особи. Внизу — молодая мегалосферическая особь. Из Ланга.

проходят стадии, соответствующие взрослым раковинам других родов. Так, *Triloculina* проходит стадию *Quinqueloculina*, *Biloculina* же проходит стадии *Quinqueloculina* и *Triloculina*.

Как это явление можно толковать с точки зрения биогенетического закона? — Например, прохождение *Orbulina* стадии, соответствующей *Globigerina*, согласно биогенетическому закону, может указывать на происхождение данного вида от предков, близких к *Globigerina*. Подобное же толкование может быть применено и во многих других случаях, когда ранние стадии развития раковины отличаются от более поздних.

Участие фораминифер в образовании горных пород. Раковины бентонных фораминифер после смерти накопляются на дне в больших количествах, образуя осадки, которые могут достигать значительной мощности. В прежние геологические эпохи отлагались, например, фузулиновые (карбон) и нуммулитовые известняки (эоцен)

Большую роль в образовании морских осадков играют планктонные фораминиферы. Раковинки их, падая после смерти организмов, накопляют так называемый глобигериновый ил. Этот ил, покрывающий в современных океанах не менее четверти поверхности земного шара, состоит главным образом из раковинок глобигерин и им подобных форм. Однако глобигериновый ил не отлагается в самых глубоких частях океана; приблизительной нижней границей его распространения является глубина в 4 000 *м*. Это объясняют тем, что при большой глубине дна падающие известковые раковинки растворяются, не успев достигнуть дна.

Следует заметить, что белый писчий мел, который иногда неправильно называется «ископаемым глобигериновым илом», состоит преимущественно из форм, не встречающихся в глобигериновом илу, и представляет собою, повидимому, осадки, отложившиеся на сравнительно небольших глубинах.

Значение фораминифер для геологии. Из изложенного явствует, что фораминиферы — группа важная для геологии.

Крупные формы верхнего палеозоя, верхнего мела и палеогена имеют выдающееся значение в качестве руководящих ископаемых.

В карбоне, с одной стороны, и в палеогене — с другой, скопления этих фораминифер образуют мощные пласты осадков. Мелкие фораминиферы слагают слои мела.

Наконец, мелкие, микроскопические фораминиферы в течение последних десятилетий приобрели чрезвычайно важное значение в качестве руководящих ископаемых в Северной Америке, где они изучаются преимущественно в связи с геологическим исследованием нефтеносных районов. Большую роль они начинают играть и в деле исследования геологического строения некоторых областей СССР, где их систематическое изучение начато несколько лет назад. Большое значение мелких фораминифер зависит прежде всего от того, что в небольшом образце породы из буровой скважины можно иметь множество целых раковинок разных видов, в то время как более крупные ископаемые встречаются здесь в целых экземплярах гораздо реже. При взятии образцов из буровых скважин далеко не всегда удается получить раковины моллюсков и другие более или менее крупные окаменелости, присутствующие в пластах, или извлекаются лишь обломки этих окаменелостей, часто совершенно неопределимые. Далее, в некоторых пластах осадочных отложений мы не встречаем никаких органических осадков, кроме фо-

раминифер. Кроме того, многие фораминиферы, будучи планктонными, имели возможность быстро переноситься на огромные расстояния, а это сильно повышает их значение в качестве руководящих ископаемых. Из остальных же бентонных многие жили вдали от берегов, где условия среды довольно однообразны и где эти формы могли свободно распространяться во все стороны.

Отряд *Radiolaria* (радиолярии). Радиолярии в большинстве своем мелкие микроскопические организмы; ныне они живут лишь в морской воде, где ведут планктонный образ жизни. Те из них, которые обладают твердыми скелетными элементами, имеют красивые, нежные, решетчатые раковинки из аморфного кремнезема.

В мягком теле диференцируется внутренний шар (центральная капсула) более плотной протоплазмы, содержащей ядро; этот шар заключен в однослойную или двуслойную перепонку из хитиноподобного вещества; кнаружи от этой перепонки лежат менее плотные слои протоплазмы; от внешнего из этих слоев отходят нежные радиальные ложноножки.

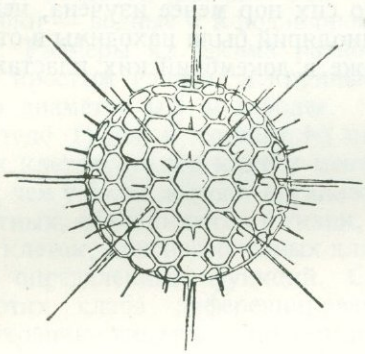


Рис. 51. Раковина представителя подотряда *Spumellaria*. Весьма сильно увеличено. По Геккелю.

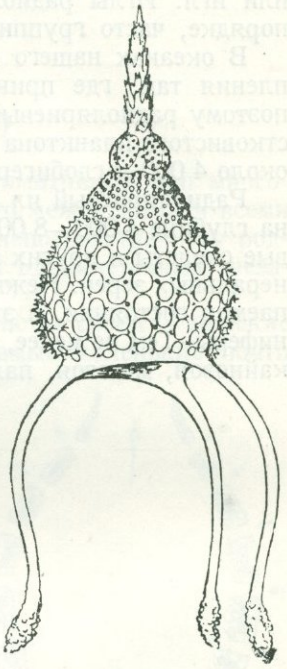


Рис. 52. Раковина представителя подотряда *Nassellaria*. Весьма сильно увеличено. По Геккелю.

Таким образом, у радиолярий мы видим, в отличие от фораминифер, известную диференцировку протоплазмы. В этом отношении радиолярии стоят на несколько более высокой ступени развития, чем фораминиферы.

Ископаемые радиолярии принадлежат к двум группам: *Spumellaria* и *Nasselaria*.

Spumellaria имеют шаровидный решетчатый скелет, часто с большими радиальными иглами (рис. 51). Иногда этот скелет дисковиден.

Перепонка центральной капсулы прободена многочисленными отверстиями, рассеянными по всей ее поверхности.

У *Nasselaria* — шлемовидный или шапковидный кремнеземный скелет, имеющий одну ось симметрии (рис. 52). Перепонка центральной капсулы прободена не по всей своей поверхности, а на одном полюсе.

Радиолярии либо плавают на поверхности большими массами, либо живут в воде на различных глубинах, часто даже на небольшом расстоянии от дна океана. Радиолярии известны, начиная от докембрийских отложений.

Среди радиолярий, типичнейших планктонных животных, прекрасно наблюдается увеличение поверхности тела путем образования шипов, или игл. Иглы радиолярий расположены в совершенно определенном порядке, часто группируясь в поясках.

В океанах нашего времени радиолярии образуют значительные скопления там, где принос других осадочных материалов незначителен, поэтому радиоляриевый ил развит в глубоких местах, где остатки известковистого планктона растворяются, не достигнув дна, и где на глубине около 4 000 *м* глобигериновый ил сменяется радиоляриевым.

Радиоляриевый ил покрывает значительные пространства дна океана на глубине 4 000—8 000 *м*. В состав радиоляриевого ила входят кремневые скелеты и других организмов, а также значительное количество минеральных зерен. Нежные скелеты радиолярий реже сохраняются в ископаемом состоянии, и эта группа до сих пор менее изучена, чем фораминиферы. Тем не менее, остатки радиолярий были находимы в отложениях кайнозоя, мезозоя, палеозоя и даже в докембрийских пластах.

ГЛАВА III

ТИП *PORIFERA* (ГУБКИ)

Губки представляют собой низший, самый примитивный тип многоклеточных животных. Строение их показывает, что между ними и всеми остальными многоклеточными, повидимому, нет непосредственного родства: надо думать, что те и другие произошли от одноклеточных, независимо друг от друга (см. рис. 10).

Все губки — водные и в подавляющем большинстве своем — морские животные. Размеры их весьма разнообразны: самые маленькие почти невидимы простым глазом, а крупные достигают в диаметре 0,5 *м* и более.

Хотя тело губок и состоит из многочисленных клеток, но эти клетки менее совершенно, чем у более высоко организованных животных, объединяются в ткани, т. е. в группы клеток, приспособленных для выполнения определенных функций. Самые клетки этих слабо диференцированных тканей сохраняют сходство с клетками простейших в большей степени, чем это можно наблюдать у всех остальных многоклеточных. Эти примитивные черты губок мы заметим при рассмотрении строения их тела. Форма и размеры тела для губок менее характерны, чем для остальных многоклеточных: у многих губок форма тела непостоянна.

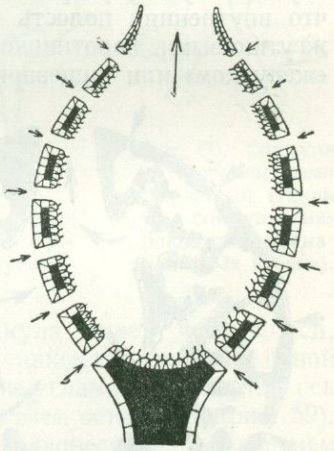


Рис. 53. Схематический разрез через срединную ось простой губки (рода *Ascon*). По Бэрри.

Строение наиболее просто организованных губок может быть сведено к схеме, изображенной на рис. 53. Здесь показан продольный разрез проведенный через срединную ось такой губки. Губка эта имеет форму бокала; она неподвижно прикреплена ко дну своим основанием. Боковые стенки бокала пронизаны многочисленными порами (потому-то этот тип и называется *Porifera*, что значит «пороносцы»). Через эти поры вода вместе с пищевыми частицами входит во внутреннюю полость, откуда она выходит через большое отверстие вверху бокала, которое можно назвать «устьем». Таким образом, многочисленные пронизывающие стенку тела поры играют роль как бы «ртов». Ток воды, приносящий пищевые частицы, вызывается колебанием жгутиков так называемых жгутиковых воротничковых клеток, выстилающих внутреннюю полость нашей губки. Эти клетки изображены на рис. 54. Каждая

из этих клеток имеет так называемый воротничок, из которого выступает длинный жгутик. Направление тока воды, вызываемого колебанием этих бесчисленных жгутиков, показано на рис. 53 стрелками. Этот ток направляется кверху, к выходному отверстию (устью). Кроме этой функции, жгутиковые клетки захватывают пищевые частицы и переваривают их.

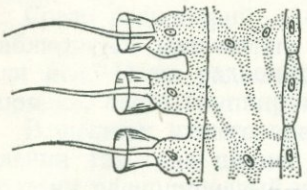


Рис. 54. Сильно увеличенный разрез через стенку простой губки. Видны: внутренний слой воротничковых клеток со жгутиками, наружный плоский слой клеток и средний слой, расположенный между наружным и внутренним. По Бэрри.

Наружный слой стенки тела, состоящий из плоских клеток, можно назвать кожным слоем. Между кожным слоем и жгутиковым помещается слизистая масса, в которую заключены клетки, несущие различные функции, в том числе и клетки, выделяющие скелетные иголочки губок.

У подавляющего большинства губок строение тела более сложно, чем в только что рассмотренном случае. Это зависит прежде всего от утолщения стенок тела. Примером такого, более сложного строения может послужить губка, разрез которой изображен на рис. 55. Здесь мы видим, что внутренняя полость выстлана простыми плоскими клетками, а не жгутиковыми воротничковыми. Полость эта не может быть названа «желудком» или пищеварительной полостью, так как функцию пищеварения несут у губок, как мы видели, жгутиковые воротничковые клетки. Жгутиковые же клетки здесь выстилают стенки особых к а м е р, которые и называются ж г у т и к о в ы м и.

Рис. 55. Схематический разрез через губку рода *Sycon* (проведенный по вертикальной оси).

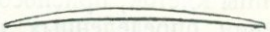


Рис. 56. Одноосная спикула губки.

Рис. 57. Трехосная спикула губки.

Заметим, что жгутиковые клетки очень схожи с некоторыми нынешними одноклеточными животными, которые имеют подобные жгутики; поэтому некоторые ученые полагают, что губки произошли именно от этих жгутиковых простейших.

Обратимся теперь к рассмотрению скелета губок. Он построен из микроскопических иголочек, которые могут быть либо кремневыми, либо известковыми, или из волокон так называемого спонгина, который по химическому составу близок к шелку. Иголочки скелета губок обычно называются спикулами. Форма их имеет большое значение для систематики губок: большие группы губок характеризуются определенным строением иголочек. Иголочки различных губок имеют весьма разнообразные формы, но могут быть сведены к четырем основным типам.

Первый тип — одноосный. Это иголочки самого простого строения в виде простой палочки, прямой или согнутой (рис. 56).

Второй тип — трехосный. Спикула состоит из трех осей, перпендикулярных друг другу (рис. 57). Скелетная единица этого типа прекрасно приспособлена для построения прочного скелета, так как при слиянии концов осей соседних спикул получается прочная скелетная решетка (рис. 58).

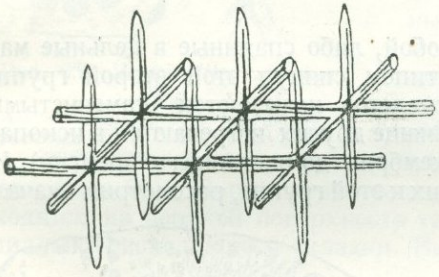


Рис. 58. Схема образования скелетной решетки у губки с трехосными иголочками.

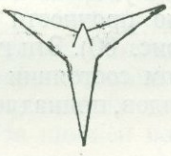


Рис. 59. Четырехосная спикула губки.

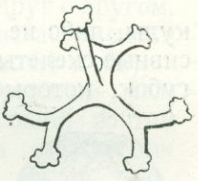


Рис. 60. Спикула с корневидными выростами (такой тип спикулы наблюдается у «каменистых губок»).

Третий тип — четырехосный. Спикула имеет четыре оси, исходящие из одного центра, причем три оси находятся почти в одной плоскости и отделяются друг от друга равными углами, а четвертая ось отходит от центра под почти прямым углом ко всем остальным (рис. 59).

Четвертый тип представляют спикулы, являющиеся видоизменением четырехосного типа и характеризующиеся корневидными выростами, с помощью которых эти спикулы соединяются между собой, образуя прочный скелет (рис. 60). Такое строение обнаруживает скелет «каменистых губок».

Если оставить в стороне губок, лишенных скелета, а также тех, у которых скелет состоит из волокон спонгина, в ископаемом состоянии не сохраняющихся, то всех остальных губок можно разделить на два класса: класс известковых и класс кремневых губок.

Из нынешних губок известковые живут в относительно мелководных областях, а кремневые — в относительно глубоких областях моря.

Среди известковых губок лишь немногие имеют скелет, состоящий из связанных между собой спикул, у большинства же губок этого класса спикулы являются «свободными», т. е. они связаны лишь с мягкими тканями тела, а потому по смерти животного распадаются, и на морском дне отлагаются разъединенные спикулы.

Из кремневых губок одни имеют одноосные спикулы, не спаянные между собой (поэтому эти губки сохраняются в осадочных породах в виде разъединенных спикул). Другие имеют четырехосные спикулы, либо не соединенные между собой, либо спаянные в цельные массивные скелеты. Мы уже знакомы с типом спикул этой второй группы губок, которые по прочности их скелетов называются «каменистыми» (рис. 60). Эти губки чаще других встречаются в ископаемом состоянии (от кембрия до настоящего времени). Из родов, принадлежащих к этой группе, рассмотрим сначала

Рис. 61. *Astylospongia praemorsa*. Силур. Немного уменьшено. По Абелю.

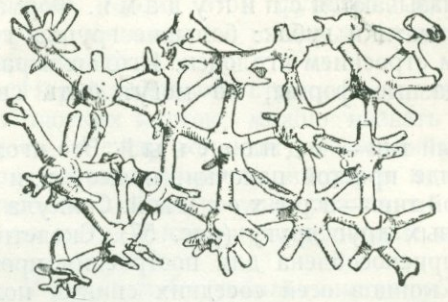


Рис. 62. *Astylospongia praemorsa*. Строение скелета.

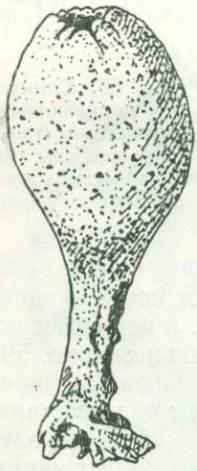
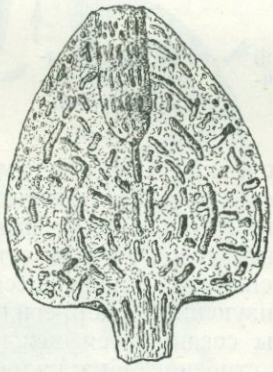


Рис. 63. *Siphonia tulipa*. Верхний карбон. Из Абеля, по Циттелю.



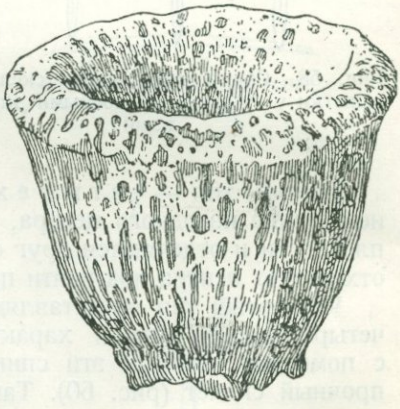


Рис. 64. *Ventriculites* (верхний мел).

Astylospongia (силур). Скелет шаровидный, с углублением на вершине (рис. 61 и 62). Скелет состоит из четырехлучевых иголочек, тесно срастающихся между собою; в местах соединения иголочек образуются толстые узелки. Для этого рода характерно отсутствие стебля; эта губка, повидимому, не прирастала ко дну или к посторонним предметам, а закреплялась только при помощи иголочек основания.

Род *Siphonia* (рис. 63), принадлежащий к той же группе, известен из меловых и третичных отложений. Скелет имеет форму винной ягоды,

яблока или груши. Стебель короткий или длинный. На вершине помещается устье глубокой центральной полости, в которую открываются каналы. Эти каналы дугообразно изогнуты и тянутся параллельно поверхности; кроме того, имеются тонкие радиальные каналы.

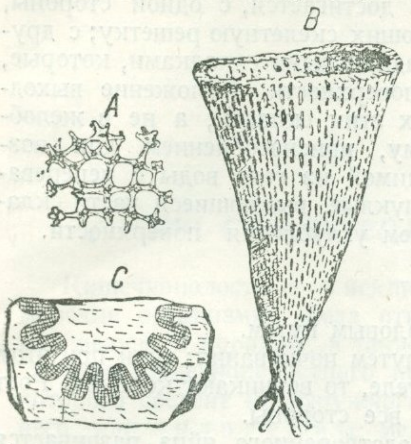


Рис. 65. *Ventriculites striatus*. Мел.

A — строение скелета при сильном увеличении; *B* — вид сбоку; *C* — горизонтальный разрез.

Наконец, третья группа кремневых губок характеризуется трехосными спикулами, либо свободными, либо спаянными между собой. В последнем случае получается прочный скелет (рис. 58). Примером этих губок может служить род *Ventriculites* (мел), скелет которого имеет форму низкого или высокого конуса, обращенного основанием кверху, чаши или блюдца с обширной центральной полостью. Стенка складчатая; складки вертикальные, тесно сближенные друг с другом. В нижней части скелета имеются «корневые» выросты (рис. 64 и 65).

Род *Coeloptychium* (верхний мел) имеет скелет, напоминающий зонтик или гриб, сидящий на стебле или ножке (рис. 66). Поры, через которые проникала вода внутрь тела, находятся на верхней поверхности тела. На нижней поверхности видны радиально расходящиеся складки. Выходные отверстия («устья») распо-

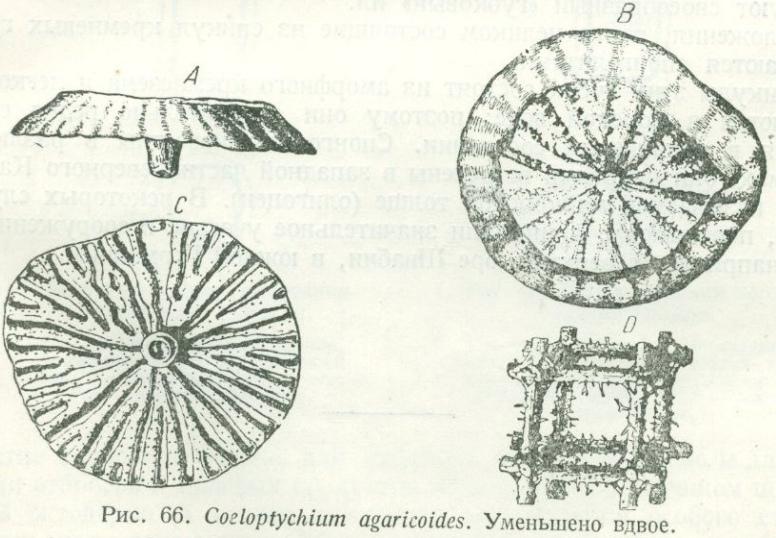


Рис. 66. *Coeloptychium agaricoides*. Уменьшено вдвое.

A — вид сбоку; *B* — вид сверху; *C* — вид снизу; *D* — строение скелета при сильном увеличении.

лагаются на гребнях (выпуклых частях) этих складок нижней поверхности. Это положение выходных отверстий на нижней поверхности есть, очевидно, приспособление против закупоривания их отлагаю-

щимся тонкозернистым осадком. Все сидящее на ножке тело губки («шляпка») должно быть достаточно легким, чтобы «ножка» могла выдержать тяжесть этого тела. С другой стороны, эта «шляпка» должна быть более или менее прочной. Это достигается, с одной стороны, срастанием трехосных иголочек, образующих скелетную решетку; с другой стороны, «шляпка» упрочивается радиальными складками, которые, как мы видели, выступают на нижней поверхности. Положение выходных отверстий на в ы п у к л ы х частях этих складок, а не в желобках между ними, является, повидимому, приспособлением для возможно более быстрого удаления выводимой из тела воды с непереваренными частицами пищи и т. д.: выпуклые, выдающиеся части складок лучше омываются свежей водой, чем углубления поверхности.

Размножаются губки бесполым и половым путем.

Бесполое размножение происходит путем почкования; если при этом новые особи остаются на материнском теле, то возникают колонии. Рост происходит путем увеличения тела во все стороны.

При половом размножении из оплодотворенного яйца развивается свободно плавающая личинка, которая, проплавав некоторое время, прикрепляется и развивается в зрелое животное.

Губки, как мы видели, являются прикрепленными бентонными животными. Наибольшего распространения они достигают в теплых морях, где встречаются на разных глубинах. Известковые губки живут в прибрежной полосе, в зоне прилива и отлива. В нынешних морях свободные спикулы накопляются иногда в таких количествах, что они образуют своеобразный «губковый» ил.

Отложения, почти целиком состоящие из спикул кремневых губок, называются спонголитами.

Спикулы этих губок состоят из аморфного кремнезема и легко растворяются в морской воде; поэтому они сравнительно редко сохраняются в ископаемом состоянии. Спонголиты известны в различных системах: они например встречены в западной части Северного Кавказа в так называемой майкопской толще (олигоцен). В некоторых случаях губки, повидимому, принимали значительное участие в сооружении рифов (например, в верхней юре Швабии, в южной Германии).

ГЛАВА IV

ТИП *COELENTERATA* (КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ)

Кишечнополостные — исключительно водные, в большинстве своем морские организмы. Сюда относятся такие общеизвестные животные, как медузы и кораллы, а также пресноводная гидра.

Тело кишечнополостного представляет в основном мешочек, стенка которого состоит из наружного слоя, или эктодермы, и внутреннего, или эндодермы; между этими слоями бывает средний слой, который, однако, нередко отсутствует или слабо развит (рис. 67).

Полость, находящаяся внутри этого мешкоподобного тела, есть единственная полость кишечнополостного животного. Открывается она наружу одним отверстием, которое называется ротовым. Это ротовое от-

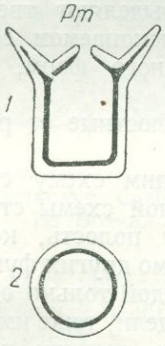


Рис. 67. Схема строения гидроидного полипа.

1 — разрез гидроидного полипа, проведенный по вертикальной оси; *2*—поперечный разрез его. *Рт* — ротовое отверстие.

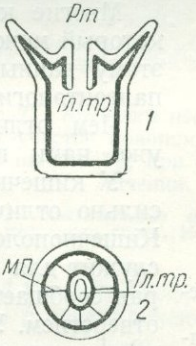


Рис. 68. Схема строения кораллового полипа.

1 — разрез полипа по вертикальной оси; *2* — поперечный разрез его; *Рт* — ротовое отверстие; *Гл. тр.* — глоточная трубка; *МП* — мягкие перегородки.

верстие служит не только для введения пищи и воды, но и для выведения отбросов и половых продуктов. Оно окружено венчиком щупалец.

В эктодерме (а иногда и в эндодерме) имеются особого строения клетки, называемые стрекательными, содержащие жгучую или ядовитую жидкость. В каждой такой клетке имеется спирально свернутая нить. Если к наружной поверхности животного прикасается какое-нибудь постороннее тело, то нить выбрасывается наружу, а с нею выбрасывается и жидкость. Этой жидкостью парализуются мелкие организмы,

которыми животное питается, она же является средством защиты против нападающих на животное врагов (рис. 69).

Уже основная схема строения кишечнополостного (мешочек с центральным отверстием вверху, окруженным венчиком щупалец) дает представление о радиальной симметрии тела. Это, однако, не значит, что у большинства представителей этого типа радиальная симметрия строго выдерживается во всех частях тела. Наоборот, мы увидим, что она во многих случаях существенно нарушается. Но радиальная симметрия есть тот тип симметрии, который соответствует образу жизни кишечнополостных: кишечнополостные являются либо планктонными, либо сидячими, неподвижными бентонными животными. Мы знаем, что и в том и в другом случае эволюция организмов ведет обычно к выработке радиальной симметрии тела.

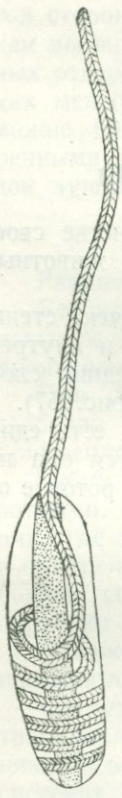


Рис. 69. Стрекательная клетка кораллового полипа, весьма сильно увеличенная.

Одни группы кишечнополостных представлены главным образом свободно плавающими формами, другие — преимущественно прикрепленными.

У кишечнополостных мы часто наблюдаем смену поколений: полового, обычно свободного, и бесполого, прикрепленного. Бесполое поколение размножается почкованием или делением: так как при этом вновь появляющиеся особи не отделяются от старых, то возникают более или менее обширные колонии.

Многие кишечнополостные выделяют твердый скелет, который может сохраняться в ископаемом состоянии, поэтому данный тип содержит много форм, важных для палеонтологии.

Чем отличаются кишечнополостные от рассмотренных уже нами губок?

У кишечнополостных мы видим схему строения тела, сильно отличающуюся от основной схемы строения губок. Кишечнополостные имеют одну полость, которая всегда служит для пищеварения (помимо других функций) и которая сообщается с наружной средой только одним, ротовым отверстием. У губок, как мы видели, тоже имеется полость, соответствующая по положению полости тела кишечнополостного, но пищеварение отнюдь не является ее непременной и основной функцией; «устье» губок, занимающее положение, аналогичное положению ротового отверстия кишечнополостных, служит только для выведения воды из тела, а не для введения ее в тело. У губок всегда имеются поры, через которые вода и пищевые частицы вводятся в тело; таких пор у кишечнополостных нет. Кишечнополостные лишены жгутиковых воротничковых клеток, которые у губок вызывают ток воды, вводимой в тело, и переваривают пищу. Кроме того, кишечнополостные организованы гораздо выше и сложнее, чем губки, и имеют нервные клетки, мускульную систему, чувствительные щупальца, имеют, следовательно, высоко дифференцированные ткани и довольно сложно устроенные органы. Соответственно этому и форма тела у кишечнополостных является в общем более определенной, чем у губок.

Класс *Hydrozoa* (гидрозоа)

К этому классу относятся морские животные, реже — пресноводные. У них в большинстве случаев наблюдается смена поколений бесполого и полового. Особь бесполого поколения называется п о л и п о м. Полип представляет собой простой мешочек с двуслойной стенкой, прикрепленный своим концом, противоположным ротовому отверстию (рис. 67). Полость этого мешочка не разделена радиальными перегородками, чем полипы данного класса легко отличаются от так называемых коралловых полипов (рис. 68). Полипы ведут обычно прикрепленный образ жизни; они или одиночны, или образуют колонии.

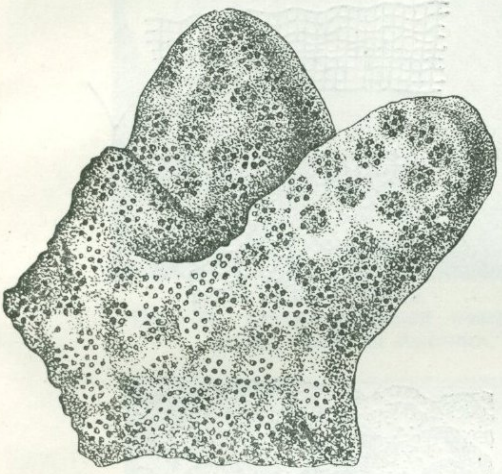


Рис. 70. *Millepora nodosa* (ныне живущая) со втянутыми полипами. Слабо увеличена. Из Брэма.

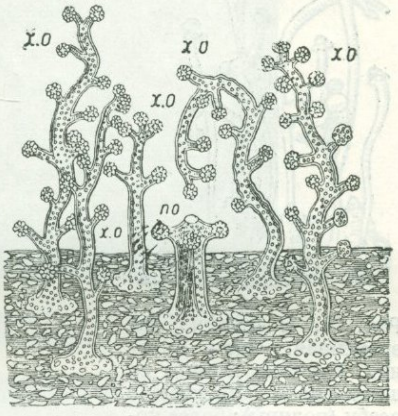


Рис. 71. *Millepora nodosa*. Маленький участок колонии, изображенной на рис. 70, при сильном увеличении.

х. о. — хватательные особи; *п. о.* — питающая особь. Из Брэма.

Особь полового поколения называется м е д у з о й. Медуза является свободно плавающей особью (по крайней мере в течение некоторого периода своей жизни).

Для бесполого поколения ныне живущих форм характерно разделение труда между особями одной колонии: например, одни особи приспособлены для питания, другие — для бесполого размножения (при котором производятся медузы), третьи — для обороны, четвертые — для восприятия ощущений.

Чередование поколений выражается в том, что колония, получившаяся в результате бесполого размножения (почкования) полипа, дает начало свободно плавающим половым особям, медузам, а из оплодотворенных яйцеклеток медуз развиваются вновь полипы.

В ископаемом состоянии встречаются остатки представителей трех групп данного класса.

К п е р в о й группе относятся формы, у которых полипы лишены скелета и поэтому не могут сохраняться в ископаемом состоянии. Но основание колонии, на котором помещаются полипы, имеет известковый скелет, состоящий из петлевидно переплетающихся между собою извест-

ковых волокон. Рассмотрим одного из представителей этой группы (рис. 70). На поверхности основания колонии здесь видны многочисленные мелкие отверстия. В каждом таком отверстии сидит полип. На рис. 70 полипов не видно, потому что они втянуты внутрь основания. Дело в том, что полипы быстро втягиваются в свои отверстия, если их что-либо потревожит. На рис. 71 мы видим кусочек колонии с полипами при сильном увеличении. Здесь изображена одна п и т а ю щ а я особь (посредине) и пять окружающих ее х в а т а т е л ь н ы х особей. Формы этой группы распространены в теплых морях и принимают участие в образовании

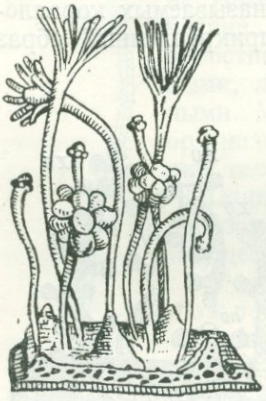


Рис. 72. *Hydractinia*, современная. Часть колонии. Высокие полипы со щупальцами — питающие особи (полипы); более короткие полипы с большим количеством овальных мешков служат для размножения (в мешках содержатся половые клетки). Другие короткие полипы без таких мешков несут стрекательные клетки. Внизу — твердое известковое основание колонии. Сильно увеличено.

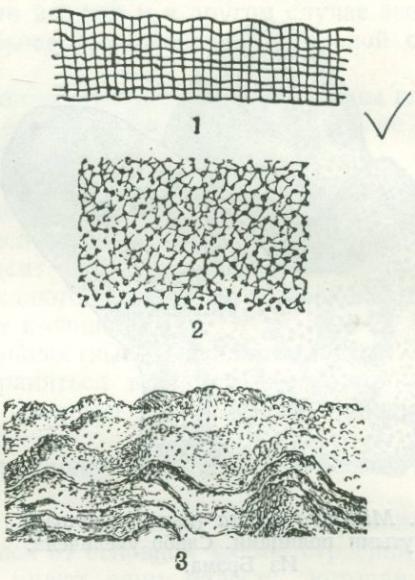


Рис. 73. *Stromatopora*.

1 — вертикальный разрез (ув.); *2* — горизонтальный разрез (ув.); *3* — в естественную величину.

коралловых рифов, о которых мы будем подробно говорить в главе, посвященной коралловым полипам.

Представители в т о р о й группы селятся обычно на мертвых раковинах улиткообразных моллюсков. И у этих животных полипы лишены скелета, способного сохраняться в ископаемом состоянии, но зато мягкое основание колонии отлагает скелет, представляющий как бы корку на раковине моллюска. Корка эта бывает роговой или известковой. Она состоит из горизонтальных пластинок, лежащих одна над другой (рис. 72). Пластинки соединены между собою вертикальными столбиками.

Т р е т ь я группа является наиболее важной с геологической точки зрения; это — так называемые *Stromatoporoidea*. Скелеты этих животных образуют значительные скопления (иногда рифы) в палеозое, главным образом в девоне. Подобно предыдущей группе, известковый скелет *Stromatoporoidea* состоит из лежащих одна над другой тонких вол-

нистых пластинок, соединенных между собою тонкими столбиками (рис. 73, 74 и 75).

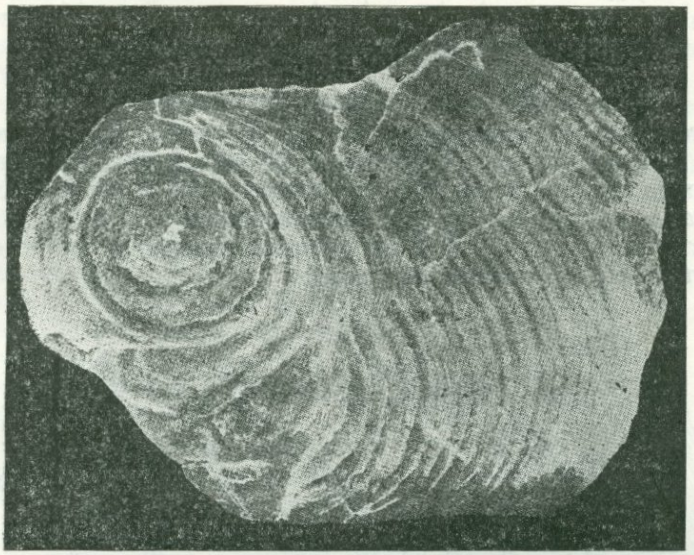


Рис. 74. Пришлифованная поверхность *Stromatopora* из девона Северной Америки. Уменьшена вдвое.

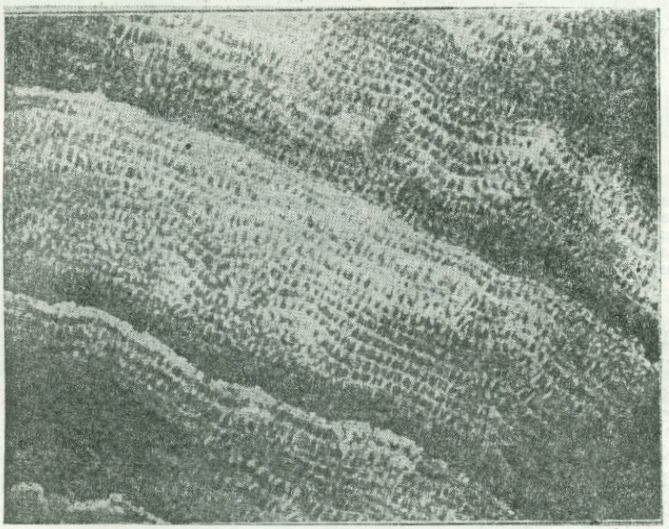


Рис. 75. Часть поверхности, изображенной на рис. 74, увеличенная.

Строматопороидеи известны от среднего кембрия и представляют собою, в общем, палеозойскую группу; впрочем, несколько родов было описано из мезозоя. Надо заметить, что сходство микроскопического строения отдельных родов строматопороидей с некоторыми представите-

лями фораминифер побуждает многих исследователей относить строматопороидей к только что упомянутому отряду корненожек. Вопрос этот, однако, далеко не разрешен, и рассматриваемая группа является одной из довольно многочисленных групп ископаемых организмов, место которых в системе до сих пор остается невыясненным.

Класс *Graptolithida* (граптолиты)

Граптолиты — нижнепалеозойские организмы, особенно характерные для нижнего силура. Положение этой обширной группы в системе животных до сих пор остается неопределенным. Чаще всего их сближают с *Hydrozoa* и относят к типу кишечнополостных.

Скелет граптолитов состоит из рогового вещества; он не содержит ни известковых, ни кремнистых частей.

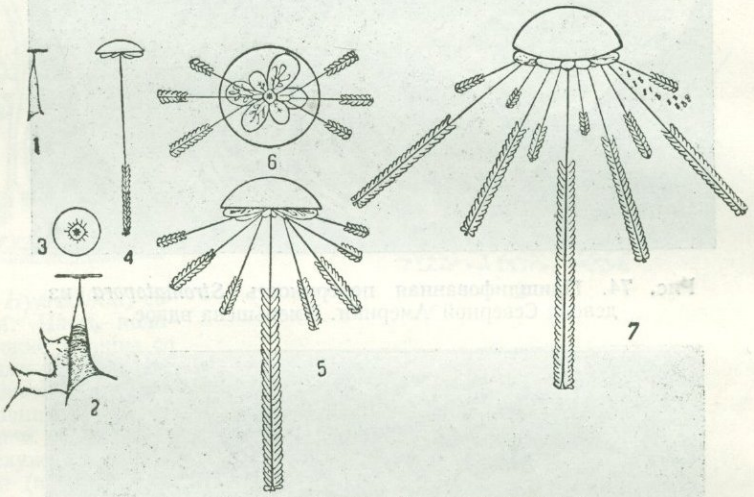


Рис. 76. *Diplograptus*. Стадии развития:

1 — «ножка»; *2* — «ножка» с одной боковой и одной вертикальной ячейкой, диск начинает вздуваться; *3* — тот же диск, вид снизу; *4* — дальнейшая стадия; видны: воздухоносный пузырь, яйцевидные ячейки и два ряда мелких ячеек; *5* — следующая стадия; видны: первичная ветка, вторичные ветки, яйцевидные ячейки; *6* — та же колония, снизу; *7* — взрослая колония; видны выходящие «ножки» (сикулы). Увеличено. По Рюдеманну.

Ископаемые остатки граптолитов обычно представляют маленькие веточки, сплющенные и имеющие вид тонких, нежных пленочек беловатого вещества или графита на поверхностях напластования глинистых сланцев. Реже они встречаются в известняках, где внутренние полости граптолитов иногда бывают заполнены известковистым или каким-либо другим веществом, и в таком случае граптолиты более или менее сохраняют свою форму, какую они имели при жизни.

Все граптолиты были морскими колониальными животными. Граптолиты обычно встречаются в виде отдельных веточек (колоний), усаженных скелетиками полипов. Колония получается в результате размножения почкованием одного полипа, крошечный скелет которого называется «н о ж к о й» (sicula). Эта последняя имеет более или менее заостренный конец, вытянутый в так называемую н и т ь, которою «ножка» прикрепляется (рис. 76 [1]). По мере образования почек, развивающихся

в полипы, веточка растет в длину, причем полипы располагаются в один, два или четыре ряда. Скелет каждого полипа такой колонии мы будем называть просто я ч е й к о й (theca). Ячейка имеет обычно коническую или цилиндрическую форму и у своего основания открывается в общий канал данной веточки; на противоположном своем конце каждая ячейка имеет устье, сообщающее ячейку с наружной средой.

Древнейшие граптолиты относятся к группе так называемых д р е в о в и д н ы х. Сюда относится род *Dictyonema*, представители которого встречаются от верхнего кембрия до нижнего карбона (рис. 77). Колония *Dictyonema* имеет воронкообразную форму и состоит из множества веточек, расходящихся из одной точки. Веточки часто соединены одна с другой поперечными выростами, вследствие чего ископаемое имеет вид нежной сетки. Устья ячеек находятся на внутренней стороне ветвей, т. е. на стороне, обращенной к середине воронки. Колонии п р и к р е п л я ю т с я особым острием к посторонним предметам. Особенно часто встречаются эти ископаемые в черных тонкозернистых сланцах (в так называемых диктионемовых сланцах).

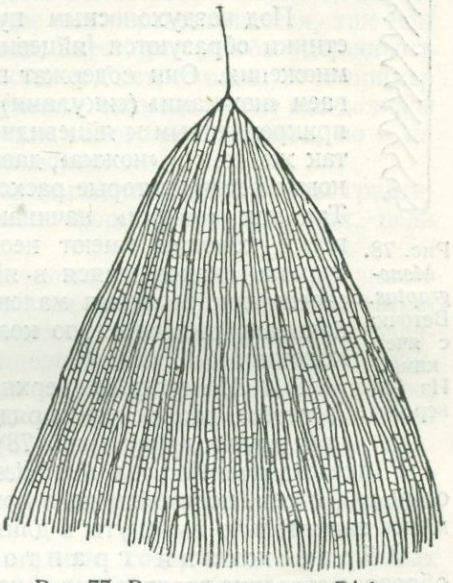


Рис. 77. Взрослая колония *Dictyonema* (в естественную величину). По Бэрри.

Из остальных граптолитов некоторые имеют особую о п о р н у ю о с ь (virgula), которая проходит вдоль общего канала колонии, позади него, другие же такой оси не имеют.

Здесь мы рассмотрим строение и развитие колонии у рода *Diplograptus*, представленного важными руководящими формами в нижнем силуре. Этот пример покажет нам, насколько подробно удается иногда изучить не только строение, но и стадии индивидуального развития некоторых древнейших ископаемых даже в тех случаях, когда эти ископаемые обладают довольно нежным, хрупким скелетом, состоящим из органического вещества. Колония этого граптолита изображена на рис. 76. Она содержит несколько веточек различной длины; каждая усажена с двух сторон ячейками, которые своими устьями обращены к центру колонии. Там, где отдельные ветки сходятся, мы видим маленькую четырехугольную центральную пластинку (рис. 76 ^{3} и 76 ^{6}), которая окружена несколькими большими яйцевидными ячейками. Эти яйцевидные ячейки содержат «ножки» (сикулы). Над четырехугольной центральной пластинкой имеется большой пузырь, который, повидимому, был при жизни наполнен воздухом и служил для удержания колонии при плавании в определенном положении (воздухоносный пузырь).

Когда «ножка» выходит наружу из яйцевидной ячейки, она прикреплена своим заостренным концом к маленькой четырехугольной пластинке, лежащей посредине другой, круглой пластинки. Эта последняя пластинка — двуслойная; в дальнейшем она вздувается и образует пу-

зырь. «Ножка» дает начало двум рядам ячеек первой ветки. По мере появления новых ячеек вдоль «ножки», последняя все более и более удаляется от места своего прикрепления вследствие удлинения нити, соединяющей «ножку» с четырехугольной пластинкой. Прочность этой полой нити усиливается тем, что в ее стенке выделяется опорная ось (виргула).

В этой стадии (рис. 76 [4]) первая веточка имеет два ряда ячеек, причем ячейки одного ряда связаны с ячейками другого ряда осевым каналом; опорная ось придает стенке этого канала известную прочность.

Рис. 78. *Monograptus*. Веточка с ячейками. Из Ниверсона.

Под воздухоносным пузырем вокруг четырехугольной пластинки образуются яйцевидные ячейки, служащие для размножения. Они содержат полипы, скелеты которых мы и называем «ножками» (сикулами). Большинство этих «ножек» остается прикрепленным к яйцевидной ячейке и, развиваясь совершенно так же, как и «ножка», давшая начало первой ветке, производит новые ветки, которые расходятся вниз от плавательного пузыря. Так как «ножки» начинают развиваться в разное время, то ветки колонии имеют неодинаковую длину (рис. 76[7]). Иногда «ножка», находящаяся в яйцевидной ячейке, развивает у точки своего прикрепления маленькую пластинку и затем совершенно покидает родительскую колонию, после чего дает начало новой колонии.

Род *Monograptus* (верхний силур) имеет, в отличие от *Diplograptus*, ветки с одним рядом ячеек, непосредственно примыкающих друг к другу (рис. 78).

У представителей рода *Rastrites* (верхний силур) ветки имеют тоже один ряд ячеек, но ячейки не соприкасаются друг с другом и более или менее значительно вытянуты в длину (рис. 79).

Образ жизни граптолитов. Несмотря на весьма своеобразное строение граптолитов и неопределенное положение их в системе животного мира, мы имеем некоторое представление об условиях существования и образе жизни этих давно исчезнувших организмов.

Рис. 79. *Rastrites* (верхний силур). Из Ниверсона.

Эти сведения получены путем тщательного изучения как строения самих граптолитов, так и пород, их включающих.

Так, самое строение рассмотренного нами диплограптуса указывает на то, что этот граптолит мог вести только планктонный образ жизни. Об этом свидетельствует и воздухоносный пузырь, находящийся в центре колонии, и общая форма колонии, состоящей из радиально расходящихся ветвей, усаженных полипами. Эта колония не могла быть прикрепленной ко дну: мы не видим здесь ни «стебля», ни «корней», ни какого-либо другого образования, которое могло бы служить для прикрепления колонии ко дну. Далее, общая форма колонии показывает, что она не могла бы при жизни лежать на дне или ползать по дну; столь же мало она приспособлена для активного плавания в воде, т. е. для нектонного образа

жизни. Кроме того, среди нынешних животных есть морские организмы, напоминающие этот род по общей форме колонии и по присутствию воздухоносного пузыря. Таковы некоторые пузыреноски из класса *Hydrozoa*, ведущие планктонный образ жизни.

Для расшифровки образа жизни нашего граптолита интерес представляет и самое положение, которое занимают его остатки в пластах осадков.

Дело в том, что, как иногда удавалось наблюдать, колонии лежат в перевернутом положении: они бывают обращены воздухоносным пузырем книзу. Этому явлению можно дать такое объяснение: когда колония отмирает, она опускается, причем она перевертывается, так как пузырь, в который проникает теперь вода, вместо того, чтобы удерживать колонию от опускания, наоборот, увлекает ее быстрее вниз. Этот пример показывает, что для всестороннего изучения окаменелостей мы должны обращать внимание не только на строение самого ископаемого, но и на п о л о ж е н и е его в слоях осадочных пород.

Не только диплограптус, но и прочие представители группы граптолитов, характеризующейся присутствием опорной оси в ветках, вели планктонный образ жизни.

Обильный свет на условия существования граптолитов проливает изучение пород, в которых они содержатся. Обычно граптолиты встречаются в темных, даже черных глинистых сланцах, цвет которых зависит от присутствия углистых и битуминозных веществ, а также тончайших частиц сернистого железа. Очень характерно то обстоятельство, что эти граптолитовые сланцы обычно лишены каких бы то ни было других окаменелостей (кроме радиолярий, некоторых свободно плавающих рачков и головоногих моллюсков, т. е., во всяком случае, не донных форм;—радиолярии, как мы уже знаем, являются планктонными организмами).

Все это указывает на то, что граптолиты, содержащиеся в темных сланцах, жили в частях моря, совершенно неблагоприятных для развития бентонной жизни: в противном случае мы имели бы в этих породах окаменелости каких-либо бентонных организмов, способных сохраняться в ископаемом состоянии. Поэтому приходится думать, что какие-то условия мешали развитию здесь донной жизни. Можно думать, что в нижних, ближайших к морскому дну слоях воды были какие-то условия, неблагоприятные для развития донной фауны. Такими условиями могли быть: отсутствие кислорода и отравление сероводородом. Таким образом, в данном случае мы имеем условия, аналогичные условиям, существующим в нынешнем Черном море, где слои воды, расположенные ниже, примерно, 200 *м* от уровня моря, заражены сероводородом. Мы знаем, что донная жизнь в Черном море ограничивается полосой, лежащей выше указанной глубины. Сравнение с Черным морем тем более поучительно, что, как вполне установлено, граптолитовым сланцам нередко соответствуют по возрасту прибрежные отложения с «нормальной» бентонной фауной. В соответствии с этим для отдельных горизонтов силура Великобритании различают фацию «граптолитовую» и фацию «ракушечную». Последняя представлена песчаниками и известняками с плеченогими, трилобитами и кораллами. В средних частях бассейнов отлагались граптолитовые сланцы, а по краям их — в мелководной полосе — слои с нормальной бентонной фауной.

Интересны результаты изучения условий образования так называемых стокдейльских сланцев в Великобритании. Эти сланцы относятся к верхнему силуру. Низы свиты представлены содержащими граптолитов черными глинистыми сланцами, окрашивающими веществами которых являются уголь и мельчайшие частицы сернистого железа. Выше лежат синие, зеленые и красные сланцы, лишенные граптолитов, с редкими окаменелостями других организмов. Бентонные формы здесь отличаются маленькими размерами; они, очевидно, жили в неблагоприятных условиях. Присутствие сернистого железа говорит в пользу того, что здесь развитию бентоса препятствовало заражение сероводородом, как это имеет место в нынешнем Черном море.

Итак, граптолиты, содержащиеся в темных сланцах, не могли жить на дне. Одни из них, как мы уже знаем, вели планктонный образ жизни (диплограптус и вообще граптолиты с опорной осью в веточке). Но другие, судя по их строению, были приспособлены к прикреплению к каким-то предметам (стр. 73). Это и говорит в пользу того, что эти граптолиты прикреплялись к пассивно переносимым водою водорослям, т. е., как говорят, вели п с е в д о п л а н к т о н н ы й образ жизни (псевдопланктонными называют организмы, прикрепляющиеся к пассивно плавающим в воде организмам или предметам). И лишь некоторые из древовидных граптолитов жили, повидимому, прикрепленными ко дну.

Нам остается коснуться еще одного вопроса, связанного с образом жизни граптолитов: почему эти последние так редко встречаются в отложениях иного типа, чем черные сланцы? Значит ли это, что они не существовали в других условиях? — На это можно ответить, что нет оснований считать распространение граптолитов ограниченным лишь теми частями бассейнов, которые были отравлены сероводородом. Но в этих частях имелись условия, необходимые для сохранения остатков граптолитов в ископаемом состоянии: осаждение тонкозернистых отложений и отсутствие организмов, которые в других условиях уничтожали бы хрупкие хитиновые скелеты граптолитов; сохранение же остатков граптолитов в более мелководных, незараженных зонах было возможно лишь в отдельных, исключительно благоприятных для этого случаях.

Класс *Anthozoa* (коралловые полипы)

Название этого класса *Anthozoa* означает «животные-цветы». Сюда относятся так называемые кораллы, которые имеют скелет (обычно известковый), а также группа близких к ним животных, лишенных скелета. Достаточно рассмотреть рис. 80, изображающий колонию одного вида, живущего ныне в Средиземном море, чтобы понять, почему эти животные получили свое название. Эти животные напоминают цветы как своей формой, так и окраской, которая нередко бывает яркой. Нас, конечно, интересуют прежде всего кораллы, имеющие известковый скелет, а не те их родичи, которые лишены твердых частей тела, способных сохраняться в ископаемом состоянии.

Коралловые полипы имеют большое значение для геологии и как руководящие окаменелости, и как показатели фациальных условий, и как породообразующие организмы.

Мы уже знакомы со строением гидроидного полипа. Чем же от последнего отличается коралловый полип? Для сравнения вновь обратимся к схематическим изображениям гидроидного и кораллового полипов

на рис. 67 и 68. Как видно по этим схемам, строение кораллового полипа сложнее, чем строение гидроидного полипа. У гидроидного полипа так называемое ротовое отверстие непосредственно ведет в полость. У кораллового полипа это отверстие ведет в глоточную трубку, которая опущена в полость (поперечное сечение этой трубки не круглое, а вытянутое, эллиптическое). У кораллового полипа полость тела мягкими вертикальными перегородками делится на камеры, у гидроидного же эта полость остается неразделенной.

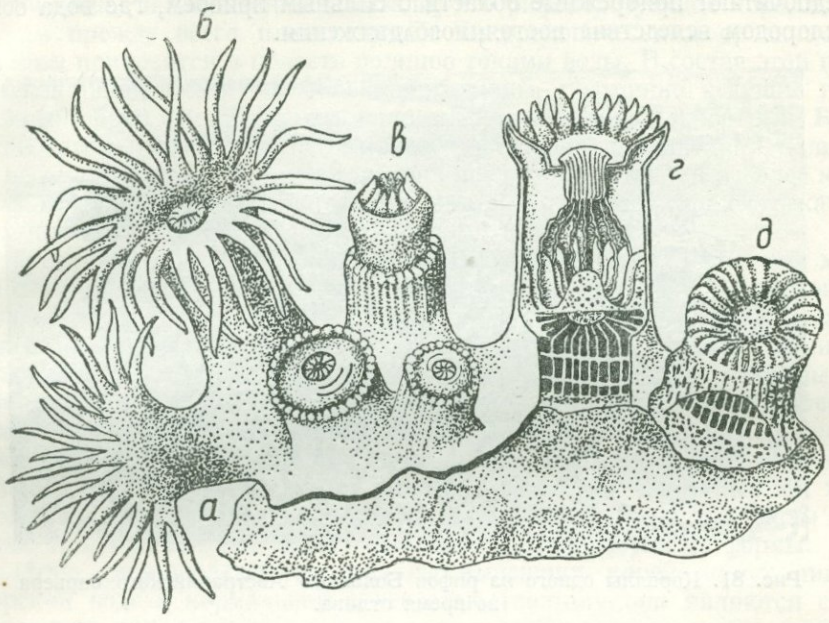


Рис. 80. Один из живущих ныне (в Средиземном море) представителей шестилучевых кораллов (*Astroides*).

Форма ротового отверстия, всегда вытянутого в определенном направлении, и соответственно этому вытянутая форма поперечного сечения глоточной трубки уже нарушают у кораллового полипа радиальную симметрию: тело этого полипа имеет двустороннюю симметрию, ясно выраженную в строении различных органов. Ниже мы ближе познакомимся с этой особенностью коралловых полипов. Однако во взрослом состоянии тело полипа нередко принимает кажущуюся, вторичную радиальную симметрию, что выражается прежде всего в радиальном расположении перегородок, делящих тело на камеры.

Все животные данного класса являются исключительно морскими. Нынешние представители живут преимущественно в мелкой воде; большинство форм живет на глубине от 0 до 45 *м*, и этой зоной почти ограничивается распространение рифообразующих кораллов (рис. 81). Остальные кораллы живут и в более глубоких частях моря; некоторые, очень немногие формы встречаются даже на глубине более 2 000 *м*.

Большинство всех кораллов живет при температуре выше 22° С. Рифообразующие формы не выдерживают температуры ниже 18° С;

из остальных же некоторые одиночные кораллы живут и при значительно более низкой температуре (до 0° С).

Коралловые полипы живут обычно в чистой воде. Рифообразующие кораллы не могут существовать там, где морская вода мутна вследствие приноса илистого материала. Далее, эти кораллы в значительной степени зависят от света: они процветают лишь в достаточно освещенных слоях воды. Необходимым условием их существования является, кроме того, высокое содержание кислорода в морской воде; поэтому эти организмы предпочитают прибрежные области с сильным прибоем, где вода богата кислородом вследствие постоянного движения.

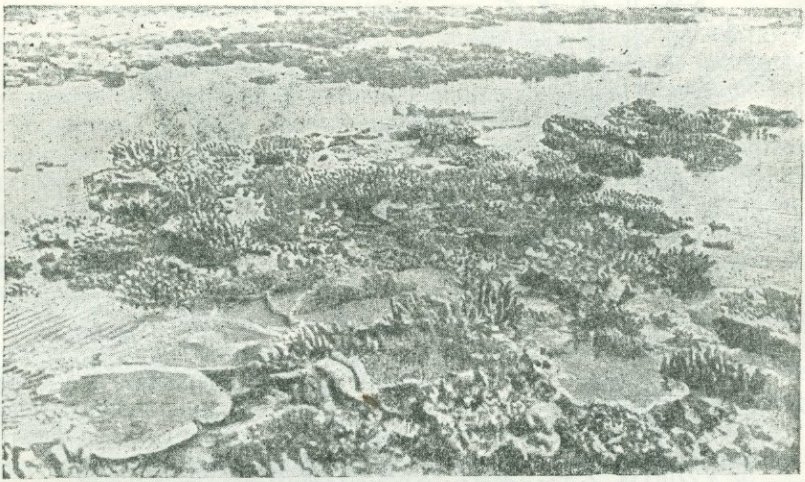


Рис. 81. Кораллы одного из рифов Большого Австралийского барьера во время отлива.

Замечательно, что в клетках всех настоящих рифообразующих кораллов можно найти крошечные округлые включения буровато-зеленого цвета. Их особенно много в верхних свободных частях полипов, и они придают зеленую окраску всем настоящим рифостроящим кораллам. Это —особые одноклеточные водоросли. Их больше всего в наиболее энергично растущих частях полипов, и, повидимому, присутствие этих одноклеточных водорослей является существенным условием развития рифообразующих кораллов. Здесь мы имеем случай симбиоза, т. е. тесного сожития, и притом выгодного как для водорослей, так и для кораллов. Водоросли получают более или менее удобное место обитания внутри полипов, а кроме того, очевидно, и нужные для питания вещества, прежде всего азотистые вещества из продуктов жизнедеятельности полипов; последние же получают от водорослей необходимый кислород (подобно всем зеленым растениям эти водоросли разлагают углекислоту, выделяя содержащийся в последней кислород). Полипы, сплошным живым покровом облекающие огромные пространства рифов, нуждаются в огромных количествах кислорода для дыхания; кроме того, здесь кораллами и другими организмами выделяется очень много углекислоты, скопление которой вредно действует на полипы. Поэтому рифообразующие кораллы не могли бы успешно развиться и даже существовать в отсут-

ствии упомянутых водорослей. С этим в тесной связи находятся некоторые уже упомянутые нами условия существования рифообразующих коралловых полипов. Глубина, на которой могут жить эти животные, очевидно, зависит от необходимости для водорослей света достаточной интенсивности. Взвешенная муть препятствует проникновению света, и, повидимому, в этом прежде всего заключается вредное действие илистого материала на рифообразующие полипы (кроме того, ил причиняет последним вред, когда он на них отлагается).

Новейшие исследования показали, что рифообразующие кораллы питаются прежде всего планктонными микроскопическими организмами, которые приносятся в полость полипов токами воды. В состав этой планктонной пищи входят не только организмы, постоянно ведущие планктонный образ жизни, но и личинки и яйца различных животных. Количество этого планктона, несомненно, достаточно для питания полипов, но весьма вероятно, что некоторые из последних питаются и более крупными организмами, парализуя их ядовитой жидкостью своих стрекательных клеток и вталкивая их щупальцами в свой рот.

Третичные и мезозойские рифообразующие кораллы более или менее близко родственны нынешним, и вполне вероятно, что они жили приблизительно в тех же условиях среды, как и нынешние. Что же касается палеозойских рифообразующих кораллов, то, как мы увидим, они сильно отличаются от современных по своему строению. Поэтому было бы особенно рискованно делать какие-либо выводы об образе жизни палеозойских рифовых кораллов на основании экологии современных рифообразующих кораллов. Однако изучение палеозойских рифообразующих форм и пород, их содержащих, дает указание на то, что животные эти жили в мелкой воде; нет оснований думать, что температура этой воды была ниже той, при которой живут нынешние рифообразующие формы.

Итак, рифообразующие кораллы нынешних морей живут лишь в морской воде с нормальной соленостью (поэтому они являются стеногалинными организмами); они успешно растут и размножаются лишь при довольно высокой температуре и гибнут при понижении последней (поэтому они могут считаться стенотермными организмами); их существование зависит, наконец, от характера грунта и от чистоты воды.

Так как распространение кораллов (в особенности рифообразующих) зависит от ряда факторов, совокупность которых характеризует определенную фацию, то мы можем назвать их стенопическими животными. Стенопическими организмами мы будем называть организмы, существование которых возможно в более или менее узких рамках определенных фациальных условий. Противоположность подобным организмам представляют эвриопические организмы, которые могут существовать в значительной степени независимо от колебаний фациальных условий, вернее — в более или менее разнообразных фациальных условиях.

Все коралловые полипы можно подразделить на два подкласса: *Alcyonaria* и *Zoantharia*. Оба подкласса имеют важное значение для геологии.

Подкласс *Alcyonaria* (восьмилучевые коралловые полипы). Почти все восьмилучевые кораллы — колониальные формы (рис. 82). Название восьмилучевые объясняется тем, что вокруг рта располагается венчик из восьми щупалец. Для данного подкласса характерно, что каждое такое щупальце является полым и, будучи с двух сторон усажено

продольными рядами отростков, имеет перовидную форму (рис. 82 и 83); кроме того, полость тела делится на восемь частей восемью радиальными мягкими перегородками. В палеозойские времена существовала группа,

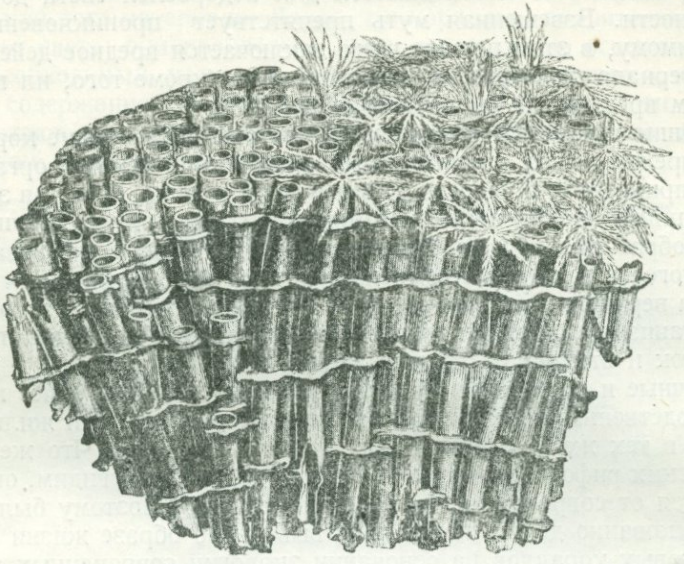


Рис. 82. Ныне живущий восьмилучевой коралл *Tubipora* в естественную величину. Видны перистые щупальца. Из Брэма.

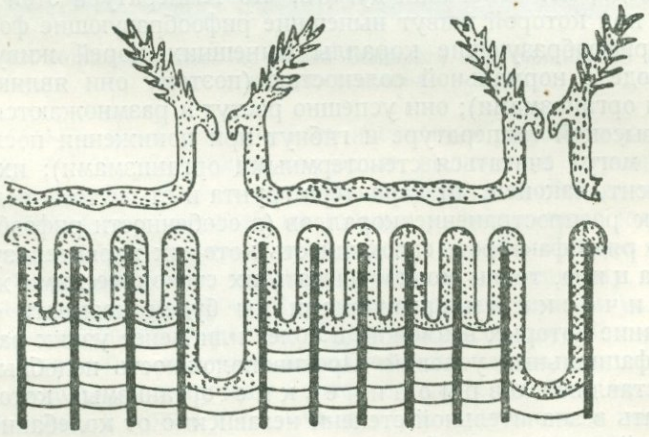


Рис. 83. Восьмилучевый коралл (*Heliopora*). Видны крупные особи с перистыми щупальцами, а также мелкие особи. У всех кораллитов имеются днища. Схема. По Суиннертону.

обычно относимая к восьмилучевым кораллам и содержавшая важнейших рифообразователей; поэтому нам, естественно, следует ознакомиться с основными чертами строения и ныне живущих восьмилучевых кораллов.

Скелет этих последних состоит из известковых спикул, которые либо остаются рассеянными в мягком теле, либо тесно соединяются

между собою и образуют ось, к которой примыкают полипы данной колонии, либо, соединяясь, образуют трубки, в каждой из которых помещается полип.

Начало колонии кладет отдельная особь, прикрепившаяся к какому-либо предмету на морском дне. От места прикрепления колонии начинают отходить пальцевидные полые выросты; эти выросты распространяются по поверхности предмета, иногда они соединяются друг с другом и образуют сеть. На этих-то выростах образуются новые полипы.

Современный род *Heliopora* (мел — ныне) образует колонии, состоящие из полипов двух размеров: более крупных, вполне развитых полипов со щупальцами, и более мелких, недоразвитых полипов, которые лишены щупалец (рис. 83). Все полипы колонии объединены поверхностным слоем живой ткани. Крупные полипы помещаются в крупных известковых трубках, мелкие недоразвитые — в мелких.

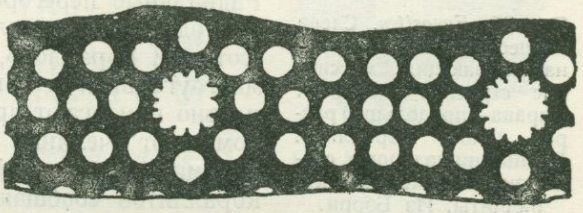


Рис. 84. Вид скелета восьмилучевого коралла (*Heliopora*) сверху. Схема. Видны мелкие и крупные ячейки; в последних видны невысокие радиальные скелетные перегородки. По Бэрри.

Основание каждого полипа выделяет тонкую горизонтальную известковую перегородку. Периодически все полипы — крупные и мелкие — отстают от этих горизонтальных перегородок и передвигаются вертикально вверх. Последовательные стадии вертикального перемещения полипов отмечаются отложением таких горизонтальных перегородок; последние называются д н и щ а м и (эти днища очень характерны для группы ископаемых палеозойских кораллов, которые известны под названием *Tabulata* и с которыми мы должны будем познакомиться более подробно). Кроме днищ, надо отметить существование у *Heliopora* слабо развитых радиальных известковых перегородок, которые наблюдаются в крупных трубках, изображенных на рис. 84. У восьмилучевых кораллов эти радиальные перегородки обычно слабо развиты или не развиты, но они играют большую роль у других кораллов. Эти известковые перегородки кораллов мы условимся называть р а д и а л ь н ы м и п е р е г о р о д к а м и или, для краткости, просто п е р е г о р о д к а м и, в отличие от радиальных перегородок мягкого тела, которые мы будем называть м я г к и м и перегородками.

Надо твердо запомнить, что если у восьмилучевых кораллов число мягких перегородок, как и число щупалец, равно восьми, то число радиальных известковых перегородок, когда они присутствуют, бывает различно (например двенадцать), но не равно восьми.

Г р у п п а *T a b u l a t a*. Эта группа кораллов по некоторым признакам близка к современным восьмилучевым кораллам, а потому ее можно отнести к подклассу восьмилучевых кораллов, несмотря на некоторые существенные отличия и на то, что внутреннее строение мягкого тела представителей этой вымершей группы остается до сих пор неизвестным. Это почти исключительно палеозойская группа, хотя некоторые представители ее известны из мезозойских отложений. Первые,

древнейшие формы встречаются в нижнем силуре. Все животные этой группы — колониальные.

Прежде чем мы приступим к рассмотрению строения этих кораллов, нужно ввести один термин. Скелет каждой особи всякого коралла, независимо от того, является ли она одиночной или входит в состав колонии, мы будем называть к о р а л л и т о м. Это слово мы будем применять при описании всех кораллов.

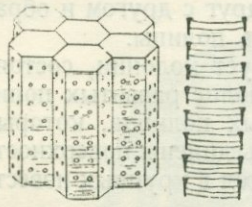


Рис. 85. *Favosites*. Слева — шесть кораллитов, обнаруживающих массивное строение колонии. Справа—продольный разрез одного кораллита. Видны днища и поры, соединяющие смежные кораллиты. Из Бэрри.

Колонии данной группы характеризуются тонкими, длинными кораллитами. В каждом кораллите хорошо развиты и многочисленны днища. Самое название группы *Tabulata* указывает на этот признак (tabula по-латыни—днище). Радиальные перегородки обычно слабо развиты.

Род *Favosites* (силур — девон) можно назвать «сотовым кораллом», так как призматические, многоугольные в поперечном разрезе кораллиты плотно прилегают друг к другу стенками и напоминают пчелиные соты. Стенки просверлены порами, посредством которых ячейки смежных кораллитов сообщаются между собою. Радиальные перегородки либо слабо развиты в виде вертикальных рядов шипов на стенках кораллита, либо отсутствуют. Днища обычно хорошо развиты и горизонтальны (рис. 85). Представители этого рода и близких к нему родов играли важную роль в образовании коралловых рифов в силуре и девоне.

Род *Halysites* (рис. 86) известен из силурийских отложений. Скелет колонии состоит из трубчатых кораллитов, которые сжаты с боков и имеют эллиптическое поперечное сечение. Кораллиты соединяются друг с другом своими узкими краями и соответственно этому образуют в поперечном сечении цепочкообразные ряды; поэтому этот коралл можно назвать «цепочечным». Днища горизонтальны, плоски или вогнуты. Радиальные перегородки представлены двенадцатью вертикальными рядами шипиков или совершенно отсутствуют.

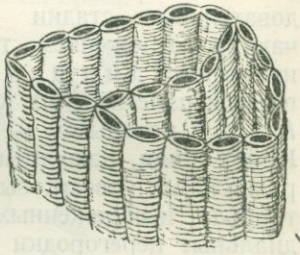


Рис. 86. *Halysites* («цепочечный» коралл). Из Бэрри.

Род *Syringopora* (рис. 87) распространен в силурийских, девонских и каменноугольных отложениях. Кораллиты представляют собою более или менее изогнутые цилиндрические трубки, которые соединяются между собою поперечными трубочками. Днища обыкновенно воронковидны. Радиальные перегородки слабо развиты.

Род *Chaetetes* (рис. 88) имеет представителей не только в девоне и в карбоне, но и в триасе (близкие к этому роду формы известны из верхней юры). Скелет колонии состоит из тонких призматических трубочек, плотно прилегающих друг к другу. Все кораллиты имеют приблизительно одинаковую толщину; они многоугольны в поперечном сечении. Днища горизонтальны (рис. 89). Вертикальных радиальных перегородок нет, но в поперечных разрезах бывают видны вертикальные выросты (рис. 90), которые могут быть приняты за радиальные перегородки. Однако такой

вырост указывает лишь на то, что в данном кораллите совершается процесс продольного деления: в дальнейшем такой вырост должен разделить кораллит на два новых отдельных кораллита.

Замечательное указание на близкую к данному роду форму из миоцена юго-западной Африки (*Diplochaetetes longitubus*). Это сообщение настолько неожиданно, что трудно считать его достоверным до тех пор, пока оно не будет подтверждено новыми фактами, которые, быть может, позволят ближе изучить строение и определить более или менее точно систематическое положение *Tabulata*.

Подкласс *Zoantharia*.

С основными чертами строения кораллов этого подкласса мы можем познакомиться по ныне живущим представителям так называемых шестилучевых кораллов. На рис. 80 изображена часть колонии одного вида, живущего ныне в Средиземном море. Две особи (*а* и *б*) изображены с вытянутыми хватательными щупальцами и действительно напоминают цветок. Одна особь (*в*) показана втягивающей свои щупальца. Впереди этой особи изображены две особи, у которых щупальца вполне втянуты внутрь чашечки кораллита. Далее направо изображена особь *г*, вверху разрезанная в продольном направлении; ниже удалена часть стенки кораллита, и показано внутреннее строение нижней его части. Здесь мы можем разглядеть следующие особенности строения. Вверху мы видим венчик щупалец, окружающий ротовое отверстие. Шупальца полые, простые, не перистые, в отличие от щупалец представителей рассмотренного выше подкласса восьмилучевых кораллов. Рот открывается в глоточную трубку, покрытую вертикальными (продольными) складочками. К глоточной трубке примыкают вертикальные мягкие перегородки. Эти мягкие перегородки, как ясно видно на рисунке, чередуются с известковыми, скелетными перегородками. Посредине чашечки возвышается известковый столбик. Центральное, осевое положение этого столбика ясно показано на изображенной справа особи (*д*), где удалены все мягкие части тела. Здесь мы видим, кроме того, стенку кораллита, но эта стенка отчасти удалена, и видны находящиеся внутри горизонтальные днища. Эти же днища обнажаются и в нижней части особи *г*. У данной формы мы видим значительное развитие скелетных радиальных перегородок, что характерно для зоантарий и отли-

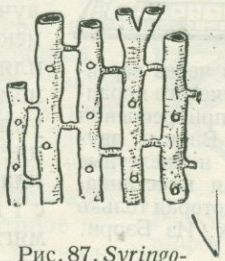


Рис. 87. *Syringopora*. Из Бэрри.

Рис. 88. *Chaetetes radians*. Нижний карбон.

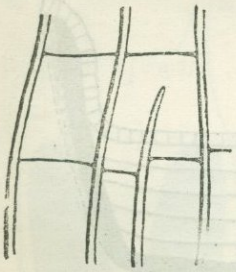


Рис. 89. Продольный разрез кораллитов рода *Chaetetes*. Сильно увеличено.

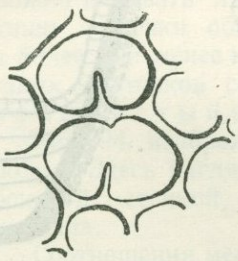


Рис. 90. Поперечный разрез кораллитов *Chaetetes*. Сильно увеличено.

чает их от альционарий, у которых эти перегородки слабо развиты и нередко совершенно отсутствуют.

Если судить по только что рассмотренному рисунку, то скелет зоантарий может показаться внутренним. В действительности же по своему происхождению он является наружным. Развитие особи, с которым мы теперь в общих чертах ознакомимся, убедит нас в этом.

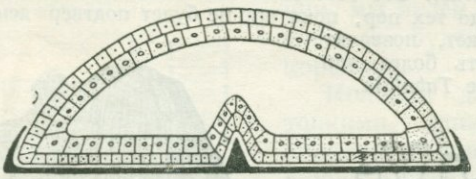


Рис. 91. Схематический разрез через вертикальную ось молодого шестилучевого кораллового полипа вскоре после прикрепления личинки (сильно увеличено). Видны: двуслойная стенка мягкого тела и скелетные части (зачерненные): основная пластинка, столбик и известковая стенка, которая только начала нарастать снизу вверх. Из Бэрри.

Личинка современного шестилучевого коралла, проплавав некоторое время в воде, прикрепляется к какому-либо подводному предмету. После этого она уплощается, и основание ее выделяет известковую дисковидную пластинку, основную пластинку. Иногда основание мягкого тела в своем центре впячивается в осевом направлении, отставая тут от известковой основной пластинки, и затем выделяет здесь осевое скелетное образование — столбик. И основная пластинка, и столбик, находящийся в ее центре, выделяются клетками эктодермы (рис. 91). Эктодерма боковых стенок молодого полипа обычно выделяет боковую более или менее цилиндрическую известковую стенку, которую мы в дальнейшем будем называть боковой стенкой коралла,

1 2

Рис. 92. Схема, поясняющая развитие некоторых скелетных элементов коралловых полипов из подкласса *Zoantharia*. Мягкое тело изображено поперечной штриховкой; стенка — черным; наружная стенка — точками; днища — тонкими линиями. На стадии, представленной фиг. *1*, нет еще днищ, которые появляются на следующей стадии (фиг. *2*).

или просто стенкой (она обычно обозначается термином theca). Таким образом, на этой стадии мягкое тело заключено в известковую чашку. На рис. 92 мы видим, что некоторая часть мягкой стенки тела свешивается за верхний край скелетной стенки. Эта свисающая часть мягкого тела называется краевой зоной. Краевая зона выделяет особый известковый покров, который отлагается поверх боковой стенки (снаружи от нее) и может быть назван чехлом коралла (палеонтологи называют ее epitheca). В то же время эктодерма основания полипа образует шесть

радиальных впячиваний (складок). Таким образом, получаются бороздки, в которых эктодерма отлагает известковые вертикальные пластинки, или перегородки. Эти перегородки идут от боковой стенки коралла радиально внутрь, в направлении оси последнего. Они располагаются между мягкими перегородками (рис. 93). В дальнейшем между этими известковыми перегородками, которые можно назвать перегородками первого порядка, появляются перегородки второго, а затем и третьего порядков.

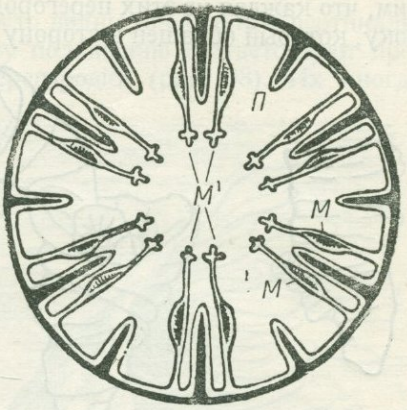


Рис. 93. Схематический поперечный разрез полипа из подкласса *Zoantharia*.

M и *M*¹ — мягкие перегородки; *П* — скелетные (известковые) перегородки.

По мере того как боковая стенка коралла растет вверх, полип отстает от дна чашки и поднимается. Затем нижняя поверхность мягкого тела может выделить тонкую горизонтальную пластинку — днище, которое отделяет полип от оставленной им нижней части ячейки. Этот процесс многократно повторяется, и таким образом может образоваться большое количество днищ (рис. 92). Пространство, освобождаемое передвигающимся вверх полипом, может заниматься и такими известковыми образованиями, как п е р е м ы ч к и между смежными радиальными перегородками. Близ боковой стенки основание полипа иногда отлагает также небольшие известковые пластинки, обычно изогнутые. Эти пластинки можно называть л и с т о ч к а м и. В отличие от днищ листочки обычно не лежат горизонтально, а более или менее круто наклонены. Совокупность таких листочков сообщает этим местам коралла п у з ы р и с т ы й облик (рис. 104).

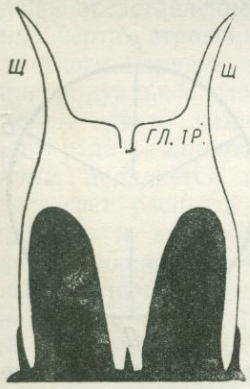


Рис. 94. Схематический продольный разрез через срединную ось кораллового полипа. Мягкие части показаны тонкой линией, скелетные — зачернены. Видны: глоточная трубка (*гл. тр*), шупальца (*щ*) и скелетные части — известковая стенка и перегородки (обе в плоскости разреза), столбик. Из Бэрри.

Рис. 94 изображает продольный разрез через полип. Здесь наглядно показаны отношения между боковой стенкой, перегородками и столбиком коралла.

Соотношения между скелетными перегородками и мягкими перегородками у кораллов рассматриваемого подкласса видны на рис. 93, который представляет схематический поперечный разрез полипа ниже глоточной трубки. Здесь мы видим шесть известковых перегородок первого порядка, из которых каждая находится между двумя мягкими перегородками, а также шесть известковых перегородок второго порядка, менее высоких. Мягкие перегородки расположены попарно; каждая перегородка несет мускульное утолщение на одном из своих боков. Внимательное рассмотрение мускульных утолщений мягких перегородок убедит читателя в том, что расположение этих утолщений на

разных перегородках делает полип двусторонне-симметричным. Рассматривая две противолежащие друг другу пары мягких перегородок M^1, мы видим, что каждая из этих перегородок несет мускульное утолщение на том боку, который обращен в сторону, противоположную соседней первичной известковой перегородке; наоборот, каждая из остальных мягких перегородок M имеет мускульное утолщение на том боку, который обращен к соседней первичной известковой перегородке.

Рис. 95. Боковое почкование у четырехлучевых кораллов.

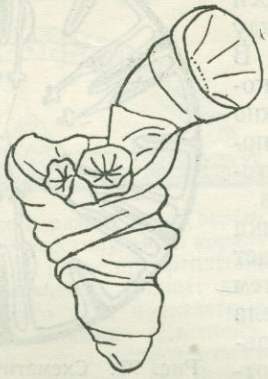


Рис. 96. Верхушечное почкование у четырехлучевых кораллов.

Зоантарии делятся на несколько отрядов. Мы совершенно не будем рассматривать отряды, состоящие из форм, которые не образуют твердого известкового скелета. Зоантарии, имеющие известковый скелет, составляют два отряда: отряд четырехлучевых и шестилучевых кораллов. Первые жили в палеозое, вторые же существуют с мезозоя до настоящего времени.

Размножение. Свободно плавающая личинка, развившаяся из оплодотворенного яйца, прикрепившись, развивается в зрелый полип. У одних форм этот полип остается одиночным, у других же он размножается делением или почкованием; в результате этого бесполого размножения возникает колония. Почкование называется боковым, если молодая особь обособляется от боковых стенок родительского организма. Оно называется верхушечным или внутренним, если новая особь возникает вверху полипа, в его чашечке (рис. 95 и 96).

Если дочерняя особь при дальнейшем росте вытесняет материнскую из чашечки и продолжает расти в высоту над материнской особью, в таком случае говорят о так называемом помолодении.

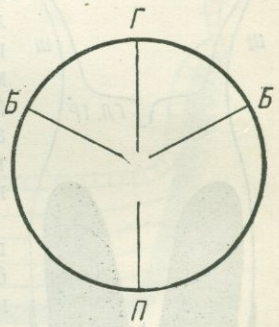


Рис. 97. Схема расположения перегородок первого порядка четырехлучевого коралла.

Г — главная перегородка; *П* — противоположная; *Б* — боковые.

У шестилучевых коралловых полипов более обычно продольное деление, происходящее вдоль серединной оси полипа. Если отдельные кораллиты колонии не соприкасаются друг с другом, обособлены друг от друга, то колонию можно назвать кустистой. Те же колониальные кораллы, у которых кораллиты соединены между собой на всем протяжении своих стенок, называются массивными (рис. 85, 103).

Отряд *Tetracoralla* (четырехлучевые кораллы). Название отряда объясняется тем, что кораллы, сюда относящиеся, имеют четыре перегородки первого порядка (рис. 97). Все четырехлучевые кораллы — вымершие формы; они не встречаются в отложениях моложе палеозойских. Древнейшие четырехлучевые кораллы известны из нижнего

силура; максимума своего развития они достигают в верхнем силуре и в девоне, исчезают они в перми.

На наружной поверхности стенки часто видны продольные вертикальные ложные «ребра», которые по своему положению соответствуют промежуткам, разделяющим скелетные перегородки (рис. 98). Их иногда называют морщинами (по-латыни — rugae), и по этому признаку четырехлучевые кораллы известны еще под названием Rugosa. Эти «ложные ребрышки», или «морщины», надо отличать от имеющихся у некоторых зоантарий ребер, которые являются выступающими снаружи от стенки частями скелетных перегородок, т. е. продолжениями этих перегородок.

Для четырехлучевых кораллов характерно значительное развитие днищ и листочков. У одиночных кораллов этой группы хорошо развит чехол.

Для того чтобы получить ясное представление об основных чертах строения четырехлучевого коралла, проследим индивидуальное развитие скелета у одного каменноугольного рода — *Zaphrentis*. *Zaphrentis* появляется в силуре, достигает расцвета в нижнем карбоне и вымирает в верхнем карбоне. Это — одиночный, конический, согнутый наподобие рога коралл (рис. 98 и 99). Верхушка конуса представляет собою основание коралла — его часть, образовавшуюся на самой ранней стадии развития скелета. Поэтому серия поперечных срезов, сделанных через некоторые промежутки, начиная от верхушки, может дать представление о стадиях развития коралла. Правда, начальная часть нижнего, заостренного конца очень часто бывает разрушена, и потому проследить первые стадии развития скелета бывает трудно.

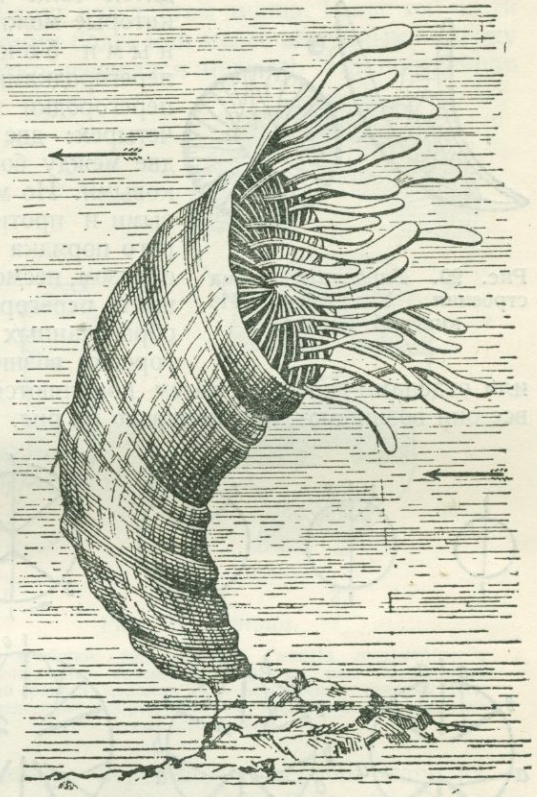


Рис. 98. *Zaphrentis*. Реставрация (восстановление) животного по Вейссермюлю. По мнению некоторых палеонтологов, согнутость одиночных четырехлучевых кораллов палеозоя объясняется приспособлением к господствующему направлению течения воды, приносящей к устью пищевые частицы (это направление показано здесь стрелками).

Сначала откладывается маленькая известковая чашечка в основании полипа. На рис. 100 мы видим, как в этой чашечке образуются вертикальные перегородки. На очень ранней стадии развития имеется уже шесть перегородок. Это — перегородки первого порядка. Процесс образования перегородок, стадии которого изображены на рис. 100,

показывает, что скелет имеет двустороннюю, а не лучевую симметрию. Одна из перегородок первого порядка называется главной, другая, прямо противоположная ей, называется противоположной. По обе стороны от главной расположены боковые перегородки (*2*), а по обе стороны от противоположной находятся тоже перегородки первого порядка, которые можно назвать дополнительными боковыми (*3*). Далее между перегородками первого порядка появляются перегородки второго порядка в количестве четырех: две между главной и боковыми и две между боковыми и дополнительными боковыми. Но между дополнительными боковыми и противоположной перегородки второго порядка не появляются. Таким образом, несмотря на то, что в коралле имеется шесть перегородок первого порядка и шесть образованных ими камер, новые перегородки возникают лишь в четырех камерах, или отделах чашечки. Затем появляются четыре новые перегородки, и все они возникают, как показано на рис. 100, в тех же четырех отделах.

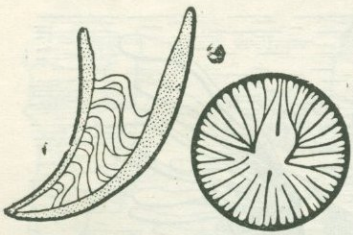


Рис. 99. *Zaphrentis*. Схема строения. Увеличено. Из книги М. Дэвиса.

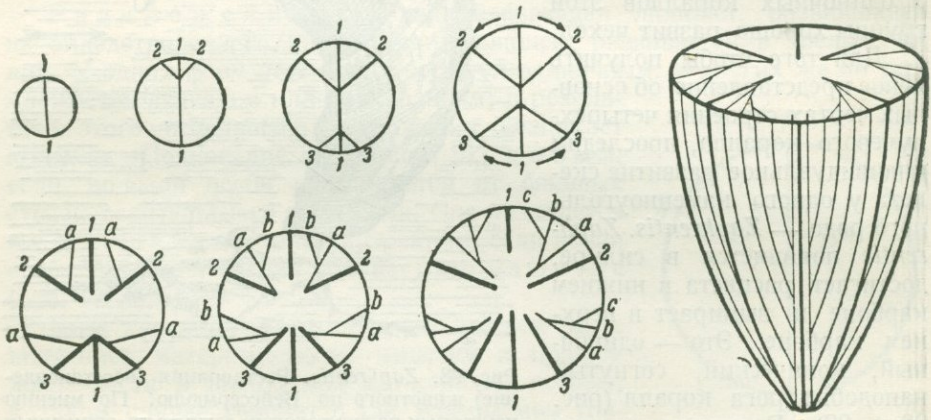


Рис. 100. Схема развития основных скелетных перегородок у четырехлучевых кораллов.

Слева — семь поперечных разрезов, иллюстрирующих стадии онтогенического развития. Цифры *1*, *2* и *3* обозначают перегородки первого порядка, возникающие одна за другой; *1*— главная и противоположная; *2* — боковые; *3* — дополнительные боковые; буквы *a*, *b*, *c* — перегородки второго порядка, возникающие одна за другой. Справа — схема расположения основных перегородок у четырехлучевого коралла.

Таким образом, новые перегородки появляются парами с той стороны предшествующих перегородок, которая обращена к главной перегородке. Вследствие этого получается перистое расположение перегородок, характерное для многих палеозойских форм и сообщающее взрослому кораллу резко выраженную двустороннюю симметрию.

Кроме всех этих основных перегородок, бывают еще короткие добавочные перегородки, возникающие сразу в межперегородочных камерах.

Познакомимся теперь подробнее со строением скелета у рода *Zaphrentis*. На наружной поверхности стенки этого одиночного коралла могут быть видны продольные вертикальные ложные «ребра», которые, между прочим, по своему положению не соответствуют перегородкам, находящимся внутри ячейки, а чередуются с ними. Если смотреть на вертикальный разрез коралла, проходящий по плоскости симметрии (рис. 99), то можно видеть расположенные друг над другом днища. Выше той части ячейки, которая перегорожена этими более или менее выпуклыми кверху днищами, находится полость, открывающаяся наружу. На поперечном

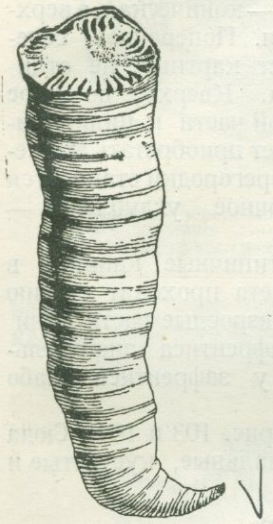
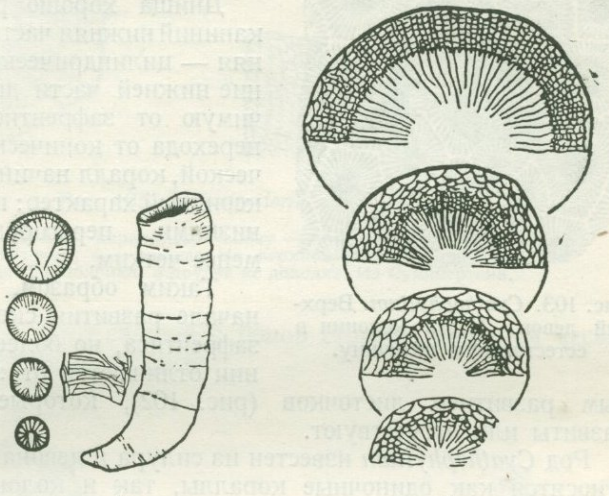


Рис. 101. *Amplexus corallioides*. Нижний карбон.



1 *2*

Рис. 102. *Caninia*.

1. Справа — общий вид коралла *Caninia cornucopiae*, а слева — поперечные сечения; посередине дан продольный серединный разрез коралла; *2* — поперечные сечения различных представителей рода *Caninia*. Видно сильное развитие пузыристой ткани.

разрезе коралла мы видим четыре перегородки первого порядка и остальные основные перегородки, которые на рис. 100 обозначены буквами в порядке их возникновения; эти перегородки достигают середины чашечки. Кроме этих основных перегородок, показаны маленькие добавочные перегородки, которые изображены очень короткими радиальными линиями, так как они развиты лишь в периферических частях ячейки.

Главная перегородка короче других перегородок первого порядка и находится в желобовидном углублении, которое можно назвать п е р е г о р о д о ч н о й ямкой. Столбика нет. Листочки развиты слабо.

Мы знаем, что *Zaphrentis* имеет форму изогнутого конуса. Иногда конусовидный коралл, достигнув известных размеров, при дальнейшем росте принимает цилиндрическую форму. В то же время происходит изменение и в перегородках: они укорачиваются, удаляются от центра, приобретая облик низких вертикальных гребней на внутренней стороне стенки, а перегородочная ямка становится менее явственной. Такой тип строения коралла (цилиндрическая форма, короткие перегородки) называется а м п л е к с о и д н ы м, так как он наиболее резко выражен у рода *Amplexus* (силур — пермь, особенно карбон). У *Amplexus* (рис. 101)

радиальные перегородки очень низки, и все они имеют приблизительно одинаковую высоту. Днища более или менее горизонтальные. Главная перегородка находится в перегородочной ямке.

Род *Caninia* известен из каменноугольных отложений (рис. 102). Этот одиночный коралл близок к *Zaphrentis*, но в периферических частях чашечки сильно развиты листочки, образующие здесь пузыристую ткань.

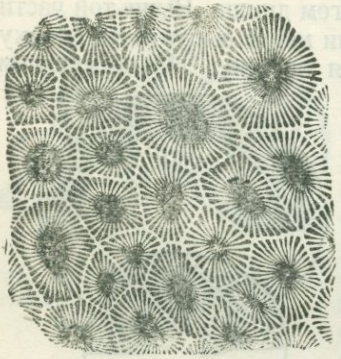


Рис. 103. *Cyathophyllum*. Верхний девон. Часть колонии в естественную величину.

Перегородки не достигают середины чашечки.

Днища хорошо развиты. У типичных каниний нижняя часть — коническая, а верхняя — цилиндрическая. Поперечное сечение нижней части дает картину, не отличимую от зафрентиса. Кверху, по мере перехода от конической части к цилиндрической, коралл начинает приобретать амплексоидный характер: перегородки становятся низкими, перегородочное углубление — менее четким.

Таким образом, типичные канинии в начале развития скелета проходят стадию зафрентиса, но более взрослые части канинии отличаются от зафрентиса значительным развитием листочков (рис. 102), которые у зафрентиса слабо развиты или отсутствуют.

Род *Cyathophyllum* известен из силура и девона (рис. 103 и 104). Сюда относятся как одиночные кораллы, так и колониальные, кустистые и

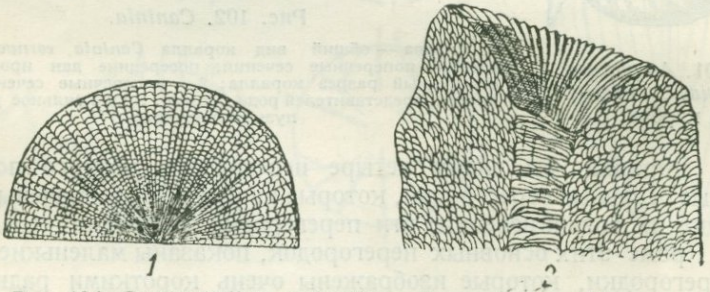


Рис. 104. *Cyathophyllum anticostiense*. Верхний силур Канады.

1 — поперечный разрез; *2* — продольный разрез.

массивные. Наружная форма очень изменчива. Перегородки очень многочисленны, более высокие из них достигают центра; они имеют радиальное расположение, поэтому двусторонняя симметрия у кораллов данного рода сильно замаскирована, и только одиночные могут иметь более или менее развитую перегородочную ямку. В центральной части хорошо развиты днища. В периферической части чашечки имеется зона пузыристой ткани (листочков).

Род *Lithostrotion* распространен главным образом в нижнем карбоне (рис. 105). Сюда относятся колониальные формы. Колонии либо кустисты, либо массивны. Поперечное сечение отдельных кораллитов либо

цилиндрическое (у кустистых форм), либо многоугольное (у массивных форм, рис. 105). Имеются основные перегородки и низкие добавочные перегородки в периферической части, где имеются также листочки, образующие здесь зону пузыристой ткани. Центральная часть занята многочисленными днищами. В центре чашечки выступает сжатый с боков плотный столбик, который тянется

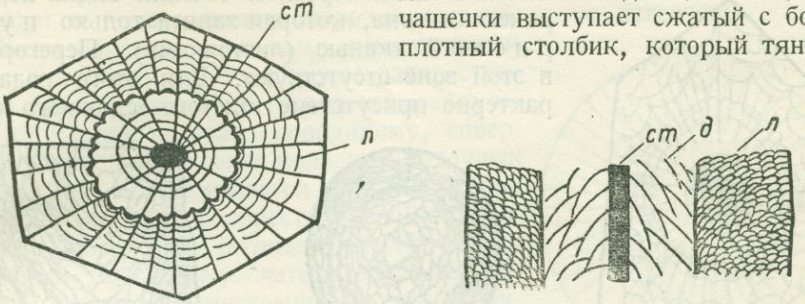


Рис. 105. *Lithostrotion*.

Вверху — поперечное сечение кораллита, внизу — продольный разрез его; *ст* — столбик; *л* — листочки; *д* — днища. На верхнем рисунке видно, что одни перегородки доходят до столбика, а другие не доходят. Из Суиннертона.

вдоль всего кораллита. Этот сжатый с боков столбик является весьма характерным признаком данного рода.

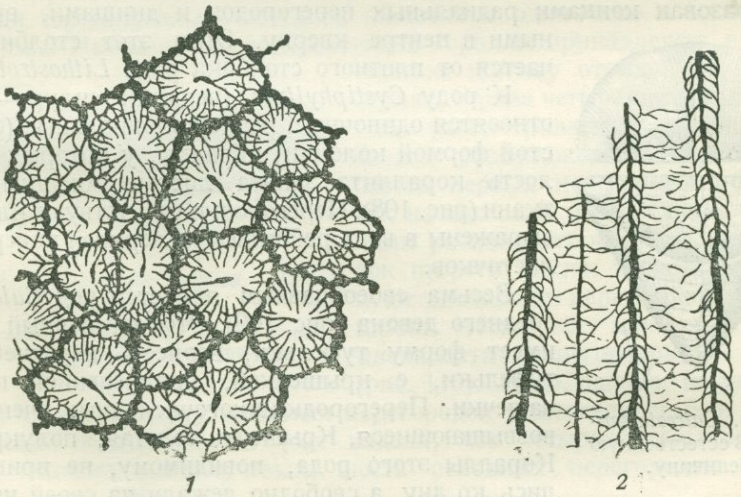


Рис. 106. *Lithostrotionella*, род, близкий к *Lithostrotion*. Средний карбон.

1 — поперечный разрез; 2 — продольный разрез.

На рис. 106 изображены разрезы — продольный и поперечный — формы, близкой к типичным представителям *Lithostrotion*. Здесь хорошо видны: сжатый с боков столбик, пузыристая ткань, состоящая из листочков, радиальные перегородки и днища. На поперечном разрезе мы видим, однако, что очень многие перегородки не доходят до стенки кораллита, чем эта форма несколько отличается от типичных литостроционов.

Род *Lonsdaleia* известен тоже из нижнего карбона (кроме того, представители его распространены в пермских отложениях океана Тетис). [1] Этот род (рис. 107), подобно предыдущему, представлен только колониальными формами, которые образуют либо кустистые, либо массивные колонии. В поперечном сечении видна периферическая зона, которая занята только пузыристой тканью (листочками). Перегородки в этой зоне отсутствуют. Для этого рода характерно присутствие толстого «сложного столбика», который имеет в поперечном разрезе облик «паутины», так как он образован концами радиальных перегородок и днищами, выпяченными в центре кверху. Этим этот столбик отличается от плотного столбика рода *Lithostrotion*.

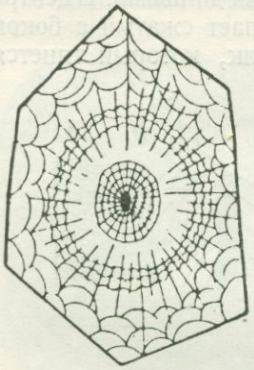


Рис. 107. *Lonsdaleia*. Поперечное сечение кораллита. Из книги М. Дэвиса.

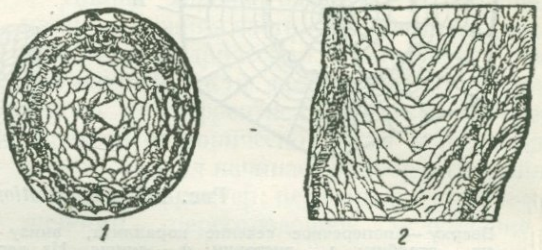


Рис. 108. *Cystiphyllum cylindricum*. Верхний силур.

1 — поперечный разрез; *2* — продольный разрез.

Рис. 109. *Calceola sandalina*. В естественную величину.

К роду *Cystiphyllum* (верхний силур — девон) относятся одиночные, редко колониальные (с кустистой формой колонии) кораллы, у которых вся полость кораллита занята листочками пузыристой ткани (рис. 108). Перегородки отсутствуют или слабо выражены в виде ребрышек на верхней поверхности листочков.

Весьма своеобразным является род *Calceola* из среднего девона (рис. 109). Этот одиночный коралл имеет форму туфельки, вернее — передней части туфельки, с крышечкой, причлененной к краю чашечки. Перегородки многочисленные, очень слабо возвышающиеся. Крышечка толстая, полукруглая. Кораллы этого рода, повидимому, не прикреплялись ко дну, а свободно лежали на своей широкой приплющенной стороне. Крышечка, повидимому, служила для защиты от врагов, а также предохраняла животное от проникновения ила.

Отряд *Hexacoralla* (шестилучевые кораллы). Мы уже имели случай рассмотреть рисунки, изображающие строение современных шестилучевых кораллов (рис. 80 и 93). Число основных перегородок первого порядка здесь равно, как и у четырехлучевых кораллов, шести (рис. 93), но далее во всех без исключения межперегородочных камерах

[1] Тетис — великое Средиземное море, которое уже с палеозойских времен отделяло северные континентальные массивы от южных.

появляется по перегородке. На последнем рисунке ясно видно, что перегородки у этих кораллов появляются в числе, кратном шести. Таким образом, расположение известковых перегородок является радиально симметричным.

Эти кораллы появляются, насколько нам известно, в триасовом периоде: в более древних породах они нигде не встречены.

Таким образом, перед нами замечательный факт: в палеозое имела широкое распространение группа зоантарий (отряд четырехлучевых кораллов), которая, повидимому, совершенно отсутствует в более молодых осадочных породах, где она замещается другой группой зоантарий, широко распространенной от мезозоя до наших дней (отрядом шестилучевых кораллов). Поскольку четырехлучевые кораллы являются единственными представителями данного подкласса в палеозое, кажется вполне естественным искать в них предков нынешних шестилучевых кораллов. Надо заметить кстати, что триасовые и пермские кораллы пока мало известны, и возможно, что изучение их прольет свет на вопрос об отношениях между кораллами палеозоя и мезозоя. Мы, однако, попытаемся подойти к рассмотрению этого вопроса в конце настоящей главы.

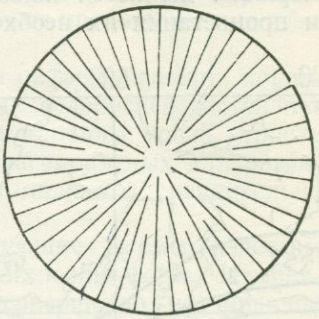


Рис. 110. Схема расположения перегородки у шестилучевого коралла.

Среди шестилучевых кораллов имеются и одиночные и колониальные формы. Нынешние рифообразующие кораллы принадлежат главным образом к этому отряду. От другого отряда, отряда четырехлучевых кораллов, рассматриваемый отряд отличается расположением перегородок. Шесть первых перегородок образуют так называемый первый цикл. Между ними располагается шесть перегородок второго цикла, за которыми следуют двенадцать перегородок третьего цикла. Четвертый цикл состоит из двенадцати перегородок, и т. д. (рис. 110). Надо, однако, не упускать из виду и общую черту развития перегородок у шестилучевых и у четырехлучевых кораллов; мы уже видели, что четырехлучевые кораллы имеют, подобно шестилучевым, шесть основных перегородок первого порядка (рис. 100).

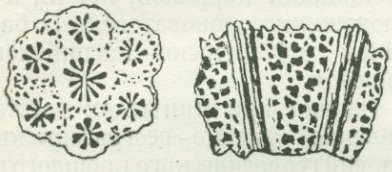


Рис. 111. *Madrepora anglica*. Олигоцен.

Слева—поперечный разрез; справа—продольный (вертикальный) разрез.

Ныне живущие шестилучевые кораллы отличаются от восьмилучевых числом щупалец (у восьмилучевых всегда восемь) и строением последних (у шестилучевых — простое, пальцевидное, у восьмилучевых — перистое), а также числом мягких перегородок.

Днища у шестилучевых кораллов развиты, в общем, слабее, чем у четырехлучевых.

Рассмотрим род *Madrepora* (палеоген — ныне), который является одним из главных рифообразующих кораллов нашего времени (рис. 111). Представители этого рода обычно образуют сильно ветвящиеся колонии.

Кроме скелета отдельных кораллитов, имеется общая скелетная ткань, в которой помещаются кораллиты, немного выдающиеся из этой общей ткани. Радиальных перегородок шесть или двенадцать; из них две, лежащие одна против другой, срастаются в центре. Днищ и листочков нет.

Значение кораллов для выяснения физико-географических условий геологического прошлого. Мы видели, что нынешние рифообразующие кораллы являются животными стенопическими. Для распространения и процветания их необходимо сочетание определенных условий среды, которые нам уже знакомы. Таким образом, присутствие рифообразующих кораллов указывает на наличие этих условий в окружающей их среде. Что касается кораллов, не образующих значительных сооружений, то их значение для выяснения внешних условий менее велико: они являются менее стенопическими, чем рифообразующие кораллы. Однако, несмотря на это обстоятельство и на тот факт, что экология кораллов, не образующих рифов, изучена недостаточно, кораллы эти могут все-же служить показателями условий органической жизни в морской среде. Ведь известно, например, что в нынешнем Черном море нет никаких кораллов, нет их и в отложениях солоноватоводных бассейнов черноморско - каспийского кайнозоя.

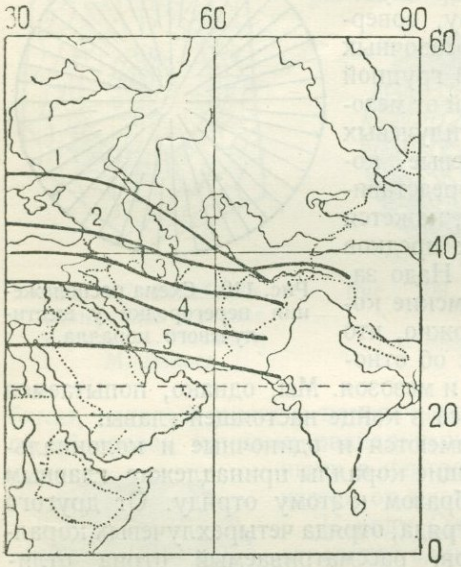


Рис. 112. Схематическая карта, показывающая перемещение северной границы коралловых рифов в мезозое и кайнозое. Из книги Д. В. Наливкина.

Однако при попытках восстановления физико - географических условий геологического прошлого на основании изучения рифообразующих кораллов необходима большая осторожность: ведь вполне возможно, что в прежние эпохи для существования тех или иных групп кораллов требовались не те условия, при которых живут нынешние рифообразующие кораллы. Поэтому выводы, сделанные на основании изучения фауны кораллов, следует п р о в е р я т ь другими методами восстановления физико-географических условий прежних эпох. Совершенно естественно, что подобные выводы можно делать, при прочих равных условиях, тем увереннее, чем ближе к нам та эпоха, в которую жили изучаемые нами кораллы. Интересно проследить распространение рифообразующих кораллов в кайнозое Западной Европы. В плиоцене Европы рифообразующие кораллы совершенно отсутствуют, но они встречаются на южном побережье Средиземного моря. В миоцене они встречаются в Венском бассейне, но почти не образуют здесь рифов; коралловые рифы развиты по северному побережью Средиземного моря. В верхнем эоцене коралловый риф известен близ Вены. В меловом же периоде коралловые рифы существовали значительно севернее, и в верхнем мелу Дании имеется такой риф. На рис. 112 дана схематическая карта, показывающая

перемещение северной границы коралловых рифов от юры до нашего времени в Восточной Европе и в Азии.

О чем свидетельствует такое распространение коралловых рифов? Оно говорит о том, что северная граница распространения коралловых рифов на протяжении мелового периода и всего кайнозоя передвигалась к югу — повидимому, в связи с происходившим понижением средней температуры в прибрежных частях моря. Таким образом, изучение распространения рифообразующих кораллов может пролить свет на климаты геологических периодов.

Отмеченная уже нами зависимость развития рифообразующих кораллов от микроскопических планктонных зеленых водорослей заставляет думать, что и в прежние геологические эпохи кораллы могли строить значительные сооружения лишь в условиях, благоприятных для развития подобных водорослей. Такими условиями являются сравнительно незначительная глубина и прозрачность воды.

Среди палеозойских кораллов рифообразующие формы известны среди *Tabulata* и некоторых, повидимому, близких к ним форм. Четырехлучевые кораллы имели в этом отношении совершенно подчиненное значение.

Согласно новейшим исследованиям, одиночные четырехлучевые кораллы жили, повидимому, преимущественно в спокойных, защищенных частях моря, где могли отлагаться известковистые и глинистые осадки. Они селились преимущественно на тех участках дна, где глинистые частицы составляли существенную часть осадка (в этом отношении они резко отличаются от рифообразующих кораллов). Они жили и успешно развивались, вероятно, на относительно небольшой глубине и притом в относительно теплой воде.

Взаимоотношение между палеозойскими и мезозойскими кораллами. Мы уже знаем, что четырехлучевые кораллы, имевшие широкое распространение в палеозое, исчезают в конце этой эры, после которой появляются шестилучевые кораллы.

Почему четырехлучевые кораллы исчезли в конце палеозойской эры? Из какой группы палеозойских зоантарий могли развиться шестилучевые кораллы, столь широко распространенные в мезозое и кайнозое? — На эти вопросы наука пока еще не дает определенных ответов. Зоантарий, которые занимали бы промежуточное положение между обоими названными отрядами и указывали бы на происхождение шестилучевых кораллов от четырехлучевых, палеонтология до настоящего времени не знает.

Может быть, такие формы будут когда-нибудь найдены в пермских или триасовых отложениях. Установленным можно считать лишь тот факт, что на грани палеозоя и мезозоя происходит вымирание палеозойских четырехлучевых кораллов, и вместо них выступают шестилучевые. Вполне возможно, что эти последние произошли не от четырехлучевых кораллов, а от каких-то других палеозойских зоантарий, которые, быть может, были лишены твердого известкового скелета. Такие зоантарии примитивного строения не могли бы сохраниться в ископаемом состоянии, и отсутствие их в палеозойских осадках еще не доказывает того, что такие формы не существовали. Возможно, кроме того, что подобные предки шестилучевых кораллов занимали весьма скромное место в фауне палеозойских времен, а затем в начале мезозоя быстро двинулись к го-

сподствующему положению. История органического мира знает немало примеров быстрого победоносного продвижения потомков «скромных» и незаметных предков. В дальнейшем мы рассмотрим некоторые из таких примеров и познакомимся с некоторыми закономерностями смены фаун на протяжении геологической истории.

Рис. 113. Один из представителей группы *Archaeocyathida* (*Coscynocyathus*), кембрий, о. Сардиния.

Archaeocyathida

Упомянем здесь еще одну группу организмов, которую, повидимому, следует рассматривать как особый тип мира животных; это так называемые *Archaeocyatida*. Они существовали в кембрийском периоде, и остатки их встречаются чаще в нижнем кембрии, реже в среднем. Скелет у них известковый, имеющий вид конуса (рис. 113), состоит из двух стенок — наружной и внутренней, между которыми наблюдаются радиальные перегородки, а иногда также и днища или пузыристая ткань. Внутренняя стенка окружает центральную полость. Стенки, как видно на рис. 113, пористые, чем эти ископаемые напоминают губок. С другой стороны, по общей форме, а также по присутствию радиальных перегородок и днищ археоциатиды похожи на коралловых полипов. Своим заостренным концом эти организмы прикреплялись к посторонним предметам.

Среди археоциатид имеются и одиночные, и колониальные формы. У колониальных скелеты отдельных особей характеризуются цилиндрической формой. В кембрии, когда еще не было кораллов, археоциатидам, повидимому, принадлежала в «сидячем» бентосе та роль, которая в силуре перешла к знакомым уже нам кораллам.

ГЛАВА V

ЧЕРВИ

Под названием червей в палеонтологии нередко понимают весьма обширную группу двусторонне-симметричных животных, которые в подавляющем большинстве своем лишены твердых частей тела. Эту группу прежде обозначали старинным латинским названием *Vermes*. Но так как выяснилось, что она включает несколько (не менее четырех) совершенно самостоятельных типов, взаимные отношения которых пока еще не установлены, то зоологи отказались от этого латинского названия. Типы эти имеют большое значение для зоологии; в частности, многие представители их хорошо известны как паразиты человека и животных. Но палеонтологу, в общем, редко приходится иметь дело с ископаемыми «червями», так как лишь очень немногие из них имеют твердые части тела,

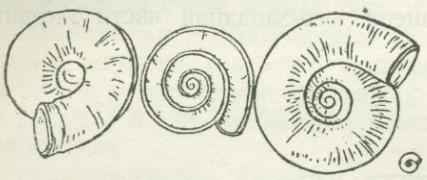


Рис. 114. *Spirorbis borealis*. Крайний справа экземпляр — в естественную величину, остальные увеличены.

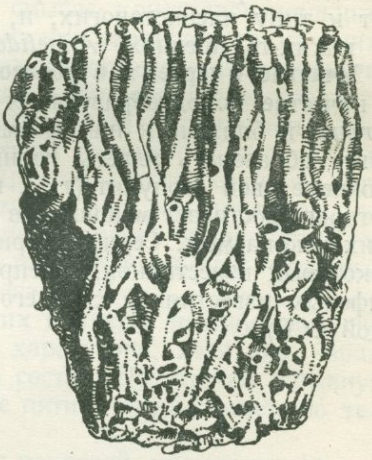


Рис. 115. *Serpula*. Немного уменьшено.

сохраняющиеся в ископаемом состоянии. Только в исключительно благоприятных условиях эти животные сохраняются в виде окаменелостей. Мы уже знаем, что одни из «червей» являются нечленистыми, а другие «членистыми» (стр. 13).

Наиболее высокоорганизованным из всех типов червей и в то же время наиболее важным и интересным с палеонтологической точки зрения является тип *Annelida* (кольчатые черви). *Annelida* — членистые черви. Тело у них удлиненное, разделенное на членики. На одном конце тела находится ротовое отверстие, а на другом — анальное. Большинство представителей этого типа живет в море. Одни из них активно передвигаются: либо плавают, либо ползают по морскому дну или зарываются в ил и песок; следы и ходы таких червей в некоторых случаях встре-

чаются довольно часто в породах, где нет никаких других остатков животных или растений. Другие представители типа кольчатых червей ведут «сидячий» образ жизни. Некоторые из этих последних выделяют защитные известковые трубки, то более, то менее извивающиеся, а иногда спирально свернутые. Эти «черви» живут в таких трубках и поэтому называются «трубкожилами». Только трубки и сохраняются в ископаемом состоянии. Из трубкожилов наиболее широко распространены два рода: *Spirorbis* и *Serpula*.

Представители *Spirorbis* (нижний силур — ныне) сохраняются в виде маленьких известковых трубок, свернутых в улитковидную спираль (рис. 114). Этим спирорбисы напоминают раковинки некоторых фораминифер или моллюсков. Каждая такая спирально свернутая трубка своей нижней стороной прикрепляется к какому-нибудь постороннему предмету (водоросли, раковине более крупного животного и т. д.).

Род *Serpula* (верхний силур — ныне) образует неправильно извивающиеся известковые трубки, которые обычно прикрепляются к каким-либо посторонним предметам или друг к другу (рис. 115).

Кольчатые черви представляют для палеонтолога-эволюциониста большой теоретический интерес. Они по своему строению близко подходят к типу членистоногих, и, повидимому, эти последние происходят от каких-то древних *Annelida*.

Участие «червей» в образовании горных пород. Крупное значение в качестве породообразующих организмов имеют представители рода *Serpula* и близкие к ним формы. Извилистые трубки этих ископаемых могут образовать пласты горных пород. В северо-западной Германии нижнемеловой серпулит (т. е. порода, образованная серпулами), пласт которого достигает мощности в 50 *м*, местами состоит сплошь из трубок этих ископаемых. Серпулы принимают заметное участие в образовании некоторых известняков, распространенных в нашей стране (например рифовых известняков среднего миоцена юго-западной части Украинской ССР).

ГЛАВА VI

ТИП *ECHINODERMATA* (ИГЛОКОЖИЕ)

К этому типу относятся морские звезды, морские ежи, морские лилии и другие обширные группы животных, как вымершие, так и продолжающие существовать доныне.

Все иглокожие без исключения — морские животные. Эти животные обладают известковым скелетом, или панцырем, состоящим из отдельных единиц, которые обычно называются п л а с т и н к а м и. Каждая такая единица является в минералогическом смысле кристаллом кальцита. Если бы, однако, она состояла целиком из кристаллического кальцита, она была бы слишком тяжелой для скелета животного; при сильном увеличении обнаруживается, что пластинки имеют решетчатое строение и содержат многочисленные мельчайшие пустоты. Но в ископаемом состоянии эти пустоты оказываются заполненными кальцитом, так что пластинка становится сплошной и плотной кристаллической единицей. Этот скелет не является в сущности наружным, так как он покрыт снаружи мягкой живой тканью, которая, однако, представляет обычно столь тонкий слой, что практически скелет можно рассматривать как наружный, заключающий в себе мягкое тело животного.

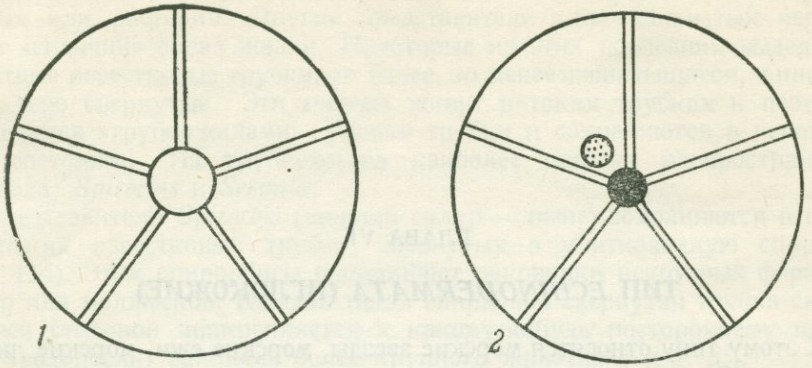
Замечательной особенностью иглокожих является пятилучевая симметрия, которая для этого типа весьма характерна, хотя она наблюдается не у всех групп, входящих в его состав. Достаточно взглянуть на рис. 117 и 118, чтобы представить себе пятилучевую симметрию тела иглокожего.

Морская звезда является достаточно понятной иллюстрацией этой особенности, которою иглокожие отличаются от всех других животных: пятилучевая симметрия наблюдается нередко у растений, она обычна для цветов, но ее нет ни у каких животных, кроме иглокожих.

Мы уже знаем, что радиальная симметрия свойственна прикрепленным, «сидячим» бентонным животным, а также многим планктонным животным.

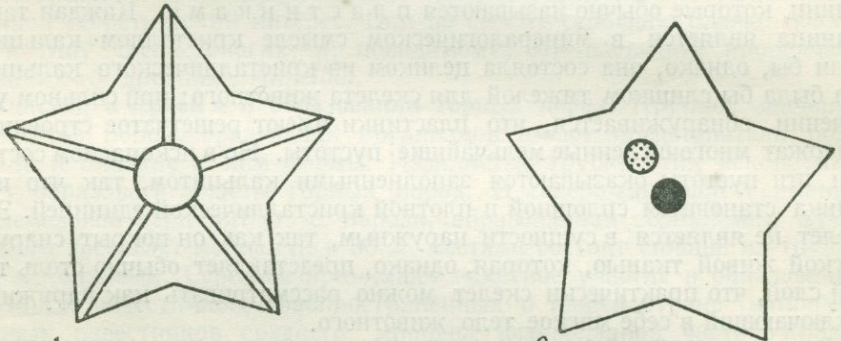
Для иглокожих, этих животных с прочным скелетом, типичным образом жизни является бентонный, а отнюдь не планктонный. Поэтому для объяснения происхождения радиальной симметрии этих типично бентонных животных приходится предположить, что предки всех иглокожих были прикрепленными бентонными животными. В дальнейшем мы увидим, что многие факты подтверждают это предположение.

Одни из иглокожих относятся по своему образу жизни к сидячему, прикрепленному бентосу, другие — к подвижному. Только в виде исключения можно встретить среди иглокожих формы, приспособившиеся к иному образу жизни.



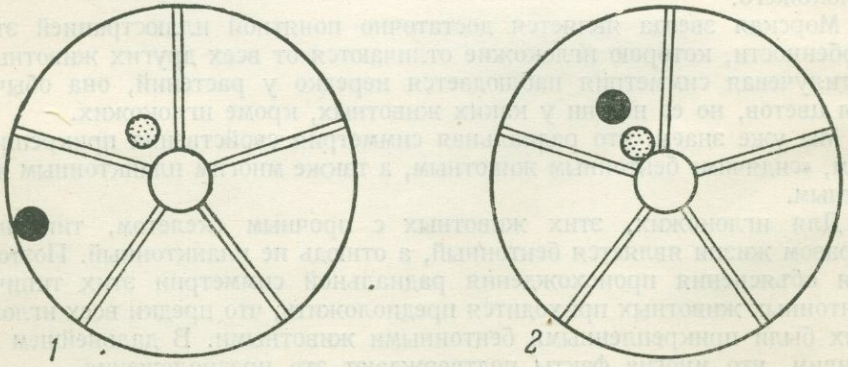
Морской еж.

1 — с ротовой (нижней) стороны; *2* — с тыловой стороны.



Морская звезда.

1 — с ротовой стороны; *2* — с тыловой стороны.



Цистоидея. Морская лилия.

Рис. 116. Схема строения иглокожих.

Белый кружок — рот; черный кружок — анальное отверстие; кружок с точками — мадрепоровая пластинка; две параллельные прямые — амбулякры.

Замечательной особенностью иглокожих является то, что все они размножаются половым путем и никогда не образуют колоний: это всегда одиночные животные.

В какой воде живут иглокожие? — Все они — обитатели морей с соленостью нормальной или близкой к нормальной: в опресненных и солоноватоводных бассейнах их никогда не бывает; значит, иглокожие являются хорошими показателями солености близкой к нормальной.

Иглокожие делятся на два подтипа: подтип *Pelmatozoa* и подтип *Eleutherozoa*. Первые являются прикрепленными бентонными животными, а вторые — «свободно живущими». *Pelmatozoa* обычно прикрепляются к различным посторонним предметам, чаще всего с помощью особого стебля, и являются более древним подтипом, чем *Eleutherozoa*: радиальная симметрия возникла у примитивных *Pelmatozoa* как следствие прикрепленного образа жизни; она сохранилась и у *Eleutherozoa*, которые сделались свободно передвигающимися животными.

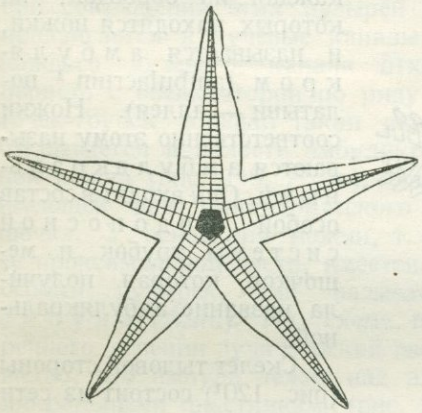


Рис. 117. Морская звезда. Вид снизу (со стороны ротовой поверхности). Видны: ротовое отверстие и амбулякральные пластинки. По Суиннертону.

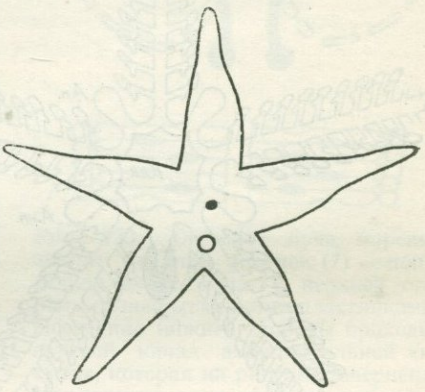


Рис. 118. Морская звезда. Вид сверху с тыловой стороны. Видны: анальное отверстие (точка в центре) и мадрепоровая пластинка. По Суиннертону.

При рассмотрении иглокожих мы будем называть ротовой поверхностью тела ту сторону, где расположен рот а тыловой — обратную поверхность (рис. 116). Может показаться, что лучше называть эти поверхности соответственно верхней и нижней, но это было бы не совсем удобно. Дело в том, что если у морской звезды и морского ежа рот находится на той поверхности тела, которая обычно обращена книзу, то у многих других иглокожих, например у морской лилии, он находится как раз на обратной стороне,—на стороне, обычно повернутой кверху. Эти отношения иллюстрируются нашим рисунком 116.

Чтобы получить общее представление о строении иглокожих, рассмотрим одного из представителей их—морскую звезду. Это животное имеет форму пятилучевой звезды (рис. 116, 117 и 118). На нижней поверхности, в центре ее, мы видим рот, на верхней же, также в центре, обычно имеется анальное отверстие (рис. 117 и 118). Тело звезды покрыто прочной кожистой оболочкой, под которой находится известковый скелет. Этот скелет образован мезодермической тканью, чем он отличается от скелета

рассмотренных нами кишечнополостных, который образуется за счет эктодермы и является по происхождению и по положению своему вполне наружным. Итак, скелет у морской звезды, как и у других иглокожих, в сущности говоря, внутренний, хотя он залегает очень близко от наружной поверхности. Морская звезда ползает по дну моря с помощью многочисленных мягких ножек, которые представляют собою мешочки с мускулистыми стенками и которыми звезда может присасываться к подземным предметам. Эти ножки расположены рядами на широких радиальных бороздках ротовой поверхности каждого луча звезды (рис. 119). Расположение ножек здесь напоминает аллею с двумя рядами деревьев, тянущимися по обе стороны от дороги; поэтому-то каждая из бороздок, на которых находятся ножки, и называется амбулякром (ambulacrum [1] — латыни — аллея). Ножки соответственно этому называются амбулякральными. Они входят в состав особой водоносной системы трубок и мешочков, которая получила название амбулякральной.

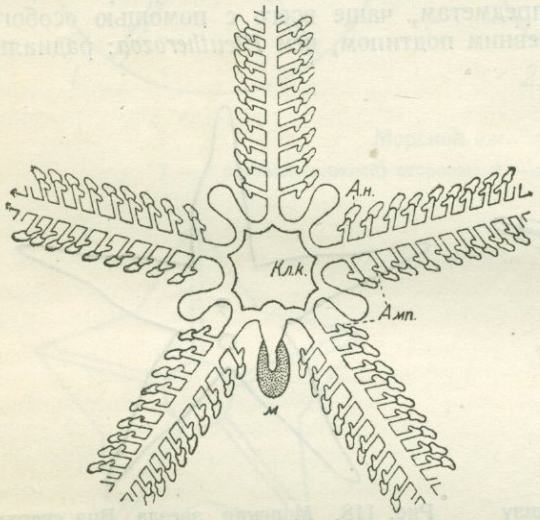


Рис. 119. Амбулякральная система морской звезды. Видны кольцевой канал (*кл. к*), пять лучевых каналов, амбулякральные ножки (*а. н.*), ампулы (*амп*), медрепоровая пластинка (*м*) и непосредственно к ней примыкающий каменистый канал.

Скелет тыловой стороны (рис. 120[1]) состоит из сети удлиненных известковых пластинок, несущих многочисленные шипики, которые, выступая сквозь кожу, делают ее как бы игольчатой. Этой особенностью и объясняется название типа иглокожих, хотя, как мы увидим в дальнейшем, не все иглокожие имеют подобные иглы на поверхности своего тела. На тыловой поверхности морской звезды в промежутках, разделяющих скелетные пластинки, находятся трубчатые выросты кожи, служащие для дыхания. Это так называемые кожные жабры.

С ротовой стороны скелет состоит из симметрично расположенных рядов пластинок. Дном амбулякральных бороздок служат два ряда пластинок, называемых амбулякральными. Кнаружи от каждого ряда амбулякральных пластинок лежит по одному ряду краевых амбулякральных пластинок. Все эти ряды пластинок показаны на схематическом рис. 120[2].

Рассмотрим теперь амбулякральную систему (рис. 119). Она весьма характерна не только для морской звезды, но для иглокожих вообще.

Близ анального отверстия на тыловой стороне имеется особая пластинка, прободенная большим количеством мелких отверстий (рис. 116 и 118). Сквозь эти-то отверстия и входит вода в амбулякральную систему.

[1] От латинского слова ambulo — гуляю, хожу.

Пластинка эта носит название мадрепоровой. Вбираемая через нее вода проходит через так называемый каменистый канал (рис. 119), называемый так потому, что стенки его обычно обызвестнены. Каменистый канал свисает в полость тела и открывается в так называемый кольцевой канал (рис. 119, *Кл. к.*), который лежит над ртом, окружая последний. От кольцевого канала отходят, соответственно пяти лучам звезды, пять лучевых каналов, каждый из которых тянется вдоль амбулякральной бороздки (рис. 117 и 119). В межлучевых пространствах от кольцевого канала отходят пять пузырей; при сокращении этих пузырей вода продвигается в лучевые каналы. От каждого лучевого канала отходят перисто с обеих сторон по ряду веточек-трубок; каждая такая веточка открывается в полость амбулякральной ножки (рис. 119, *А. н.*), обычно имеющей вид цилиндрического мешочка. У основания ножки, т. е. в ее проксимальной части, имеется еще особый пузырек, так называемая ампула (*Амп.*). На схеме поперечного сечения луча морской звезды видно, что ампула лежит над амбулякральными пластинками (рис. 120[1].

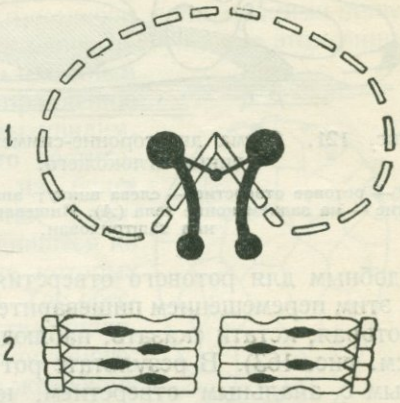


Рис. 120. Строение луча морской звезды. Верхний рисунок (*1*) — поперечное сечение луча. С верхней стороны он покрыт мелкими пластинками. Посредине нижней стороны проходит лучевой канал амбулякральной системы, которая на рисунке зачернена. Над этим каналом сходятся под углом две длинные амбулякральные пластинки. С лучевым каналом соединены ампулы (лежащие кнутри от амбулякральных пластинок) и амбулякральные ножки (изображенные книзу от амбулякральных пластинок). На нижнем рисунке (*2*) видны длинные амбулякральные пластинки, примыкающие друг к другу так, что между ними образуются поры для амбулякральных ножек, расположенных в два ряда. По Суиннертону.

На рис. 120[2] мы видим, что между каждыми двумя смежными амбулякральными пластинками остается дыра для прохождения ножки. Такова водоносная, или амбулякральная система морской звезды. Система эта наполняется водою, вводимой через мадрепоровую пластинку. Вбираемая вода прогоняется сокращением ампул к ножкам, которые при этом вытягиваются. Для передвижения животное вытягивает таким образом ножки, присасывается конечными кружками последних к твердому предмету, а затем, сокращая ножки, передвигается. Но ножки морской звезды служат не только для передвижения: они же являются и органами дыхания (наряду с упомянутыми выше кожными жабрами).

Все современные иглокожие при развитии проходят стадию свободно плавающей личинки. Личинка иглокожего — червеобразная, двусторонне-симметричная. Это обстоятельство дало повод думать, что иглокожие произошли от червеобразных предков. Для того чтобы рассмотреть вопрос о происхождении иглокожих, ознакомимся в общих чертах с развитием личинки, поскольку последняя может быть подобной предкам типа иглокожих. Личинка, как мы видим на рис. 121, имеет более или менее яйцевидное, двусторонне-симметричное тело; пищеварительный

канал начинается впереди, на брюшной стороне личинки, ртом, а кончается анальным отверстием на заднем конце тела.

В дальнейшем свободно плавающая личинка у представителей подтипа прикрепленных прикрепляется ко дну некоторым участком своей поверхности, находящимся близ переднего конца (рис. 122), т. е. того конца, у которого находится рот. Это вызывает необходимость перемещения различных органов. Как у всех прикрепленных форм, рот перемещается к верхнему (в данном положении личинки) концу, так как это место является наиболее удобным для ротового отверстия прикрепленного животного. В связи с этим перемещением пищеварительный канал образует некоторую петлю, которая, кстати сказать, наблюдается у всех ныне живущих иглокожих (см. рис. 163). В результате рот оказывается более или менее сближенным с анальным отверстием, как это и наблюдается у прикрепленных иглокожих, например у морских лилий.

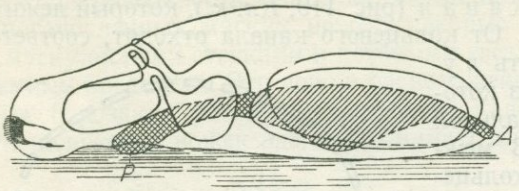


Рис. 121. Схема двусторонне-симметричной личинки иглокожего.

P — ротовое отверстие — слева внизу; анальное отверстие — на заднем конце тела (*A*). Пищеварительный канал заштрихован.

Прикрепленная личинка на данной стадии своего развития уже в основном близка по строению к некоторым примитивным прикрепленным иглокожим. Эти примитивные иглокожие отличаются от описанной прикрепленной личинки прежде всего тем, что у них имеется скелет, состоящий из пластинок; скелет у них выработался в связи с тем, что сидячая форма гораздо больше нуждается в панцыре, как средстве обороны против врагов, чем подвижная.

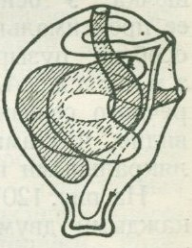


Рис. 122. Схема прикрепленной личинки иглокожего. Петлевидно изогнутый пищеварительный канал начинается ротовым отверстием (наверху) и кончается анальным отверстием (справа на рисунке).

Одна такая форма, которая может представлять пример весьма примитивного иглокожего, изображена на рис. 123 (род *Aristocystites*).

Этот примитивный род прикрепленных иглокожих принадлежит к одному из классов, с которыми мы познакомимся далее (к классу *Cystoidea*), но мы все же рассмотрим общие черты строения этого ископаемого здесь, так как это нам позволит подойти к изучению вопроса о происхождении иглокожих.

Грушевидный скелет этого иглокожего состоит из многочисленных неправильной формы многоугольных пластинок. Животное прикреплялось узким концом своего тела. На верхнем конце — ротовое отверстие, на некотором расстоянии от последнего — анальное. Между этими отверстиями еще два отверстия, одно из которых принимается за отверстие водоносной системы, а другое — за отверстие для выхода половых продуктов. Есть определенные признаки примитивности строения этого рода: во-первых, несмотря на прикрепленный образ жизни, нет пока радиальной симметрии, которая, как мы видели, характерна для сидячих животных (например для рассмотренных уже нами кишечнополостных);

некоторые признаки радиальной симметрии можно усмотреть лишь в суженном нижнем конце тела, где пластинки имеют более или менее правильное расположение; во-вторых, отсутствует весьма обычный у прикрепленных иглокожих стебель; в-третьих, на скелете еще не отразилось приспособление животного к тому или иному способу возбуждения тока воды, направленного к ротовому отверстию. Всякое прикрепленное животное должно быть приспособлено к привлечению пищевых частиц из окружающей воды. Оно может питаться, конечно, лишь мелкими пищевыми частицами. Но как обеспечить достаточное поступление этих пищевых частиц? — Для этого необходимо тем или иным способом вызывать приток воды по направлению к ротовому отверстию. В дальнейшем мы увидим, что у различных сидячих иглокожих это достигалось различными способами. Многие из более примитивных имели на поверхности так называемые пищевые желобки, сходящиеся ко рту и усаженные ресничками, движение которых вызывает ток воды к ротовому отверстию. Так обеспечивался принос достаточного количества пищи. Эти желобки могли быть и у данного ископаемого; но на скелете нет никаких следов этих желобков, ясно видимых у некоторых других прикрепленных иглокожих.

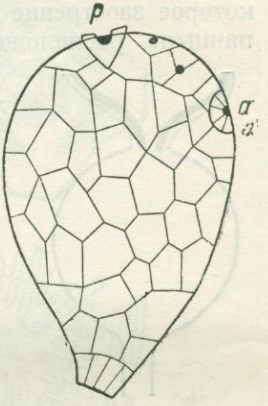


Рис. 123. *Aristocystites*.
p — ротовое отверстие; *a* — анальное отверстие.

Таково в основных чертах устройство этого примитивного рода, который, быть может, близок к предкам иглокожих, или во всяком случае представляет подобный им тип строения. Надо, однако, заметить, что данный род никак не может быть принят за родоначальника иглокожих, так как он жил в древне-силурийскую эпоху, основные же группы иглокожих успели обособиться уже ранее и известны из кембрийских отложений. Таким образом, первые иглокожие появились, вероятно, еще до кембрия.

Познакомившись с этим исходным примитивным типом строения иглокожих, мы можем теперь перейти к рассмотрению отдельных классов подтипа прикрепленных.

Класс *Cystoidea* (морские пузыри)

К этому классу принадлежат наиболее древние и наиболее просто организованные иглокожие. Они были наиболее распространенными иглокожими в кембрийское и древне-силурийское время. Сюда относится и описанный нами выше род *Aristocystites*, который мы рассмотрели, для того чтобы представить себе возникновение и эволюцию самых древних иглокожих. Из этого простого, исходного типа строения можно вывести другие типы строения данного класса.

По каким направлениям происходила дальнейшая эволюция цистоидей? — Чтобы ответить на этот вопрос, надо рассмотреть основные факторы, от которых могли зависеть те или иные направления эволюции. Один из важнейших факторов — прикрепленный образ жизни, к которому должно было приспособиться все тело. Этот образ жизни требует, с одной стороны, выработки приспособлений для защиты от нападений врагов,

а с другой стороны, выработки приспособлений для привлечения и поглощения достаточного количества пищи в условиях, исключающих возможность передвижения для поисков пищи, т. е. при известного рода пассивности в отношении добывания пищи. Первое условие выполнялось у цистоидей, как и у всех иглокожих, развитием достаточно прочного панцыря из известковых пластинок. Второе требование удовлетворялось выработкой тех или иных органов, вызывающих ток воды, направленный ко рту и приносящий к последнему пищевые частицы.

Орган прикрепления ко дну имел вначале очень простое устройство; он почти не был обособлен от остального тела и представлял собою некоторое заострение панцыря с несколько иным, чем во всем остальном панцыре, расположением пластинок (рис. 123). Этот конец тела обнаруживает тенденцию вытягиваться на протяжении позднейших стадий эволюции. При этом либо вытягивается самое тело, либо обособляется нижняя, удлиненная часть — стебель. Чем выше приподнято тело над уровнем дна, тем менее подвергается оно опасности быть засыпанным (при жизни) осадками; кроме того, тело, возвышающееся на стебле, находится в более благоприятных условиях в отношении приноса водой пищевых частиц, чем тело, лежащее на дне.

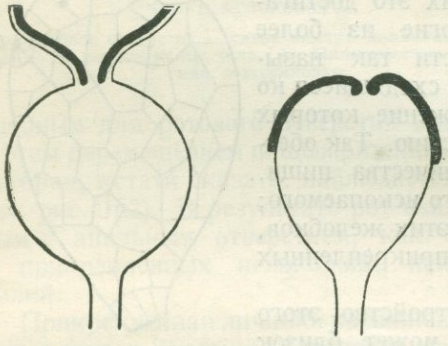


Рис. 124. Схемы, поясняющие отношение пищевых желобков (толстые черные линии) к коробке у ромбоносных цистоидей (слева) и у парнопоровых цистоидей и у бластоидей (справа).

Далее, в связи с прикрепленным образом жизни, наблюдается эволюция в направлении выработки симметрии, главным образом лучевой, что вначале наблюдается близ точки прикрепления ко дну (рис. 123), а затем распространяется на расположенные выше части панцыря. Если наиболее примитивные цистоидеи имели многочисленные маленькие и неправильные пластинки, то дальнейшая эволюция ведет, главным образом, к уменьшению числа этих пластинок при увеличении их размеров и к более правильному, обычно радиально-симметричному их расположению.

Эволюцию претерпевают и пищевые желобки. Для получения возможно большего количества пищи они могли удлиняться и при этом разветвляться (у *Diploporita*). Пластинки под желобками при этом могли приобретать более правильное расположение; по обе стороны от желобка, таким образом, развивались определенные амбулякральные поля.

Но у других цистоидей (*Rhombifera*) пищевые желобки располагаются целиком на особых ручках, которые выступают непосредственно у рта (рис. 124).

Симметрия (у подавляющего большинства лучевая) возникла не сразу: она развивалась постепенно, параллельно с совершенствованием способа прикрепления и принятия пищи.

Так как тело было заключено в панцырь, пластинки последнего могли бы задерживать обогащение жидкостей внутри тела свежим возду-

хом. Но жидкости внутри тела могли, повидимому, сообщаться с окружающей водой через посредство п о р, развитых в пластинках.

Цистоидеи, входящие в состав отряда *Rhombifera* (ромбоносные), характеризуются особым устройством пор, пронизывающих их пластинки. Эти пластинки пронизаны параллельными канальцами, проходящими касательно к поверхности панцыря. При этом одна половина канальца лежит в одной пластинке, другая — в другой, смежной пластинке. Эти канальцы образуют группы, имеющие очертания ромба; поэтому поры этих цистоидей называются р о м б о в ы м и (рис. 125[6]). Пищевые

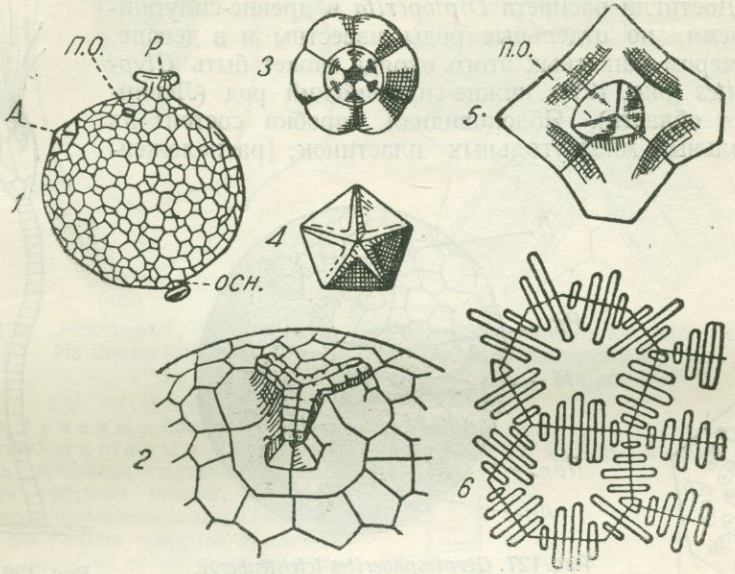


Рис. 125. *Echinosphaerites aurantium*. Нижний силур.

1 — вид сбоку; *р* — ротовое отверстие, *А* — анальная пирамидка; *п. о.* — небольшое отверстие между ротовым отверстием и анальной пирамидкой; *осн.*— венчик основных пластинок; *2* — область ротового отверстия, увеличенная; *3* — венчик основных пластинок, увеличенный; *4* — пятиугольная анальная пирамидка, увеличенная; *5* — отверстие, обозначенное на фиг. *1 п. о.*, увеличенное; *6* — ромбы, образованные порами. По Геккеру.

желобки лежат целиком на ручках, начинающихся близ рта. Животные этого отряда вымерли в конце силурийского периода. Из хорошо известных родов сюда относится род *Echinosphaerites* из нижнего силура.

Род *Echinosphaerites* (рис. 125) имеет представителей в нижнем силуре (например в Ленинградской области). Очень часто встречается *Echinosphaerites aurantium*, который имеет шаровидную форму. На панцыре имеется слабо развитый выступ, представляющий собой, повидимому, остаток стебля (рис. 125[1], внизу). Почти на противоположном конце панцыря — ротовое отверстие, помещающееся на особом хоботковидном возвышении (рис. 125, *р*).

Ниже имеется состоящая из пяти треугольных пластинок пирамидка, закрывающая анальное отверстие, — анальная пирамидка. Между этой пирамидкой и ротовым отверстием, но ближе к последнему, находится маленькое круглое отверстие, через которое, быть может, входила вода в водоносную систему или выделялись половые продукты.

Панцырь (коробка) состоит из многочисленных многоугольных пластинок, имеющих ромбовые поры.

При исключительно хорошей сохранности можно видеть тонкие ручки, отходящие от ротового отверстия и состоящие из известковых пластинок. Таких ручек бывает 2—3.

Представители отряда *Diploporita* (парнопоровые) характеризуются тем, что пластинки их пронизаны тонкими порами, которые расположены парами (рис. 126), — двойными порами, т. е. радиальными канальцами, прободающими пластинки под прямым углом к поверхности. Достигли расцвета *Diploporita* в древне-силурийское время, но отдельные роды известны и в девоне.

Примером животных этого отряда может быть *Glyptosphaerites* (рис. 127), нижне-силурийский род (Ленинградская область). Яблоковидная коробка состоит из неправильных многоугольных пластинок, расположен-

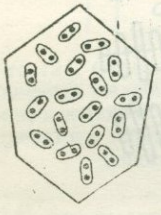


Рис. 126. Парные поры глиптосферитеса. Увеличено.

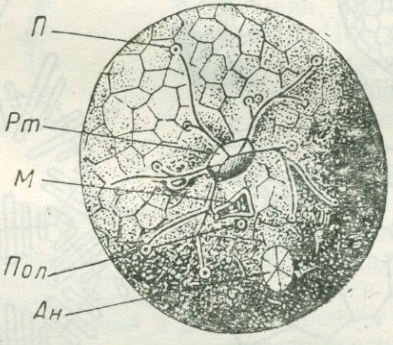


Рис. 127. *Glyptosphaerites leichtenbergi*. Нижний силур. Окрестности Ленинграда.

П — пальцы; *Рт* — ротовое отверстие, покрытое пластинками; *М* — мадрепоровая пластинка; *Пол* — отверстие для половых продуктов; *Ан* — анальное отверстие.

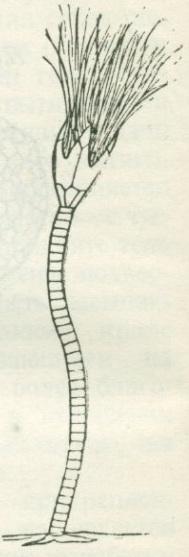


Рис. 128. *Pentremites*. Реставрация животного. Видны: корни, стебель, крона и ручки. Из книги Бэрри.

ных без определенного порядка; она несет пять радиально расходящихся желобков с малочисленными неправильными ответвлениями, на концах которых возвышаются маленькие ручки. Анальное отверстие большое. Ротовое отверстие пятиугольного очертания, закрывается пятью пластинками. Между ротовым и анальным отверстиями видны довольно большая мадрепоровая пластинка и отверстие для выхода половых продуктов.

Класс *Blastoidea* (морские бутоны)

Этот класс стоит на более высокой эволюционной ступени по сравнению с цистоидеями и, может быть, происходит от парнопоровых цистоидей. Обособившись от парнопоровых, предки бластоидей выработали стебель. Число пластинок панцыря у них значительно сократилось. Весь скелет приобрел пятилучевую симметрию.

Рассмотрим типичного и сильно специализированного представителя этого класса — род *Pentremites*. Он изображен на рис. 128—133. Уже беглый взгляд дает нам возможность понять, чем объясняется название, данное этому классу: панцырь по-

хож на бутон цветка. Панцырь состоит из тринадцати пластинок, расположенных в три пояска. Три нижние основные пластинки лежат непосредственно над стеблем. Из них одна пластинка узкая, а каждая из остальных вдвое шире и получилась слиянием двух узких. Выше располагается поясок из пяти больших, так на-

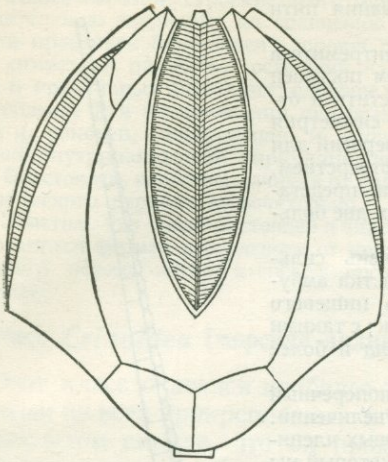


Рис. 129. *Pentremites*. Вид сбоку. Из книги Бэрри.

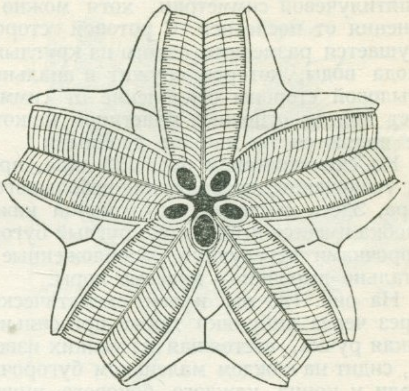


Рис. 130. *Pentremites*. Вид сверху (с ротовым отверстием). Из книги Бэрри.

зываемых лучевых пластинок, каждая из которых имеет вверху глубокую выемку, занятую пищевым желобком, или амбулякром. Еще выше и чередуясь с лучевыми пластинками, лежат пластинки третьего пояска, так называемые межлучевые пластинки. Посредине каждого амбулякра имеется срединный пищевой желобок, по обе стороны от которого отходят (чередуясь — то с одной, то с другой стороны) боковые пищевые желобки, доходящие почти до краев амбу-

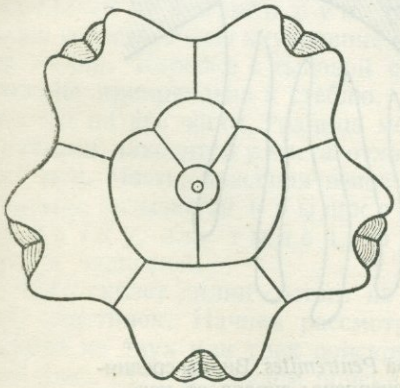


Рис. 131. *Pentremites*. Вид с тыловой стороны. Из книги Бэрри.

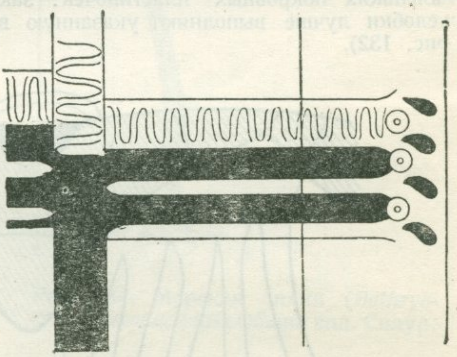


Рис. 132. Три боковых пищевых желобка половины амбулякра *Pentremites*. Один желобок закрыт кроющими пластинками, с остальных двух кроющие пластинки удалены. На конце каждого желобка видны места прикрепления ручек (двойные кружки); несколько кнаружи от этих мест и чередуясь с ними расположены поры, открывающиеся во внутренний канал. Сильно увеличено. Из книги Бэрри.

лякра. Пять главных пищевых желобков направляются к центру ротовой поверхности и впадают в ротовое отверстие. Вокруг рта расположено пять больших отверстий, чередующихся с пятью пищевыми желобками. Они служат для прохождения воды на-

ружу. Одно из них, более крупное, служит в то же время и анальным отверстием. На рис. 131 мы видим пентремитеса с тыловой стороны. Здесь мы наблюдаем: в центре — место прикрепления стебля, затем три основные пластинки, пять лучевых пластинок и нижние окончания пяти амбулякров.

Таким образом, рассмотрение панцыря пентремитеса снаружи убеждает нас в том, что он в общем построен по пятилучевой симметрии, хотя можно отметить и отклонения от последней. С ротовой стороны симметрия нарушается размерами одного из круглых отверстий для выхода воды, которое служит и анальным отверстием. С тыловой стороны отклонение от симметрии представляет поясок основных пластинок, из которых две большие являются по ширине двойными.

На схематическом рис. 132 дано, при очень сильном увеличении, изображение небольшого участка амбулякра. Здесь мы видим, что у конца каждого пищевого желобка имеется небольшой круглый бугорочек; с такими бугорочками чередуются расположенные в ряд и более дистально дырочки — краевые поры.

На рис. 133 мы имеем схематический поперечный разрез через амбулякр также при сильном увеличении. Тонкая ручка, состоящая из мелких известковых члеников, сидит на каждом маленьком бугорочке, который мы видели у конца каждого бокового пищевого желобка. На верхней стороне этой ручки имеется бороздка, по которой проходит ток воды, направленный к среднему пищевому желобку амбулякра. Присутствие этих ручек значительно увеличивало поверхность, с которой пища могла собираться к ротовому отверстию. Читателю следует обратить внимание на то, что боковые пищевые желобки закрываются рядами чередующихся друг с другом очень маленьких покровных пластиночек: закрытые сверху желобки лучше выполняют указанную выше функцию (рис. 132).

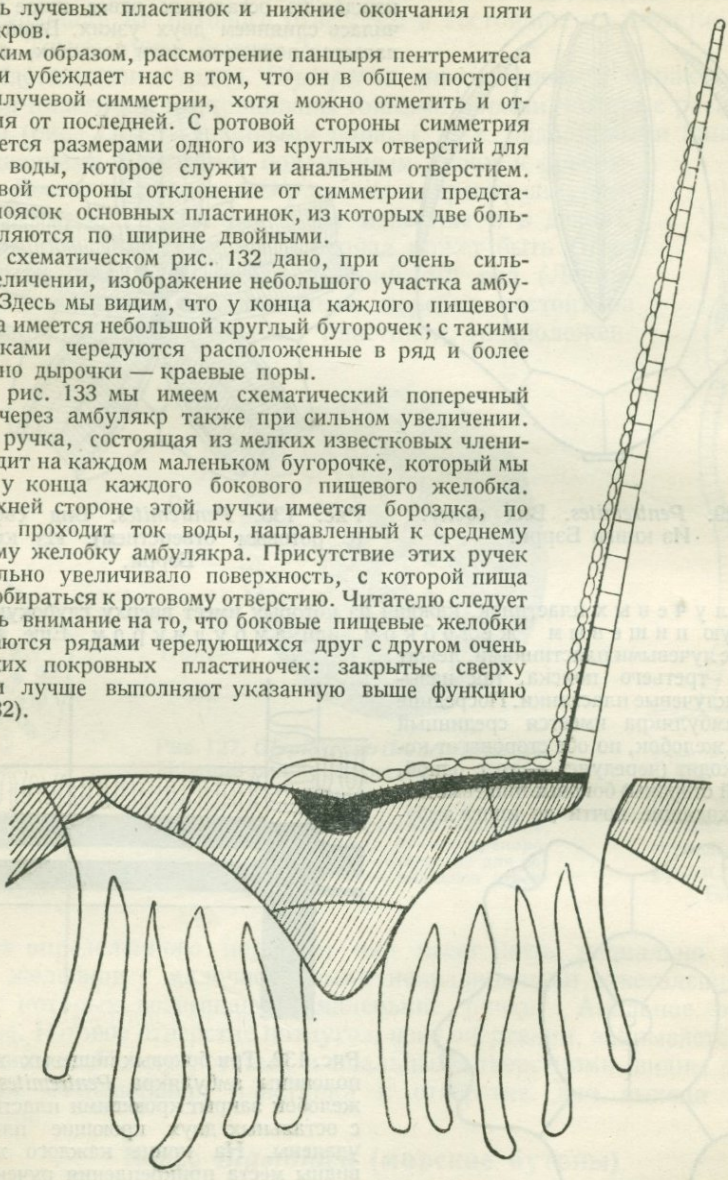


Рис. 133. Поперечное сечение амбулякра *Pentremites*. Видны срединный пищевой желобок (в центре), зачернено; справа от него — боковой пищевой желобок, прослеживающийся до кончика ручки. Из книги Бэрри.

Непосредственно за ручкой на рис. 133 мы видим отверстие — одну из краевых пор. Это отверстие ведет в некоторую полость, дно которой, представляющее тонкую известковую пластинку, сложено в глубокие складки. Вода входила через краевые

поры (мы их видели и на рис. 132) в эти полости со складчатым дном, проходила внутрь по направлению ко рту и выходила через пять круглых отверстий, которые мы видели вокруг рта на рис. 130.

Таким образом, строение этого представителя «морских бутонов» обнаруживает значительную эволюцию по сравнению с парнопоровыми цистоидеями, из которых могли произойти бластоидеи: хорошо развитый стебель; построенный по пятилучевой симметрии панцырь, состоящий из небольшого количества относительно крупных и правильных пластинок; сложное приспособление для захватывания пищевых частиц и, наконец, своеобразная и сложная система внутрипанцырной циркуляции воды.

Бластоидеи известны начиная от силура до пермского периода включительно.

Заметим, что среди цистоидей и бластоидей имеются формы, перешедшие от прикрепленного образа жизни к свободному бентонному.

Класс *Crinoidea* (морские лилии)

Этот класс оказался наиболее счастливым из всех прикрепленных иглокожих в том смысле, что он продолжает существовать до наших дней, в то время как другие классы вымерли уже в палеозойское время.

Название «морская лилия» указывает на некоторое внешнее сходство с наземными растениями. Морская лилия состоит из к р о н ы, с т е б л я и к о р н я. Эти названия даны различным частям морской лилии тоже по аналогии с прикрепленным растением.

Общий вид лилии дан на рис. 134. Крона состоит из к о р о б к и и расходящихся от нее пяти р у к. В коробке сосредоточены внутренние органы лилии. Коробка с тыловой своей стороны прикреплена к стеблю. Она делится на две части, граница между которыми находится у места отхождения рук. Часть, лежащая выше этой границы, называется к р ы ш к о й, другая же часть представляет собою ч а ш е ч к у, или т ы л о в у ю ч а ш е ч к у. Мы будем называть ее просто чашечкой.

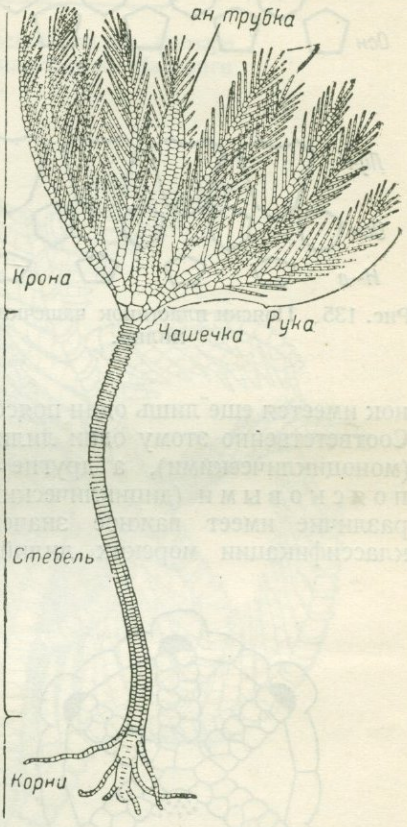


Рис. 134. Морская лилия (*Bothryocrinus decadactylus*). Общий вид. Силур.

Весь скелет лилии состоит из многочисленных известковых члеников или пластинок. Начнем рассмотрение скелета с чашечки. Панцырь ее состоит из двух или трех поясков чередующихся друг с другом пластинок (рис. 135). В каждом пояске по пяти таких пластинок. Пластинки, непосредственно примыкающие к рукам, называются л у ч е в ы м и (или радиальными) пластинками. Ниже их располагаются, чередуясь с ними, пять о с н о в н ы х (или базальных) пластинок. У многих лилий поясок основных пластинок образует основание чашечки и непосредственно примыкает к стеблю; отсюда и их название. Но у других лилий

ниже этого пояска имеется еще один поясок из пяти н и ж н е - о с н о в н ы х (или инфрабазальных) пластинок, которые чередуются с основными. Таким образом, у одних лилий в чашечке ниже пояска лучевых пласти-

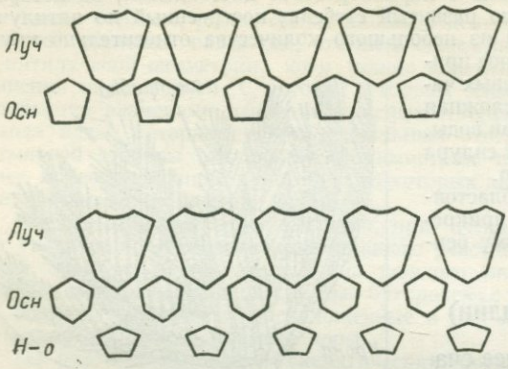


Рис. 135. Пояски пластинок чашечки морской лилии.

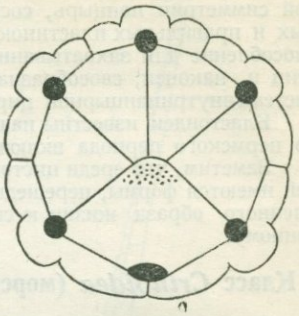


Рис. 136. Крышка, имеющая только ротовые пластинки; пищевые желобки открытые.

нок имеется еще лишь один поясок пластинок, у других же — два пояска. Соответственно этому одни лилии называются о д н о п о я с к о в ы м и (моноциклическими), а другие — д в у п о я с к о в ы м и (дициклическими). Это различие имеет важное значение для классификации морских лилий: число основных поясков является признаком, который характеризует обширные группы морских лилий.

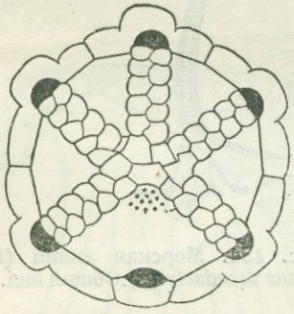


Рис. 137. Крышка морской лилии; пищевые бороздки покрыты амбулякральными пластинками.

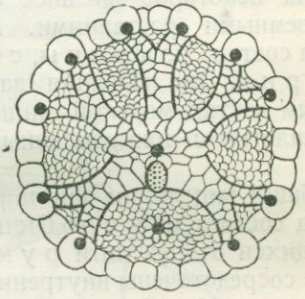


Рис. 138. Крышка морской лилии. Ротовые пластинки сильно уменьшились (пять овальных пластинок вокруг центра); пищевые желобки делятся на две ветви и покрыты пластинками; многочисленные межамбулякральные пластинки. Из Суиннертона.

Перейдем теперь к крышке (рис. 136—138). В своей простейшей форме она состоит из пяти треугольных, так называемых р о т о в ы х пластинок; эти пластинки чередуются с лучевыми пластинками. Рот находится посредине крышки, анальное отверстие — между задней ротовой и смежными углами двух задних лучевых пластинок; оно закрыто мелкими

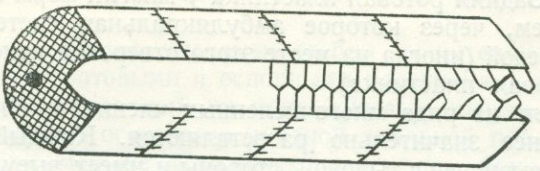


Рис. 139. Часть руки морской лилии (четыре членика). Видны кроющие пластинки. Из книги Бэрри.

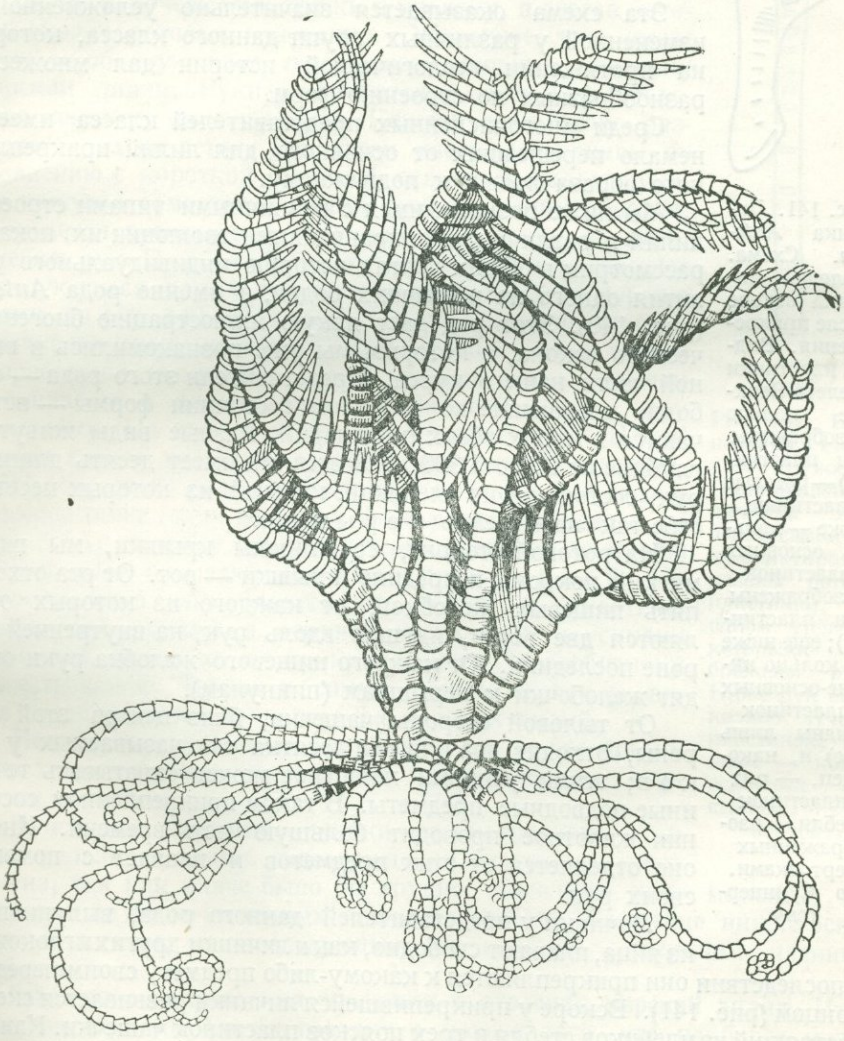


Рис. 140. *Antedon*. Взрослое животное.

пластинками. Задняя ротовая пластинка у многих форм бывает просверлена отверстием, через которое амбулякральная система сообщается с наружной средой (иногда на месте этого отверстия находится ситовидная мадрепоровая пластинка).

Руки состоят из ряда многочисленных члеников; очень часто руки более или менее значительно разветвляются. Каждый членик руки закруглен с тыловой стороны и имеет выемку на противоположной, ротовой стороне (рис. 139). Эти выемки следующих друг за другом члеников одной и той же руки образуют пищевой желобок, идущий от кончика руки ко рту.

Рис. 141. Личинка *Antedon*. Схема. Молодая личинка вскоре после прикрепления. Видны пластинки скелета. Верхнее кольцо (изображены три пластинки) — ротовые пластинки, ниже — кольцо основных пластинок (изображены три пластинки); еще ниже — кольцо нижне-основных пластинок (видны лишь две) и, наконец, — ряд пластинок стебля, изображенных черточками. По Суиннертону.

Таково в общих чертах строение морской лилии.

Эта схема оказывается значительно усложненной и измененной у различных групп данного класса, который на протяжении геологической истории дал множество разнообразных по строению форм.

Среди многочисленных представителей класса имеется немало перешедших от основного для лилий прикрепленного образа жизни к подвижному.

Мы ниже познакомимся с различными типами строения лилий и различными направлениями эволюции их; пока же рассмотрим в общих чертах историю индивидуального развития одного из нынешних родов, а именно рода *Antedon* (рис. 140). Этот род дает яркую иллюстрацию биогенетического закона, с которым мы уже познакомились в вводной части нашего курса. Представители этого рода — свободно плавающие во взрослом состоянии формы — встречаются в морях обоих полушарий. Разные виды живут на глубине от 20 до 5 300 *м*. Лилия эта имеет десять длинных рук, состоящих из члеников, каждый из которых несет на себе так называемое п е р ы ш к о.

На ротовой стороне, со стороны крышки, мы видим мягкий покров, посредине крышки — рот. От рта отходят пять пищевых желобков, от каждого из которых отделяются две ветви, идущие вдоль рук, на внутренней стороне последних. От каждого пищевого желобка руки отходят желобочки к перышкам (пиннулам).

От тыловой стороны чашечки, близ центра этой стороны, отходят два или три десятка так называемых у с и к о в; этими усиками животное может охватывать те или иные подводные предметы. В таком прикрепленном состоянии животное проводит большую часть времени. Иногда оно отделяется от этих предметов и плавает с помощью своих рук.

Личинки у представителей данного рода, вылупившись из яйца, плавают свободно, как и личинки других иглокожих. Впоследствии они прикрепляются к какому-либо предмету своим передним концом (рис. 141). Вскоре у прикрепившейся личинки развивается скелет, состоящий из члеников стебля и трех поясков пластинок чашечки. Каждый поясок состоит из пяти пластинок. Один из этих поясков, поясок ротовых пластинок, располагается вокруг рта; другой поясок, поясок основных пластинок, охватывает главную массу важнейших органов; третий поя-

сок нижне-основных пластинок — лежит ниже, близ верхнего конца стебля.

В дальнейшем число члеников стебля значительно увеличивается (рис. 142). Между ротовыми и основными пластинками возникает новый поясок пластинок, состоящий из пяти лучевых пластинок, чередующихся с основными (и одной анальной пластинки, которая меньше остальных пластинок этого пояска и связана с анальным отверстием). От каждой лучевой пластинки растет кверху ряд ручных пластинок.

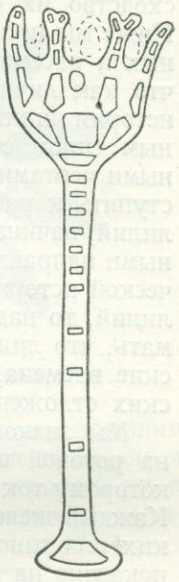


Рис. 142. Более поздняя стадия развития все еще прикрепленной личинки *Antedon*. В самом верху пунктиром показаны ротовые пластинки, на одном уровне с которыми изображены руки. Ниже рук видно кольцо лучевых пластинок; еще ниже — кольцо основных пластинок. По Суинертону.

Таким образом, на данной стадии развития молодая лилия обладает чашечкой, содержащей нижне-основные, основные и лучевые пластинки и крышку, в состав которой входят ротовые пластинки. Животное уже имеет руки и обнаруживает теперь все основные признаки морской лилии. Руки удлиняются в связи с прибавлением новых ручных члеников. Каждая рука скоро разделяется на две ветви. Эти ветви настолько длинны по сравнению с короткой нижней, основной частью руки, что кажутся самостоятельными руками; таким образом, получается впечатление, что животное имеет не пять, а десять рук. По обе стороны от каждой руки возникают чередующиеся друг с другом перышки, которые хорошо видны на рис. 140. В каждое такое перышко отходит веточка пищевого желобка. Самый верхний членик стебля разрастается, закрывает собою нижнюю часть чашечки и сливается с пластинками этой нижней части в одну пластинку. На этой пластинке возникают усики. В этой стадии своего развития животное похоже на представителей обширного рода *Pentacrinus*, с которым мы познакомимся ниже (один из видов этого рода изображен на рис. 160А); поэтому данную стадию развития лилии из рода *Antedon* называют пентакринусовой. Но далее чашечка обособляется от стебля, и животное, снабженное руками в верхней части тела и усиками в нижней, переходит от прикрепленного к свободному существованию. Таково в самых общих чертах развитие представителей данного рода морских лилий.

Пентакринусовая стадия указывает на то, что предки этих животных были настоящими прикрепленными морскими лилиями.

В истории развития личинки рассмотренного нами рода нельзя не видеть подтверждения биогенетического закона, так как иначе было бы трудно объяснить такие моменты, как образование многочисленных члеников стебля, заложение нижне-основных пластинок и последующее их слияние с верхним члеником стебля и т. д.

Различные направления эволюции в строении морской лилии. Итак, развитие личинки *Antedon* говорит в пользу того, что наиболее низко, примитивно организованные морские лилии обладают чашечкой, состоящей по меньшей мере из основных и лучевых пластинок, и крышкой, содержащей ротовые пластинки. Подтверждается ли это фактами из

области палеонтологии? — Можно отметить, что морские лилии, обладавшие таким строением коробки, действительно существовали в древние геологические времена — от силура до карбона. Подобные формы называются личинкообразными лилиями, что указывает на сходство их с личинками более специализированных морских лилий. Ниже мы несколько ближе познакомимся с этим отрядом личинкообразных и рассмотрим одного из его представителей; здесь же мы отметим, что как личиночное развитие современных форм, так и геологическая история лилий делают вероятным предположение, что древнейшим исходным типом строения лилий является тип личинкообразный, с основными чертами которого мы уже познакомились. Теперь мы должны приступить к рассмотрению тех путей, которыми шла эволюция строения лилий, начиная от этой древней стадии; мы должны ознакомиться с основными направлениями изменения строения лилий на протяжении геологической истории. Что же касается вопроса о происхождении древнейших лилий, то надо сказать, что этот вопрос изучен очень слабо. Можно думать, что лилии произошли из древнейших цистоидей еще в до-кембрийские времена, так как типичные лилии известны уже в нижне-кембрийских отложениях.

Мы знакомы с простейшим типом руки лилии. Мы знаем уже, что на ротовой поверхности каждой руки проходит пищевой желобок, по которому ток воды, содержащей пищевые частицы, направляется ко рту. Каждый желобок закрывается сверху двумя рядами чередующихся мелких пластиночек, которые могут приподыматься и опускаться, как это показано на рис. 139, где схематически изображена часть руки, состоящая из четырех члеников.

В простейшем случае лилия имеет пять простых рук, довольно коротких. По желобкам этих пяти коротких рук пища поступает в ротовое отверстие лилии. От устройства рук зависит количество доставляемой ко рту пищи; поэтому руки морских лилий приспособлялись на протяжении геологической истории этого класса к освоению возможно большего количества пищевых частиц. У одних они просто удлинялись: венчик из длинных рук с длинными желобками собирает пищевые частицы с большей площади, чем венчик из коротких рук с короткими пищевыми желобками. У других лилий увеличивалось число рук, благодаря этому животное извлекало гораздо больше пищи с площади, заключенной в окружности, проведенной через окончания рук. Соответственно этому мы видим, что у одних лилий руки вилкообразно делятся на две ветви один раз, у других — последовательно два раза, у третьих — четыре раза и т. д. В результате может получиться сложная сеть пищевых желобков, и площадь питания дренируется весьма эффективно.

Еще более совершенной в этом отношении является перистая рука, т. е. рука с отростками, расположенными по обе стороны от нее. Эти отростки мы уже называли перышками. Желобок каждого перышка впадает в центральный желобок руки, где ток воды, идущий вдоль одной определенной линии, является наиболее мощным. Усиление этого центрального желобка уменьшает риск потери пищевых частиц по сравнению с более слабыми токами, идущими вдоль различных веточек разветвленной руки. Итак, перистая рука обладает весьма многочисленными боковыми желобками, которые относительно коротки, и центральным желобком руки, в котором ток гораздо сильнее, чем в боковых.

На рис. 143 мы видим две схемы разветвленных рук. Простое сравнение этих схем убедит читателя в том, что разница между ветвями различных порядков вилковидно-разветвляющейся лилии менее значительна, чем разница между средней ветвью и перышками перистой руки.

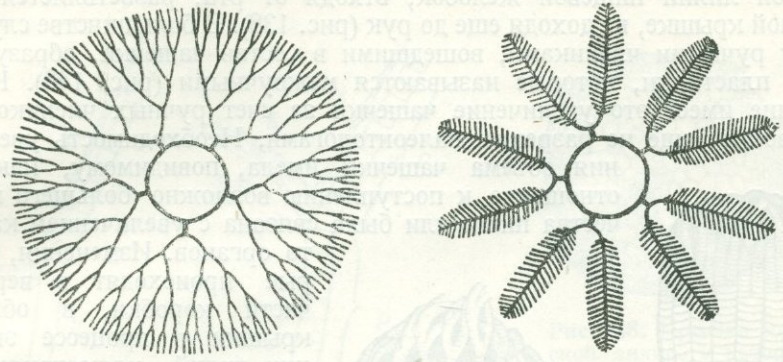


Рис. 143. Ветвление рук у некоторых морских лилий. По Суиннертону.

Рассмотрим несколько подробнее перистую руку. Система питания при перистой руке тем совершеннее, чем больше перышек приходится на определенной длины отрезок руки; поэтому эволюция перистой руки должна была итти в направлении более тесного расположения перышек. Это изменение связано с изменением члеников, несущих перышки. Как мы видим на рис. 144, членики укорачиваются и изменяют свою форму, причем каждый вышележащий членик несколько наползает на нижележащий; такая рука состоит из двух рядов члеников (рис. 144[5]).

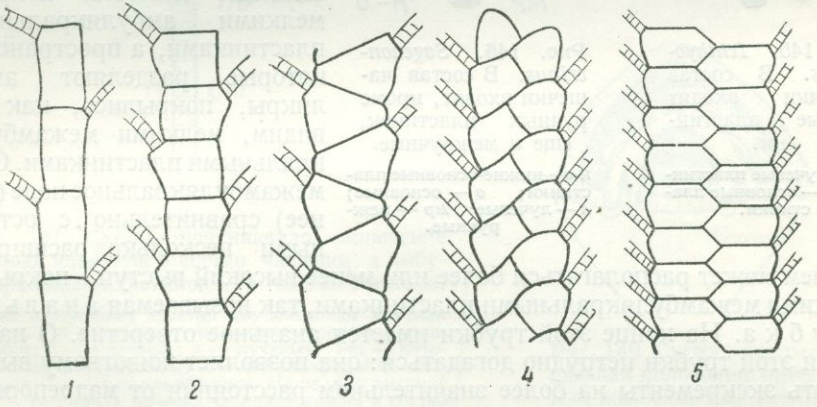


Рис. 144. Схема, поясняющая развитие двурядной руки с многочисленными перышками (*5*) из однорядной с многочисленными перышками (*1*). Из книги Бэрри.

Рассмотрим теперь направления эволюции коробки, которая состоит из крышки и чашечки. В простейшей своей форме коробка, как мы видели, состоит из чашечки, образованной двумя или тремя поясками пластинок (нижне-основных, основных и лучевых), и крышки, содержащей пять ротовых пластинок (рис. 136).

У многих лилий наблюдается увеличение чашечки путем включения в состав ее члеников нижних частей рук (рис. 145 и 146). Схематически это включение показано на рис. 147. Пищевой желобок нижней части руки, вошедшей в состав чашечки, перешел на крышку. Таким образом, у такой лилии пищевой желобок, отходя от рта, разветвляется уже на самой крышке, не доходя еще до рук (рис. 138). В большинстве случаев между ручными члениками, вошедшими в состав чашечки, образуются новые пластинки, которые называются межручными (рис. 146). Какое значение имеет это увеличение чашечки за счет ручных члеников? — Этот вопрос еще не разрешен палеонтологами. Необходимость увеличения объема чашечки имела, повидимому, какое-то отношение к поступлению возможно большего количества пищи или была связана с увеличением каких-то органов. Изменения, которые происходят в верхней части коробки, в области крышки в процессе эволюции лилий, иллюстрируются схематическими рисунками 136—138. На рис. 138 мы видим изображение крышки сверху. Ротовые пластинки здесь сильно уменьшились; пищевые желобки покрыты мелкими амбулякральными пластинками, а пространства, которые разделяют амбулякры, покрылись, как мы видим, мелкими межамбулякральными пластинками. Одно межамбулякральное поле (заднее) сравнительно с остальными несколько расширено. На нем может располагаться более или менее высокий выступ, покрытый мелкими межамбулякральными пластинками, так называемая анальная трубка. На конце этой трубки имеется анальное отверстие. О назначении этой трубки нетрудно догадаться: она позволяет животному выбрасывать экскременты на более значительном расстоянии от мадрепоровой пластинки и рта, чем это происходит у других морских лилий. Таким образом, здесь мы видим приспособление против загрязнения рта и водоносной системы экскрементами. В каких, однако, условиях морские лилии наиболее нуждаются в этом приспособлении? — Ясно, что оно особенно ценно для лилий, живущих в очень спокойной воде, где движение воды недостаточно для быстрого удаления экскрементов. Соответственно этому лилии, обладающие анальными трубками, жили в тихих водах; для лилий же, населяющих области моря с более или менее сильным движением воды, подобное приспособление было бы ненужным.

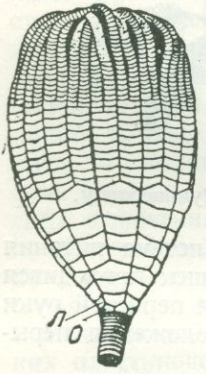


Рис. 145. *Ichthyocrinus*. В состав чашечки входят ручные пластинки.

л — лучевые пластинки; *о* — основные пластинки.

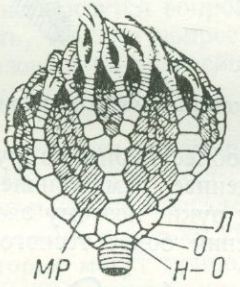


Рис. 146. *Sagenocrinus*. В состав чашечки входят, кроме ручных пластинок, еще и межручные.

н-о — нижне-основные пластинки; *о* — основные; *л* — лучевые; *мр* — межручные.

Пищевые желобки далеко не всегда остаются на поверхности крышки: у многих специализированных форм они опускаются в коробку и в таком случае оказываются скрытыми вместе со ртом под куполовидной крыш-

кой (рис. 148 и 149). Амбулякры здесь образуют трубки, идущие от основания оставшихся свободными рук ко рту.

В начале эволюционного процесса увеличения коробки путем включения в ее состав скелетных элементов рук пластинки коробки соединялись друг с другом подвижно (рис. 145 и 146).

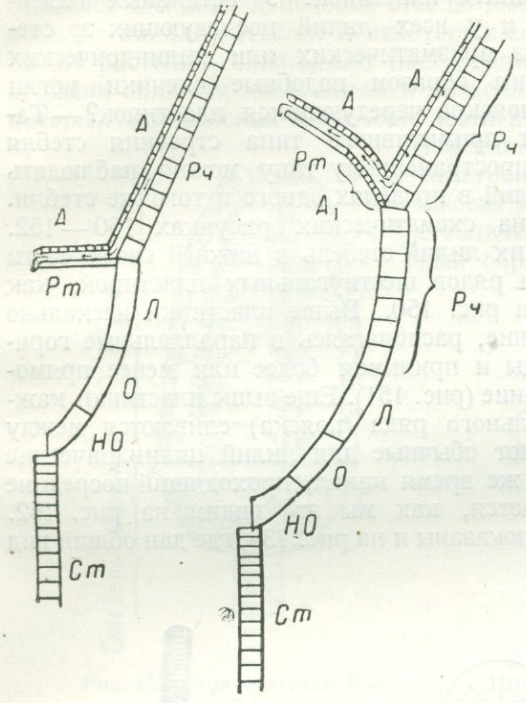


Рис. 147. Схема, поясняющая включение ручных члеников в состав чашечки, а амбулякральных пластинок — в состав крышки.

Слева изображена простая двупоясковая морская лилия. *Ст* — стебель; *но* — нижнеосновные пластинки; *о* — основные; *л* — лучевые; *Рт* — ротовые пластинки крышки; *А* — амбулякральные пластинки; *Рч* — ручные членики. На правом рисунке часть (верхняя) ручных члеников вошла в состав чашечки. A_1 — амбулякральные пластинки, вошедшие в состав крышки. Стрелки в пищевых желобках указывают направление тока воды, идущего ко рту. По Бэрри.

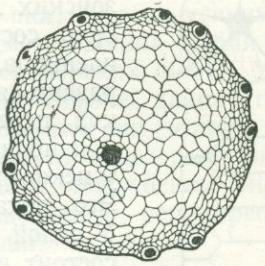


Рис. 148. Крышка морской лилии, у которой пищевые желобки целиком опустились ниже поверхности (ср. с рис. 136—138). Из Суиннертона.

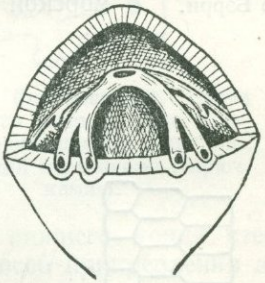


Рис. 149. Схема, показывающая положение пищевых желобков под крышкой у лилии, изображенной на рис. 148. Из Суиннертона.

Подобная коробка, сохраняющая гибкость, имеется у так называемых г и б к и х морских лилий (*Flexibilia*). Пищевые желобки у этих лилий располагаются на наружной поверхности крышки. У других лилий пластинки коробки соединены неподвижно, а крышка, скрывающая уже пищевые желобки, представляет собою прочную кровлю нижележащей полости. После такого изменения полость коробки уже не поднимается при схождении рук и не сплющивается при их расхождении. Такое устройство имеют лилии *Camerata*. Это название, происходящее от слова camera, указывает на то, что коробка у этих лилий имеет не

гибкую, а жесткую, твердую стенку, которая образует своего рода камеру.

Познакомимся теперь с направлениями эволюции стебля морской лилии. Стеблем лилия прикрепляется ко дну. Он существовал, как мы видели, уже у предков лилий — цистоидей. У некоторых из палеозойских лилий стебель состоит из пяти вертикальных рядов чередующихся пластинок. У остальных палеозойских лилий и у всех лилий последующих эр стебель состоит из призматических или цилиндрических члеников. Каким образом подобные членики могли развиться из поясков чередующихся пластинок? — Такой переход от примитивного типа строения стебля к наиболее распространенному типу можно наблюдать у некоторых лилий в пределах одного и того же стебля. Это показано на схематических рисунках 150—152. У одной из таких лилий стебель в нижней своей части состоит из пяти рядов шестиугольных пластинок, как это показано на рис. 150. Выше пластинки несколько меняют положение, располагаясь в параллельные горизонтальные ряды и принимая более или менее прямоугольное очертание (рис. 151). Еще выше пластинки каждого горизонтального ряда (пояска) сливаются между собою и образуют обычные для лилий цилиндрические членики. В то же время канал, проходящий посредине стебля, суживается, как мы это видим на рис. 152. Эти отношения показаны и на рис. 134, где дан общий вид морской лилии.

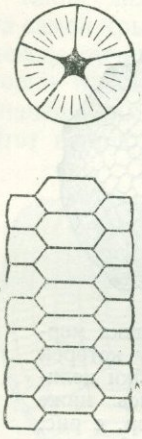


Рис. 150. Пятирядный стебель морской лилии с широким осевым каналом. По Бэрри.

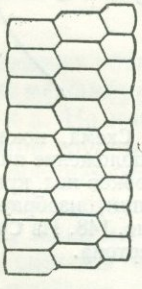


Рис. 151. Стебель морской лилии, представляющий переход от чередования члеников к кольцевому их расположению. По Бэрри.

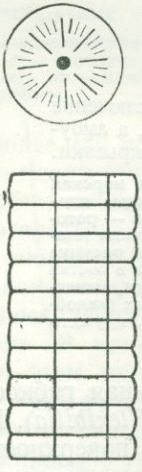


Рис. 152. Стебель с кольцевым расположением члеников и с узким каналом. По Бэрри.

Рис. 153. Нижняя часть стебля одной девонской морской лилии (*Myrtillocrinus*), представляющая собой «якорь» для временного прикрепления животного.

У большинства морских лилий отдельные членики стебля отличаются от остальных большей величиной. Каждый такой сравнительно больший членик появляется через несколько маленьких и называется у з л о в ы м. К этим узловым членикам прикрепляются усики, с которыми мы уже познакомились при рассмотрении развития личинки *Antedon*. Усики состоят из члеников и подобно стеблю имеют срединный канал, сообщающийся с каналом стебля. В некоторых случаях они, подобно усикам лазящих растений, охватывают посторонние предметы. Длина стебля подвержена сильным колебаниям в пределах класса морских лилий. У некоторых мезозойских форм она достигала 20 *м*. Обычно длина стебля измеряется десятками или сотнями сантиметров. Наконец, некоторые лилии, как мы уже видели, совершенно лишены стебля и вели свободный, неприкрепленный образ жизни.

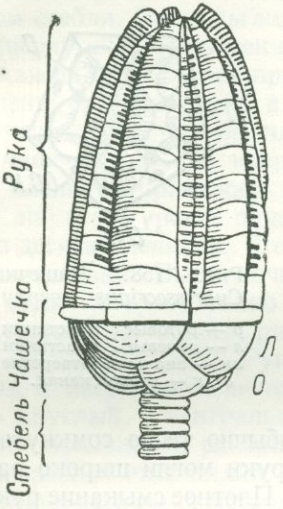


Рис. 154. *Cupressocrinus*. Вид сбоку.

Л — лучевые пластинки; *О* — основные пластинки.

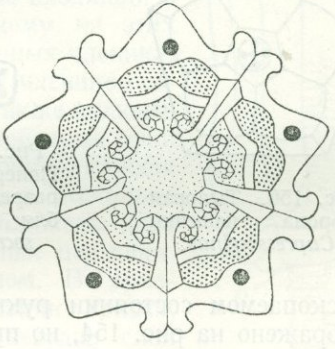


Рис. 155. *Cupressocrinus*. Схема поперечного разреза рук с хорошо сохранившимися спирально завернутыми перышками («крючками»).

Рассмотрим теперь различные изменения нижнего конца стебля. Этой частью лилия прикреплялась ко дну. Способ прикрепления зависит главным образом от характера дна. Лилии, прикреплявшиеся к илистому дну, имели разветвленный корень, как это видно на рис. 134. К более твердому грунту лилии могли прикрепляться с помощью известковистого цементирующего вещества, выделявшегося у основания стебля. Другие лилии вместо неподвижного прикрепления ко дну прикрепляются временно, не прирастая ко дну. Некоторые, например, имеют якоревидное расширение конца стебля, которое, служа якорем, позволяет животному держаться на дне (рис. 153). У некоторых лилий стебель утоняется к нижнему концу; он, повидимому, мог закручиваться вокруг небольших предметов.

Представители рода *Cupressocrinus* (рис. 154—158)) характерны для среднего девона преимущественно Германии. Рис. 154 дает схематическое изображение кроны этой лилии. Некоторое сходство с кроной кипариса и дало повод присвоить этому роду название *Cupressocrinus*. Крона состоит из пяти рук и коробки. Каждая рука, состоящая из одного ряда больших пластинок, постепенно суживается снизу

вверх. С внутренней стороны (рис. 155) каждая рука имеет широкий и глубокий желобок, по обе стороны от которого тянется в вертикальном направлении ряд закрученных к середине данной ручной пластинки маленьких «перышек». Ряд маленьких амбулякральных пластинок делит желобок каждой руки на две части. Закрученные части перышек находятся по краям как раз открытой части, более близкой к срединной оси лилии; другая же часть желобка, более близкая к руке, замкнута между рукой и амбулякральными пластинками. Как закрученные перышки, так и желобок руки были покрыты жгутиками и представляли собою амбулякр, вдоль которого вода с пищевыми частицами направлялась ко рту. В ручной пластинке мы видим еще осевой канал, вероятно, для нерва.

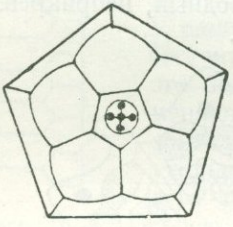


Рис. 156. Тыловая сторона чашечки *Cupressocrinus*.

Рис. 157. Поперечный разрез стебля *Cupressocrinus*.

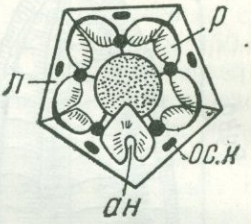


Рис. 158. Чашечка *Cupressocrinus* сверху.

р — ротовые пластинки;
л — лучевые пластинки;
ан — анальное отверстие;
ос. к — осевой канал.

В ископаемом состоянии руки лилии обычно тесно сомкнуты, как это изображено на рис. 154, но при жизни руки могли широко раскрываться для доступа воды и пищевых частиц. Плотное смыкание рук, очевидно, являлось приспособлением для защиты против врагов.

Теперь рассмотрим коробку этой морской лилии. Чашечка состоит из пяти лучевых пластинок, пяти чередующихся с ними основных и одной пятиугольной пластинки, непосредственно причленяющейся к стеблю. Эта пластинка, занимающая положение пояска пяти нижне-основных пластинок, повидимому, образовалась путем слияния этих последних. Все эти пластинки видны на рис. 156.

Таким образом, лилии данного рода являются двухпоясковыми (или дициклическими). С ротовой стороны мы видим пять больших горизонтальных ротовых пластинок, которые чередуются с лучевыми пластинками (рис. 158). Эти ротовые пластинки окружают большое центральное отверстие (ротовое). Они срастаются друг с другом своими частями, прилегающими к этому ротовому отверстию. В одной из ротовых пластинок имеется глубокая выемка, или отверстие — анальное отверстие. Эта пластинка считается задней в отличие от двух прилегающих к ней заднебоковых и двух противолежащих ей передне-боковых ротовых пластинок. Смежные края каждой пары соседних ротовых пластинок имеют глубокую овальную выемку; таким образом получается пять отверстий, каждое из которых оказывается на продолжении средней линии одной из рук. Эти отверстия являются продолжениями известных уже нам пяти пищевых желобков пяти рук. Вода и пища проникают из ручных желобков в эти отверстия, а через них — в рот.

Стебель состоит из многочисленных угловатых члеников, прободенных одним главным, срединным каналом и четырьмя периферическими каналами (рис. 157).

Cupressocrinus является своеобразным родом, принадлежащим к числу личинковидных.

Виды рода *Encrinus* широко распространены в триасовых отложениях, хотя первые представители появились еще в карбоне (рис. 159). Рассмотрение скелета в данном случае удобно начать с основания чашечки. Основание чашечки состоит из двух поясков пластинок. Пять нижнеосновных пластинок очень малы и закрыты верхним члеником стебля. Выше мы видим основные пластинки. Далее кверху следует поясок из пяти лучевых пластинок, к каждой из которых примыкает по одному ручному членику, вошедшему в состав чашечки. Выше следует еще один ручной членик, тоже входящий в состав чашечки. Далее кверху к каждому из этих ручных члеников примыкает по два ручных членика, так что на этом уровне поясок ручных члеников состоит из десяти члеников. Этот поясок также включен в состав чашечки. Выше начинаются свободные руки лилии, число которых равно десяти; внизу каждая из них состоит из одного ряда члеников, несколько выше — из двух рядов. Руки тесно сближены друг с другом и несут многочисленные длинные перышки. Стебель круглый, с центральным каналом. В Германии, в так называемом раковинном известняке триаса, членики стеблей этих лилий образуют нередко слои мощностью в несколько метров (так называемый энкринитовый известняк).

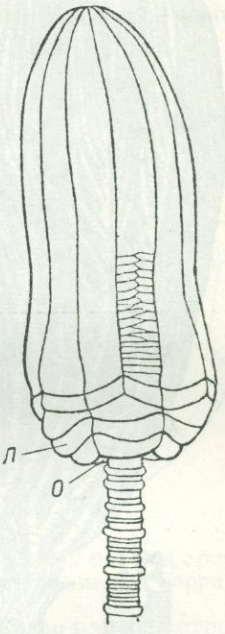


Рис. 159. *Encrinus liliiformis*. Триас (раковинный известняк). Ручные пластинки изображены лишь на части одной из рук.

Л — лучевые пластинки; *О* — основные пластинки. Из книги М. Дэвиса.

Представители рода *Pentacrinus* (рис. 160) известны от триаса и существуют до настоящего времени. Особенно широко распространены в юре. Чашечка очень мала, а руки сильно развиты, сильно разветвляются и снабжены перышками. Стебель состоит из пятиугольных члеников, иногда он достигает нескольких метров в длину. Заметьте усики на стебле.

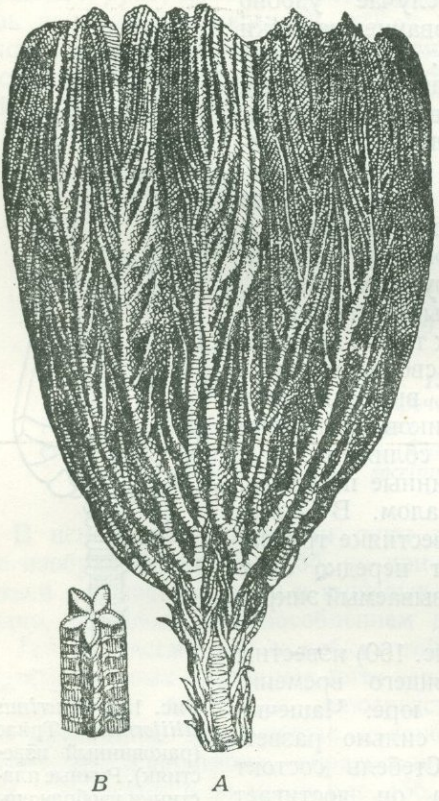
Образ жизни морских лилий. Большинство современных форм живет на больших глубинах (до 4 000—5 000 *м*), лишь немногие являются обитателями мелкого моря.

В палеозое и мезозое морские лилии были распространены преимущественно в мелководных прибрежных областях морей. Лишь в сравнительно редких случаях встречаются ископаемые остатки очень нежных морских лилий, сильно отличающихся от типичных мелководных лилий, которые часто были очень толсты и грубы.

Главной областью распространения лилий была, повидимому, область мелкого моря с дном, покрытым известковым илом. Здесь обильно и пышно покрывали дно лилии, остатки которых (главным образом членики стеблей) местами являются породообразующими.

Нуждаясь в большом количестве извести для построения своего скелета, эти животные предпочитали известковый ил и поэтому редко встречаются в отложениях песков и глин.

Переход к свободному образу жизни, правда, есть исключительное явление среди морских лилий, но он совершался неоднократно на протяжении всей истории развития данного класса. В различные эпохи в различных естественных группах лилий возникали свободно плавающие формы. Такие неприкрепленные лилии известны нам из девонского, из каменноугольного и из мелового периодов. Таким образом, к свободному образу жизни переходили совершенно независимо друг от друга представители различных групп: свободно плавающие лилии более новых периодов отнюдь не произошли от свободно плавающих лилий более древних времен.



B *A*

Рис. 160. *Pentacrinus*. Нижняя юра.

A — *Pentacrinus briareus* (крона со стеблем); *B* — *Pentacrinus basaltiformis* (часть стебля). Оба вида — из нижней юры.

Причиной развития таких форм является тот факт, что в определенных условиях способность передвигаться представляет значительные выгоды для животного, дает последнему существенные преимущества перед формами, вынужденными жить при всех обстоятельствах неподвижно на одном месте, на том месте, где животное, будучи личинкой, первоначально прикрепилось.

Геологическая история морских лилий. Морские лилии известны уже в кембрийских отложениях, где они представлены и однопоясковыми и двупоясковыми формами. В древнесилурийскую эпоху существовали уже многочисленные группы лилий. От силура до карбона лилии были наиболее распространенными иглокожими, но к концу палеозойской эры происходит довольно быстрое вымирание лилий. Мезозойские лилии, повидимому, произошли от одной из многих палеозойских групп: остальные палеозойские группы, очевидно, вымерли, не оставив потомства, но зато уцелевшая группа оказалась, повидимому, хорошо приспособленной к условиям жизни в мезозойских морях, так как перед концом мелового периода различные лилии обнаруживают приспособление к разнообразным условиям существования и достигают значительного распространения.

Однако они уже не обнаруживают того разнообразия в строении скелета, какое наблюдается у палеозойских лилий.

Класс *Echinoidea* (морские ежи)

Теперь мы приступаем к изучению того класса, который является наиболее важным классом иглокожих начиная от мезозоя.

На рис. 161 и 162 дано схематическое изображение одного из так называемых правильных ежей (правильными называются ежи, которые характеризуются пятилучевой симметрией, в отличие от неправильных, у которых тело имеет двустороннюю симметрию). Рис. 161 представляет вид сверху, а рис. 162 — вид снизу. Тело изображенного ежа почти шаровидно, лишь с нижней стороны оно несколько сплющено. Панцырь ежа состоит из многочисленных пластинок и покрыт иглами,

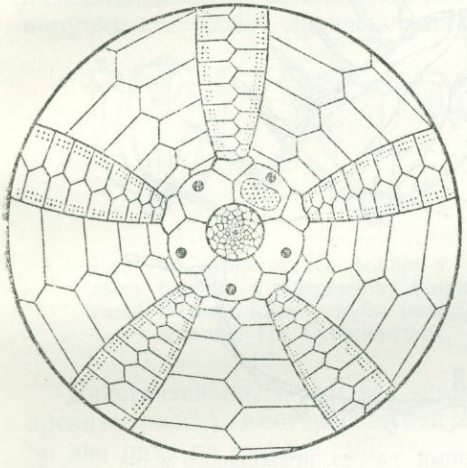


Рис. 161. Правильный еж. Вид с тыловой (верхней) стороны. По Бэрри.

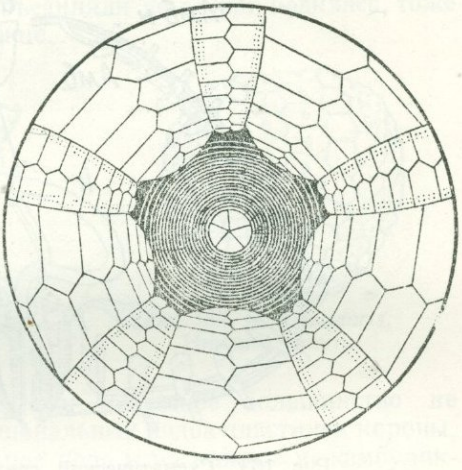


Рис. 162. Правильный еж. Вид с ротовой (нижней) стороны. По Бэрри.

которые должны быть удалены для того, чтобы можно было изучить строение пластинок. Вокруг рта, находящегося в центре нижней поверхности панцыря, располагается круглая площадка, покрытая кожистым покровом, в котором находятся мелкие пластинки, соединенные между собой подвижно. Это околоротовое поле видно на рис. 162, где оно зачернено. В центре верхней поверхности имеется анальное отверстие. Оно находится в небольшом кружке, покрытом неправильно расположенными мелкими пластиночками; этот кружок можно назвать околоанальным полем (рис. 161). Кнаружи от околоанального поля располагаются два кольца из пяти чередующихся пластинок каждое. Внутреннее кольцо состоит из больших пластинок, прободенных большими отверстиями для выхода половых продуктов. Это так называемые половые пластинки. Одна из этих пластинок прободена ситовидно крошечными порами и является мадрепоровой пластинкой, служа для введения воды в водоносную систему ежа. С этими пластинками чередуются пять маленьких пластинок, называемых глазными (посредине каждой из последних имеется маленькое отверстие, не изображенное на рисунке; из этого отверстия выходит щупальце).

Околоанальное поле вместе с половыми и глазными пластинками составляет так называемый вершинный щиток. Та часть пан-

цыря, которая находится между вершинным щитком и околоротовым полем, называется к о р о н о й. Корона, как мы видим на рис. 161 и 162, составляет бо́льшую часть панцыря. В этой области мы видим двадцать меридиональных рядов пластинок. Эти ряды расходятся от вершинного щитка таким образом, что от каждой глазной пластинки отходит пара рядов чередующихся друг с другом амбулякральных пластинок, а от каждой половой пластинки отходит пара рядов межамбулякральных пластинок. Амбулякральные пластинки имеют отверстия для прохождения изнутри амбулякральных ножек. Каждая ножка сообщается с лежащими внутри панцыря частями амбулякральной системы с помощью

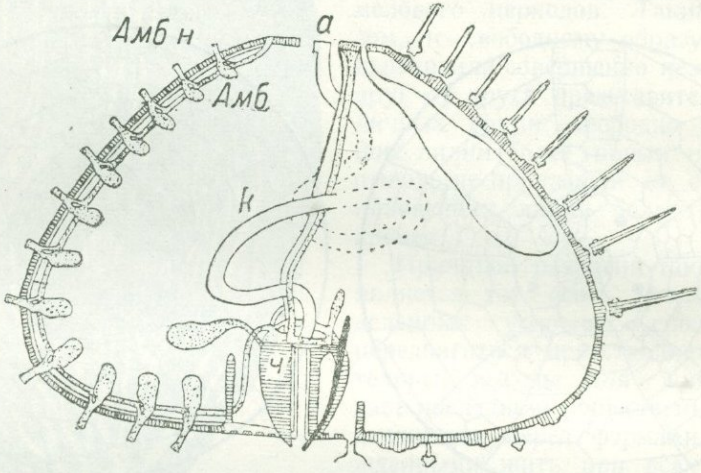


Рис. 163. Схематический срединный разрез правильного морского ежа.

а — анальное отверстие, от которого идет вниз изогнутый пищеварительный канал; *Амб* — амбулякральная система; *Амб н* — амбулякральные ножки; *ч* — челюстной аппарат; рядом с анальным отверстием (справа от него) изображена мадрепоровая пластинка, от которой вертикально вниз опускается «каменистый» канал (покрыт точками), соединяющийся с кольцевым каналом амбулякральной системы (расположенным над челюстным аппаратом); *к* — пищеварительный канал.

двух трубочек, проходящих через два амбулякральных отверстия. Таким образом, каждая пластинка прободена не менее как парой маленьких амбулякральных пор.

Внутрипанцырные органы амбулякральной системы мы можем рассмотреть на рис. 163, представляющем схематический разрез через тело морского ежа. В левой части рисунка разрез этот проходит через амбулякральные пластинки, а в правой — через межамбулякральные. В левой части рисунка мы видим ножки, соединенные трубками с лучевым амбулякральным каналом и с ампулами. Верхним своим концом лучевой канал доходит до маленького отверстия глазной пластинки, нижний же конец лучевого канала сообщается с кольцевым каналом амбулякральной системы, который в свою очередь соединен с так называемым каменистым каналом; последний направляется кверху и через мадрепоровую пластинку сообщается с наружной средой.

Рот ежа вооружен мощным жевательным аппаратом, имеющим форму конуса, обращенного вершиной книзу, — это так называемый а р и с т о-

телев фонарь (рис. 164). Он состоит из пяти главных частей, из которых каждая снабжена зубами, приводимыми в движение мощными мускулами, прикрепленными к нижней части короны.

Таково в самых общих чертах строение этого правильного ежа. Мы видим, что панцырь его обладает почти совершенной пятилучевой симметрией. В дальнейшем мы увидим, как эта пятилучевая симметрия утрачивается многими ежами и заменяется двусторонней.

Древние ежи. Ежи, жившие в силурийский, девонский и каменноугольный периоды, существенно отличаются от более новых ежей. Это дало повод некоторым исследователям выделять всех этих ежей в особую группу, особый подкласс, которому было дано специальное латинское название; всех же остальных ежей объединяли во второй подкласс, тоже получивший особое латинское название.

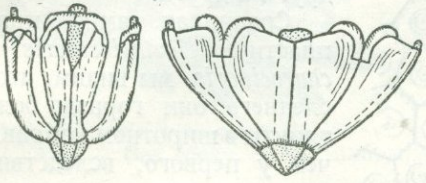


Рис. 164. Аристотелев фонарь у «новых» (слева) и у «древних» (справа) ежей. В самом низу — зубы (покрыты точками). По Суиннертону.

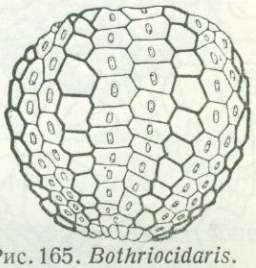


Рис. 165. *Bothriocidaris*. Нижний силур.

Действительно, почти все «новые» ежи (огромное большинство не древнее триаса) имеют двадцать меридиональных рядов пластинок короны, по два ряда на каждое амбулякральное поле и на каждое межамбулякральное, в то время как у палеозойских форм число рядов пластинок непостоянно. Но такое подразделение ежей, как показали дальнейшие исследования, искусственно.

Под названием «древние» ежи объединяются различные по происхождению и по эволюционной истории группы; из последних некоторые стоят ближе к мезозойским правильным ежам, чем к какой-либо группе остальных палеозойских ежей. Значит, целесообразнее было бы делить правильных ежей как-то иначе. Тем не менее, мы сначала рассмотрим некоторые из важнейших групп палеозойских ежей, а в дальнейшем мы познакомимся с морскими ежами мезозойской и кайнозойской эр.

У некоторых древних палеозойских ежей пластинки межамбулякральных полей имеют неправильные очертания, и в их расположении нет определенного порядка. Этим они напоминают цистоидей, которые, повидимому, являются предками морских ежей.

Рассмотрим один из древнейших родов морских ежей — *Bothriocidaris* (рис. 165) — из нижнего силура. Панцырь этого ежа — шаровидный. Корона его делится на пять амбулякральных и пять межамбулякральных полей, как это мы видели и у описанного выше ежа. В каждом амбулякральном поле имеется два меридиональных ряда пластинок, а в межамбулякральном — только один ряд пластинок. Пластинки во всех полях почти шестиугольные; при этом пластинки амбулякральных полей значительно шире (т. е. более растянуты в меридиональном направлении), чем у других морских ежей. На каждой амбулякральной пла-

стинке имеется по паре пор, расположенных одна над другой, в то время как у других ежей поры лежат на одной горизонтальной линии. Амбулякральные пластинки снабжены кроме того маленькими бугорками, к которым прикреплялись иглы.

Представители рода *Archaeocidaris* жили в каменноугольном и пермском периодах (рис. 166). Панцырь их имеет узкие амбулякральные поля, состоящие из двух рядов узких, вытянутых в широтном направлении пластинок. В межамбулякральных полях по четыре меридиональных ряда пластинок. Посредине каждой межамбулякральной пластинки имеется крупный бугорок, к которому прикрепляется большая игла. Панцырь не лишен некоторой подвижности, так как пластинки несколько черепичато налегают друг на друга.

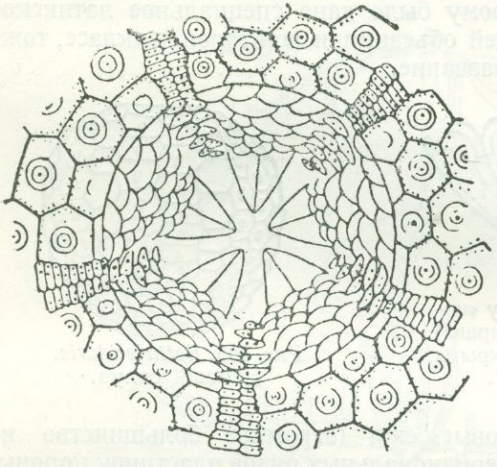


Рис. 166. *Archaeocidaris wortheni*. Нижнекаменноугольные отложения Северной Америки. Амбулякральные и межамбулякральные пластинки, продолжаясь на околоротовое поле, неплотно черепичато налегают друг на друга.

Сравнивая амбулякральные пластинки *Bothriocidaris* и *Archaeocidaris*, мы видим, что у последнего они гораздо более вытянуты в широтном направлении, чем у первого, вследствие чего число пластинок каждого меридионального ряда у *Archaeocidaris* гораздо больше, чем у *Bothriocidaris*; а так как каждая амбулякральная пластинка у обоих видов имеет пару амбулякральных пор, через которые проходят амбулякральные ножки, то можно сказать, что *Archaeocidaris* обладал относительно большим количеством ножек — этих органов дыхания и движения. Поэтому тип амбулякральных пластинок *Archaeocidaris* можно признать более совершенным, чем тип амбулякральных пластинок *Bothriocidaris*.

Новые ежи. Ежи кайнозоя и мезозоя составляют группу «новых» ежей, первые представители которых появились еще в каменноугольном периоде. Эти ежи имеют всегда по два ряда пластинок в каждом амбулякральном и в каждом межамбулякральном поле; следовательно, корона такого ежа состоит всегда из двадцати меридиональных рядов пластинок.

Другой общей особенностью этих ежей, отличающей их от многих «древних», является неподвижное соединение пластинок, вследствие которого корона является жесткой коробкой, все части которой лишены гибкости или подвижности: пластинки здесь не находят черепитчато друг на друга, а примыкают друг к другу своими боковыми гранями, перпендикулярными к поверхности панцыря.

Жесткая, крепкая коробка открывала возможность более активной работы игол, более сильных движений мускулов. Некоторые исследователи считают, что упрочение межамбулякральных полей связано с дальнейшим приспособлением к хищническому образу жизни на скалистом или вообще твердом дне. И действительно, если древние ежи нередко

встречаются в глинистых отложениях, то пермские, триасовые и юрские правильные ежи, примыкающие к роду *Cidaris*, встречаются в известковых осадках вместе с богатой фауной моллюсков, часто в рифовой фации.

Правильные ежи. Правильными ежами, как мы уже знаем, называются те новые ежи, которые обнаруживают пятилучевую симметрию панцыря. Изучение правильных ежей мы начнем с рассмотрения строения ежей,

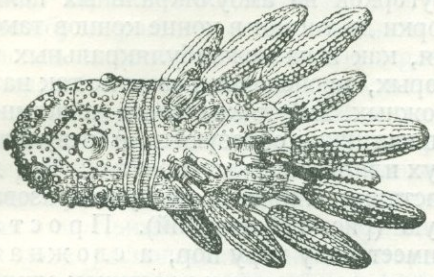


Рис. 167. *Cidaris coronata*. Юра. Вид сбоку.

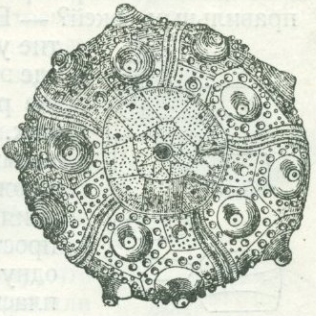


Рис. 168. *Cidaris coronata*. Юра. Вид с тыловой стороны (сверху).

группирующихся вокруг рода *Cidaris*. Эта группа правильных ежей является наиболее примитивной по своей организации и в то же время — это древнейшая группа правильных ежей, имеющая представителей уже в палеозое.

Познакомимся со строением панцыря *Cidaris* (триас — ныне). Панцырь несколько приплюснутый у полюсов (рис. 167 и 168). Околоротовое поле большое, округлое. Здесь на тонкой перепонке имеется двадцать лучисто расходящихся

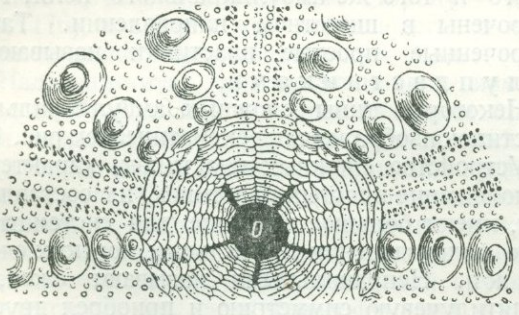


Рис. 169. *Cidaris* современный. Околоротовое поле. *O* — ротовое отверстие. Увеличено.

Рис. 170. Амбулякральные пластинки *Cidaris*. Значительно увеличено.

рядов пластинок, которые налегают одна на другую, как черепица (рис. 169). В каждом амбулякральном поле и в каждом межамбулякральном — по два ряда пластинок. Амбулякральные поля состоят из двух меридиональных рядов пластинок и обычно несколько извилисто тянутся от вершинного щитка до околоротового поля. Каждый ряд состоит из низеньких, вытянутых в широтном направлении пластинок. Пластинки имеют по одной паре пор. Эти поры расположены ближе к тому краю пластинки, который прилегает к соседнему межамбулякральному полю (рис. 170). Межамбулякральные поля гораздо крупнее амбу-

лякральных. На каждой пластинке межамбулякрального поля обычно имеется один большой бугорок, к которому прикрепляется крупная игла; вместе с тем имеются и меньшие иглы. Иглы бывают различной формы: цилиндрические, веретенообразные и т. д. Они усажены шипами или бугорочками, которые тянутся продольными рядами.

Какие изменения претерпевает панцырь у более сложно организованных правильных ежей? — Во-первых, надо отметить заметное развитие у них бугорков на амбулякральных полях, где эти бугорки достигают в конце концов такого же развития, как и на межамбулякральных полях. Во-вторых, происходит развитие так называемых сложных амбулякральных пластинок. Сложные пластинки образуются в результате слияния двух или нескольких простых. Так две простые пластинки, слившись, могут образовать одну двойную (рис. 171 верхний). Простая пластинка имеет одну пару пор, а сложная — столько пар, сколько простых пластинок слилось при образовании этой сложной пластинки. Таким образом, сложная пластинка может иметь три, четыре, шесть, восемь, десять и более пар пор. В некоторых случаях на поверхности сложной пластинки сохраняются бороздки, представляющие собою границы простых пластинок, вошедших в состав данной сложной. Некоторые из таких простых пластинок не доходят до срединной линии, разделяющей меридиональные ряды одного и того же амбулякрального поля, т. е. укорочены в широтном направлении. Такие укороченные простые пластинки называются полупластинками.

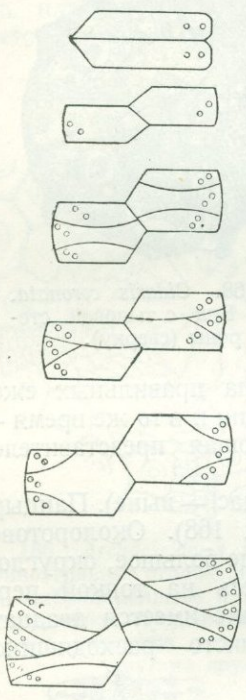


Рис. 171. Сложные пластинки правильных морских ежей. По Бэрри.

Некоторые типы сложных амбулякральных пластинок изображены на схематическом рис. 171.

Устройство сложных пластинок, характер и расположение простых пластинок, их составляющих, имеют большое значение для систематического подразделения правильных морских ежей.

Неправильные ежи. Неправильными называют ежей, у которых панцырь утратил пятилучевую симметрию и приобрел двустороннюю симметрию. Ниже, знакомясь с образом жизни ежей, мы разберем причины возникновения неправильных ежей. Неправильные ежи появляются в юрском периоде и продолжают существовать доныне.

Уже у некоторых правильных ежей наблюдается нарушение пятилучевой симметрии; но это нарушение замечается лишь в вершинном щитке (в расположении анального отверстия, глазных табличек) и не отражается на построении короны.

Переход от пятилучевой симметрии к двусторонней совершается следующим образом. Нарушение пятилучевой симметрии начинается тем, что околоанальное поле выходит из своего центрального положения и передвигается по плоскости симметрии назад. Для того чтобы найти эту плоскость и надлежаще ориентировать правильного морского ежа, до-

статочно помнить, что мадрепоровая пластинка лежит вправо от передней глазной пластинки (рис. 161). Среди ископаемых морских ежей можно проследить различные стадии нарушения пятилучевой симметрии и перехода к определенной двусторонней симметрии панцыря. В начале этого эволюционного процесса околоанальное отверстие выходит за пределы вершинного щитка и располагается непосредственно позади вершинного щитка (рис. 173[3], 173[4]) в заднем межамбулякральном поле. В связи с этим задняя половая пластинка, которою у правильных ежей начинается это межамбулякральное поле, исчезла. На приведенном рисунке мы видим, что околоанальное поле вытянулось кзади и расположилось в верхней части межамбулякрального поля. В дальнейшем этот процесс передвижения околоанального поля с анальным отверстием приводит к тому, что это поле располагается на экваторе панцыря или ниже экватора (рис. 172, 173[5] и 173[6]).

На данной стадии эволюционного развития отличие между передним и задним концом тела выступает уже вполне резко.

При всех этих передвижениях околоанального поля околоротовое поле может оставаться на прежнем месте — в центре нижней поверхности панцыря (рис. 172). Но нередко после того как околоанальное поле начало передвигаться кзади, околоротовое поле начинает перемещаться в той же плоскости, только в обратную сторону — кпереди (рис. 176), в связи с чем перемещается и нижний конец переднего амбулякрального поля.

Надо заметить, что эволюционные изменения по указанным только что направлениям происходили неоднократно в разных группах ежей в разные геологические моменты совершенно независимо друг от друга. Поэтому степень перемещения околоанального и околоротового полей не может считаться достаточным и надежным критерием для установления родственных отношений групп ежей и, следовательно, для классификации их. Очевидно, какие-то изменения условий существования вызывали этот переход от правильного пятилучевого строения к двусторонней симметрии и постепенное перемещение околоанального и околоротового полей.

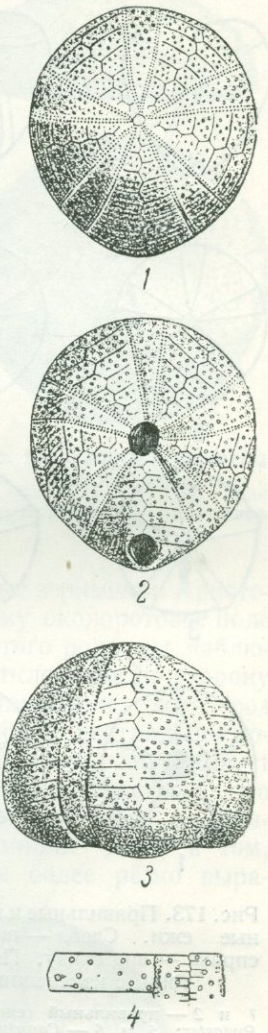


Рис. 172. *Conulus subritundus*.

1 — сверху; *2* — снизу; *3* — сбоку. Верхний мел (турон). В естественную величину.

В дальнейшем, при рассмотрении образа жизни морских ежей, мы коснемся изменений среды, влиявших на эволюцию и вызывавших развитие неправильных ежей. Здесь мы заметим лишь, что одной из основных причин перемещения анального отверстия являлась необходимость предохранения мадрепоровой пластинки от загрязнения экскрементами, удаляемыми через анальное отверстие.

Иглы, покрывающие поверхность панцыря у неправильных ежей, в отличие от правильных ежей, сравнительно тонки и не представляют того разнообразия размеров, которое можно наблюдать у правильных ежей. Своеобразное развитие получают амбулякральные ножки. На верхней поверхности у многих неправильных ежей они приспособляются для функции дыхания. При этом промежуток, разделяющий поры каждой пары, расширяется, поры эти оказываются соединенными бороздкой, или внешняя пора удлиняется, становясь щелевидной; верхние, ближайшие к вершинному щитку части амбулякральных полей обособляются от нижних, и приобретают лепестковидную или, как говорят, петалоидную форму (ср. рис. 181). На нижней поверхности амбулякральные ножки проявляют тенденцию к исчезновению, и функцию передвижения выполняют только иглы.

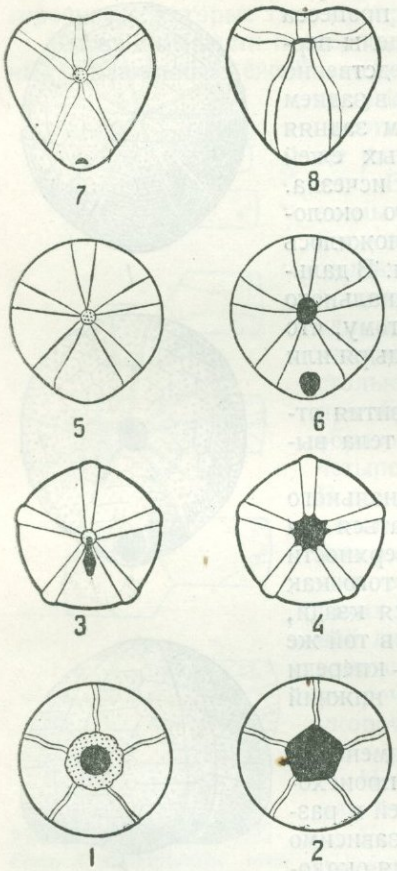


Рис. 173. Правильные и неправильные ежи. Слева — вид сверху, справа — вид снизу. По Суиннертону, с изменениями.

1 и *2* — правильный еж; *3* и *4* — *Pygaster*; *5* и *6* — *Conulus*; *7* и *8* — *Micraster*.

Неправильных ежей можно разделить на две группы. Первую группу составляют так называемые челюстные неправильные ежи. У них, как и у правильных, рот занимает центральное положение на нижней поверхности, имеется челюстной аппарат (аристотелев фонарь), иногда рудиментарный. Все амбулякральные поля развиты одинаково. Панцырь имеет двустороннюю симметрию, но еще не исчезли некоторые признаки пятилучевой симметрии.

Вторую группу составляют бесчелюстные неправильные ежи. Рот у них передвинулся кпереди, челюстей нет. Переднее амбулякральное поле часто отличается от остальных. Панцырь имеет строго двустороннюю симметрию.

Теперь познакомимся с некоторыми родами, представляющими различные этапы развития двусторонней симметрии.

Род *Pygaster* (юра и мел). У представителей этого рода панцырь с приплюснутой, несколько вогнутой ротовой (нижней) стороной (рис. 173[3] и 174).

Непосредственно кзади от вершинного щитка мы видим на рисунке большое черное пятно — отверстие, соответствующее очень большому околоанальному полю. Вершинный щиток содержит пять глазных пластинок и только четыре половых: пятая задняя половая пластинка,

как мы видели, исчезла в связи с перемещением анального поля назад. Околоротовое поле большое, десятиугольное, с челюстями.

Род *Conulus* (рис. 172) встречается в меловых отложениях. Панцырь высокий, более или менее конический. Основание панцыря уплощенное. Если смотреть на панцырь снизу, то сразу бросается в глаза двусторонняя симметрия его, выражающаяся в частности в форме нижней стороны—яйцевидной. Ротовое отверстие находится в центре ротовой стороны; анальное помещается тоже на нижней стороне, близ заднего конца панцыря, почти на границе между верхней и нижней стороной панцыря.

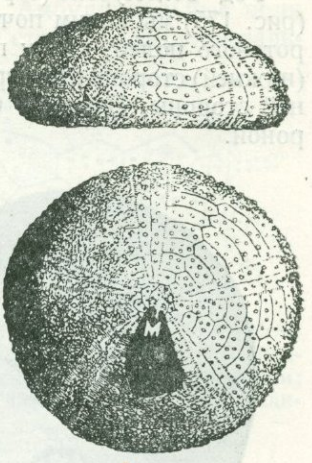


Рис. 174. *Pygaster umbrella*. Верхняя юра.
M — мадрепоровая пластинка. По Котто.

В отличие от знакомых нам правильных ежей на наружной поверхности нет крупных бугорков; поэтому она кажется даже гладкой, но в действительности она покрыта мелкими бугорками, к которым прикреплялись мелкие тонкие иглы (рис. 172[3]), и, кроме того, совсем крошечными бугорочками (зернышками). Межамбулякральные поля широкие, амбулякральные — узкие. Они состоят из простых и сложных пластинок; на этих пластинках тоже бывают мелкие бугорки и крошечные зернышки. Аристотелев фонарь рудиментарный, и соответственно этому околоротовое поле мало. Итак, у этого рода мы наблюдаем сильное отклонение в сторону двусторонней симметрии, хотя род продолжает занимать центральное положение. Кроме того, заслуживает внимания то обстоятельство, что жевательный аппарат здесь в рудиментарном состоянии. Дело в том, что у ежей с еще более резко выра-

Рис. 175. *Conoclypeus burlensis*. Палеоцен (Машгышлак). Немного уменьшено.
A — сверху; *B* — снизу; *C* — сзади; *a* — анальное отверстие. По Баярунасу.

женной двусторонней симметрией жевательный аппарат, как мы увидим, совершенно исчез.

Род *Conoclypeus* (верхний мел — эоцен). У представителей этого рода (рис. 175) мы видим почти то же расположение околоанального и околоротового полей, как у предыдущего рода: первое находится на ротовой (нижней) стороне панцыря, у заднего конца его, а второе — в центре нижней стороны. Панцырь большой, толстостенный, с плоской нижней стороной.

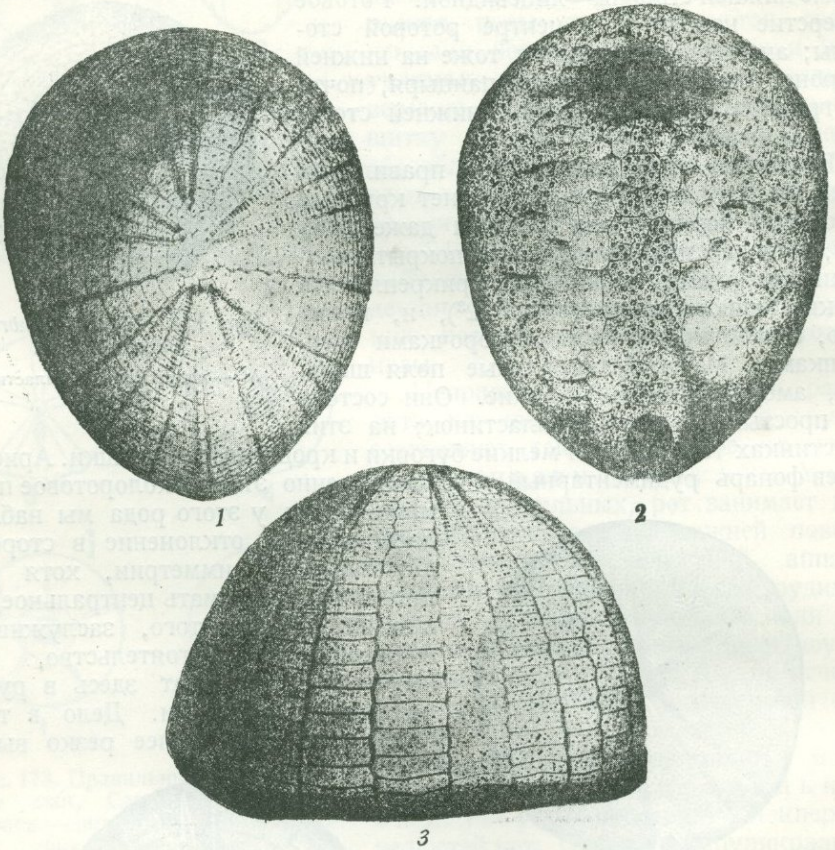


Рис. 176. *Echinocorys ovatus*.

1 — сверху; *2* — снизу; *3* — сбоку. Верхний мел (маастрихт). В естественную величину.

Околоанальное поле меньше, чем у предыдущего рода. На плоской нижней стороне амбулякральные поля у околоротового поля лежат в углубленных желобках, образующих вместе с околоротовым полем розетку.

На амбулякральных полях верхней стороны панцыря поры каждой пары не одинаковы: одна из них круглая, другая, лежащая ближе к краю этого поля, — удлиненная; обе поры каждой пары соединены бороздкой (это видно на рис. 175).

Представители рода *Echinocorys* (мел; часто встречаются в верхнемеловых отложениях). Панцырь (рис. 176), как мы видим, по внешнему

облику напоминает только что описанный род, но достаточно взглянуть на нижнюю сторону, чтобы заметить резкое отличие: рот здесь находится не в центре нижней стороны, а у переднего конца последней. Панцырь высокий, с плоской овальной нижней стороной. Амбулякральные поля постепенно расширяются от верхушки к нижней стороне. Амбулякральные поры крошечные: располагаясь по одной паре на каждой пластинке, они образуют прямые ряды, идущие от вершинного щитка к нижней поверхности. «Ротовое» отверстие находится близ переднего конца панцыря, имеет форму, более или менее близкую к полукругу, и является двугубым, т. е. имеет переднюю и заднюю «губы». Наружная поверхность покрыта мелкими бугорками. Вершинный щиток удлиненный. Четыре имеющиеся в нем половые пластинки разделены на две пары помещенными между ними глазными пластинками (рис. 177).

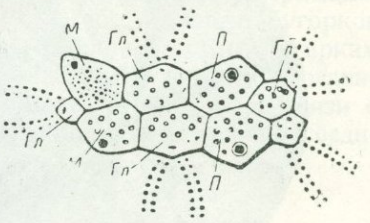


Рис. 177. Вершинный щиток *Echinocorys*. *М* — мадрепоровая пластинка; *п* — половые пластинки; *Гл* — глазные пластинки. Увеличено.

Род *Collyrites* (средняя юра — мел) имеет овальный панцырь с уплощенной нижней стороной (рис. 178). Околоротовое поле округлое; оно находится недалеко от переднего конца нижней стороны панцыря. Околоанальное поле овальное; находится оно у заднего конца верхней стороны. Для этого рода особенно характерно строение вершинного щитка: он

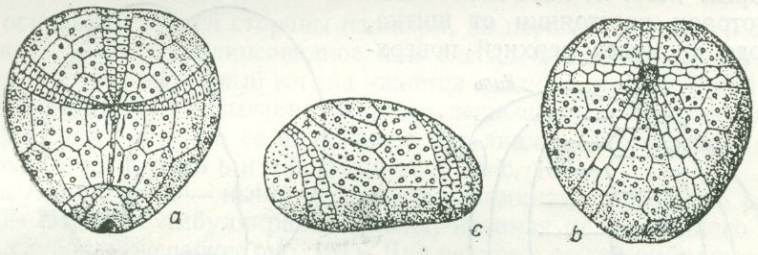
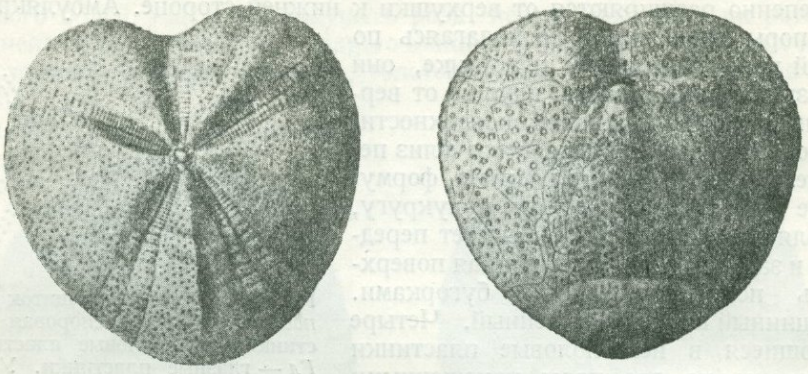


Рис. 178. *Collyrites loewinsoni*. Верхняя юра (Дагестан).
a — сверху; *b* — снизу; *c* — сбоку. По Спендиарову.

сильно вытянут в длину, и пластинки, его составляющие, разделены на две группы, — переднюю и заднюю. В переднюю группу входят четыре половые пластинки и три передние глазные; от этой группы отходят три передних амбулякральных поля. В заднюю группу входят две задние глазные пластинки; от задней группы отходят два задних амбулякральных поля. Передняя и задняя группа соединяются полоской из многочисленных мелких пластинок.

Представители рода *Micraster* встречаются в меловых отложениях, реже в третичных (рис. 179 и 180). Панцырь имеет сердцевидную форму, так как переднее амбулякральное поле сильно вдавлено, что обусловливает образование выемки в передней части контура. Остальные четыре амбулякральных поля лежат тоже в желобках, которые, однако, сглаживаются, не доходя до контура верхней стороны. Заднее межамбулякраль-

ное поле приподнято в тупой гребень, называемый килем, который тянется от вершинного щитка до задней стороны. Задняя сторона падает перпендикулярно по отношению к нижней стороне панцыря. Близ верхнего края этой задней стороны находится анальное отверстие. «Ротовое»

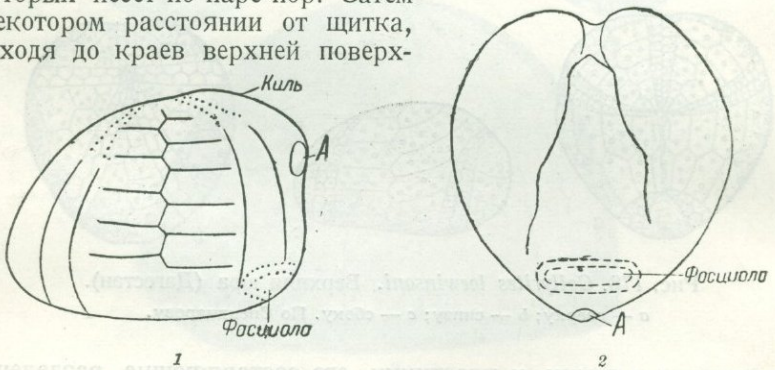


1 *2*

Рис. 179. *Micraster cor-testudinarum* сверху. Верхний мел.
1 — сверху; *2* — снизу. В естественную величину.

отверстие двугубое, обращенное кпереди, а не книзу, как у рассмотренных нами выше форм; нижняя «губа» выдается вперед.

Амбулякральные поля близ вершинного щитка вдавлены и состоят из сильно вытянутых в широтном направлении узеньких пластинок, каждая из которых несет по паре пор. Затем на некотором расстоянии от щитка, не доходя до краев верхней поверх-



1 *2*

Рис. 180. *Micraster*. Верхний мел.
A — анальное отверстие. В естественную величину.
1 — сбоку; *2* — снизу.

ности панцыря, амбулякральные поля как бы обрываются, вернее— характер их сразу резко меняется: они уже не вдавлены, пластинки делаются широкими, парные поры на них гораздо менее заметны. Верхние части амбулякральных полей напоминают цветок, состоящий из пяти лепестков. Так как верхние части амбулякральных полей не отчетливо отделены от нижних, то их правильнее называть «почти лепестковидными».

Переходя на нижнюю поверхность, передние три амбулякральных поля доходят до рта, задние же два амбулякральных поля прослеживаются на нижней поверхности не совсем ясно.

Амбулякральные ножки верхних, почти лепестковидных частей амбулякральных полей могли функционировать повидимому лишь как жабры. Межамбулякральные поля верхней стороны очень широки. Все пластинки панцыря, кроме пластинок почти лепестковидных частей амбулякральных полей, покрыты мелкими бугорками и еще более мелкими зернышками. Крупных бугорков нет. На нижней стороне бугорки и зернышки многочисленнее и крупнее, чем на верхней. Особенно много бугорков на заднем межамбулякральном поле нижней стороны; к этим бугоркам прикреплялись иглы, которые, очевидно, приспособились для передвижения, заменив в этом отношении амбулякральные ножки. В связи с этим пластинки заднего межамбулякрального поля более прочно соединяются между собою, образуя единый щит.

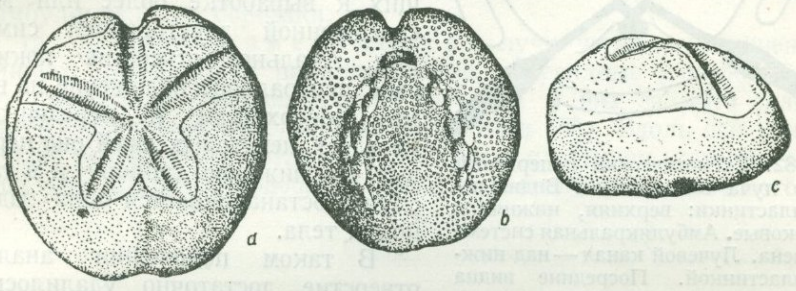


Рис. 181. *Linthia bajsarensis*.

a — сверху; *b* — снизу; *c* — сбоку. Верхний мел (датский ярус). По Баярунасу.

У основания задней стороны панцыря, на перегибе от задней стороны к нижней, имеется эллипсовидное или слегка бисквитовидное узенькое кольцо, которое на первый взгляд кажется гладким, но под лупой оказывается покрытым чрезвычайно тонкими зернышками. Это так называемая фасциола. По ее положению под анальным отверстием она называется субанальной фасциолой (рис. 180).

Род *Linthia* (мел — ныне) несколько напоминает только что рассмотренный. Переднее амбулякральное поле, начиная от вершинного щитка, идет в глубоком желобке (рис. 181). Для верхних частей амбулякральных полей характерна лепестковидная (петалоидная) форма. Амбулякральные поля пары, лежащей непосредственно кзади от переднего амбулякрального поля, заметно длиннее, чем амбулякральные поля задней пары. Одна фасциола окружает ту часть верхней стороны, на которой лежат лепестковидные амбулякральные поля, другая фасциола проходит несколько ниже.

Образ жизни морских ежей. Различные морские ежи живут в разных областях морского дна. Ежи, живущие в воде полосы прибоя, обладают толстостенным панцырем и часто имеют большие, толстые иглы. Наоборот, морские ежи, живущие в иле, характеризуются очень тонкостенным панцырем и покрыты многочисленными, но тонкими иглами.

Типом наиболее примитивных „новых“ морских ежей, обладающих пятилучевой симметрией, может считаться род *Cidaris*. Животные, относящиеся к этому роду, обычно живут постоянно на одном месте; они иногда сидят в углублениях твердого дна, покидая их на время для поисков добычи. Формы, группирующиеся вокруг рода *Cidaris*, являются оби-

тателями скалистого дна и ведут хищнический образ жизни. Сильное движение воды полосы прибоя ограничивает возможность передвижения этих ежей и заставляет их вырабатывать приспособления к защите от прибоя. Но некоторые из этих более примитивных ежей оставили скалистое дно и тем самым перешли к более подвижному образу жизни. Этот уход из области подводных скал и рифов и зависящий от него постепенный переход к более подвижному образу жизни вызвали ряд последовательных изменений в организации тела, ведущих к выработке более или менее совершенной двусторонней симметрии. Анальное отверстие покидает свое центральное положение на верхней поверхности и передвигается назад. У некоторых ежей оно переходит на нижнюю сторону и в таком случае останавливается близ заднего конца тела.

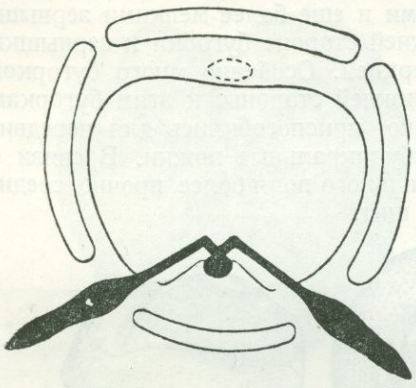


Рис. 182. Схематический поперечный разрез луча змеехвостки. Видны четыре пластинки: верхняя, нижняя и две боковые. Амбулякральная система зачернена. Лучевой канал — над нижней пластинкой. Посредине видна большая скелетная пластинка, напоминающая позвонок.

В таком положении анальное отверстие достаточно удалилось от мадрепоровой пластинки, для того чтобы возможность загрязнения последней экскрементами была сведена к минимуму, даже в условиях относительно спокойной воды. С другой стороны, оно остановилось на значительном расстоянии от рта, что необходимо для предотвращения опасности загрязнения рта продуктами распада.

Так устроены ежи, перешедшие от жизни на скалах к жизни на песчаном дне и ставшие неправильными. Наконец некоторые ежи, тоже относящиеся к неправильным, перешли к роющему образу жизни, переселившись на илистое дно, где они зарываются в ил и пожирают большое количество ила, переваривая содержащиеся в последнем питательные вещества. Вполне понятно, что ежи, ведущие такой образ жизни, не нуждаются в мощном челюстном аппарате, каким обладают типичные правильные ежи. Поэтому известные нам илоядные ежи, живущие или жившие на илистом дне, утратили челюсти и зубы, и ротовое отверстие их более приспособлено к загребанию ила. Знакомый нам *Micraster* может служить хорошим примером таких бесчелюстных ежей. Соответственно этому способу принятия пищи передвинувшееся кпереди ротовое отверстие становится нередко двугубым, с выступающей вперед лопатовидной нижней „губой".

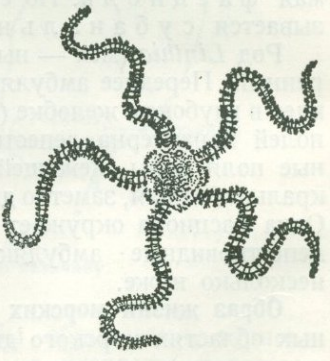


Рис. 183. *Ophiopholis aculeata*, ныне живущая. Вид сверху.

Морские ежи нередко хорошо сохраняются благодаря прочности своего скелета. Большинство их представляет собою надежные руководящие формы.

Морские звезды

Класс *Asterozoa* (морские звезды) также относится к свободным, неприкрепленным иглокожим. Мы несколько познакомились со строением морской звезды в начале главы. Морские звезды известны в осадках всех систем от кембрия и продолжают существовать в нынешних морях с нормальной соленостью. Иногда остатки их встречаются в больших количествах, но для геолога они имеют в настоящее время гораздо меньшее значение, чем морские ежи. Тело их состоит из центральной части (срединного кружка) и лучей.

У настоящих морских звезд (рис. 117—120) лучи нерезко обособлены от центральной части, более или менее клиновидны в плане, часто очень коротки и на нижней своей стороне несут открытые амбулякральные бороздки.

У так называемых змееххвосток лучи четко отграничены от срединного круга. Лучи цилиндрические, змеевидные (способны змеевидно извиваться); амбулякральная бороздка у них закрыта снаружи нижними скелетными пластинками (рис. 182 и 183). Вдоль оси каждого луча идет ряд больших срединных скелетных пластинок, которые сочленяются одна с другой подобно позвонкам позвоночного животного.

ГЛАВА VII

ТИП *BRYOZOA* (МШАНКИ)

Этот тип содержит только один класс животных, который издавна было принято объединять в один тип с классом плеченогих (см. гл. IX), хотя искусственность такого объединения едва ли подлежит сомнению. Мы будем рассматривать мшанок и плеченогих как самостоятельные типы. Познакомившись с теми и другими, читатель, мы думаем, убедится в том, что для объединения их в один тип нет почти никаких оснований, если не считать основанием установившуюся традицию, которая, впрочем, уже нарушена многими учеными Западной Европы и Америки.

Мшанки — прикрепленные бентонные, почти всегда колониальные животные (за крайне малочисленными исключениями). Живут они преимущественно в морской воде. Общая форма колоний обычно непостоянна и неправильна: они напоминают то небольшие наземные растения, как мох (отсюда их название), то образуют корку на различных предметах, то представляют собой неправильные шаровидные тела и т. д. Колонии их нередко напоминают некоторые формы коралловых полипов, но мшанки организованы гораздо выше, чем какие бы то ни было кишечнополостные; в частности, мшанки, подобно целомным червям, имеют совершенно явственную полость тела.

Колония состоит из маленьких особей, каждая из которых заключена в особую я ч е й к у (роговую или известковую). Длина особи лишь в редких случаях превосходит 3 *мм*. Грубая схема строения мшанок изображена на рис. 184. Здесь мы видим две соседние ячейки. Из дыры, которая имеется в стенке ячейки, может высовываться часть мягкого тела особи с ротовым отверстием, анальным отверстием и венчиком щупалец. У некоторых мшанок имеется подвижная крышечка, закрывающая отверстие (устье) ячейки. Пищеварительный канал петлеобразно изогнут. На рис. 184 мы видим у особи, изображенной справа: рот, пищевод, имеющий форму длинной трубки, желудок и кишку, которая оканчивается анальным отверстием. Анальное отверстие здесь находится вне венчика щупалец. У других мшанок оно помещается внутри этого венчика; впрочем, мшанки с таким положением анального отверстия лишены скелетных образований, способных сохраняться в ископаемом состоянии, и образуют группу, мало интересующую палеонтолога. Щупальца полые, находятся в сообщении с полостью тела и служат для дыхания; они покрыты ресничками, движение которых вызывает ток воды, приносящей ко рту пищевые частицы.

Вылупившаяся из яйца личинка мшанки похожа на личинку некоторых червей. Она имеет довольно большой головной нервный узел, а также глазки — органы зрения. Проплавав некоторое время (несколько часов),

она прикрепляется к какому-нибудь предмету, например к раковине, к камню или к водоросли. Из такой личинки после значительных изменений внутри нее, которые связаны с распадом и уничтожением многих органов, развивается первая прикрепленная особь. Из этой особи путем почкования образуется колония: ячейки особей колонии сообщаются между собой через поры в стенках, их разделяющих. Эти поры показаны на рис. 184.

Рис. 184. Схема строения представителя губоротных мшанок.

Щ — щупальца; *А* — анальное отверстие; *Р* — ротовое отверстие; *Ав* — авикулярия («птичья головка»). *О* — камера для яиц; *Мш* — компенсационный мешок; *Жл* — желудок; *П* — поры.

Мшанки гермафродитны: каждая особь имеет и мужские и женские половые органы. Оплодотворенные яйца у многих мшанок поступают в особую камеру, где они созревают.

Мы не будем рассматривать мшанок, лишенных скелета, способного сохраняться в ископаемом состоянии, и сосредоточим внимание лишь на тех мшанках, которые выделяют известковые ячейки.

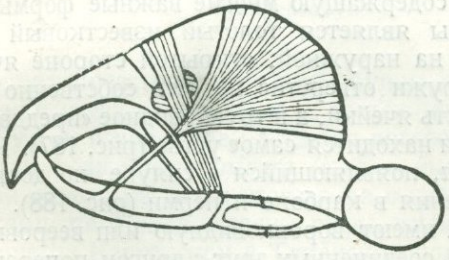


Рис. 185. «Птичья головка», сильно увеличенная.

Рис. 186. Часть колонии одного из представителей круглоротых мшанок (*Stromatopora dichotoma*, юра). Увеличено.

Мшанки, имеющие известковый или известково-роговой скелет, живут почти исключительно в морской воде. Эти мшанки делятся на несколько отрядов, причем в основу классификации положены, между прочим, такие признаки, как форма ячеек, присутствие или отсутствие упомянутых выше камер для оплодотворенных яиц, крышечки, закрывающей устье ячеек, а также особых, характерных для мшанок образований, которые, являясь своеобразно изменившимися ячейками мшанок, имеют большое сходство с птичьей головой и поэтому называются авикуля-

р и я м и (avis по-латыни — птица). Такая «птичья головка» (рис. 185) состоит из двух частей; меньшая соответствует крышечке нормальной ячейки. Этот щипцеобразный орган, обладающий мощной мускулатурой, то закрываясь, то открываясь, захватывает приближающиеся к колонии мелкие организмы.

Мы рассмотрим в самых общих чертах некоторые из наиболее важных с геологической точки зрения группы мшанок.

К так называемым к р у г л о р о т ы м м ш а н к а м (*Cyclostomata*) относятся формы с простыми трубчатыми известковыми ячейками; устье у каждой ячейки — конечное (на самом конце ячейки), не суженное, т. е. диаметр устья равен диаметру поперечного сечения ячейки. Крышечки нет (рис. 186). Часто бывают камеры для помещения яиц. Эта группа появляется в нижнем силуре и продолжает существовать в современных морях.

Рис. 187. Схематический продольный разрез нескольких ячеек представителя скрыторотых мшанок. *Преддв.* — преддверие; *Перег.* — неполная перегородка; *Пол. яч.* — полость ячейки. По Шульга-Нестеренко из Иловайского.

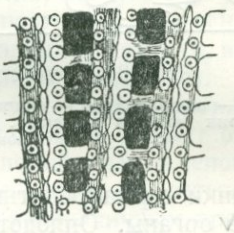


Рис. 188. *Fenestella*. Часть колонии. Увеличенная.

С к р ы т о р о т ы е м ш а н к и (*Cryptostomata*) представляют группу исключительно палеозойскую, содержащую многие важные формы. Характерной чертой этой группы является толстый известковый слой, отлагающийся вокруг устья и на наружной, открытой стороне ячейки. Вследствие этого видимое снаружи отверстие не есть собственно устье ячейки и ведет не в самую полость ячейки, а в трубковидное «преддверие», на внутреннем конце которого и находится самое устье (рис. 187). К этой группе относится род *Fenestella*, появляющийся в силуре, но достигающий наибольшего распространения в карбоне и перми (рис. 188). Колонии представителей этого рода имеют воронковидную или вееровидную форму и состоят из п р у т ь е в, соединенных друг с другом поперечными перемычками. Отверстия ячеек круглы; они открываются всегда на одной стороне колонии, причем в каждом из прутьев имеется по два ряда отверстий. Посредине между этими рядами проходит продольный гребень. Остатки представителей этого рода и близких к нему форм иногда образуют значительные скопления, даже рифы известняков.

Третью группу составляют так называемые г у б о р о т ы е м ш а н к и (*Cheilostomata*), первые представители которых известны из юры. К этой группе относится большинство кайнозойских и нынешних форм. Специализация строения мшанок здесь достигает максимума. У этих мшанок ячейки либо овальны (у однорядных колоний, рис. 189), либо четырехугольны или шестиугольны (у многорядных колоний, рис. 190), и тогда

ячейки соседних рядов тесно прилегают друг к другу наподобие торцовой мостовой. Устье маленькое; его диаметр меньше диаметра поперечного сечения ячейки. Оно закрывается подвижной роговой крышечкой. Обычно имеются камеры для оплодотворенных яиц, и часто присутствуют «птичьи головки» (рис. 184). Эти последние, правда, сами не сохраняются в ископаемом состоянии, но о них свидетельствуют иногда заметные следы их прикрепления к стенкам нормальных ячеек.

Строение важнейших органов мшанок этой группы показано на рис. 184. Здесь, между прочим, виден так называемый «компенсационный» мешок. Этот мешок снабжен мускулами; при сокращении последних мешок расширяется, и мягкое тело выступает наружу через устье.

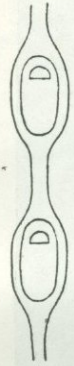


Рис. 189. Губоротые мшанки. Однорядная колония.

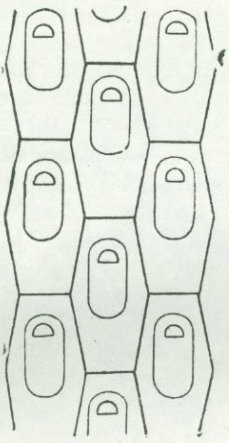
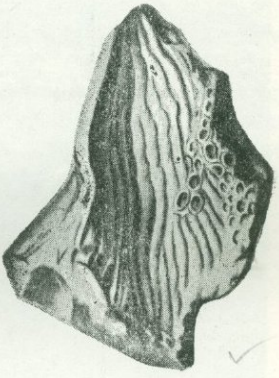


Рис. 190. Губоротые мшанки. Многорядная колония. По Суиннертону.



191. *Membranipora lapidosa*. Неоген. Часть колонии. Увеличенная. По Синцову.

У одних представителей этой группы ячейки сплошь роговые, у других стенки ячеек известковые, и только некоторая часть передней стенки вокруг устья и под устьем остается роговой. Такое строение имеют представители рода *Membranipora* (юра — ныне). На рис. 191 изображена колония одного из видов этого рода с задней стороны (устья не видны). Мшанками этого вида созданы рифы, имеющие весьма обширное распространение на Керченском и Таманском полуостровах в верхнем миоцене (рис. 192).

Нынешние мшанки предпочитают прозрачную и спокойную воду. В отличие от кораллов, широко распространены в умеренных и даже холодных морях. Обычно они живут на глубине от 0 до 500 *м*, но проникают и в глубокие области до 5 700 *м*. Мшанки реагируют на внешние условия иначе, чем кораллы, но все же распространение мшанок сильно зависит от этих условий. Площади, покрытые песком, неблагоприятны для развития мшанок, так как для прикрепления мшанкам нужны более крупные и менее подвижные предметы, чем песчинки. Илы, лишенные раковин и других предметов, к которым мшанки могли бы прикрепиться, тоже неподходящи для развития мшанок.

Мшанки встречаются и в морях с пониженной соленостью (например в Черном море) и этим существенно отличаются от кораллов. В солоноватоводных бассейнах типа Черного моря они нередко биологически заменяют коралловые полипы и иногда играют роль рифообразователей. Примером таких мшанковых рифов могут послужить упомянутые уже мембранипоровые рифы, образовавшиеся в конце миоцена в районе Керченского и Таманского полуостровов; бассейн, в котором они образовались, был, безусловно, солоноватоводный. Характерной особенностью

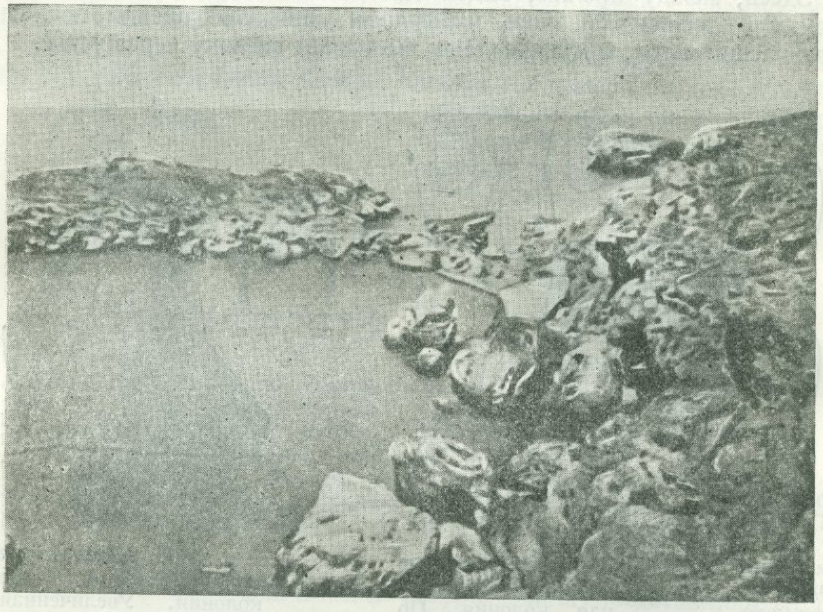


Рис. 192. Мшанковый рифовый известняк верхне-миоценового возраста. Керченский полуостров, берег Азовского моря. По фотографии Н. Андрусова.

этих миоценовых мшанковых рифов является то обстоятельство, что они построены, главным образом, мшанками; другие организмы, выделяющие известь, играли при этом незначительную роль. Что же касается коралловых рифов, то в их образовании весьма значительное участие принимают наряду с кораллами и другие организмы (например известковые водоросли, которые при этом нередко выделяют извести больше, чем коралловые полипы). Подобно коралловым рифам, мембранипоровые рифы являются мелководными образованиями. Одним из важнейших условий образования мшанковых рифов Керченского и Таманского полуостровов являлась спокойная вода. Об этом свидетельствует бедность этих рифов о б л о м о ч н ы м и известняками. О том же говорит тот факт, что породы, включающие мшанковые рифы, представляют собою тонкозернистые глинистые образования.

Мшанки принимают видное участие в образовании и палеозойских рифов, например в верхнепалеозойских отложениях Чусовского района, где известны мшанковые рифы верхнекаменноугольного или нижнепермского возраста.

ГЛАВА VIII

ТИП *BRACHIOPODA* (ПЛЕЧЕНОГИЕ)

Плеченогие представляют собою совершенно обособленную группу животных, достаточно резко отграниченную от других типов животных.

Мы уже отметили, что эта группа нередко рассматривается как класс, входящий в состав одного типа („моллюскообразных") вместе с описанными выше мшанками.

Все плеченогие — одиночные животные (колониальных форм совершенно нет). Мягкое тело защищено двустворчатой раковиной, створки которой всегда неодинаковы (рис. 193). Все животные этого типа живут исключительно в морях и ведут бентонный образ жизни. Почти все они

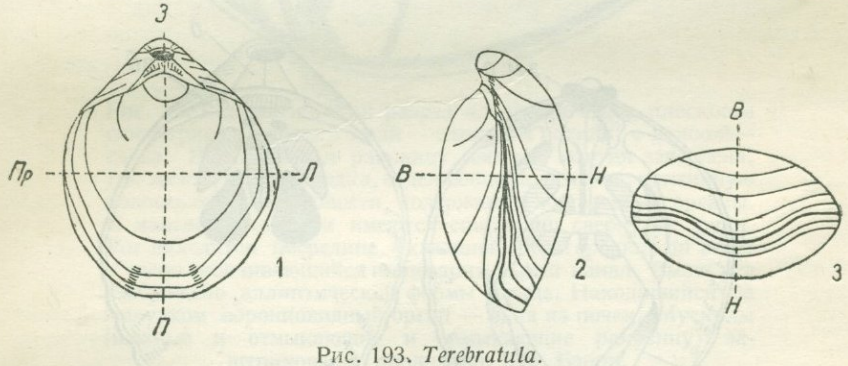


Рис. 193. *Terebratula*.

1 — со стороны спинной створки; *2* — сбоку; *3* — спереди (со стороны переднего или лобного края); *П—З*—длина; *Пр—Л*—ширина; *В — Н* — толщина. Из Томсона.

относятся к сидячему бентосу. Они обычно прикреплены ко дну или какому-либо подводному предмету с помощью так называемой ножки, которая в виде черешка отходит от заднего конца тела животного (рис. 194). Ножка представляет собою неэластический хрящеватый цилиндр, снаружи покрытый роговой оболочкой.

Рассмотрим общую форму раковины одного из представителей брюхоногих (рис. 193). Это животное принадлежит к роду *Terebratula*.

Мы видим, что раковина этого плеченогого состоит из двух створок неодинаковой величины. Каждая створка совершенно симметрична, и через раковину можно провести плоскость симметрии, которая пройдет по линии *П—З*. В одной из створок мы видим круглое отверстие. Через это отверстие проходила ножка, с помощью которой животное прикреплялось ко дну. Створка с этим отверстием есть брюшная створка. Другая створка называется спинной. Как мы видим на рис. 193[2].

брюшная створка несколько больше спинной, и часть брюшной створки, несущая отверстие для ножки, возвышается над спинной в виде некоторого выступа, который называется макушкой, или носиком. Спинная створка тоже имеет макушку, но здесь последняя менее высока и не имеет отверстия. Тот край раковины, у которого расположены макушки, называется задним, а противоположный край — передним (лобным). Эти названия, как мы скоро увидим, связаны с расположением внутренних органов животного. Длина раковины измеряется от переднего конца до заднего (рис. 193[1]), ширина же ее измеряется по линии, перпендикулярной к линии длины и соединяющей крайние точки боковых краев раковины (рис. 193[1]). Толщина измеряется по линии *B—H*, которая проходит от поверхности одной створки к поверхности другой — там, где эти поверхности наиболее отдалены друг от друга (рис. 193[2]).

Рис. 194. Схема плеченогого, прикрепленного с помощью ножки.

Следует отметить, что раковины плеченогих обычно изображаются так, что макушка обращена кверху, а передний край — книзу.

У рассматриваемого нами ископаемого длина больше ширины, но бывают случаи, когда ширина раковины больше длины.

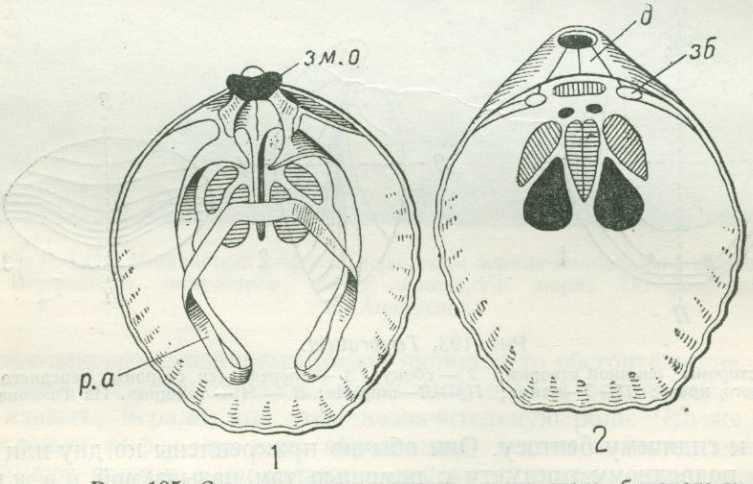


Рис. 195. Створки ныне живущего плеченогого, близкого к *Terebratula* (род *Waldheimia*) с внутренней стороны. Слева — спинная створка, справа — брюшная. На спинной створке видны: замочный отросток (*зм. о*); ручной аппарат (*р. а*), петлевидный; на брюшной: дельтидиальные пластинки (*д*) и замочные зубы (*зб*). Отпечатки замыкающих мускулов показаны горизонтальной штриховкой, отмыкающих — зачернены, а отпечатки ножных мускулов — вертикальной и косой штриховкой.

Наружная поверхность раковины у рассматриваемой формы почти гладкая, вернее, она покрыта линиями, или струйками нарастания, которые отражают постепенный рост раковины; каждая линия соответствует краям раковины в тот или иной момент роста живот-

ного. Некоторые из этих линий выражены резче остальных и соответствуют более или менее заметным перерывам в нарастании.

Если мы обратим внимание на ту часть раковины, где находится круглое отверстие для ножки, то мы увидим, что непосредственно впереди от этого отверстия лежит пара маленьких пластинок (или книзу от него, если мы будем рассматривать раковину ориентированной так, как ее обычно изображают, — макушкой кверху, а передним краем книзу). Это так называемые дельтидиальные пластинки (рис. 193[1]). Часть поверхности брюшной створки, лежащая по обе стороны от дельтидиальных пластинок, более или менее обособлена от остальной наружной поверхности и имеет вид полулунной, удлиненной, узкой площадки; это так называемая арея.

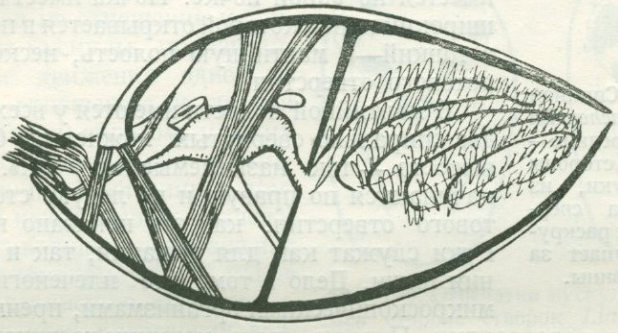


Рис. 196. Схематический разрез плеченогого (по плоскости симметрии). Передний край — справа, а задний, с ножкой — слева. Выстилающая раковину изнутри мантия зачернена, так же как и перегородка, отделяющая переднюю, мантийную полость от задней полости, содержащей внутренние органы. В мантийной полости имеются спирально свернутые руки. Рот находится посредине указанной перегородки; он ведет в слепо оканчивающийся пищеварительный канал. Выше рта изображено эллиптической формы сердце. Находящийся за желудком воронковидный орган — одна из почек. Мускулы (ножные и отмыкающие и замыкающие раковину) заштрихованы продольно. По Бэрри.

Заметим себе, что выемка заднего края брюшной створки, занятая дельтидиальными пластинками, называется дельтириумом. Дельтириум имеет треугольную форму.

Таковы видимые снаружи части раковины нашей теребратулы. Если бы мы раскрыли раковину и рассмотрели бы ее с внутренней стороны, то заметили бы здесь особые, довольно сложные скелетные образования, очень важные для классификации плеченогих. Эти элементы известкового скелета изображены на рис. 195, но мы рассмотрим их после того, как ознакомимся с основными чертами строения тела у плеченогих вообще.

На рис. 196 дан схематический разрез через тело плеченогого по плоскости симметрии. Внутренняя сторона брюшной и спинной створки выстлана мантией, т. е. мягким кожистым слоем, который на своей наружной поверхности выделяет створки. Мантия состоит из двух лопастей соответственно двум створкам раковины, которые она выстилает. Внутренние органы расположены в задней части пространства, заклю-

ченного между створками, за особой кожистой перегородкой, которая отходит от внутренней поверхности мантии; эта перегородка отделяет в виде занавеса полость, в которой помещаются внутренности, от расположенной кпереди мантийной полости. В средней части этой перегородки мы видим рот, который ведет в изогнутый пищеварительный канал с расширенным средним отделом — желудком. На нашем рисунке пищеварительный канал оканчивается слепо, т. е. анального отверстия здесь нет. Впрочем, у многих плеченогих имеется анальное отверстие. Над желудком мы видим сердце, изображенное в виде маленького эллипса. По обе стороны от желудка имеется по одной почке. Почка имеет вид воронки, широкий конец которой открывается в полость тела, а тонкий—в мантийную полость, несколько ниже ротового отверстия.

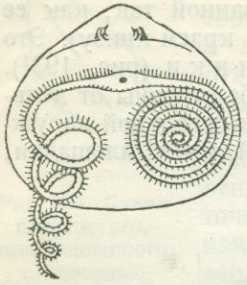


Рис. 197. Спинная створка *Rhynchonella* изнутри. Посредине—рот; по обе стороны от него — руки, из которых одна свернута, а другая раскручена и выступает за край раковины.

В мантийной полости имеются у всех плеченогих два спирально свернутых кожистых бахромчатых выроста — так называемые «руки». Эти руки начинаются по правую и по левую сторону от ротового отверстия, как это показано на рис. 197. Руки служат как для дыхания, так и для собирания пищи. Дело в том, что плеченогие питаются микроскопическими организмами, преимущественно крошечными водорослями. Питаясь столь мелкими частицами, плеченогие нуждаются в приспособлении, позволяющем постоянно поддерживать ток воды, поступающей в мантийную полость, а также конечно и обратный ток для вывода «грязной» воды. Эти функции и выполняются «руками». На рис. 198 мы видим схему рук представителя рода *Rhynchonella*, одного из наиболее важных родов (ниже мы познакомимся ближе с этим родом). Эти руки, расположенные по обе стороны от ротового отверстия, несколько напоминают огромной длины усы. Одна из рук изображена (рис. 197) свернутой спирально, а другая вытянута и высовывается из раковины. Верхний край руки покрыт длинными, тесно усаженными щупальцами. На рис. 198 дан схематический и сильно увеличенный поперечный разрез руки плеченого. Мы видим здесь в верхней части длинное щупальце (слева на рисунке) и противолежащий ему сравнительно короткий выступ (*в*) руки. Между щупальцем и выступом имеется желобок. Щупальца могут перегибаться (как это показано на рисунке пунктирной линией), так что своими концами они касаются выступа *в*; при этом желобок сверху закрывается и образуется некоторая трубка. По этой трубке или желобку приносится

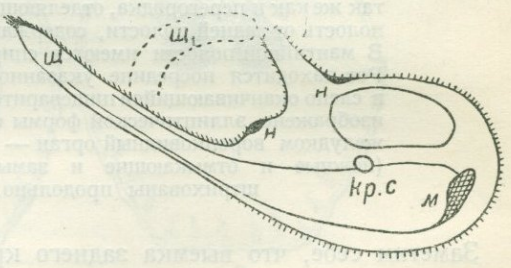


Рис. 198. Поперечный разрез руки плеченого, сильно увеличено.

щ — щупальце; *щ*$_1$ — положение щупальца при замыкании желобка; *в* — выступ руки, противолежащей щупальцу; *н* — нервы; *кр. с* — кровеносный сосуд; *м* — мускул.

пища ко рту. Как это происходит? — Дело в том, что вся поверхность желобка покрыта, как это видно на рисунке, микроскопическими волосками, постоянное колебание которых производит ток воды, переносящей пищевые частицы ко рту. Руки служат в то же время (как жабры) органами дыхания.

По механизму закрывания и открывания раковины плеченогие сильно отличаются от двустворчатых моллюсков, которых мы рассмотрим в одной из дальнейших глав. У плеченогих имеются парные и непарные мускулы (рис. 195 и 200). Одни из них раскрывают створки, другие закрывают их.

Кроме того, у некоторых (более примитивных) плеченогих есть мускулы, двигающие одну створку вперед и назад по отношению к другой, а также мускулы, производящие боковые движения одной из створок по отношению к другой (рис. 199). Таким образом, у таких плеченогих створки могут перемещаться одна по отношению к другой вперед и назад, вправо и влево. На рис. 210 мы видим изображение раковины, иллюстрирующее такое боковое передвижение створок.

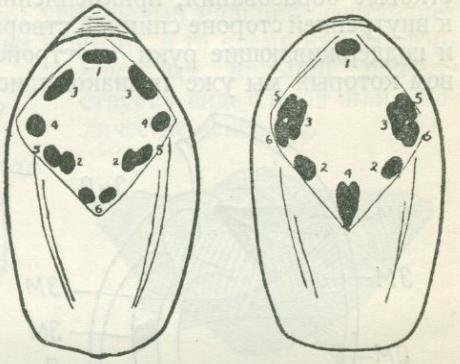


Рис. 199. Отпечатки мускулов на внутренней стороне створок *Lingula*. Слева — брюшная створка; справа — спинная створка.

1 — отпечатки мускулов, раскрывающих створки; *2* — отпечатки мускулов, закрывающих створки; *3* — отпечатки мускулов, производящих боковые движения створок; *4*, *5* и *6* — отпечатки мускулов, двигающих створки вперед и назад. По Бэрри.

Но не для всех плеченогих возможны подобные движения. Они возможны у тех плеченогих, которые не имеют з а м к а, и невозможны у тех, створки которых сочленяются с помощью замка, т. е. з у б о в одной створки и соответствующих этим зубам я м о к другой створки. Зубы и ямки расположены на так называемой замочной пластинке.

Рассмотрим устройство замка. Он обычно состоит в брюшной створке из двух выступов, называемых зубами (рис. 201). В спинной створке этим зубам соответствуют две зубные ямки, расположенные по обе стороны от отверстия для ножек. Зубы брюшной створки входят в зубные ямки спинной. Зубы обычно так плотно входят в зубные ямки, что возможность движения створок значительно ограничивается, и створки нельзя разъединить, не поломав зубов. Вполне естественно, что у замковых плеченогих движения створок как таковых ограничиваются открыванием и закрыванием; взаимные перемещения створок вбок или в передне-заднем направлении могут происходить лишь у беззамковых.

У некоторых плеченогих зубы брюшной створки поддерживаются более или менее вертикальными з у б н ы м и п л а с т и н к а м и, которые и делят подмакушечную полость на среднюю и две боковые части (рис. 201[2]).

Между зубными ямками в спинной створке наблюдается шишковидный отросток, так называемый з а м о ч н ы й о т р о с т о к, к которому прикрепляются мускулы — отмыкатели раковины (рис. 201[1], вверху посредине, а также рис. 195[1]).

бывают внутри створок еще другие пластинки, идущие в переднезаднем направлении или косвенно. Они называются *перегородками*. Наиболее важное значение имеет, как мы увидим, *срединная перегородка*, которая начинается под макушкой и направляется к переднему краю.

Очень существенным элементом внутреннего строения раковины является так называемый *ручной аппарат*, или аппарат ручных поддержек, существующий, впрочем, не у всех плеченогих. Это скелетные, известковые образования, прикрепленные к внутренней стороне спинной створки и поддерживающие руки, с устройством которых мы уже познакомились.

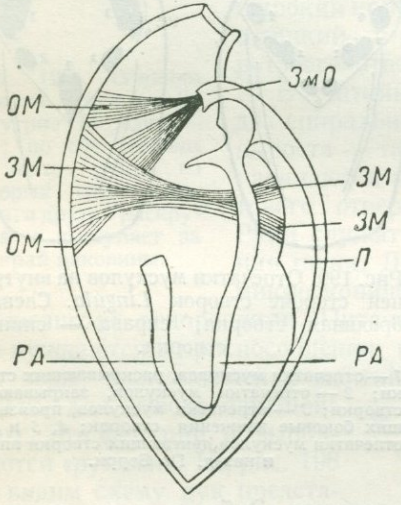


Рис. 200. Мускулы, служащие для замыкания и отмыкания раковины замкового плеченого.

ОМ — отмыкающие мускулы; *ЗМ* — замыкающие мускулы; *Зм О* — замочный отросток; *П* — перегородка; *РА* — ручной аппарат. По Элерту.

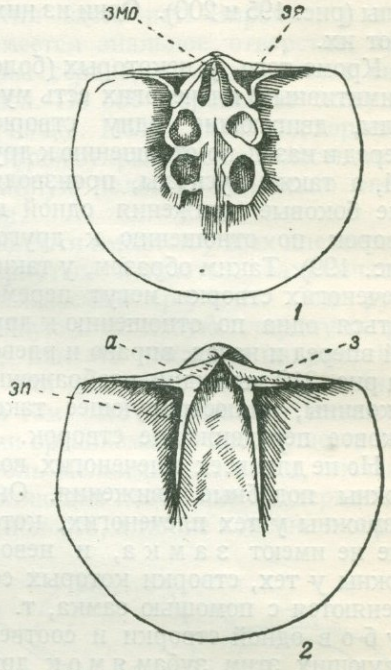


Рис. 201. Схема замочного аппарата плеченого (*Orthis*).

1 — спинная створка; *зм о* — замочный отросток; *зя* — зубные ямки; *2*—брюшная створка; *а* — арея; *з* — зубы; *зп* — зубные пластинки. По Козловскому, с изменениями Штрейсса.

Непосредственно впереди зубных ямок на внутренней стороне спинной створки у многих плеченогих имеется пара коротких, плоских, согнутых известковых выростов. Это ручной аппарат в его наиболее простой форме. Эти выросты называют обыкновенно crura (единственное число — crus). Мы их назовем здесь по-русски *ручными крючками*. Вполне понятно, что эти короткие крючки могут поддерживать руки лишь у самого основания последних, близ рта (рис. 202[2]).

У других плеченогих ручной аппарат получает более сложное развитие. Он может иметь форму известковой ленты, образующей петлю (рис. 195[1]). В иных случаях ручной аппарат, начинаясь ручными крючками, далее образует две длинные, симметрично расположенные спиральные ленты (рис. 203).

Такова в общих чертах морфология раковины плеченогих.

По химическому составу раковины можно различать две группы плеченогих. У представителей первой группы раковины бывают известково-роговые и состоят преимущественно из рогового вещества и фосфорнокислой извести. Формы, составляющие вторую группу, имеют известковые раковины, состоящие главным образом из углекислой извести.

По анализам раковин нынешних плеченогих известково-роговые раковины содержат 25—40 частей органического вещества на 100 частей неорганического вещества; при этом из неорганических составных частей на долю фосфорнокислого кальция приходится 75—92%. Анализ же известковых раковин обнаружил лишь 1—3,5 части органического вещества на 100 частей неорганического; углекислый кальций составляет здесь 88,5—98,5% всех неорганических веществ, в то время как фосфорнокислый кальций присутствует в виде следов или в количестве менее 1%.

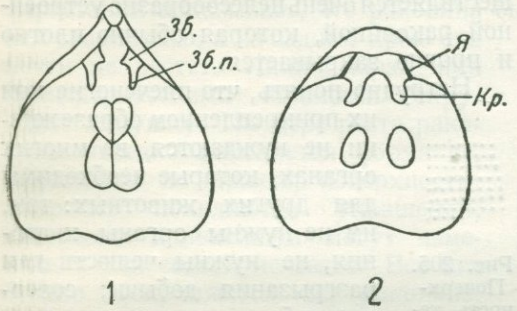


Рис. 202. Створки *Rhynchonella* изнутри.

1 — брюшная; *2* — спинная; *Зб.*—зубы; *Зб. п.*—зубные пластинки; *я* — зубные ямки; *Кр.* —зубные крючки.

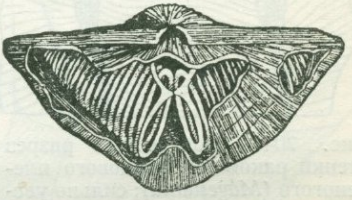


Рис. 203. Раковина *Spirifer*; спинная створка взломана, и поэтому видны конические спирали известкового ручного аппарата.

Эти анализы показывают, что две группы плеченогих существенно отличаются друг от друга в физиологическом отношении по характеру химических реакций, происходящих при построении скелета.

Как мы увидим далее, известково-роговые раковины развиваются у относительно примитивных плеченогих, лишенных замка. Роговое вещество и фосфорнокислая известь образуют в одних случаях чередующиеся друг с другом слои; в других случаях неорганические вещества равномерно распределены в общей массе рогового материала.

Что же касается известковых раковин, то микроскопическое исследование их показало, что они имеют характерное волокнистое строение, зависящее от присутствия более или менее параллельных друг другу тонких известковых призм, стоящих косо по отношению к поверхности раковины. При этом у многих плеченогих раковина пронизывается множеством канальцев, более или менее перпендикулярных к ее поверхности (рис. 204). Наружные отверстия этих канальцев не сообщаются с внешней средой: они закрыты покрывающим раковину роговым слоем. В эти канальцы проникали тонкие отростки мантии, которые, вероятно, служили для питания раковины. Возможно, что эти отростки мантии являлись органами какого-то чувства.

Раковины, пронизанные такими канальцами, характеризуются «точечной» наружной поверхностью, т. е. наружная поверхность их при рассматривании под лупой кажется покрытой правильно расположенными точками (рис. 205). У других плеченогих подобные канальцы отсутствуют.

Плеченогие, как мы уже знаем, — морские животные, почти всегда неподвижно прикрепленные ко дну. Мы знакомы с их приспособлением к такому образу жизни в отношении питания. «Сидячие» морские животные могут получать обильную пищу лишь в виде мельчайших пищевых частиц, преимущественно в виде микроскопических планктонных водорослей. Мы уже знаем, как плеченогие собирают эти пищевые частицы с помощью своих рук.

Другое очень важное приспособление плеченогих к сидячему образу жизни мы видим в устройстве их раковины. Прежде всего прикрепленному животному нужен и весьма полезен прочный наружный скелет — панцырь — для защиты от врагов, от которых оно не может спастись бегством. Эта защита у плеченогих осуществляется очень целесообразно устроенной раковиной, которая обычно плотно и прочно закрывается.

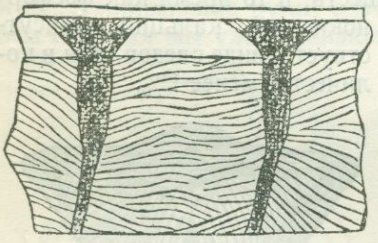


Рис. 204. Поперечный разрез стенки раковины замкового плеченогого (*Magellania*); сильно увеличено. Сверху тонкий наружный роговой слой; ниже — средний, пластинчатый слой, под которым лежит мощный призматический слой. Стенка раковины, за исключением наружного рогового слоя, пересекается поперечными канальцами (на рисунке — два таких канальца).

Рис. 205. Поверхность теребратулы при сильном увеличении («точечное» строение).

Нетрудно понять, что плеченогие при их прикрепленном образе жизни не нуждаются во многих органах, которые необходимы для других животных: так, им не нужны органы хватания, не нужны челюсти для разгрызания добычи; совершенно бесполезны органы плавания, а также органы таких чувств, как зрение и слух, столь необходимые для нектонных животных, которым эти органы помогают спасаться бегством от хищников и отыскивать добычу.

Ныне живущих видов известно несколько сотен; большинство из них близко к *Terebratula*; существует немного десятков видов, близких к *Rhynchonella*. Наконец, имеется несколько десятков ныне живущих видов из беззамковых плеченогих.

Как размножаются плеченогие? — Мы знаем, что плеченогие — всегда одиночные животные; поэтому они не размножаются почкованием и делением, единственный же способ размножения у них — половой. Иногда в одной и той же особи развиваются и женские и мужские половые клетки; однако более многочисленны в нынешней фауне раздельнополые виды.

Из яйца выходит микроскопическая личинка, покрытая колеблющимися ресничками. Очень скоро личинка прикрепляется, и начинает выделять створки раковины. Только благодаря существованию стадии свободно плавающей личинки плеченогие имеют возможность распространения за пределами участков дна, заселенных их родителями. Но плавают личинки сравнительно недолго и прикрепляются часто на небольшом расстоянии от материнской особи; поэтому-то виды плеченогих встречаются обычно большими «стадами», густо заселяющими отдельные участки.

Прикрепившаяся личинка выделяет две тоненькие роговые створки первичной раковинки, которая имеет вид тонкой пленки.

Эта первичная раковинка (или протегулум) имеет ту же общую форму, как и взрослые раковины некоторых самых примитивных и древних форм (рис. 206). Это сходство, очевидно, является подтверждением биогенетического закона, с которым мы познакомились в общей части нашего курса и который был уже пояснен на нескольких примерах в предыдущих главах.

Первичная раковинка у взрослых раковин не сохраняется, но у молодых особей даже в ископаемом состоянии нередко бывают заметны следы ее на раковине.

После образования первичной раковинки дальнейшее нарастание происходит по краям последней, кнаружи от нее, концентрически; при этом образуются тонкие линии нарастания. Расположение этих линий нарастания показывает, что раковина быстрее всего нарастает на переднем своем краю, а на заднем краю она почти не растет. Линии нарастания концентрическими кольцами окружают макушку. По мере роста раковины нередко изменяется форма ее, изменяется и характер поверхности: например появляются украшения, которые в дальнейшем могут изменяться или совсем исчезать. Все эти стадии сохраняются на раковине. Таким образом, линии нарастания позволяют проследить историю развития особи и выяснить, насколько эта история повторяет историю развития вида.

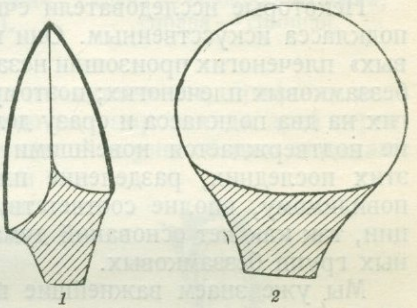


Рис. 206. Схема строения одного из наиболее примитивных плеченогих (*Rustella*) из нижнего кембрия.

1 — вид сбоку. Слева — брюшная створка, справа — спинная. Ножка заштрихована. *2* — вид со спинной стороны.

Надо однако иметь в виду, что раковина не во всех своих частях может увеличиваться нарастанием концентрических полос. Взгляните, например, на петлеобразный ручной аппарат некоторых плеченогих (рис. 195). Ясно, что раз образовавшаяся петля не может нарастать таким способом и сохранять форму петли. По мере роста раковины должно повторяться неоднократно рассасывание и повторное выделение петли. Таким образом, петля взрослого плеченогого не дает представления об истории роста петли. Для изучения последовательных стадий роста последней необходимо иметь раковины особей одного и того же вида различных возрастов — молодых и взрослых.

Мы рассматриваем плеченогих как самостоятельный тип животных наравне с другими типами, которые описываются в этой книге. Все животные этого типа настолько близки друг к другу по строению тела, что удобнее всего считать их принадлежащими к одному и тому же классу, который, таким образом, оказывается единственным классом данного типа. Мы уже говорили о том, что плеченогих можно разделить по присутствию и отсутствию замка на две большие группы. Соответственно этому класс плеченогих издавна делился на два подкласса: подкласс б е з з а м к о в ы х и подкласс з а м к о в ы х. Для каждого из этих двух подклассов давались различные латинские названия различными авторами с 1858 г. Мы не будем перечислять эти названия. К сожалению, ни одно из них не является общепринятым, и еще совсем недавно, в 1927 г., один

исследователь в своей книге, посвященной общему очерку строения и систематики плеченогих, предложил новую пару названий для этих подклассов. Обилие однозначащих названий представляет большое неудобство. Хорошо еще, что классов и подклассов животных не так много; если бы и для низших таксономических единиц (род и вид) каждый автор давал названия по своему вкусу, то создался бы невероятный хаос, при котором изучение систематики стало бы чудовищно трудным делом. Но в отношении этих низших таксономических единиц существуют общепринятые правила, с сущностью которых мы познакомимся в одной из дальнейших глав книги (гл. X).

Здесь мы воспользуемся очень широко распространенными названиями *Inarticulata* для подкласса беззамковых и *Articulata* — для подкласса замковых.

Некоторые исследователи считают подразделение плеченогих на два подкласса искусственным. Они полагают, что различные группы «замковых» плеченогих произошли независимо друг от друга от различных групп беззамковых плеченогих; поэтому эти ученые отвергают деление плеченогих на два подкласса и сразу делят весь класс на отряды. Но это мнение не подтверждается новейшими исследованиями. Согласно результатам этих последних, разделение плеченогих на беззамковых и замковых, повидимому, вполне соответствует принципу естественной классификации, так как нет оснований думать, что замковые произошли от различных групп беззамковых.

Мы уже знаем важнейшие признаки, по которым отличаются друг от друга эти два подкласса плеченогих. Первый из этих признаков — химический состав и микроскопическое строение раковины (у беззамковых раковина чаще всего известково-роговая с высоким содержанием фосфорнокислой извести, а у замковых — известковая, состоящая почти исключительно из углекислой извести). Второй признак — присутствие у замковых замка с двумя симметрично расположенными зубами в брюшной створке и с двумя соответствующими им зубными ямками в левой створке (у беззамковых замка нет, и створки помимо открывания и закрывания могут производить некоторые боковые движения одна по отношению к другой, по плоскости, разделяющей створки).

Подкласс *Inarticulata* (беззамковые). К этому подклассу относятся многие древнейшие и наиболее примитивные формы плеченогих. Раковина у представителей его обычно известково-роговая, реже известковая. Замка нет. Отсутствует также ручной аппарат, развитый у большинства замковых.

У наиболее примитивных форм этого подкласса ножка проходит между задними краями створок, где раковина образует некоторое зияние (рис. 206 и 207). Настоящего дельтириума, т. е. выемки заднего края, служащего для прохождения ножки, брюшная створка еще не имеет.

Одним из древних родов является род *Obolus* (средний кембрий — нижний силур). Круглая или овальная известково-роговая раковина (рис. 208 и 209) гладка. Обе створки имеют арею, которая более значительна на брюшной створке. Ареа лежит в плоскости, разделяющей створки. На арее брюшной створки имеется желобок для ножки, идущей от замочного края к макушке. Судя по положению ареи («вертикальной») и ножки, можно думать, что при жизни раковина занимала обычно вертикальное

положение (по отношению к поверхности дна или того подводного предмета, где животное жило).

У представителей рода *Lingula* в широком смысле слова (силур — ныне) известково-роговая раковина значительно длиннее (рис. 210).

Рис. 207. Задний край примитивного плеченогого, изображенного на рис. 206.

Рис. 208. *Obolus appolinis*. Верхний кембрий. Брюшная створка (слева) и спинная створка (справа).

Рис. 209. *Obolus apollinis*. Вид с внутренней стороны; слева — брюшная створка; справа — спинная.

Удлиненные тонкостенные створки ее почти одинаковы, брюшная лишь немного длиннее спинной (рис. 199). Сильно редуцированная ареа вертикальна; соответственно этому ныне живущие лингулы обычно занимают вертикальное положение в илу, куда они зарываются своей ножкой. По образу жизни лингулы отличаются от остальных плеченогих: они ведут не прикрепленный, а «свободный» роющий образ жизни, в связи с которым раковина стала почти равностворчатой. Нога у них превратилась из органа прикрепления в роющий орган. На рис. 210 изображены две особи, из которых одна передней своей частью немного выдается над поверхностью дна из своей вертикальной норки. Створки немного приоткрыты. Мантия со щетинками, которые имеются на краю ее, образовала как бы три трубки, или желобовидные складки, из которых средняя служит для удаления воды из мантийной полости, а две боковые — для введения туда воды. «Вводные» желобки лежат как раз против рук, к которым они и направляют свежую воду. Руки просвечивают сквозь тонкую стенку створок. Раковина другой особи изображена вне норки, в которой помещается нога. Положение створок этой особи показывает, что каждая створка может несколько поворачиваться относительно другой в плоскости их смыкания.

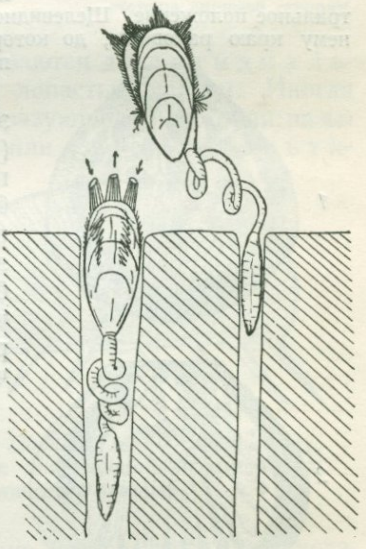


Рис. 210. Ныне живущая *Lingula*. Стрелками показаны направления токов воды. По Бэрри.

Род *Lingula*, существующий от силура до нашего времени, представляет пример относительно мало изменяющихся животных. Но никак нельзя думать, что он совершенно не изменился за все время своего существования. Консервативность общей формы раковины в данном случае объясняется, повидимому, тем, что лингулы вели и ведут почти один и тот же образ жизни, для которого раковина их хорошо приспо-

соблена. Далее мы увидим, что некоторые двустворчатые моллюски, зарывающиеся в осадках дна и занимающие там вертикальное положение (*Solen*, *Dreissensiomya*, см. рис. 251[4] и 282), имеют тоже длинную раковину, которая при этом обычно также тонкостенна, так как животное, скрытое в осадках, относительно мало нуждается в панцыре для защиты от врагов.

Для примитивных древнейших беззамковых характерно, как мы видим, вертикальное положение раковины.

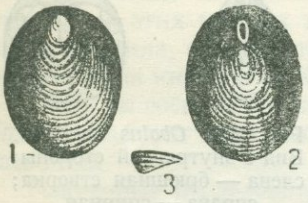


Рис. 211. *Schizotreta*. Нижний силур Ленинградской области.

1 — спинная створка; *2*—брюшная створка; *3* — вид раковины сбоку в естественную величину.

От этих форм, повидимому, развились те беззамковые плеченогие, у которых имеется отверстие для ножки, но оно находится не на заднем краю брюшной створки (как дельтириум у замковых), а на некотором расстоянии от этого края, ближе к макушке. У рода *Schizotreta* (силур) и у близкого к нему ныне живущего рода *Discina* (рис. 211 и 212) макушка брюшной створки занимает почти центральное положение. Щелевидное отверстие для ножки тянется от макушки к заднему краю раковины, до которого оно, однако, не доходит. У *Discina* ножка перпендикулярна к плоскости смыкания створок.

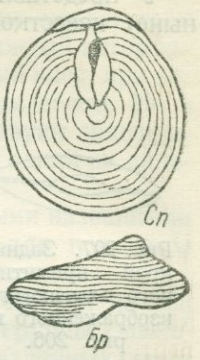


Рис. 212. *Discina*. *Сп* — спинная створка; *Бр* — брюшная створка.

Род *Crania* (силур — ныне). Представители этого рода имеют уже известковую раковину (рис. 213 и 214). Ножки у них нет, и раковина прирастает к посторонним предметам своей брюшной створкой. На внутренней стороне каждой из створок края створок образуют плоскую широкую кайму. Две пары больших отпечатков мускулов резко очерчены и расположены так, что внутренняя сторона каждой створки несколько напоминает человеческий череп. Брюшная створка у крания прирастает к посторонним предметам либо почти всей своей наружной стороной, либо лишь макушкой, как видно на нашем рисунке.

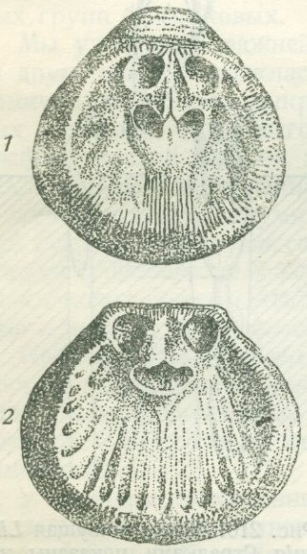


Рис. 213. *Crania parisiensis*. Верхний мел.

1 — брюшная створка; *2* — спинная створка. Увеличено.

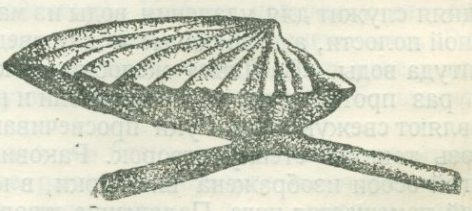


Рис. 214. *Crania egnabergensis*. Верхний мел. Раковина приросла к постороннему предмету лишь макушкой брюшной створки. Увеличено. По Дэвидсону.

Надо заметить, что в настоящее время исследователи, которые изучают краний, делят их на много отдельных родов.

Подкласс *Articulata* (замковые). Представители этого подкласса характеризуются более или менее совершенным развитием замочного аппарата. Раковина у них всегда известковая. Присутствует дельтириум, который более или менее закрывается особыми известковыми пластинками. У одних, более примитивных замковых, дельтириум закрывается одной пластинкой, так называемым дельтидиумом, который выделяется ножкой. У остальных же замковых дельтириум суживается или закрывается парой пластинок, которые называются дельтидиальными (рис. 195[2]) и выделяются брюшной лопастью мантии. Иногда дельтидиальные пластинки срастаются и образуют одну, которая называется ложным дельтидиумом, или псевдодельтидиумом.

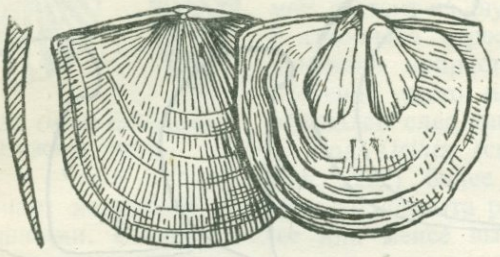


Рис. 215. *Strophomena expansa*. Силур. По Иверсону.

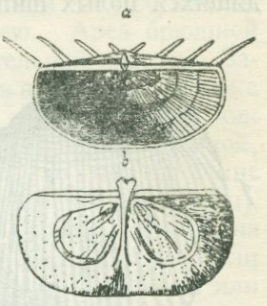


Рис. 216. *Chonetes striatella*. Верхний силур.
a — со стороны спинной створки; *b* — внутренняя сторона спинной створки.

Рассматривая основные, крупные группы замковых, мы можем проследить постепенное развитие ручного аппарата от простого, примитивно устроенного, до чрезвычайно сложно развитого.

Рис. 217. *Chonetes carboniferus*. Средний карбон.

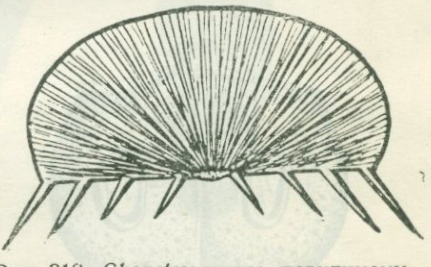


Рис. 218. *Chonetes*; шипы, повидимому, служащие для укрепления раковины в качестве «якоря».

Strophomenacea являются группой, представители которой не имеют ясно выраженного ручного аппарата. Раковина обычно покрыта ребрами и часто несет полые шипы. Замочный край длинный. Обычно имеется дельтидиум. Огромное большинство жило в палеозое.

Род *Strophomena* (силур). Раковина (рис. 215) имеет длинный прямой замочный край. Наружная поверхность покрыта тонкими ребрами. Брюшная створка выпуклая, а спинная вогнутая. Поэтому створки сближены друг с другом, а полость раковины узка. Обе створки имеют арею. Дельтириум покрыт дельтидиумом. Два больших мускульных отпечатка разделены срединной перегородкой.

Род *Chonetes* (силур — пермь). Раковина (рис. 216 и 217) вытянутая в ширину, небольшая, полулунная, вогнуто-выпуклая (брюшная створка выпуклая, спинная слабо вогнутая). Замочный край прямой, длинный. Обе створки имеют арею. Имеется дельтидиум. Верхний (собственно, задний) край ареи брюшной створки усажен рядом веерообразно расходящихся полых шипов, которые служили для задерживания раковины

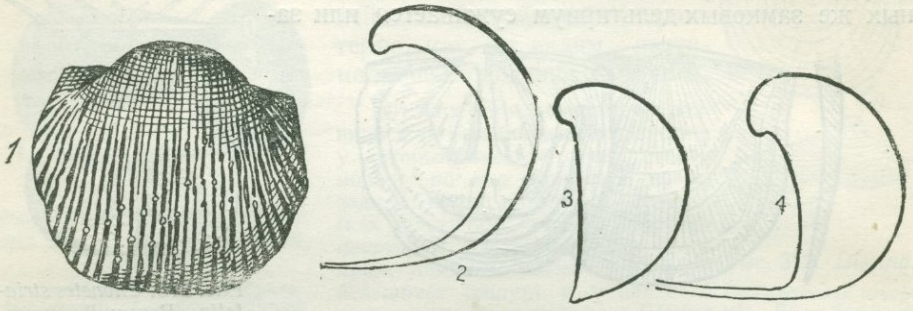


Рис. 219. *1 — Productus semireticulatus*. Карбон. Бельгия. В естественную величину. *2—4 — Productus*. Схемы разрезов по плоскости симметрии у различных видов.

на одном месте, наподобие якоря (рис. 218). Спинная створка с раздвоенным замочным отростком. Брюшная створка имеет два зуба и срединную перегородку. На внутренней стороне спинной створки видны изогнутые пластинки, которые представляют слабо развитый ручной аппарат и ограничивают так называемые «почковидные отпечатки»

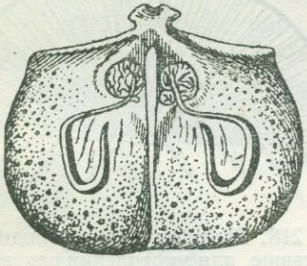


Рис. 220. *Productus harridus*. Внутренняя створка спинной створки. Пермь. Тюрингия (Германия).

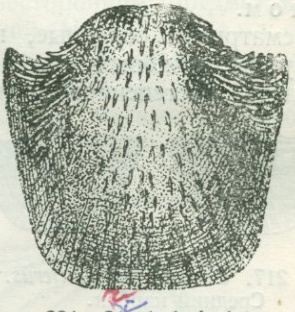


Рис. 221. *Stophalosia horrescens*. Пермские отложения. Северный край. В естественную величину.

Род *Productus* (редко в верхнем девоне, обычно в карбоне и перми). Брюшная створка выпуклая, спинная либо вогнутая, либо плоская. Макушка большая (рис. 219). Ареа обычно рудиментарна. Замочный край обычно длинный, часто с двумя крыловидными продолжениями, или ушками. Наружная поверхность обыкновенно радиально и концентрически струйчатая или складчатая. На ней имеются длинные полые шипы (преимущественно на брюшной створке). Эти шипы служили для прикрепления раковины к посторонним предметам, причем они иногда охватывали эти предметы, обрастали их. Замок состоит лишь из замочного отростка спинной створки (рис. 220); зубов обыкновенно нет.

Имеется слабо развитый ручной аппарат, представленный изогнутыми пластинками, приросшими к внутренней поверхности спинной створки и ограничивающими так называемые «почковидные отпечатки» (рис. 220).

Род *Strophalosia* (карбон — пермь). Брюшная створка выпуклая, спинная — вогнутая или плоская (рис. 221). Наружная поверхность сплошь покрыта множеством полых шипов. Обе створки имеют арею. Ареа брюшной створки достигает значительной высоты. Замок состоит из двух зубов в брюшной створке и замочного отростка в спинной. Так как раковина прирастала прямо своей стенкой, особенно часто макушкой, то на раковине оставался след такого прикрепления (рубец).

Рис. 222. *Orthis calligramma*. Нижний силур.

Род *Orthis* (силур — карбон). Раковина (рис. 222) более или менее круглая или овальная; наружная поверхность покрыта радиальными струйками или ребрышками. Створки более или менее выпуклы, но спинная иногда почти плоская или даже вогнутая. Ареа хорошо развита в обеих створках. Обычно есть открытый дельтириум, не прикрытый дельтидиумом.

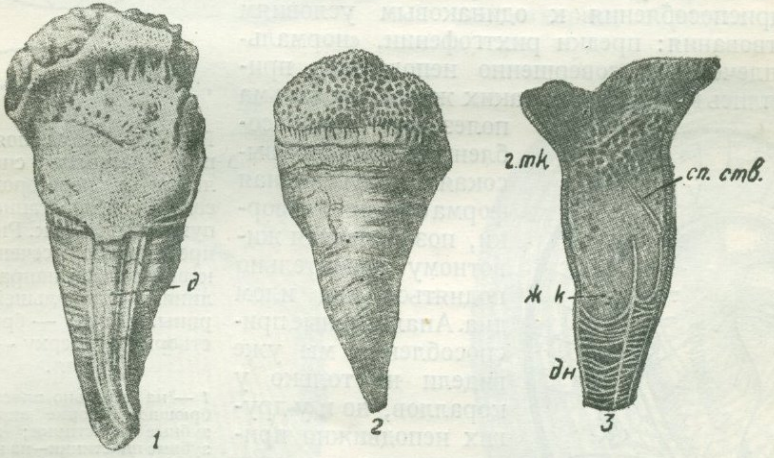


Рис. 223. *Richthofenia communis*. Пермь.

1 — со стороны дельтидиума брюшной створки; *2* — с противоположной стороны (без покровного известкового слоя, видного на *1*); *3* — продольный разрез по плоскости симметрии; *г. тк.* — губчатая ткань; *д* — дельтидиум; *сп. ств.* — спинная створка; *ж. к.* — живая камера; *дн* — днища. По ди-Стефано.

Зубы имеют значительную величину и поддерживаются хорошо развитыми зубными пластинками. Зубные ямки спинной створки глубокие. В спинной створке наблюдаются короткие крючки — слабо развитый ручной аппарат.

Отсутствие дельтидиума и присутствие ручных крючков отличают род *Orthis* и близкие к нему формы от остальных представителей группы *Strophomenacea*.

К *Strophomenacea* относится весьма своеобразный род *Richthofenia* (пермь), у которого брюшная створка прирастала, имела форму высокого, немного согнутого конуса и была очень похожа на одиночный коралл из отряда четырехлучевых (рис. 223). Спинная створка была развита в

виде крышки. Сильное сходство со многими одиночными четырехлучевыми кораллами так велико, что некоторые исследователи относили рихтгофению к четырехлучевым кораллам. Но изучение строения раковины не оставляет никаких сомнений в том, что перед нами плеченогое. В нижний, ближайшей к основанию части брюшной створки имеются поперечные перегородки, которые напоминают днища кораллов. Раковина покрыта снаружи толстым известковым слоем; по удалении этого толстого покровного слоя можно видеть брюшную створку с высокой треугольной ареей и толстым дельтидиумом, а также маленькую спинную створку, имеющую вид крышечки. Полость раковины («ячейка») закрыта губчатым ситовидным известковым образованием с очень крупными порами, через которые внутрь ячейки проникала вода.

Замечательное сходство рихтгофении с четырехлучевыми кораллами выработалось вследствие приспособления к одинаковым условиям существования: предки рихтгофении, «нормальные» плеченогие, совершенно неподвижно прикреплялись ко дну, а для таких животных весьма полезным приспособлением является высокая конусовидная форма брюшной створки, позволяющая животному значительно подняться над илом дна. Аналогичные приспособления мы уже видели не только у кораллов, но и у других неподвижно прикрепленных животных (например у губок, имеющих стебель).

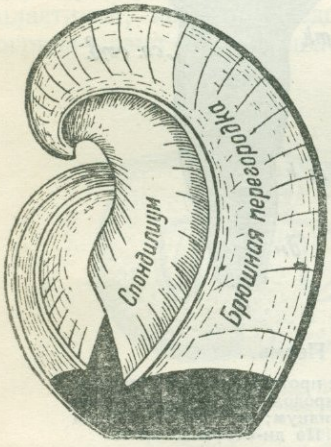


Рис. 224. Схема внутренних пластинок *Pentamerus* в разрезе по плоскости симметрии. Исполнено Штейссом по Холлу.

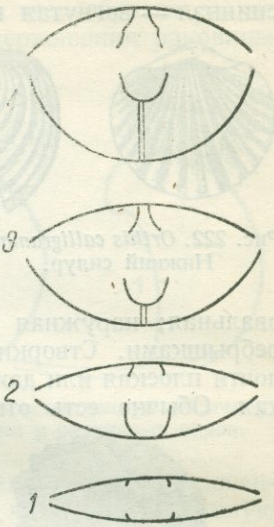


Рис. 225. Схема, поясняющая развитие спонидилиума и перегородки в связи с возрастанием выпуклости створок. Рисунки представляют сечение раковины слева направо, по линии наибольшей ширины. Внизу — брюшная створка; вверху — спинная.

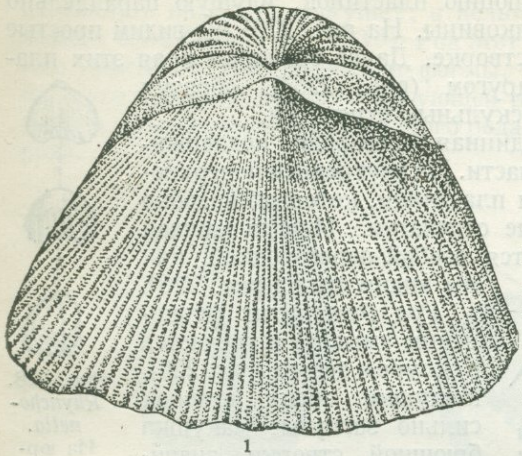
1 — на довольно плоской еще брюшной створке видны две зубные пластинки; *2* — эти зубные пластинки—на несколько более выпуклой брюшной створке—сближены друг с другом своими основаниями; *3* — обе зубные пластинки соединились в ложковидный спондилиум, который не примыкает непосредственно к внутренней поверхности створки, а лежит на особой срединной перегородке; *4* — брюшная створка еще более выпукла, и спонидилиум находится на более высокой перегородке. По Суиннертону.

Pentameracea объединяют палеозойские формы, у которых замочный край короток, раковина обычно вздутая, а брюшная створка имеет сильно развитые зубные пластинки, образующие так называемый с п о н д и л и у м. Ручной аппарат обычно весьма слабо развит.

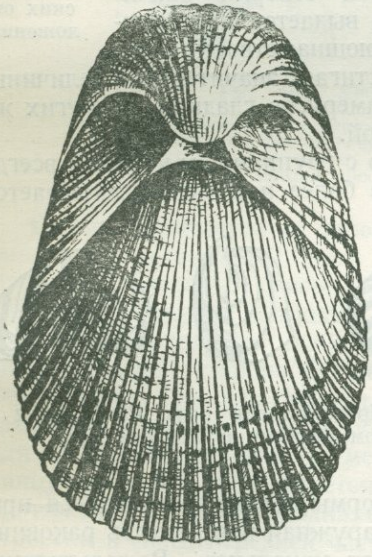
Устройство спондилиума и замочных пластинок мы поясним на примере типичного рода *Pentamerus*.

На рис. 224 изображен срединный разрез раковины, а на рис. 225 дана схема поперечного сечения обеих створок. В брюшной створке

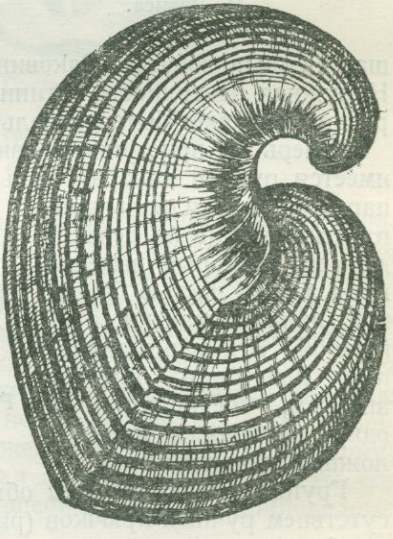
мы видим большую срединную пластинку, которая тянется от макушечной области вперед, не доходя, однако, до переднего края створки. Эту пластинку мы назовем срединной брюшной перегородкой, или просто брюшной перегородкой (рис. 225). От внутреннего (верхнего) края этой перегородки отходит пара расходящихся в стороны пластинок. Если мы их проследим до замка, то увидим, что они являются, собственно говоря, зубными пластинками. Такая пара сильно развитых зубных пластинок, соединенных одна с другой своими брюшными краями, и называется спондилиумом. Спондилиум, как мы видим, является ложковидным скелетным образованием. В поперечном сечении он, вместе со срединной перегородкой брюшной створки, образует подобие



1



2



3

Рис. 226. *1* — *Pentamerus vogulicus*. Нижний девон. *2* и *3* — *Pentamerus knighti*. Верхний силур.

вилки. В спинной створке имеются аналогичные образования. Вместо срединной перегородки здесь мы видим пару перегородочных пластинок, по обе стороны от плоскости симметрии. От каждой из этих двух пластинок отходит навстречу соответствующей половинке спондилиума особая пластинка. В общем, спондилиум и пластинки спинной створки делят всю полость раковины (в задней части последней) на три камеры: одну среднюю и две боковые. По направлению к переднему краю эти камеры соединя-

ются в одну. На внутренней, обращенной к средней камере стороне спондилиума и пластинок спинной створки, прикреплялись мускулы.

Развитие этих образований у форм, близких к *Pentamerus*, происходило в связи с увеличением выпуклости створок. Схематический рис. 225 позволяет проследить эту эволюцию пластинок, идущую параллельно с усиливающейся вздутостью раковины. На рис. 225[1] мы видим простые зубные пластинки в брюшной створке. Далее брюшные края этих пластинок соединяются друг с другом (рис. 225[2]), образуя спондилиум, который несет мускульные отпечатки.

Возникшая в то же время срединная перегородка поддерживает спондилиум в его передней части. На внутренней поверхности спинной створки появляются пластинки, которые, подобно спондилиуму, несут мускульные отпечатки. Иногда каждая из этих пластинок поддерживается особой перегородкой, как мы видим это на рис. 225[4].

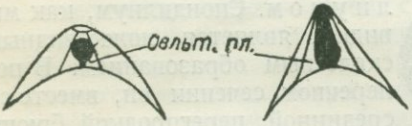


Рис. 227. Дельтодиальные пластинки (*дельт. пл.*) у ринхонелл. Из книги М. Дэвиса.

Род *Pentamerus* (в широком смысле) встречается в силуре и девоне (рис. 226). Макушки обеих створок сильно загнуты; макушка брюшной створки значительно выдается над спинной; брюшная створка большая и сильно вздутая. Раковина часто достигает значительной величины. Наружная поверхность у типичных пентамерусов гладкая, у других же родов она может быть радиально ребристой.

Рис. 228. *Rhynchonella*. Из юрских отложений.

Теперь мы приступим к ознакомлению с группами, у которых всегда имеется ручной аппарат, дельтириум же более или менее закрывается парными дельтидиальными пластинками (а не дельтидиумом), которые выделяются задней частью брюшной лопасти мантии, а не ножкой. Эти дельтидиальные пластинки иногда, впрочем, соединяются в одну, которая называется ложным дельтидиумом.

Рис. 229. Представители рода *Rhynchonella* (в широком смысле) из верхней юры.

Группа *Rhynchonellacea* объединяет формы, характеризующиеся присутствием ручных крючков (рис. 202). Наружная поверхность раковины не бывает точечной: раковина не имеет канальцев. В дельтидиуме имеются дельтидиальные пластинки, которые ограничивают отверстия для ножки (рис. 227). Замочный край обычно короткий, изогнутый. На спинной створке обычно бывает срединная выпуклая складка (так называемое с е д л о), которой в брюшной створке соответствует срединное углубление, называемое с и н у с о м. Наружная поверхность гладкая или с радиальными ребрами. Зубы поддерживаются зубными пластинками (рис. 202). Прежде все виды этой группы причислялись к одному роду *Rhynchonella*. Теперь этот род разделен на ряд родов, но в геологической литературе родовое название *Rhynchonella* обычно употребляется в старом, широком смысле (рис. 228 и 229).

Группа *Terebratulacea* характеризуется петлеобразным ручным аппаратом. Род *Terebratula* (триас — ныне), с которым мы несколько познакомились в начале этой главы, имеет обычно гладкую раковину с точечной поверхностью (рис. 193, 205). Круглое отверстие для ножки отодвинуто назад, на макушку, и дельтидиальные пластинки не ограничивают его с боков (рис. 193 [1]). Род этот понимался прежде в очень широком смысле; к нему относили формы, значительно отличающиеся друг от друга по длине ленты, образующей ручной аппарат, и по другим признакам. В настоящее время из этого рода выделены многочисленные новые рода.

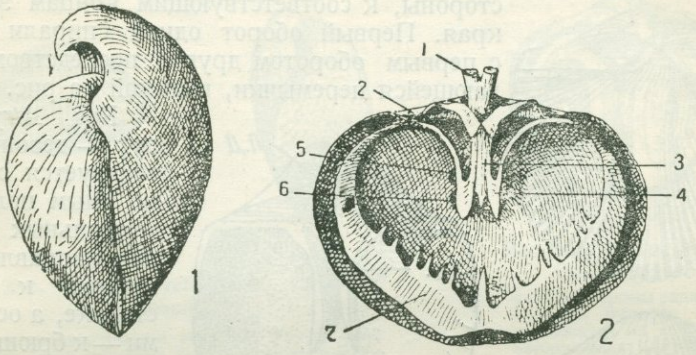


Рис. 230. *Stringocephalus*. Средний девон.

1 — вид сбоку; *2* — спинная створка изнутри. Видны: разделенный на две ветви замочный отросток *1*, зубная ямка *2*, срединная перегородка *3*, ручной аппарат в виде ленты, сопровождающей края створки *4* и *7*, и отпечатки замыкающих мускулов *5* и *6*. Из книги Абеля.

Сильно отличается от теребратул род *Stringocephalus* (девон). Раковина у представителей этого рода гладкая, выпуклая, почти круглая (рис. 230). Брюшная створка с большой заостренной и сильно загнутой макушкой. Впереди макушки находится круглое отверстие для ножки, ограниченное спереди слабо развитыми дельтидиальными пластинками. На внутренней стороне брюшной створки имеется высокая срединная перегородка. Спинная створка с очень длинным и раздвоенным на конце замочным отростком. Лента, образующая петлю ручного аппарата, длинная и расширяющаяся по мере приближения к переднему (лобному) концу раковины. Она тянется вдоль края створки почти на всем его протяжении и имеет радиальные, обращенные внутрь шиповидные отростки в своей передней части.

Группа *Spiriferacea* объединяет формы, у которых ручной аппарат состоит главным образом из двух длинных лент, завернутых спиралью и образующих таким образом два конуса.

Род *Spirifer* (в широком смысле) широко распространен в палеозое (верхний силур — пермь). Обе створки раковины выпуклы (рис. 203 и 231). Замочный край прямой. Брюшная створка с заостренной макушкой, обычно загнутой наподобие клюва. От макушки вперед идет на наружной поверхности срединное углубление, или синус, которому на наружной поверхности спинной створки соответствует срединное возвышение — седло. Обе створки покрыты более или менее многочисленными радиальными ребрами. Под макушкой брюшной

створки имеется довольно широкая ареа, с треугольным дельтириумом посредине. Дельтириум либо остается открытым, либо зарастает ложным дельтидиумом (псевдодельтидиумом), который образует свод над отверстием для ножки. Замочные зубы поддерживаются зубными пластинками.

Ручной аппарат состоит главным образом из двух конических спиралей. Он начинается двумя ручными крючками, которые далее продолжаются в две длинные ленты. Ленты сначала сближаются друг с другом, а затем, начиная спирально заворачиваться, удаляются друг от друга, так что вершины спиральных конусов обращены в противоположные стороны, к соответствующим концам замочного края. Первый оборот одной спирали соединен с первым оборотом другой посредством прерывающейся перемычки, видимой на рис. 203.

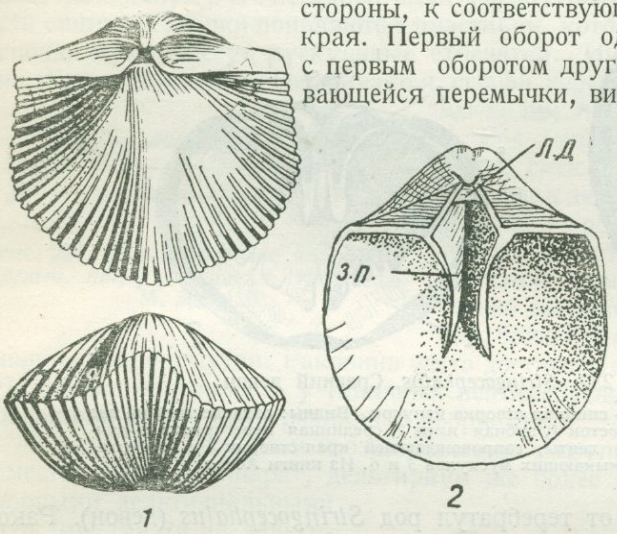


Рис. 231.

1 — Spirifer. Средний карбон; *2 — Spirifer.* Внутренняя сторона брюшной створки: *Л. Д.* — ложный дельтидиум; *З. П.* — зубные пластинки.

Род *Atrypa* (силур — девон) характеризуется совершенно иным положением спиральных конусов: они направлены вершинами к спинной створке, а основаниями — к брюшной (рис. 232 и 233). В связи с этим брюшная створка менее выпукла, чем спинная. Наружная поверхность створок обычно несет радиальные ребра. Замочный край изогнутый.

У рода *Athyris* (девон — триас) спиральные конусы, как у спириферов, направлены своими основаниями к плоскости симметрии, а вершинами — в противоположные стороны (рис. 234), но средняя часть ручного аппарата, соединяющая эти спирали, построена очень сложно, как это можно видеть на рис. 234, и сильно отличается от простой перекладинки, соединяющей спиральные конусы у *Spirifer*. Макушка с круглым отверстием для ножки. Наружная поверхность в противоположность спириферам часто бывает гладкой. Замочный край изогнутый, ареа не развита. Нетрудно заметить, что по общему облику раковины формы этого рода напоминают теребратул (рис. 235).

Образ жизни плеченогих. Плеченогие, как мы знаем, являются морскими «сидячими» бентонными животными. Ко дну или к каким-либо посторонним предметам они прикрепляются, как правило, с помощью ножки. Ножка прикреплена к створкам посредством мускулов, находящихся внутри раковины. С помощью этих ножных мускулов раковина может несколько перемещаться относительно ножки. Следовательно, в таком типичном для плеченогих случае о полной неподвижности раковины и тела говорить нельзя. Плеченогие, обладавшие большой и мас-

сивной раковиной, жили преимущественно в мелкой воде и на твердом дне. Мутная вода, быстро отлагающая ил, не может быть благоприятной

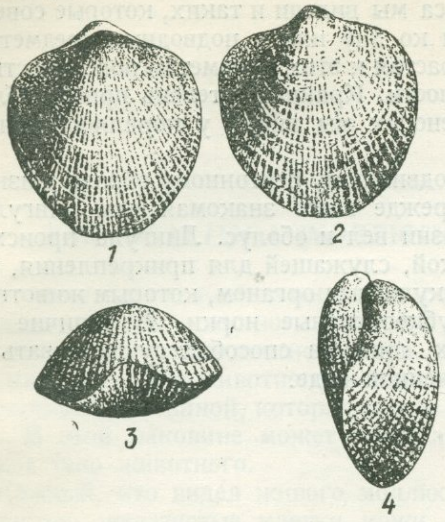


Рис. 232. *Atrypa reticularis*. Средний девон.

1 — со стороны спинной створки; *2* — со стороны брюшной створки; *3* — со стороны переднего края; *4* — с правой стороны.

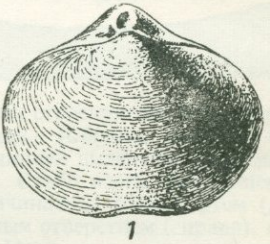
Рис. 233. *Atripa reticularis*. Средний девон.

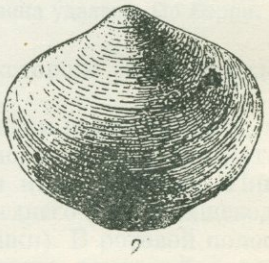
a — со стороны заднего края; *b* — вид ручного аппарата, состоящего из двух конусов, обращенных вершинами к спинной створке.

левой

средой для животных, прикрепленных с помощью ножки. Соответственно этому ископаемые плеченогие редки в чисто глинистых отложениях. Они предпочитали селиться в неглубоких областях моря, занятых известковым илом и мелким песком. Однако некоторые плеченогие приспособлялись и к другим областям морского дна. Зону прибоя они обычно избегают.

Из современных плеченогих большинство видов приурочено к глубинам от 60 до 200 *м*. Многие виды живут в более мелкой воде и притом в большом





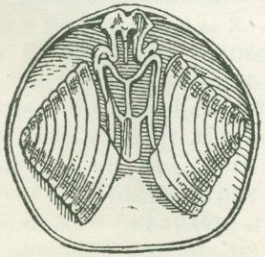


Рис. 234. *Athyris concentrica*. Девон. Ручной аппарат с брюшной стороны (брюшная створка удалена).

Рис. 235. *Athyris concentrica*. Девон.

1 — со стороны спинной створки; *2* — со стороны брюшной створки. По Бэйлю.

количестве особей; лишь немногие виды населяют области дна, спускающиеся глубже 200 *м*. Большинство живет в более или менее теплых м рях.

Но среди животных этого класса мы видели и таких, которые совершенно неподвижно прикрепляются ко дну или к подводным предметам либо при помощи шипов, либо прирастая к этим предметам поверхностью раковины или частью этой поверхности. Крайнюю степень приспособления к неподвижности среди плеченогих мы видим у кораллообразной рихтгофении.

Другие плеченогие перешли к подвижному бентонному образу жизни. К таким плеченогим относится прежде всего знакомая нам лингула. Возможно, что подобный образ жизни вел и оболус. Лингула происходит от плеченогих с обычной ножкой, служащей для прикрепления, но ножка эта у лингулы сделалась мускулистым органом, которым животное пробуравливает вертикальные трубкообразные норки. В отличие от огромного большинства плеченогих, лингула способна существовать в загрязненной или в сильно опресненной воде.

ГЛАВА IX

ТИП *MOLLUSCA* (МОЛЛЮСКИ ИЛИ МЯГКОТЕЛЫЕ)

К этому типу относятся многие широко известные животные, например устрицы, улитки, осьминоги. Это одна из крупнейших и важнейших для палеонтолога групп животного мира. Несмотря на название, указывающее на мягкое тело животного, моллюски, как правило, обладают твердой известковой раковиной, которая может сохраняться в ископаемом состоянии. В этой раковине может помещаться — целиком или частично — мягкое тело животного.

Каждый, кто видел живого моллюска, знает, что тело его снаружи слизистое: железистые клетки кожи выделяют слизь, которая всегда покрывает тело живого моллюска. Поэтому мягкотелые называются иногда слизняками.

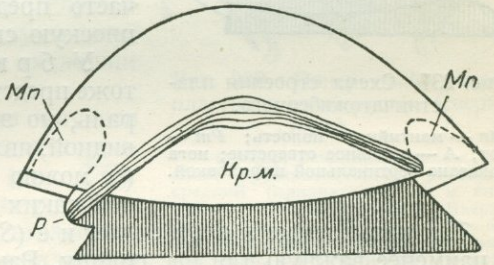


Рис. 236. Схема строения одного из червеобразных моллюсков. (*Chiton*). Впереди и позади пунктирной линией выделены части мантийной полости (*Мп*). Слабо изогнутый пищеварительный канал начинается (слева) ртом (*р*) и кончается анальным отверстием (справа). *Кр. м.* — край мантии. Нога заштрихована вертикально. Раковина удалена. По Бэрри.

Большое разнообразие представляют моллюски по строению своего мягкого тела и раковины. Однако все это разнообразие может быть выведено из одного исходного типа строения, — типа, характеризующегося двусторонне-симметричным телом, которое имеет рот на одном конце и анальное отверстие на другом. К этому типу строения довольно близко подходит класс червеобразных моллюсков (*Amphineura*), представитель которого схематически изображен в продольном разрезе на рис. 236.

На нижней, брюшной стороне тела мы видим широкую ногу, которая у червеобразных служит для ползания по морскому дну; у других моллюсков, как мы увидим, нога может нести иные функции. Пищеварительная трубка состоит из трех отделов: переднего (рот и пищевод), среднего расширенного (желудок) и заднего (кишки). В ротовой полости есть «терка», которая состоит из хрящевой ленты, покрытой рядами крошечных хитиновых зубов. Эта «терка» может высовываться изо рта и действовать как рашпиль. Она иногда длиннее всего тела и свернута в спираль на своем заднем конце. Оболочка, покрывающая тело со спинной стороны и свисающая ниже его, называется мантией. Мантия

выделяет раковину, покрывающую тело со спинной стороны (у червеобразных эта раковина состоит из нескольких пластинок, черепитчато налегающих одна на другую). Между мантией и помещенной внутри ее частью тела имеется мантийная полость, где находятся жабры.

Кроме пищеварительной полости имеется и целом, который сильно сокращен и состоит из отделов: околосердечного, почечного и полового (содержащего половые железы).

У разных групп моллюсков строение раковины и мягкого тела претерпевает весьма значительные изменения, сильно отклоняясь от примитивного строения, которое до некоторой степени сохранилось у червеобразных моллюсков.

У пластинчатожаберных, или двустворчатых моллюсков мы обычно наблюдаем двустороннюю симметрию (рис. 237). Но у них исчезла голова, и утрачены такие органы чувств как глаза. Раковина у них состоит из двух створок.

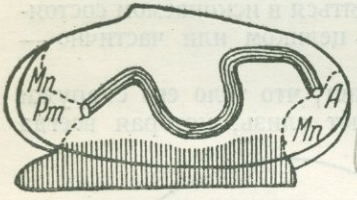


Рис. 237. Схема строения пластинчатожаберного.

Mn — мантийная полость; *Pm* — рот; *A* — анальное отверстие; нога показана вертикальной штриховкой.

У головоногих тоже наблюдается двусторонняя симметрия, но в отличие от пластинчатожаберных высоко развиты голова и связанные с нею органы чувств (в частности глаза). Двустороннесимметричная раковина, когда она имеется, очень часто представляет трубку, свернутую в плоскую спираль.

У брюхоногих раковина обычно тоже представляет трубку, свернутую в спираль, но эта спираль, называемая улитковидной, является не плоской, а нисходящей (ее можно сравнить со спиральной раковиной таких фораминифер, как роталия).

Так называемые ладьеногие (*Scaphopoda*) образуют небольшую и наименее важную для нас группу. Раковина у них представляет собою двусторонне-симметричную, длинную, согнутую трубку (рис. 398).

Все моллюски размножаются половым путем и являются одиночными животными. Одни из них раздельнополы, другие — гермафродитны.

Моллюски живут в самых разнообразных условиях. Подавляющее большинство живет в воде, преимущественно в морской.

Из всех классов лишь пластинчатожаберные и брюхоногие содержат группы, приспособившиеся к жизни в пресной воде. Что касается наземных моллюсков, то все они относятся к классу брюхоногих.

Моллюски происходят, повидимому, от одной из групп «червей».

Существует одна группа ныне живущих животных, которые видимо довольно близки к предкам моллюсков; эта группа (*Solenogastres*) относилась раньше к моллюскам, но так как животные, входящие в эту группу, сильно отличаются по своему строению от моллюсков, то она была выделена из этого типа новейшими исследователями.

Класс *Pelecypoda (Lamellibranchiata,* пластинчатожаберные*)*

К этому классу относятся двустворчатые моллюски; поэтому удобнее всего было бы называть его классом двустворок. Однако для обозначения этого класса обыкновенно пользуются одним из двух латинских названий: *Pelecypoda*, что значит «топороногие». или *Lamellibranchiata*,

что значит «пластинчатожаберные». Как мы видим, названия эти связаны с некоторыми признаками мягкого тела, которые, заметим кстати, характерны далеко не для всех животных этого класса. Читателю, однако, необходимо твердо усвоить оба названия, так как двустворки представляют собой класс, для нас чрезвычайно важный: ископаемые этого класса весьма широко распространены в осадках прежних геологических периодов, очень часто встречаются в большом количестве форм и экземпляров вполне удовлетворительной сохранности. Среди двустворок очень многие играют роль руководящих ископаемых. Ценной для палеонтолога особенностью двустворок является то обстоятельство, что устройство некоторых частей их раковины (особенно устройство так называемого замка) обычно позволяет более или менее легко распознавать таксономические единицы. Кроме того многочисленные двустворки продолжают жить в современных морях; изучение этих ныне живущих форм позволяет исследователям не только глубже изучить строение ископаемых двустворок, но и подойти к выяснению образа их жизни и условий существования.

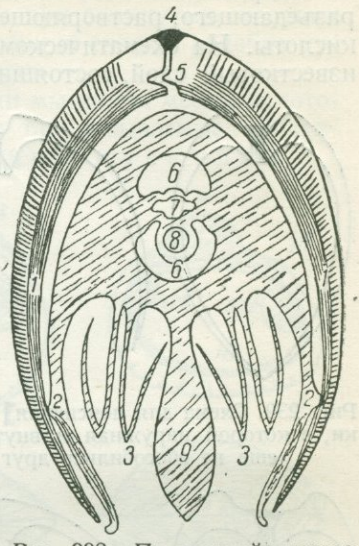


Рис. 238. Поперечный разрез пластинчатожаберного (сверху вниз).

1 — створки раковины; видны три слоя: наружный (тонкий, роговой), средний (призматический) и внутренний (перламутровый). Вверху видна эластическая связка *4* и замок *5*. Внутри раковины видны мягкое тело, в частности: вверху околосердечная полость *6*, сердце *7*, пищеварительный канал *8*, а внизу нога *9* и жабры *3*. Следует заметить место прикрепления мантии к раковине *2*, где расположена мантийная линия, а также—в самой нижней части рисунка — отогнутый кнаружи край мантии, который отлагает призматический и роговой слои; внутренний же перламутровый слой отлагается всей поверхностью мантии. Из книги Бэрри.

В подавляющем большинстве случаев пластинчатожаберные являются двусторонне-симметричными животными (рис. 237). Мягкое тело заключено в раковину, которая состоит из двух, обычно одинаковых створок. В отличие от других моллюсков они лишены ясно выраженной головы. В ротовой полости у них нет ни челюстей, ни терки: двустворки питаются крошечными пищевыми частицами, содержащимися в воде, и потому не нуждаются в размельчении пищи. Рот помещается на переднем конце тела, анальное отверстие — на противоположном конце. Все внутренности заключены в мантию, которая состоит из двух лопастей — правой и левой (рис. 238) и выделяет две створки раковины: правую и левую. Нога занимает срединное положение и часто имеет клиновидную или языковидную форму. Она не уплощена снизу, не имеет подошвы, которая характерна для ползающих моллюсков; у большинства двустворок нога приспособлена для зарывания. Справа и слева от ноги расположены жаберные полости, в которые сверху свисают жабры; жабра часто состоит из двух рядов тонких нитей или представляет собою две пластинки (отсюда и название *Lamellibranchiata* — пластинчатожаберные).

Большинство пластинчатожаберных — раздельнополые животные, но в различных группах их имеются гермафродиты. Из оплодотворенных яиц развиваются личинки, которые некоторое время свободно плавают.

Раковина появляется у свободно плавающей личинки пластинчатожаберного на спинной ее стороне в виде пленочки, которая далее развивается в две известковые створки, соединенные связкой. Каждая створка состоит обычно из трех слоев. Наружный слой роговой, не содержит извести; он защищает нижележащие известковые слои от разъедающего, растворяющего действия воды и содержащейся в ней углекислоты. На схематическом рис. 238 этот слой зачернен. Ниже лежит известковый слой, состоящий из призмочек. Этот призматический слой выделяется краями мантии по мере нарастания раковины по периферии последней. Третий, внутренний слой может быть назван пластинчатым, так как он состоит из тонких пластинок. Этот слой, в противоположность призматическому, выделяется всей поверхностью мантии. Он бывает либо фарфоровидным, либо, если он блестит и иридирует, — перламутровым. На внутренней поверхности раковины повторно отлагаются все новые и новые прослоечки этого пластинчатого слоя; поэтому в позднее образовавшихся частях раковины он тоньше, чем в частях ее, возникших ранее. Следовательно, если у животного истирается раковина и образуется дыра в той или иной части, то поврежденная часть не может быть восстановлена полностью: поверхность мантии может выделить в поврежденном участке лишь внутренний пластинчатый слой, но не призматический.

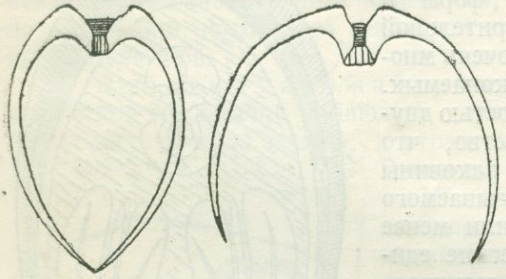


Рис. 239. Схема для пояснения функции связки, в которой наружная и внутренняя части еще не обособились друг от друга.

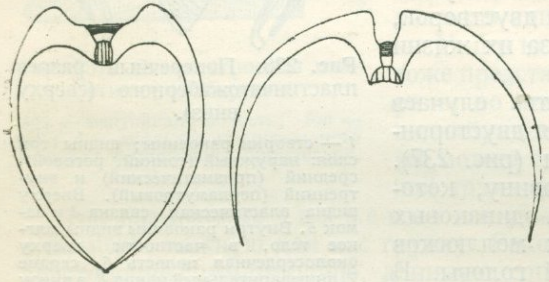


Рис. 240. Схема для пояснения функции связки наружной и связки внутренней.

Теперь мы перейдем к рассмотрению важнейших частей раковины. Для исследования и описания раковина обычно ориентируется так, чтобы макушка ее, т. е. та часть, от которой начался рост раковины, была обращена кверху, а противолежащий макушке край раковины — книзу (рис. 241). При таком положении раковины различают: 1) верхний край, расположенный вверху; 2) нижний край, противолежащий верхнему и расположенный внизу; 3) передний, соответствующий ротовой области тела, и 4) задний, соответствующий анальной области.

Створки раковины соединены друг с другом в верхней части связкой.

Связка может быть наружной, видимой с верхней стороны раковины даже при замкнутых створках, и внутренней, сверху невидимой или почти невидимой. Связка открывает створки. Для замыкания же створок служат так называемые сводящие мускулы (два или один):

когда мускулы сокращаются, сжимаются, створки смыкаются, а когда они расслабляются, связка автоматически открывает створки.

Действие связок иллюстрируется рис. 239 и 240. Наружная связка при замкнутых створках растянута наподобие пружинки, или резиновой ленты; когда мускулы расслабляются, наружная связка сокращается и створки раскрываются. Внутренняя же связка при замкнутых створках сжата; а когда мускулы расслабляются, внутренняя связка, подобно кусочку резины, расширяется и раздвигает створки.

На внутренней поверхности каждой створки мы видим места, к которым прикреплены замыкающие мускулы; это так называемые отпечатки сводящих или замыкающих мускулов.

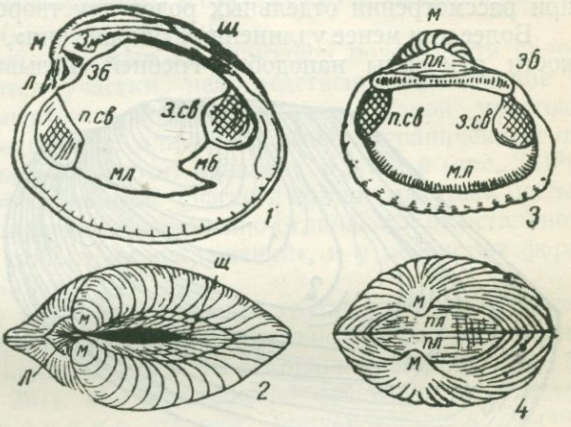


Рис. 241. Основные элементы морфологии раковины у пластинчатожаберных

1 и *2* — *Venus*; *3* и *4* — *Arca*; *М* — макушка, *зм* — замок; *зб* — зубы; *л* — лунка; *щ* — щиток; *п. св* — передний сводящий мускул; *з. св* — задний сводящий мускул; *мл* — мантийная линия; *мб* — мантийная бухта; *пл* — связочная площадка. Из книги Бэрри.

У одних пластинчатожаберных имеется два сводящих мускула: передний и задний (рис. 241); у других существует лишь один сводящий мускул (рис. 260). Замыкая свои створки, животное защищает себя от нападений хищников; раковина служит ему прежде всего убежищем. На внутренней стороне каждой створки мы видим, кроме того, узкую, более или менее углубленную полоску—место прикрепления мантии к данной створке раковины (рис. 238[2] и 241). Это так называемая мантийная линия. Она тянется более или менее параллельно краям створки (нижнему, переднему и заднему). Верхний край каждой створки обычно утолщен и с внутренней стороны несет особые выступы (отростки), которые называются зубами (рис. 238[5]). Зубы одной створки входят в ямки другой створки. Зубы и зубные ямки образуют зубной аппарат или замок. Зубной аппарат имеет направляющее значение при закрывании раковины; он делает невозможным боковые смещения одной створки по отношению к другой и обеспечивает точное и полное замыкание раковины вдоль всех ее краев.

Познакомившись в общих чертах с важнейшими элементами строения двустворок, мы должны подробнее изучить строение и развитие этих морфологических элементов у различных групп этого класса.

Наружная поверхность раковины покрыта концентрическими линиями, следами или кольцами нарастания (рис. 250). Иногда некоторые из этих колец бывают выражены резче большинства и указывают на более или менее длительный перерыв в нарастании раковины (такие более грубые концентрические кольца иногда называются концентрическими уступами). В отношении некоторых форм исследова-

телями указывалось, что на наружной поверхности существуют кольца, возникновение которых имеет сезонный характер. В таких случаях по кольцам можно определить возраст (число лет) рассматриваемой особи (рис. 242).

Кроме этих концентрических линий или колец, которые хорошо заметны и на гладких снаружи раковинах, наружная поверхность может иметь разнообразные выступы, отростки и гребни, которые обычно объединяются под названием «украшений». Однако название это нельзя признать удачным, так как подобные выступы и гребни служат отнюдь не для украшения раковины, и его часто заменяют словами «скульптура» или «ребристость». С разными типами скульптуры мы познакомимся ближе при рассмотрении отдельных родов двустворок.

Более или менее удлиненные «украшения», которые тянутся по поверхности раковины наподобие гребней, называются р е б р а м и. Ребра бывают концентрические и радиальные. Концентрические ребра идут более или менее параллельно линиям нарастания раковины (рис. 316). Радиальные же расходятся от макушки по направлению к краям раковины (рис. 250).

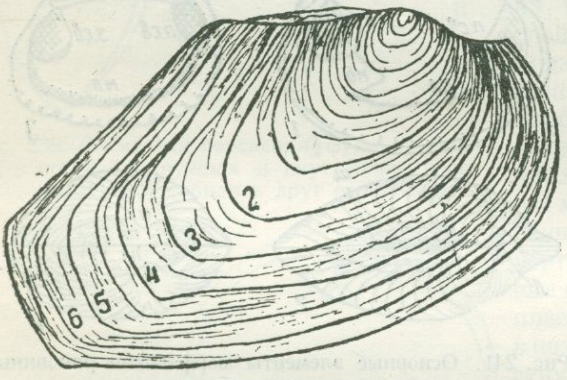


Рис. 242. *Anodonta*. Ныне живущая.
1, 2, 3, 4, 5 и *6* — годичные кольца роста. По Францу.

Какое значение могут иметь эти ребра и вообще все элементы скульптуры раковины? — Конечно, нельзя думать, что они существуют для того, чтобы украшать раковину. Попытаемся рассмотреть с биологической точки зрения различные типы «украшений».

Древнейшие первобытные двустворки были малы и имели тонкостенные, гладкие раковины. В дальнейшем филогенетическое развитие вело не только к усложнению организации тела, но и к увеличению его размеров. Требовалось усиление прочности раковины. У одних двустворок это достигалось простым и равномерным утолщением стенок раковины. Но это решение никак нельзя считать совершенным, так как оно требовало значительного расхода материала и вело к увеличению тяжести раковины. Другие формы достигали повышения прочности несколько иным путем и более успешно: увеличением кривизны створок. Третьи наконец осуществляли то же самое выработкой многочисленных радиальных складок створки. К числу таких двустворок относятся, например, *Pecten* и *Cardium*: они имеют радиальные ребра, расходящиеся от макушки к краям раковины (рис. 266 и 250). У них на нижнем краю раковины ребра заканчиваются зубцами, причем зубцы одной створки чередуются с зубцами другой, так что зубцы одной входят в соответствующие им выемки другой. Это способствует прочному замыканию раковины. Но основное назначение этих ребер заключается, повидимому, в увеличении прочности стенок раковины. Этим, однако, не ограничивается значение

ребристости раковины двустворок. Так многие формы, живущие на мягком, илистом дне, имеют длинные шипы, которые противодействуют погружению животного в ил (некоторые виды рода *Cardium*).

Исследователи ныне живущих двустворок подметили, что многие формы, у которых на наружной поверхности раковины, вдоль ее краев, имеются значительные выросты или шипы, менее страдают от хищных брюхоногих, пробуравливающих створки моллюсков. И действительно, стоит, например, взглянуть на раковину *Chama* (рис. 293), чтобы убедиться, что маленьким хищникам морей довольно трудно атаковать животное, защищенное такой раковиной. Кроме того, острые и резкие шипы естественно защищают пластинчатожаберных и от более крупных врагов, которые пожирают моллюсков (например от рыб).

У некоторых пластинчатожаберных на наружной поверхности более или менее резко выделяются участки, непосредственно граничащие с верхним краем створки впереди и позади макушки. Такой участок, лежащий впереди макушки и более или менее резко отграниченный от остальной наружной поверхности, носит название л у н к и (рис. 241[2]). Соответствующий лунке обособленный участок позади макушки называется щ и т к о м. Лунка и щиток обыкновенно отличаются от остальной наружной поверхности по характеру «украшений», и у ребристых форм они нередко лишены скульптуры.

Существенное значение для распознавания групп двустворок имеет положение макушки. Если макушка приблизительно одинаково удалена от переднего и от заднего конца створки, то раковина называется р а в н о с т о р о н н е й (рис. 267). Но большинство пластинчатожаберных имеют н е р а в н о с т о р о н н и е створки, причем макушка обычно бывает ближе к переднему концу, чем к заднему, хотя наблюдаются и обратные случаи (рис. 254).

Макушки обычно наклонены либо кпереди (рис. 241[1]), либо, реже, кзади. Прямые, не наклоненные ни кзади, ни кпереди, макушки наблюдаются гораздо реже.

Чрезвычайно важное значение для выяснения истории двустворок и для распознавания отдельных групп этого класса имеет устройство зубного аппарата.

Многие палеонтологи полагают, что зубы двустворок развились из радиальных ребер (рис. 243). Когда на гладких первоначально раковинах появились ребра, то эти последние обусловили зазубренность краев раковины. У нынешних форм зазубрины сильнее выражены вдоль нижнего края створки и слабее вдоль переднего и заднего краев. Но у некоторых древнейших двустворок такие ребра, повидимому, отходили от макушки и к верхнему краю, где в связи с этим также могли возникнуть зубцы. Эти зубцы должны были способствовать прочному замыканию раковины и предохранять ее от боковых смещений створок в плоскости симметрии раковины. Далее, в процессе эволюции верхние части ребер, направляющихся от макушек к верхнему краю, могли исчезнуть, а нижние их части, принявшие важную функцию зубного аппарата, могли сохраниться. Так могли развиться замочные зубы у двустворок. Если исходные формы обладали более или менее высокой (вытянутой в верхне-нижнем направлении) раковиной и значительным количеством ребер, то мог развиться замок, состоящий из многочисленных зубов, вертикально или круто поставленных по отношению к верхнему краю (т а к с о д о н т-

н ы й замок). Если же исходные раковины были, наоборот, более или менее удлиненными в передне-заднем направлении и имели сравнительно малочисленные ребра, то в замке должно было развиться небольшое количество зубов, из которых средние направлены вертикально по отношению к верхнему краю, а крайние — косо, наклонно. К этой последней схеме может быть сведен зубной аппарат весьма многочисленных двустворок, которые имеют короткие с р е д н и е зубы посредине замка и более длинные, параллельные верхнему краю б о к о в ы е зубы.

Теперь мы рассмотрим важнейшие типы строения зубного аппарата или замка.

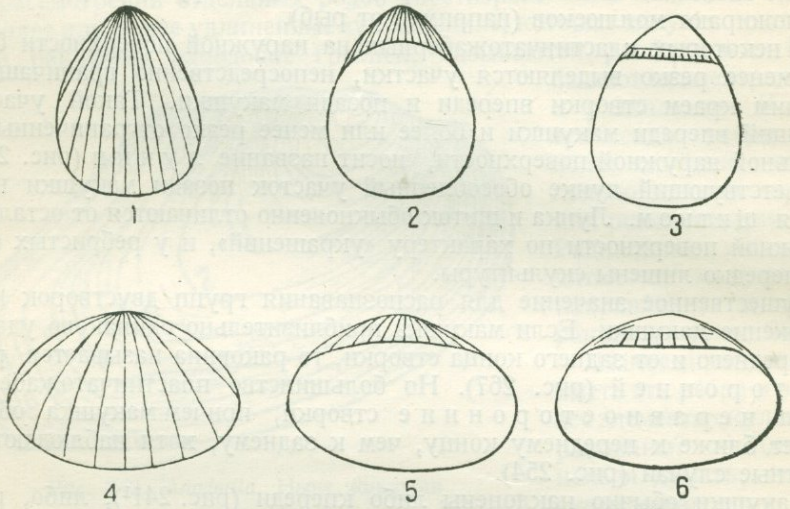


Рис. 243. Схема, поясняющая гипотезу зубов пластинчатожаберных.
1, 2 и *3* — развитие таксодонтных [зубов; *4, 5* и *6* — развитие гетеродонтных зубов. По Бэрри.

Т а к с о д о н т н ы й (рядозубый) замок состоит из ряда более или менее одинаковых зубов, чередующихся с ямками, которые служат для помещения зубов противоположной створки. Согласно изложенным выше соображениям об эволюционном развитии замка, этот тип замка является примитивным и может быть выведен из зазубрин верхнего края раковины (рис. 241[3] и 243[3]).

Другим важнейшим типом замка является г е т е р о д о н т н ы й (разнозубый) тип. По этому типу построен зубной аппарат множества ныне живущих и ископаемых двустворок. Короткие, более или менее вертикальные с р е д н и е, или к а р д и н а л ь н ы е, зубы находятся под макушкой. По обе стороны от кардинальных зубов располагаются удлиненные, более или менее параллельные верхнему краю створки б о к о в ы е з у б ы: спереди лежат передние боковые, а сзади — задние. Зубы одной створки входят в зубные ямки другой.

Для обозначения зубов гетеродонтного замка удобно пользоваться системой символов, состоящих из букв и цифр. Мы должны познакомиться с этой системой, так как нам предстоит рассмотреть ряд родов двустворок. Все б у к в ы п р а в о й с т в о р к и обозначаются

нечетными цифрами, а все буквы левой — четными. Кардинальные зубы обозначаются арабскими цифрами, причем нумерация этих зубов начинается от середины замка. Таким образом зуб *1* есть средний, центральный кардинальный зуб правой створки. Зубные ямки, служащие для помещения зубов противоположной створки, обозначаются двоеточием. Боковые зубы обозначаются римскими цифрами (нечетными для правой створки, четными для левой), причем перед цифрой, относящейся к переднему боковому зубу, ставится буква *A* (anterior — передний), а перед цифрой, указывающей на задний боковой зуб, ставится буква *P* (posterior—задний). Нумерация боковых зубов идет снизу вверх, так что *AI* есть нижний передний боковой зуб правой створки, а *AIII*— верхний передний боковой зуб правой створки.

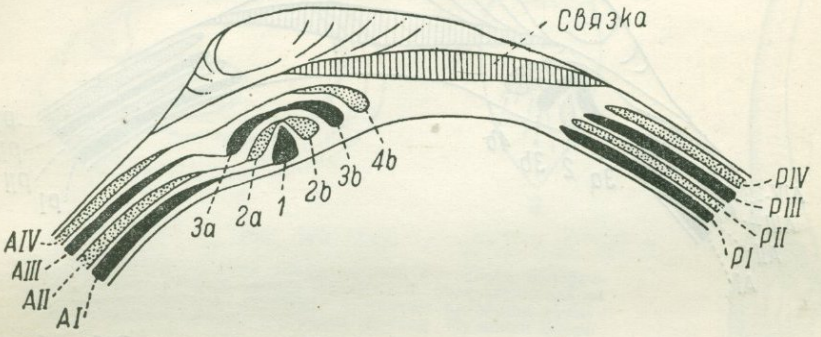


Рис. 244. Схема замка циреоидного типа. Правая створка. Зубы, происходящие от одних и тех же пластинок, показаны соединенными. Зубы правой створки зачернены: ямки, соответствующие зубам левой створки, покрыты точками. По М. Дэвису.

Если два кардинальных зуба представляют по своему происхождению две ветви одного и того же зуба, то они обозначаются одной и той же цифрой, к которой приставляются буквы *a* и *b*, так что *2a* есть в сущности лишь передняя ветвь, а *2b* — задняя ветвь одного и того же зуба *2*. Действительно, как мы видим на рис. 244, обе ветви зуба *2* охватывают один зуб *1* и в свою очередь охватываются двумя ветвями зуба *3*.

Среди гетеродонтных замков различаются замки циреноидные и замки люциноидные.

Схема циреноидного замка дана на рис. 244. Формула его такова:

AI : III :	*3a : I : 3b :*	*PI : III :*
A : II : IV	*: 2a : 2b : 4b*	*P : II : IV*

Таким образом, здесь посредине замка правой створки находится зуб *1*, по обе стороны от которого имеются ямки для зубов *2a* и *2b*. В левой створке имеется тоже три кардинальных зуба. Примером может служить замок раковин рода *Corbicula* (рис. 308—310).

Схематическое изображение люциноидного замка дано на рис. 245. Формула его следующая:

AI : III :	*3a : 3b :*	*PI : III :*
A : II : IV	*: 2 : 4b*	*P : II : IV*

Здесь, как видно по формуле и по рис. 245, центральным зубом замка является зуб *2* левой створки, а не зуб *1* правой. Люциноидный замок содержит, как мы видим, меньшее количество кардинальных зубов, чем цирреноидный. В качестве примера люциноидного замка можно взять замок рода *Cardium* (рис. 294).

В зубном аппарате редко присутствуют все зубы, указанные в приведенных выше формулах. Те или иные зубы, особенно боковые, часто недоразвиваются или совершенно отсутствуют.

Существуют и другие типы замка. Мы с ними познакомимся при рассмотрении отдельных групп двустворок.

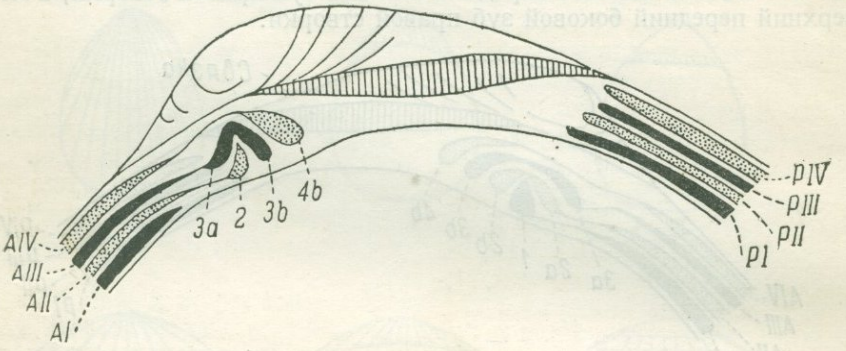


Рис. 245. Схема замка люциноидного типа. Правая створка. Зубы, образовавшиеся от одних и тех же пластинок, показаны соединенными. Зубы правой створки зачернены; ямки, соответствующие зубам левой створки, покрыты точками. По М. Дэвису.

Связка является весьма существенным элементом строения двустворок. У самых примитивных древних пластинчатожаберных связка, подобно створкам, была тонкой; будучи наружной, она растягивалась, когда сводящие мускулы держали створки замкнутыми, а когда мускулы расслаблялись, она сокращалась и открывала створки. Но по мере того как створки в процессе филогенетического развития пластинчатожаберных становились более толстыми, увеличивалась также и толщина связки. Когда связка сделалась сравнительно толстой, то при закрывании створок только наружная часть ее растягивалась, внутренняя же часть при этом сжималась (рис. 239 и 240). Эти две части при дальнейшей эволюции обособляются друг от друга. Некоторые двустворки сохраняют обе обособившиеся части, из которых наружная называется наружной связкой, а внутренняя — внутренней связкой (например род *Mactra*, рис. 335). Но обыкновенно одна из этих связок становится рудиментарной или совершенно исчезает, и функцию открывателя выполняет остающаяся связка.

Связка у некоторых двустворок лежит и впереди и позади макушек. Такая связка может быть названа двусторонней (обычно применяется термин «амфидетная» связка). Пример — связка у рода *Pectunculus* (рис. 259). Если связка лежит позади макушки, то ее можно назвать задней (такую связку обычно называют «опистодетной»). Такая связка наблюдается у большинства двустворок в связи с развитием у них неравно-

сторонности, выражающейся в том, что передняя сторона обычно укорачивается по сравнению с задней. Наружная связка обычно поддерживается вертикальными пластинками верхнего края раковины, которые называются связочными подпорками. Связка входит в щель, или бороздку, одной из стенок которой и служит связочная подпорка (рис. 327).

Внутренняя связка обычно представляет маленькую упругую подушечку, которая входит в особые ямки, расположенные на замочных площадках обеих створок. Эти ямки называются ямками для внутренней

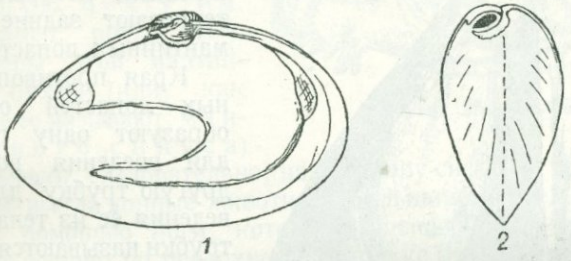


Рис. 246. *Mya*.

1 — внутренняя сторона левой створки; *2* — схема поперечного сечения. Видны: связка (зачернена), помещающаяся на особом ложковидном отростке, отпечатки сводящих мускулов, мантийная линия с глубоким синусом. Из книги Бэрри.

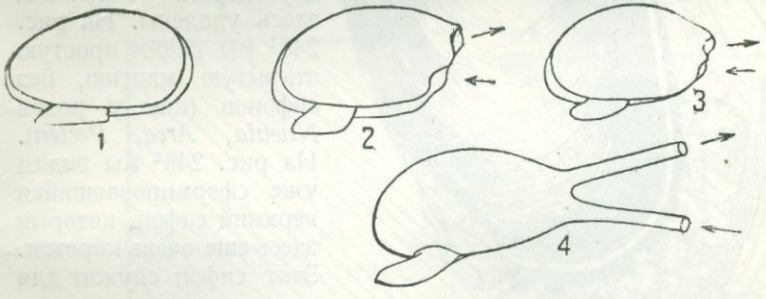


Рис. 248. Схема, поясняющая состояние краев мантии и развитие сифона у различных пластинчатожаберных.

1 — открытая мантия; *2* — задние края двух лопастей мантии соединены в одном месте; *3* — задние края двух лопастей мантии соединены в двух местах; *4* — края лопастей мантии срослись на всем своем протяжении, за исключением места выхода ноги и отверстий двух сифонных трубок.

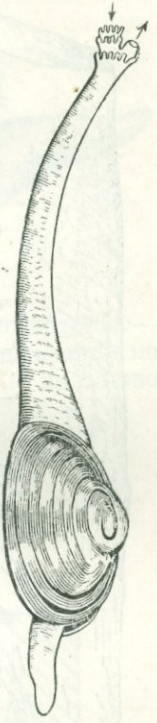


Рис. 247. *Mya arenaria* в ее обычном положении (живет, зарывшись в песок, над поверхностью которого выступают лишь кончики сифонов).

связки или просто связочными ямками (см., например, *Mactra*, рис. 333 и 335). У некоторых двустворок в одной из створок имеется особый вырост — ложечка, в которой помещается внутренняя связка и которой в противоположной створке соответствует связочная ямка. Такое устройство мы видим у рода *Mya* (рис. 246), и наблюдается оно тогда, когда створки, в связи с жизнью в норках, тонкостенны.

В дальнейшем мы рассмотрим вопрос о тонкостенности раковин моллюсков, которые живут в прорытых или просверленных ими норках (мы уже затрагивали этот вопрос при рассмотрении лингулы, стр. 156).

Для того чтобы вода вместе с содержащимися в ней пищевыми частицами могла доставляться к жабрам и ко рту, необходим ток воды, направленный снаружи внутрь мантийной полости. Необходим также и ток обратного направления — для вывода из тела воды. Ясно, что весьма нужным является приспособление против смешения воды, вводимой в тело, с «грязной» водою, выносимой из тела. Это достигается особыми изменениями, которые претерпевают задние края мантийных лопастей.

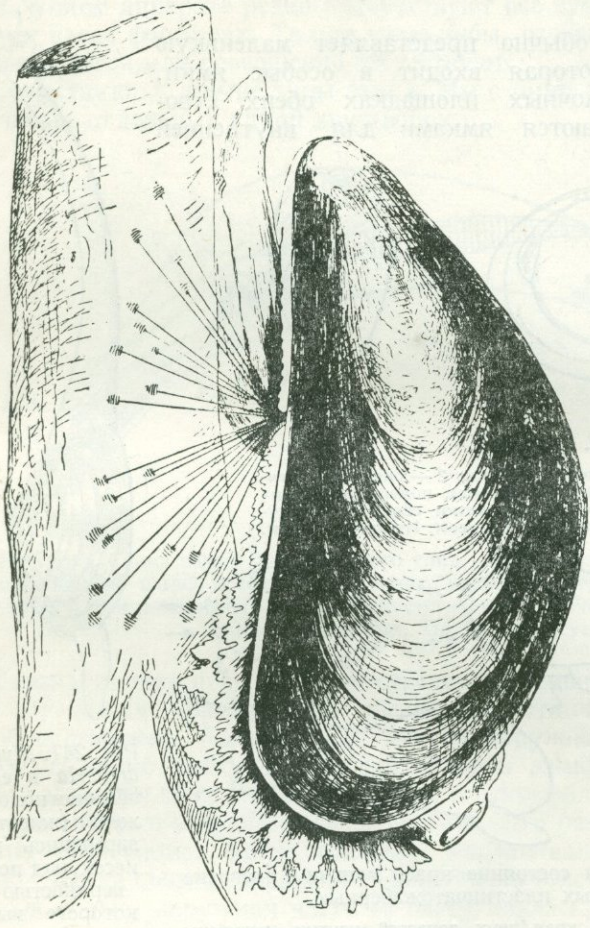


Рис. 249. *Mytilus edulis*, прикрепленный к постороннему предмету с помощью биссуса.

Края противоположных лопастей обычно образуют одну трубку для введения воды и другую трубку для выведения ее из тела. Эти трубки называются сифонами (рис. 247).

На рис. 248 изображены схемы мантии и сифонов у некоторых двустворок. Раковины здесь удалены. На рис. 248[1] мы видим простую открытую мантию, без сифонов (как у родов *Nucula*, *Arca*, *Pecten*). На рис. 248[2] мы видим уже сформировавшийся верхний сифон, который здесь еще очень короток. Этот сифон служит для удаления воды; ниже его мы не видим нижнего сифона, и отверстие для введения воды остается не замкнутым снизу, где края мантийных лопастей несколько сближены, но еще не срослись. Такое состояние наблюдается у рода *Mytilus* (рис. 249). Сращение мантийных лопастей под отверстием для введения воды приводит к образованию нижнего, вводящего сифона (рис. 248[3]). У двустворок, представляющих эту стадию, имеется два коротких сифона. Эти сифоны могут удлиняться. У рода *Cardium* сифоны еще довольно коротки (рис. 250). Сифоны могут втягиваться в раковину, что бывает необходимо перед смыканием створок. Это втягивание производится мантийными мускулами, которые прикрепляются к каждой створке вдоль мантийной линии ниже отпечатка заднего сводящего, или замыкающего мус-

кула. У форм, зарывающихся в илистый или песчаный грунт, сифоны сильно удлиняются (например у рода *Mya*, рис. 247).

Чем больше и длиннее сифоны, тем более мощны мантийные мускулы, которые втягивают сифоны в раковину, и тем длиннее должна быть линия прикрепления этих мускулов к створке. Соответственно этому задняя часть мантийной линии форм, обладающих большими сифонами, образует обычно изгиб—мантийную бухту (см. например рис. 241[1]). Размеры этой мантийной бухты (или, как иначе ее называют, мантийного синуса) указывают, следовательно, на величину сифонов. Пластинчатожаберные—почти всегда донные животные; большинство медленно передвигается по дну с помощью ноги, которая приспособлена не столько к ползанию (скольжению) по поверхности, сколько к углублению в ил.

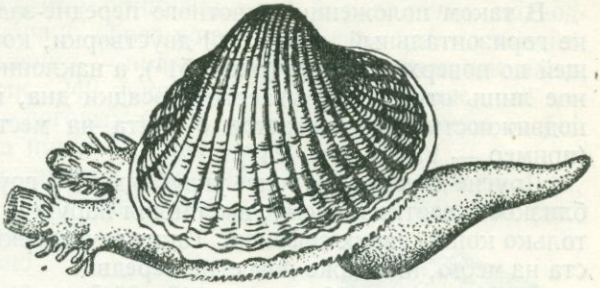


Рис. 250. *Cardium edule.*

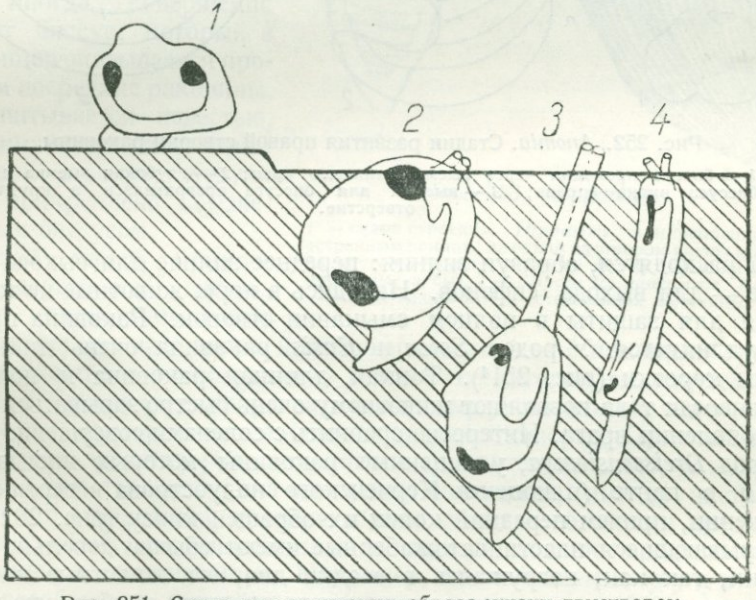


Рис. 251. Схема для пояснения образа жизни двустворок.

1 — Arca, ползающая, и в различной степени зарывающиеся формы: *2 — Venus*; *3 — Mya*; *4 — Ensis* (род, близкий к *Solen*). По Суиннертону и Бэрри.

На рис. 251 представлен ряд пластинчатожаберных, показывающий изменения, которые претерпевают двустворки при переходе от ползания по дну к зарыванию в осадки дна. Первым шагом в этом направлении является приобретение ногой языковидной формы, приспособленной для углубления ноги в ил (у малочисленных среди двустворок форм, способ-

ных к ползанию, нога несколько уплощена на нижней своей поверхности). Нога и передне-нижняя часть раковины теперь могут углубляться в песок или ил, задняя же часть раковины вместе с сифонами торчит над поверхностью осадков (рис. 251[2]).

В таком положении животного передне-задняя ось его является уже не горизонтальный, как у той двустворки, которая изображена ползающей по поверхности дна (рис. 251[1]), а наклонной. Таким образом, животное лишь отчасти зарывается в осадки дна, и, сохраняя значительную подвижность, передвигается с места на место с помощью своей ноги (пример — *Venus*, рис. 241).

Другие двустворки более углубляются в грунт, принимают положение, близкое к вертикальному, выставляя наружу, над поверхностью осадков, только концы своих сифонов. Такие двустворки уже реже переходят с места на место, или даже вовсе не передвигаются (пример — *Mya*, рис. 247, 251[3]). Нижние края створок тесно примыкают друг к другу, впереди же и сзади створки не соприкасаются друг с другом, а расходятся, образуя зияния: переднее зияние для выхода ноги и заднее — для выхода сифонов. Находясь в норе, животные не так нуждаются для защиты в полном смыкании створок. Раковина при этом тоже удлиняется. У родов *Solen* и *Ensis* раковина очень длинна, но сифоны коротки (рис. 251[4]). Тонкая, длинная раковина и положение ноги впереди тела позволяют животному очень быстро зарываться в песок при появлении врага. Интересно сравнить с соленами совершенно вымерший род *Dreissensiomya*, удлиненные раковины которых иногда встречаются в понте (плиоцене) Керченского полуострова в вертикальном положении, причем передний конец их обращен книзу (рис. 282).

Рис. 252. *Anomia*. Стадии развития правой створки раковины.

1 — биссус проходил через выемку нижнего края; *2* — глубокая выемка для биссуса видна справа; *3* — выемка для биссуса превратилась в круглое отверстие.

Зарывающиеся пластинчатожаберные имеют обычно довольно тонкие створки, так как, погружаясь в осадки дна, эти животные настолько защищены и от врагов и от разрушающего действия прибоя, что не нуждаются в особенно прочной и толстостенной раковине.

Такую же тонкостенную раковину имеют формы, живущие в пустотах, просверливаемых ими в твердом, скалистом грунте или в твердых подводных предметах, например фолады (род *Pholas*), у которых раковина снаружи покрыта зазубренными ребрами (рис. 340 — 342). Проникнув в какое-нибудь углубление, такая двустворка просверливает себе дорогу вращательными движениями своей раковины. Приспособленная к подобным движениям раковина имеет, естественно, более или

менее цилиндрическую форму. У фолад связка исчезает, а функцию ее берет на себя передний сводящий мускул, который помещается на отвороте верхнего края: при сокращении этого мускула раковина открывается (см. рис. 340 и 341, а также рис. 343).

Многие пластинчатожаберные прикрепляются к различным подводным предметам и ведут «сидячий» образ жизни временно или постоянно. Один из способов прикрепления — прикрепление с помощью так называемого б и с с у с а. На рис. 249 показан *Mytilus*, прикрепленный посредством бисусса — тонких роговых нитей, которые выделяются особой железой, расположенной на нижней стороне ноги.

Некоторые двустворки в юности прикрепляются с помощью биссуса, а во взрослом состоянии ведут свободный образ жизни (*Pecten*, рис. 266—267). Другие, например род *Anomia*, наоборот, прочно прикрепляются биссусом на всю жизнь. На рис. 252 изображена правая створка юной аномии; биссус выступает из-под нижнего края. После того как аномия прикрепляется, раковина, продолжая нарастать, иногда совершенно окружает биссус, который в конце концов оказывается проходящим посредине раковины. Он пропитывается известью, и раковина после этого лежит на правой створке, будучи прочно прикреплена обызвествленным биссусом.

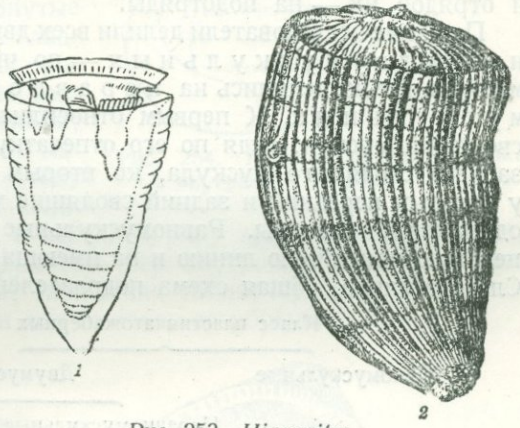


Рис. 253. *Hippurites*.

1 — схема строения. *Hippurites*, прикрепленный заостренным концом; на одной из створок видны «днища»; на другой створке, имеющей форму крышки, видны массивные зубы; *2* — *Hippurites gosaviensis*. Верхний мел. Австрия. 1/2 естественной величины.

Другой способ прикрепления двустворок заключается в прирастании раковины к твердым предметам или поверхности дна с помощью органического вещества — конхиолина — и извести, которая выделяется мантией у ноги. Способность прирастать может вырабатываться у тех пластинчатожаберных, которые лежат обычно на одной створке. При этом верхняя, не приросшая створка, изменяется сравнительно мало, а нижняя, приросшая, претерпевает значительные изменения, иногда настолько большие, что створка эта, потеряв всякое сходство со своими предками, приобретает облик, напоминающий скелетные образования представителей других типов животного мира. Например, так называемые р у д и с т ы, весьма своеобразные двустворки мелового периода (рис. 253), по внешнему виду похожи на некоторые одиночные кораллы. Тут мы имеем хороший пример к о н в е р г е н ц и и, т. е. схождения признаков различных групп организмов, вызванного одинаковыми условиями существования.

Для прирастающих форм очень характерно значительное утолщение стенок прикрепленной створки: мы уже знаем, что прикрепленные животные нуждаются для защиты от врагов в более прочном панцыре, чем подвижные животные, способные спасаться бегством, зарыванием в ил и т. д.; массивность же не ухудшает положения неподвижного животного.

Не только раковины, прирастающие ко дну или просто лежащие на одной из створок, бывают неравностворчаты (неравностворчатыми называются раковины, у которых створки отличаются одна от другой по величине, выпуклости, скульптуре, см., например, рис. 260—262, 292—293): неравностворчатость наблюдается иногда и у свободных и способных к передвижению пластинчатожаберных (см., например, рис. 339).

Классификация двустворок. До сих пор нет общепринятой классификации пластинчатожаберных, несмотря на то, что они представляют собою один из наиболее полно изученных классов животного мира. Особенно значительные разногласия существуют среди ученых относительно подразделения класса пластинчатожаберных на отряды и отрядов их — на подотряды.

Прежние исследователи делили всех двустворок на одномускульных и двумускульных — по числу сводящих мускулов; двумускульные же делились на неравномускульных и равномускульных. К первым относились формы, у которых передний сводящий мускул, судя по его отпечатку на раковине, заметно меньше заднего сводящего мускула, ко вторым же причислялись двустворки, у которых передний и задний сводящие мускулы имеют приблизительно одинаковые размеры. Равномускульные далее делились на имеющих цельную мантийную линию и на имеющих мантийную линию с синусом. Следовательно, общая схема подразделения была следующая:

Класс пластинчатожаберных

Одномускульные	Двумускульные	
	Неравномускульные	Равномускульные
		Имеющие цельную мантийную линию
		Имеющие мантийную линию с синусом

Эта классификация в целом не может быть признана правильной. Прежде всего неравномускульные стоят ближе к одномускульным, чем к равномускульным. Далее, хотя присутствие синуса и является важным признаком, но подразделять класс двустворок на основании только этого признака нельзя, так как синус развивался в разнообразных группах двустворок, в том числе и у некоторых из тех родов, которые причисляются к группе лишенных синуса, и даже у неравномускульных.

Зоологи нередко кладут в основание классификации пластинчатожаберных характер жабер. Но и эта классификация является в значительной степени искусственной.

Подразделение, которое дается ниже, основано в значительной степени на особенностях замка; оно, повидимому, сравнительно близко подходит к естественной классификации двустворок. Надо заметить, что, хотя классификация, основанная на строении замка, была впервые выдвинута в палеонтологии, в настоящее время самые авторитетные зоологи, изучающие нынешних моллюсков, придают весьма важное значение замку при разделении двустворок на отряды и подотряды.

Отряд *Taxodonta* (р я д о з у б ы е). Замок таксодонтный, т. е. с более или менее многочисленными зубами, которые расположены в два ряда, идущие вдоль передней и задней частей замочного края. Связка либо внутренняя, лежащая в ямке, расположенной между передним и задним рядами зубов, либо наружная, помещенная между макушкой и замочным краем. Мантийный синус бывает редко. Края створок часто бывают зазубрены.

Род *Nucula* (рис. 254 и 255, силур — ныне). Раковина замкнутая, овально-треугольная, очень неравносторонняя: задняя часть раковины гораздо короче передней. Щиток хорошо выраженный. Макушки слабо выдающиеся, несколько завернутые кзади. Наружная поверхность гладкая или украшенная тонкими радиальными или концентрическими ребрышками. Связка внутренняя; ложечка для нее направлена от макушки вперед и вниз. Замок состоит из переднего и заднего рядов маленьких дуговидных зубов, причем в переднем ряду зубов гораздо больше, чем в заднем. Внутренняя поверхность перламутровая. Отпечатки сводящих мускулов почти равные; мантийная линия цельная, отчетливо вдавленная; края створок почти всегда мелко зазубренные.

Рис. 254. *Nucula*, правая створка с внутренней стороны. Схема.

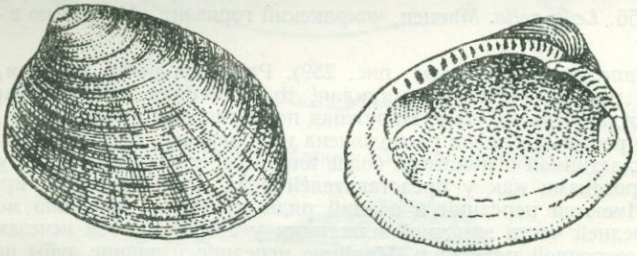


Рис. 255. *Nucula placentina*. Неоген. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

Род *Leda* (силур — ныне, рис. 256). К этому роду относятся небольшие, вытянутые в длину, сзади клювовидно суженные формы со слабо выдающейся макушкой, которая слегка завернута кзади. Раковина неравносторонняя: передняя часть ее короче задней. Ложечка внутренней связки маленькая, не выдающаяся. Она лежит между передним и задним рядами маленьких зубов. Задний ряд значительно длиннее переднего. Мантийный синус неглубокий.

Род *Arca* (триас — ныне, рис. 257 и 258). Раковина обычно вытянутая в длину, неравносторонняя: задняя часть обычно длиннее передней. Связка лежит на наружной площадке, расположенной между макушкой и замочной площадкой. Связочная площадка треугольная, покрытая многочисленными тонкими бороздками, которые образуют тупые углы. Углы эти обращены вершинами вверх, к макушке. Замочный край прямой. Замок состоит из двух рядов зубов, более или менее поперечных замочному

краю, обычно более многочисленных в заднем ряду. Оба ряда смыкаются под макушкой, где зубы сидят тесно и перпендикулярны к замочному краю. Отпечатки сводящих мускулов почти равные. Мантийная линия без синуса. Слой раковины, выстилающий внутреннюю поверхность, не перламутровый. Наружная поверхность часто украшена явственными радиальными ребрами.

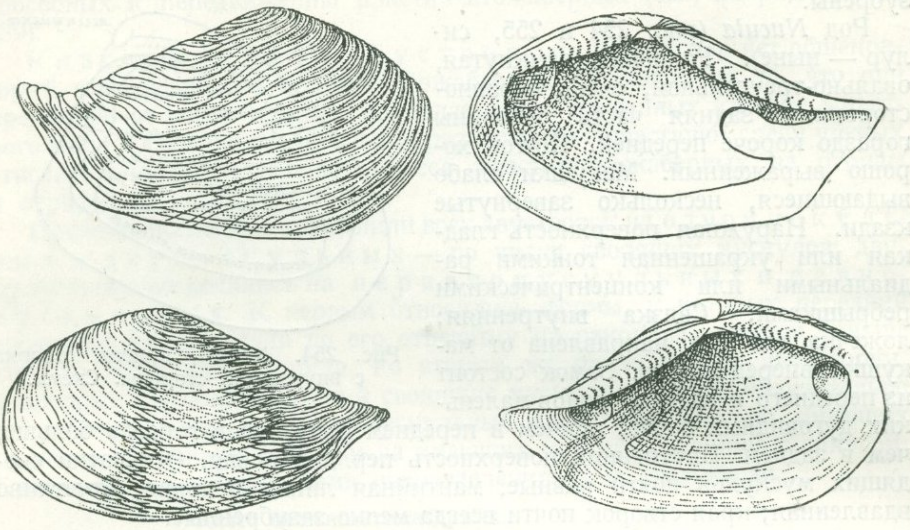


Рис. 256. *Leda pella.* Миоцен, чокракский горизонт. Увеличено в 4 раза.

Род *Pectunculus* (мел — ныне, рис. 259). Раковина почти круглая, равностворчатая, почти равносторонняя, выпуклая, толстостенная, изнутри фарфоровидная. Макушки иногда очень вздутые. Наружная поверхность с плоскими, но явственными радиальными ребрами. Связка расположена на площадке, лежащей между макушкой и замочной пластинкой и покрытой более или менее многочисленными узенькими угловатыми бороздками как у представителей рода *Arca*. Замочный край дуговидно изогнутый. Имеются передний и задний ряды коротких, довольно мощных зубов, которые в средней части замочной пластинки у старых особей исчезают вследствие расширения связочной площадки. Крайние передние и задние зубы почти горизонтальны. Отпечатки сводящих мускулов овальные. Свободные края створок с внутренней стороны зазубренные.

Отряд *Dysodonta* (б е з з у б ы е). Сюда относятся двустворки с одним отпечатком сводящего мускула или с двумя, но неравными отпечатками. Зубы либо отсутствуют, либо развиты слабо; только у немногих форм они довольно сильно развиты. Самое название отряда значит «беззубые». Мантийная линия почти всегда цельная, без синуса.

Животные ведут постоянно или временно прикрепленный образ жизни, прикрепляясь либо посредством биссуса, либо прирастанием одной из створок ко дну.

Род *Ostrea* появился, быть может, уже в карбоне, часто встречается с юры и продолжает существовать доныне (рис. 260—262). Раковина обычно довольно крупная, неправильных очертаний, неравносторонняя: левая створка, прикрепленная, больше правой и выпуклая; правая створка плоская или вогнутая. Стенки раковины внутри пластинчатые. Верхний край короткий. Макушка левой створки выдающаяся, завернутая

кпереди или кзади. Левая створка скульптированная, с многочисленными неправильными, мало выступающими радиальными ребрами, протяги, вающимися до края раковины; правая створка часто более или менее

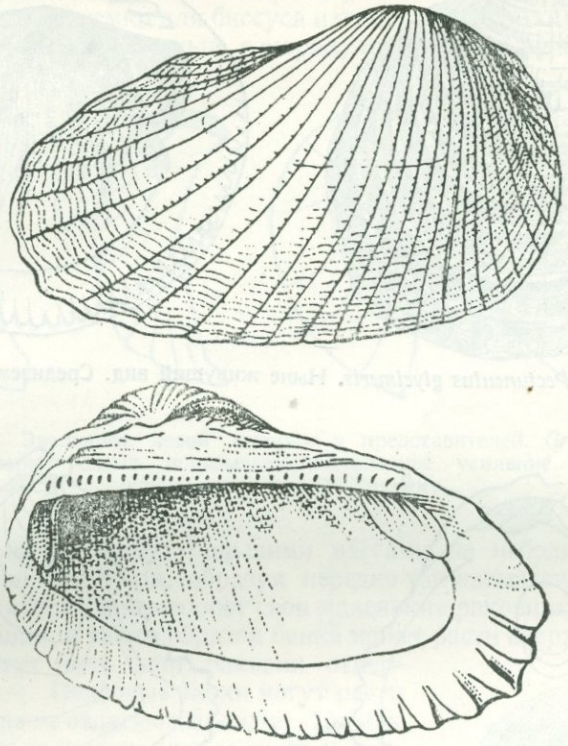


Рис. 257. *Arca turonica.* Миоцен. Увеличено в 3 раза.

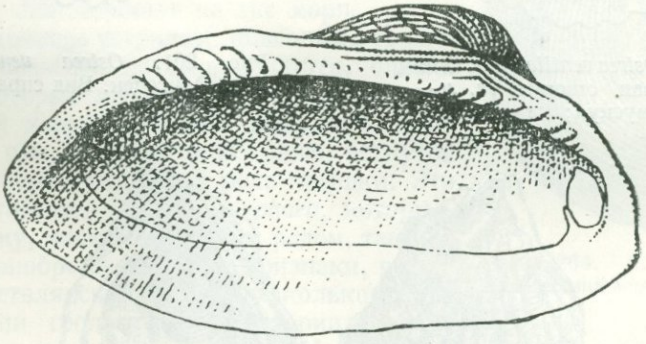


Рис. 258. *Arca barbata.* Плейстоцен, карангатские отложения. Увеличено в 2 раза.

гладкая. Связка внутренняя, двусторонняя. Ямка для нее треугольная, иногда сильно вытянутая в верхне-нижнем направлении. Зубов нет. Единственный мускульный отпечаток (соответствующий отпечатку зад-

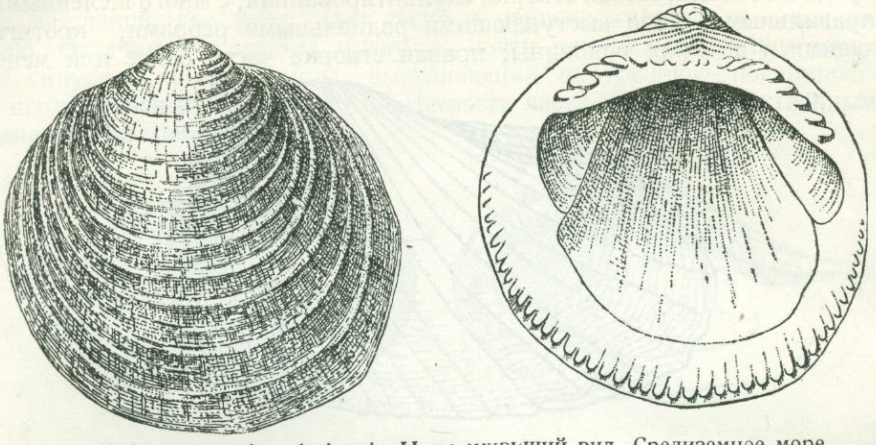


Рис. 259. *Pectunculus glycimeris.* Ныне живущий вид. Средиземное море.

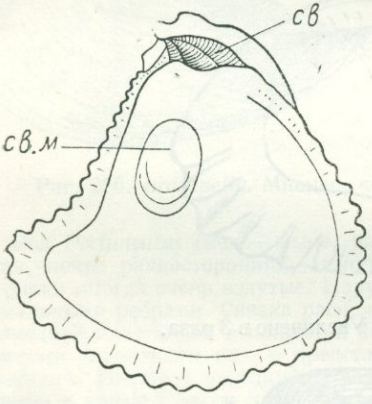


Рис. 260. *Ostrea ventilabrum.* Олигоцен. Левая створка. *св. м* — сводящий мускул; *св* — связка.

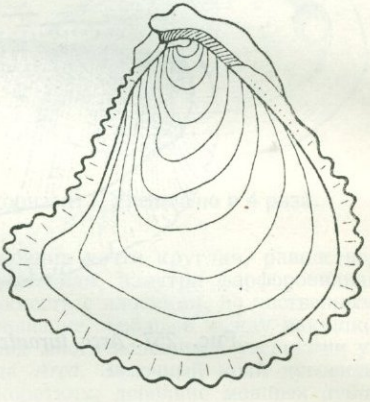


Рис. 261. *Ostrea ventilabrum.* Олигоцен. Вид справа.

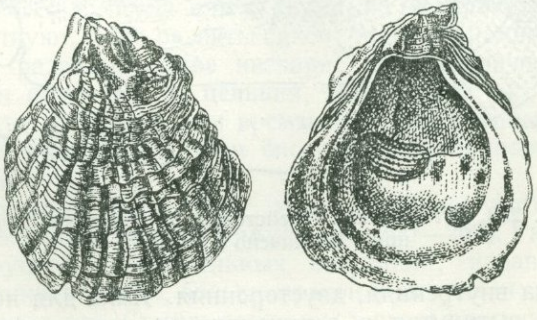


Рис. 262. *Ostrea digitalina.* Миоцен. Уменьшено.

него сводящего мускула других двустворок) лежит почти в центре или ближе к заднему краю раковины. Мантийная линия нечеткая. Настоящего перламутра нет, но внутренняя сторона у некоторых форм местами перламутроподобная. Выемки для биссуса нет. Сюда относятся обыкновенные устрицы. Живут исключительно в морях, причем в холодных морях они не водятся.

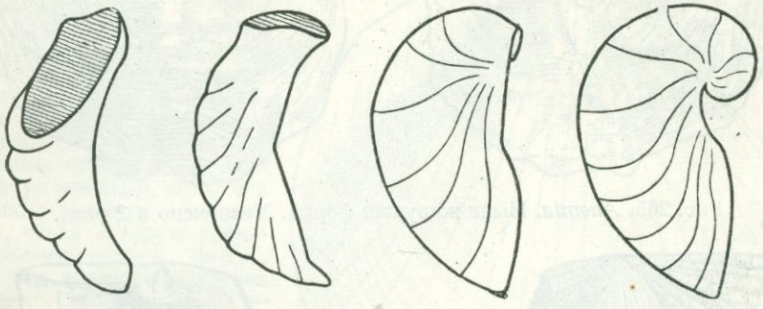


Рис. 263. Эволюция левой створки у представителей *Gryphaea* из нижней юры. Схема показывает постепенное усиление кривизны (слева направо). По Трумену.

Устрицы обычно живут большими массами на небольших участках мелководной полосы моря, образуя нередко так называемые устричные банки. Новые особи прикрепляют свои маленькие раковинки к имеющимся уже раковинам, и таким образом банка может расти вверх; под живыми устрицами могут быть слои раковин отмерших уже устриц. Подобные банки могут расти в тех местах, где не отлагаются осадки. Так как устрицы довольно прочно прирастают к подводным предметам, то в ископаемом состоянии положение их нередко оказывается тем же, какое они занимали на дне моря.

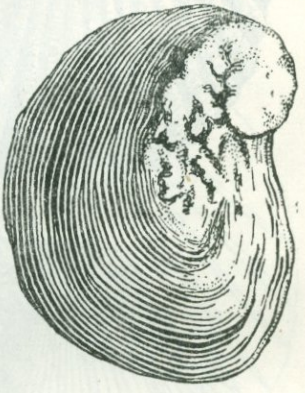


Рис. 264. *Exogyra conica*. Верхний мел (сеноман).

К настоящим устрицам, описанным только что под родовым названием *Ostrea*, близки формы, которые характеризуются сильно закрученной макушкой очень выпуклой левой створки при плоской или даже вогнутой правой створке, играющей роль крышки. Эти формы относятся к роду *Gryphaea*, который, повидимому, является ложным родом, так как формы, приобретающие его признаки, возникали, ответвляясь от устриц, несколько раз на протяжении геологической истории: в юре, в мелу и в третичном периоде. На рис. 263 показано эволюционное развитие грифеи из обыкновенной устрицы в нижнеюрское время.

Грифеи либо прикреплены всю жизнь макушками своих левых створок, либо в зрелом состоянии перестают быть прикрепленными и лежат свободно на дне.

Род *Exogyra* (верхняя юра — мел) характеризуется (рис. 264) тем, что макушки обеих створок раковины спирально закручены в одну сто-

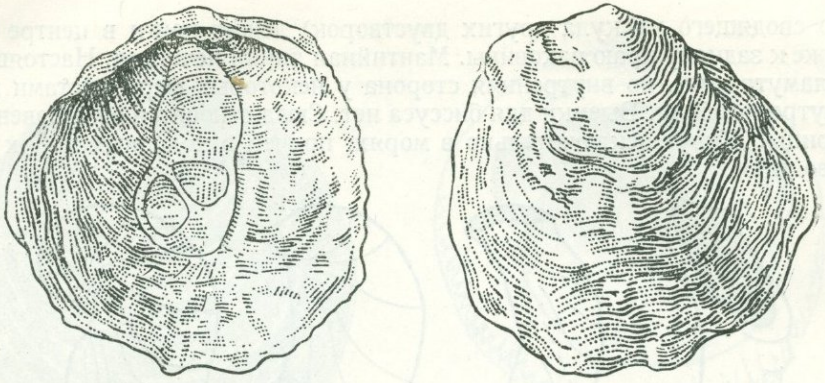


Рис. 265. *Anomia.* Ныне живущая форма. Увеличено в 2 раза.

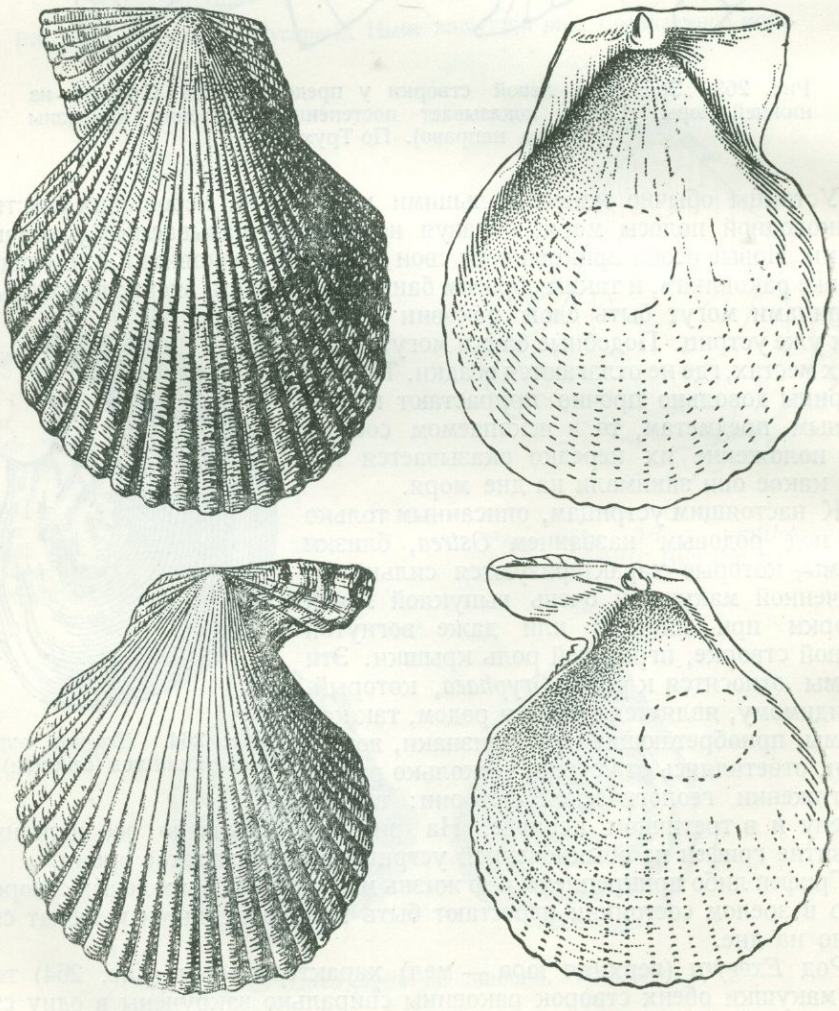
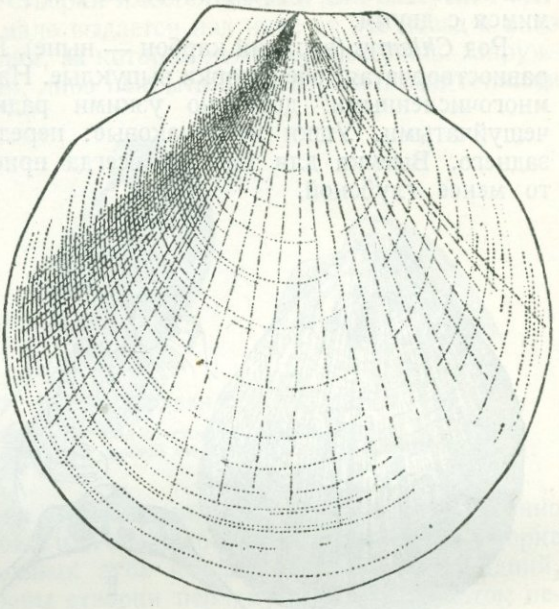


Рис. 266. *Chlamys varia.* Плейстоцен, карангатские отложения. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

рону, а именно назад, в то время как у грифей макушка левой створки, закручиваясь, не отклоняется ни кзади, ни кпереди.

Род *Anomia* (рис. 252 и 265, юра — ныне). Раковина неправильная, более или менее круглая, или овальная; она принимает облик тех предметов, к которым прикрепляется. Створки тонкие, просвечивающие, слегка перламутровые изнутри. Раковина нёравностворчата: левая створка целая, выпуклая, снабженная под макушкой связочной ямкой; она несет четыре мускульных отпечатка. Правая створка уплощенная, имеет вид крышечки; имеется широкая выемка, через которую проходит обызвествненный биссус, иногда эта выемка совершенно зарастает. Связочная ямка — на верхнем краю створки, позади входа в выемку. На этой створке имеется лишь один отпечаток сводящего мускула, находящийся посредине внутренней поверхности. Рис. 252 иллюстрирует способ образования и зарастание выемки для биссуса у аномии.



Род *Pecten* (девон — ныне). Раковина почти равносторонняя, равностворчатая или неравностворчатая; створки с хорошо развитыми ушками передним и задним (рис. 266—267). Раковина иногда прикрепляется с помощью рогового биссуса, который проходит через особую выемку правой створки. Наружная связка тянется вдоль верхнего края створок; внутренняя связка помещается в вертикальной узкой, центральной ямке. Замок состоит из нескольких расходящихся пластинчатых зубов, которые расположены по обе стороны от внутренней связки симметрично и развиты то слабее, то сильнее. Отпечаток единственного сводящего мускула расположен несколько эксцентрично (ближе к заднему краю, чем к переднему). Животные могут плавать или передвигаться скачками, хлопая створками.

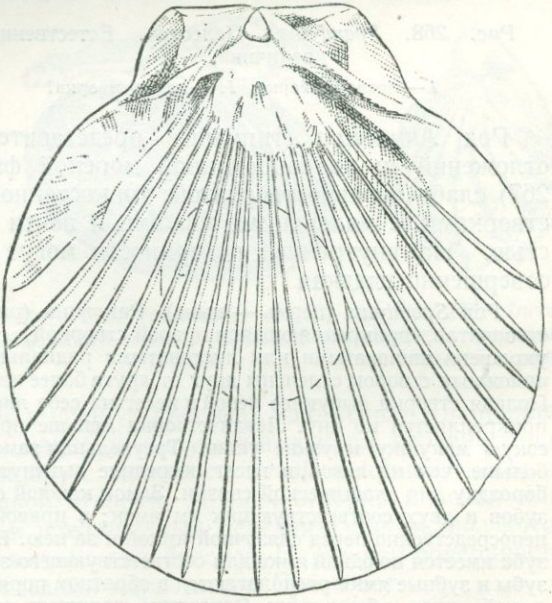


Рис. 267. *Amussium.* Ныне живущий вид.

Приведенная характеристика соответствует весьма широкому пониманию рода *Pecten*. В настоящее время этот обширный род *Pecten* в широком смысле слова подразделяют на ряд родов, из которых мы познакомимся с двумя.

Род *Chlamys* (верхний карбон — ныне). Раковина (рис. 266) не вполне равностворчатая; обе створки выпуклые. Наружная поверхность покрыта многочисленными, довольно узкими радиальными ребрами, нередко чешуйчатыми. Ушки неодинаковые: переднее обычно заметно больше заднего. Выемка для биссуса всегда присутствует, являясь то более, то менее глубокой.

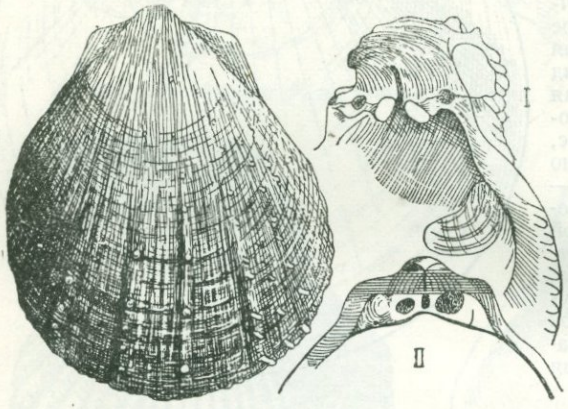


Рис. 268. *Spondylus*. Палеоген. Естественная величина.
I — правая створка; *II* — левая створка.

Рис. 269. *Avicula contorta*. Верхний триас.

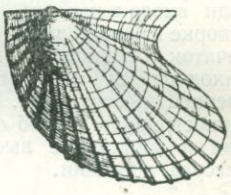


Рис. 270. *Avicula mosquensis*. Верхний мел.

Род *Amussium* (типичные представители известны из третичных отложений и из современной морской фауны) характеризуется (рис. 267) слабо неравностворчатой, тонкостенной раковиной с уплощенными створками, с маленькими ушками и почти гладкой наружной поверхностью. На внутренней поверхности могут быть ребра, но иногда она совершенно гладкая.

Род *Spondylus* (пермь — ныне). Раковина (рис. 268) неправильная, неравностворчатая, прикрепляющаяся правой створкой, с ушками. Наружная поверхность украшена шиповатыми или листоватыми радиальными ребрами. Макушки противоположных створок отделены друг от друга более или менее значительным расстоянием. Правая створка выпуклее левой и несет на себе листоватые пластинки, которыми она прикрепляется ко дну. Левая створка меньше правой, слабо выпукла, имеет невысокую макушку и узкие ушки. Треугольная замочная площадка на правой створке больше, чем на левой, и несет посредине вытянутую в верхне-нижнем направлении бороздку для эластической связки. Замок каждой створки состоит из двух массивных зубов и двух соответствующих им ямок; в правой створке имеется по одному зубу непосредственно перед связочной ямкой и за нею. Впереди переднего и позади заднего зуба имеется по одной ямке для соответствующего зуба левой створки. В левой створке зубы и зубные ямки располагаются в обратном порядке, т. е. по соседству со связочной ямкой лежат зубные ямки. Отпечаток сводящего мускула лежит почти в центре внутренней поверхности. К этому роду относятся раковины, неподвижно прирастающие своей правой створкой.

Род *Avicula* (триас — ныне). Раковина (рис. 269 и 270) обычно вытянута в длину, неравностворчатая (левая створка выпуклее и обычно

больше правой), неравносторонняя (передняя часть короче задней), с передним и задним ушком. Заднее ушко узкое, длиннее переднего. Под передним ушком правой створки имеется выемка для биссуса. Верхний край прямой. Макушка мало выдается над ним; от нее назад и вниз идет широкая вогнутая складка, за которой лежит заднее ушко. Наружная поверхность либо гладкая, либо покрыта концентрическими тонкими

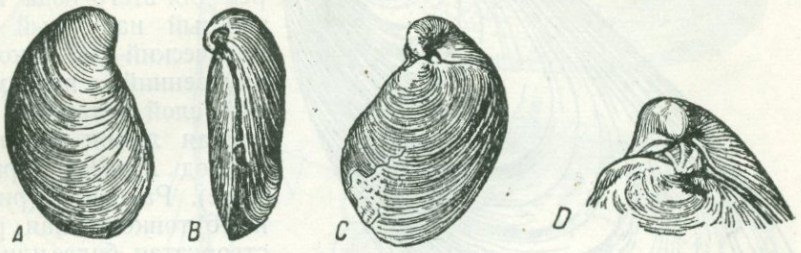


Рис. 271. *Aucella*. Верхняя юра.

A — левая створка; *B* — вид сбоку; *C* — вид со стороны правой створки; *D* — макушки (с правой стороны): видно ушко правой створки. Из книги Иловайского.

ребрышками или радиальными ребрышками. Связка лежит в косвенно вытянутой ямке. Зубов нет вовсе или они слабо развиты (в каждой створке один-два маленьких кардиальных зуба и один пластинчатый задний, боковой). С внутренней стороны створки перламутровые. Отпечаток переднего сводящего мускула обычно отсутствует. Отпечаток заднего сводящего мускула почти в центре.

Нынешние представители этого рода известны в теплых и умеренно теплых морях.

Род *Aucella* представлен в верхней юре и в низах мела; важное значение имеет в верхне-юрских отложениях Европейской части СССР и арктической области (рис. 271). Раковина тонкостенная, неравносторонняя (макушки значительно выдвинуты вперед), удлиненная в направлении оси, идущей от макушки к заднему концу нижнего края, неравностворчатая. Левая створка выпуклая, с сильно загнутой макушой, которая выдается над макушкой правой створки. Правая створка плоская или слабо выпуклая, с маленьким ложковидным передним ушком, под которым в левой створке имеется выемка для биссуса. Наружная поверхность покрыта концентрическими следами нарастания. Зубов нет.

Рис. 272. *Inoceramus cripsii*. Верхний мел. Уменьшено в 2 раза.

Рис. 273. *Inoceramus sulcatus*. Нижний мел. Уменьшено.

Род *Inoceramus* в широком смысле слова представлен в юрских и особенно в меловых отложениях, где многие его представители являются чрезвычайно важными руководящими ископаемыми. Створки имеют весьма разнообразные очертания, как это видно на рис. 272—275. Раковина более или менее неравностворчатая, неравносторонняя (макушка

ближе к переднему краю раковины, чем к заднему). Наружная поверхность имеет концентрическую скульптуру, реже радиальные ребра. Связка помещается в многочисленных узких вертикальных связочных ямках. Зубов нет. Очень характерен для этого рода весьма толстый наружный призматический слой раковины; внутренний, перламутровый слой — тонкий. Мантийная линия без синуса.

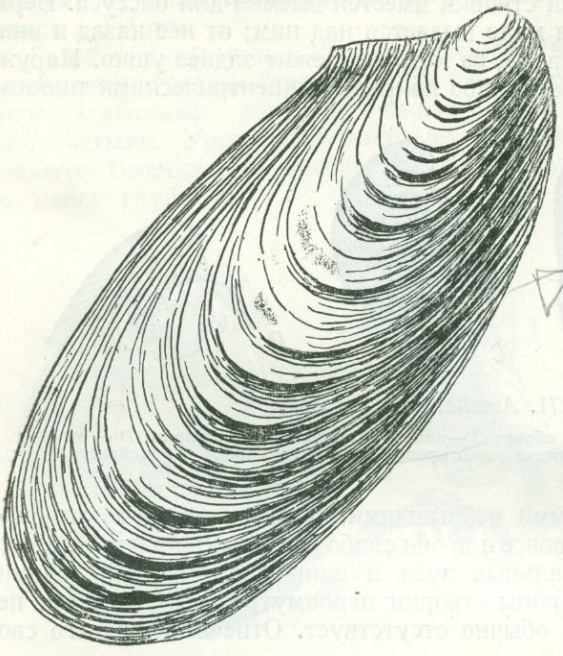


Рис. 274. *Inoceramus labiatus*. Верхний мел.

Род *Mytilus* (триас — ныне). Раковина (рис. 249 и 276) тонкостенная, равностворчатая, более или менее клиновидная; макушки заостренные, расположенные на переднем конце раковины. Связка длинная, значительно углубленная, тянется вдоль верхнего края раковины. Биссус хорошо развит. Иногда непосредственно за носиками (макушками) нижний край несет ряд маленьких зубов; в других случаях зубы отсутствуют. Внутренняя поверхность створок иногда слабо перламутровая. Отпечаток переднего замыкающего мускула маленький, расположенный под носиками. Отпечаток заднего замыкающего мускула большой; он расположен близ задней части верхнего края. Животные морские.

Род *Modiola* (девон — ныне). Раковина (рис. 277 и 278) вытянута в длину, весьма неравносторонняя; макушки не на самом конце раковины: под ними развит выпуклый передний край. У носика нет зубов. Этот род близок к *Mytilus*.

Род *Congeria* (древнейшие несомненные представители известны из эоцена). Общая форма раковины (рис. 279 и 280) весьма значительно вариирует. Передний край сильно редуцирован, в связи с чем макушки находятся близ переднего конца раковины; иногда передний край совершенно отсутствует, и тогда макушки находятся на переднем конце раковины. Раковина снаружи гладкая, иногда с более или менее резким килем, идущим от макушки назад.

Рис. 275. *Inoceramus involutus*. Верхний мел.

Отпечаток переднего сводящего мускула маленький, лежит на особой перегородке, находящейся непосредственно за макушкой. Большой отпечаток заднего сводящего мускула помещается у заднего конца верхнего

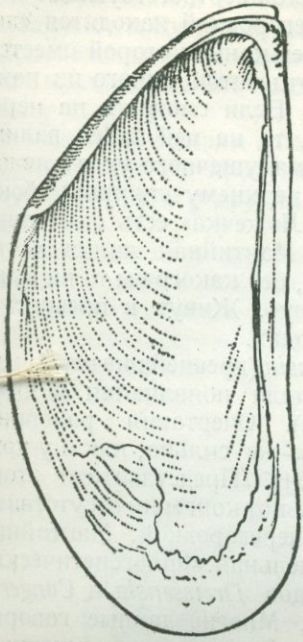


Рис. 276. *Mytilus* sp. (ныне живущий вид). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

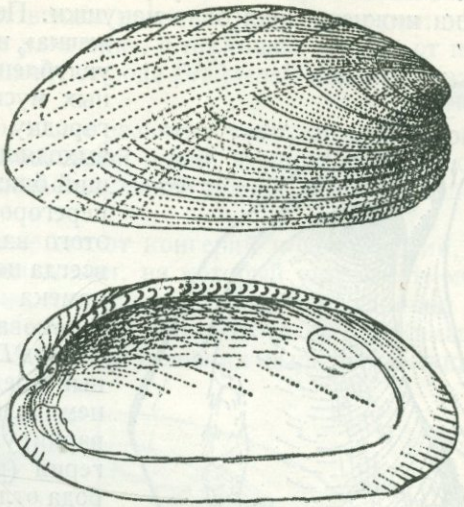


Рис. 278. *Modiola navicula*. Миоцен (сармат). Увеличено в 7 раз.

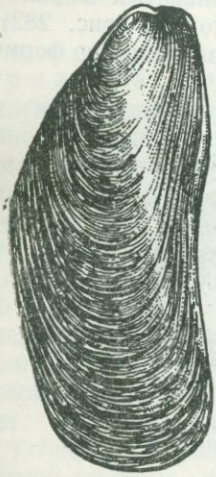


Рис. 277. *Modiola adriatica*. Черное море. Увеличено в 2 раза.

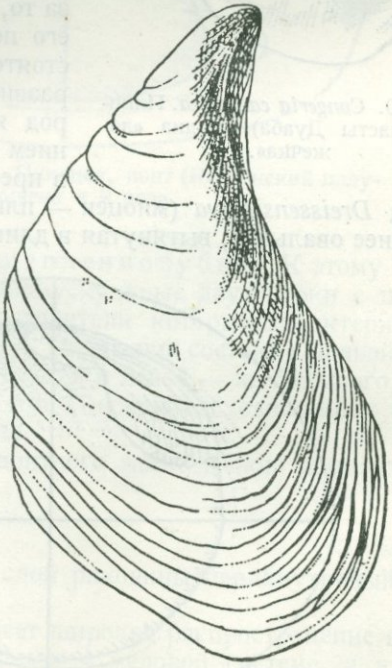


Рис. 279. *Congeria caucasica* Плиоцен. Пласты Дуаба. В естественную величину

края. Обычно имеется биссус, и часто наблюдается соответствующая ему выемка нижнего края близ макушки. Под перегородкой находится «ложечка», на заднем конце которой имеется углубленный отпечаток одного из ножных мускулов. Если смотреть на перегородку снизу, то на ней виден валик, выходящий из макушечного угла и лежащий близко к верхнему спинному боку перегородки. «Ложечка» есть окончание этого валика. Мантийная линия почти всегда цельная, без какого бы то ни было намека на синус. Живут в пресных и солоноватых водах.

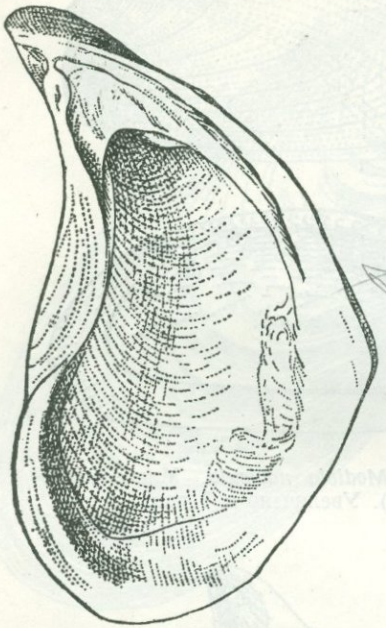


Рис. 280. *Congeria caucasica*. Плиоцен (пласты Дуаба). Видна «ложечка».

Род *Dreissensia* (древнейшие несомненные представители появляются в нижнем плиоцене). Очертания раковины вариируют так же сильно, как и у конгерий (рис. 281). Представители этого рода отличаются от конгерий отсутствием ложечки под перегородкой. Мантийная линия всегда цельная. Филогенетические отношения родов *Dreissensia* и *Congeria* мало изучены. Многие данные говорят за то, что род *Dreissensia* в нынешнем его понимании включает группы, самостоятельно, независимо одна от другой, развившиеся из конгерий, и что этот род является искусственным объединением таких групп. Дрейссенсии живут в пресных и солоноватых водах.

Род *Dreissensiomya* (миоцен — плиоцен). Раковина (рис. 282) более или менее овальная, вытянутая в длину, представляющая по форме сход-

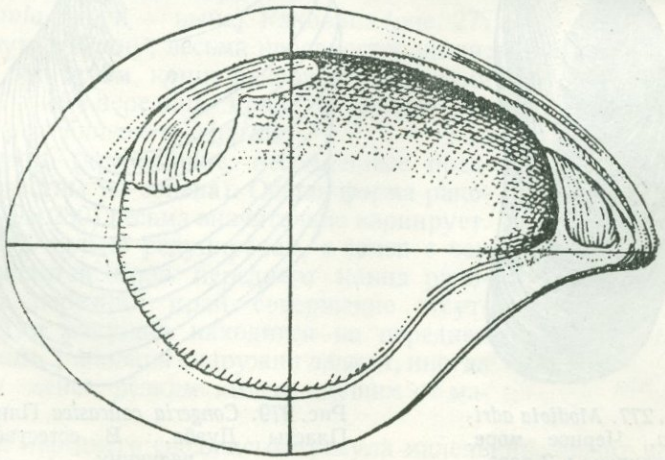


Рис. 281. *Dreissensia iniquivalvis*. Плиоцен (киммерийский ярус). Увеличено в 2 раза.

ство с раковиной *Modiola*. В отличие от конгерий и дрейссенсий всегда наблюдается более или менее явственное развитие переднего края, носики расположены не на самом конце раковины, а несколько позади от переднего конца переднего края. В отличие от рода *Dreissensia* имеется ложечка, как у конгерий.

Мантийная линия с более или менее развитым синусом, который варьирует от слабого притупления мантийной линии у одних форм до очень глубокой бухты у других. Наблюдается заднее зияние, а иногда и переднее.

Особенности рода, отличающие его от конгерий и дрейссенсий, возникли в связи с роющим образом жизни, на который указывает, между прочим, нахождение вертикально торчащих (наподобие раковин рода *Solen*) экземпляров, макушками вниз, в понтических слоях Камышбуруна (Керченский полуостров). В таких условиях была неизбежна редукция биссуса.

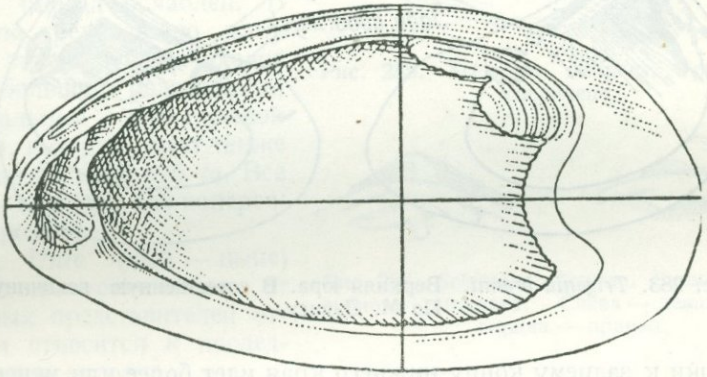


Рис. 282. *Dreissensiomya aperta*. Плиоцен, понт (Керченский полуостров). Увеличено в 2 раза.

Отряд *Schizodonta* (Расщепленнозубые). К этому отряду принадлежат равностворчатые, равномускульные двустворки с цельной мантийной линией, типичные представители которых характеризуются так называемым схизодонтным замком. Последний состоит в правой створке из двух расходящихся зубов *3a* и *3b*, а в левой — из большого, снизу раздвоенного зуба *2*, входящего в ямку между расходящимися зубами правой створки, и переднего зуба *4a*.

Таким образом, строение схизодонтного замка можно выразить следующей формулой:

Правая створка *3a* : *3b*.

Левая створка *4a* : *2*:

Связка наружная. Внутренний слой раковины перламутровый. Биссуса нет.

Род *Trigonia* (рис. 283 и 284) имеет широкое распространение в осадках юрской системы, реже встречается в меловой системе, а в более новых отложениях попадается чрезвычайно редко, хотя он представлен и в нынешней фауне (у берегов Австралии). Раковина равностворчатая, довольно толстостенная, часто треугольной формы, неравносторонняя; макушка близка к переднему концу раковины и завернута кзади. Боль-

шая, передняя часть наружной поверхности (переднее поле) покрыта концентрическими или радиальными ребрами или рядами бугорков.

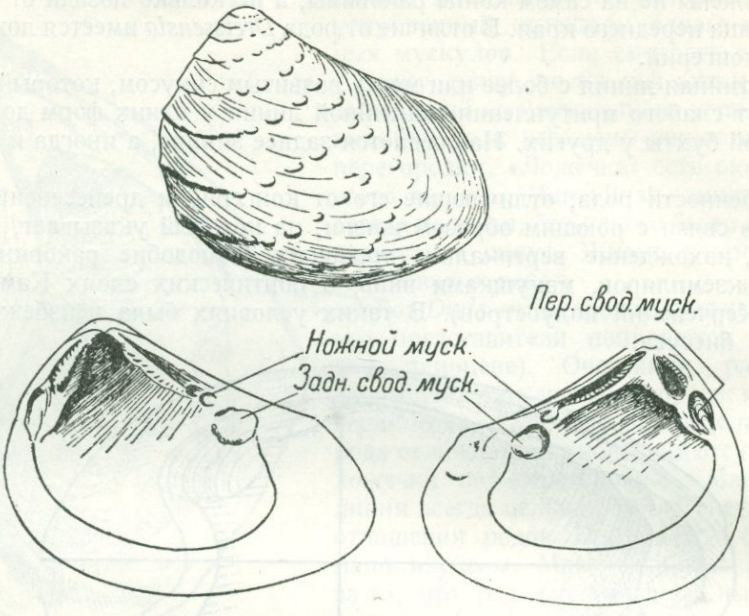


Рис. 283. *Trigonia bronni*. Верхняя юра. В естественную величину. По М. Дэвису.

От макушки к заднему концу нижнего края идет более или менее заметный киль, или перегиб; часть наружной поверхности, лежащая за килем (называемая задним полем), несет иную скульптуру, чем переднее поле. Связка наружная; она лежит в довольно короткой бороздке, позади макушек.

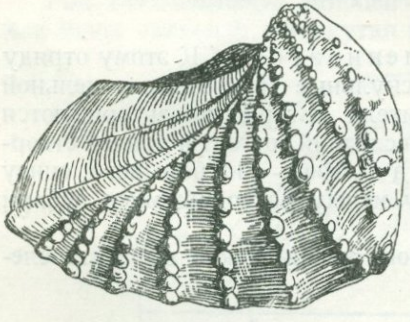


Рис. 284. *Trigonia navis*. Средняя юра.

Внутренняя поверхность раковины перламутровая. В каждой створке имеется по два довольно длинных зуба. В правой створке — кардинальные зубы *3a* и *3b*, из которых первый направлен вперед, а второй — назад, в левой же створке имеются кардинальные зубы *2* и *4a*, из которых *2* — раздвоенный, т. е. состоит из двух ветвей: передней и задней, и входит в пространство, заключенное между двумя расходящимися зубами противоположной створки. Другой зуб левой створки, *4a*, расположен вдоль передней ветви верхнего края раковины и ограничивает спереди ямку, служащую для помещения зуба *3a* правой створки. Зубы по своим бокам несут ряды поперечных бороздок; такие же поперечные бороздки имеются и на верхней стенке задней зубной ямки левой створки. Перед-

ний мускульный отпечаток, лежащий близ переднего края раковины, несколько меньше заднего. Мантийная линия без синуса.

Род *Schizodus* (рис. 285 и 286) известен из пермских отложений (в частности в казанском ярусе). Раковина более или менее овальная, с выпуклым округлым передним краем и косо срезанным задним. Макушка немного завернута назад. В правой створке два сильно расходящихся кардинальных зуба (*3a* и *3b*), приближенных к верхнему краю. Из этих зубов задний иногда ослаблен. В широкую треугольную ямку между этими зубами входит очень большой раздвоенный кардинальный зуб левой створки, которая имеет также передний боковой зуб *4a*. Все зубы — гладкие, без поперечных бороздок.

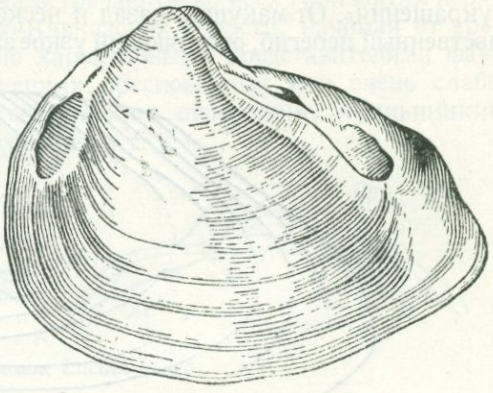


Рис. 285. *Schizodus obscurus*. Триас. Ядро. Увеличено.

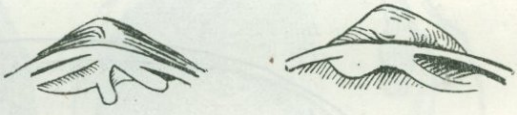


Рис. 286. *Schizodus obscurus*. Схема строения зубного аппарата. Слева — левая створка, справа — правая.

Род *Unio* (юра — ныне) значительно отличается от типичных представителей отряда и относится к последнему лишь условно.

Раковина (рис. 287) толстостенная, более или менее вытянутая в длину, не зияющая, очень неравносторонняя: передняя часть значительно ко-

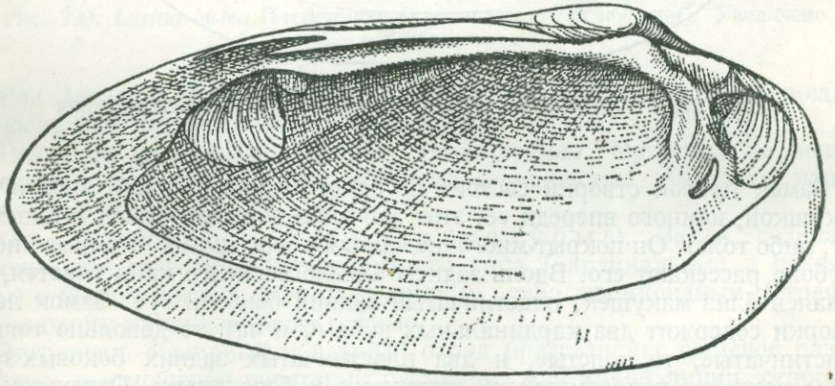


Рис. 287. *Unio pictorum*. Ныне живущий вид. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

роче задней. Снаружи раковина покрыта роговым слоем, под которым имеется тонкий призматический слой. Сильно развит перламутровый слой. Наружная поверхность покрыта концентрическими следами нара-

стания. На макушке почти всегда заметна скульптура: бугорки, ребрышки, складочки. Остальная, бо́льшая часть наружной поверхности обычно бывает гладкой, но иногда и здесь развиты более или менее заметные «украшения». От макушки назад и несколько вниз идет более или менее явственный перегиб, отделяющий узкое заднее поле от широкого переднего.

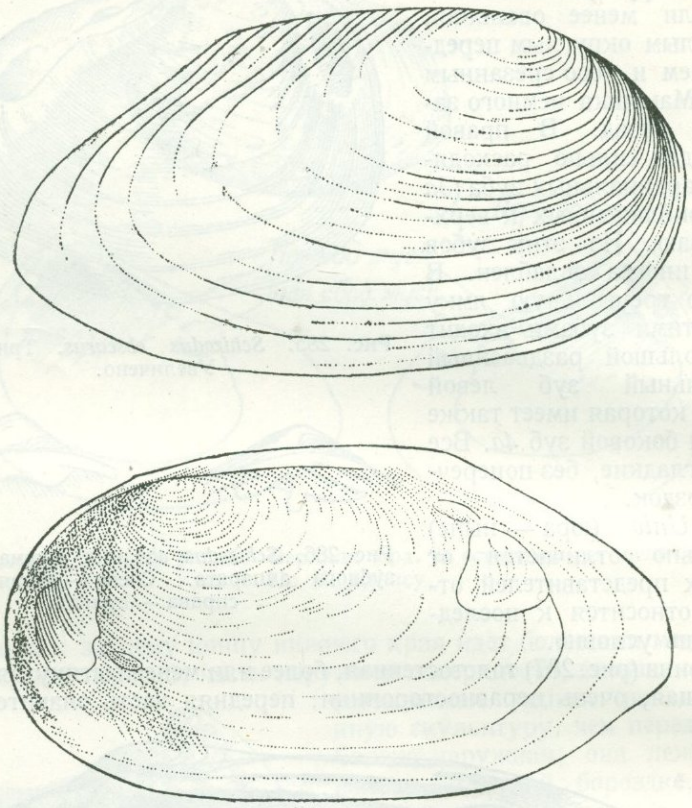


Рис. 288. *Anodonta* sp. Ныне живущая форма. Естественная величина.

Замок правой створки состоит из одного кардинального зуба *3* под макушкой, немного впереди ее; этот зуб либо довольно тонок и пластинчат, либо толст. Он покрыт многочисленными бороздками, которые иногда глубоко рассекают его. Вдоль заднего крыла верхнего края тянется, начинаясь близ макушек, пластинчатый задний боковой зуб. Замок левой створки содержит два кардинальных зуба (*2* и *4a*), то довольно тонкие, пластинчатые, то толстые, и два пластинчатых задних боковых зуба. Зубы покрыты неправильными штрихами и бороздками. Отпечаток переднего сводящего мускула углубленный; отпечаток заднего сводящего мускула менее углублен и несколько крупнее. Связка задняя. Мантийная линия простая, без синуса.

Представители рода живут в пресных водах, преимущественно в реках и озерах, изредка в слабо солоноватых бассейнах.

К роду *Unio*, понимаемому в широком смысле соответственно приведенному выше описанию, относятся чрезвычайно разнообразные формы как ныне живущие, так и ископаемые — из отложений рек, озер и озерморей. В частности виды этого рода встречаются во всех горизонтах верхне-третичных отложений Крымско-Кавказской области, начиная от средиземноморских слоев миоцена, но характерными представителями фауны они являются лишь в отложениях пресноводных или очень слабо солоноватых (так называемые левантинские отложения, куяльницкие слои северного побережья Черного моря и т. д.).

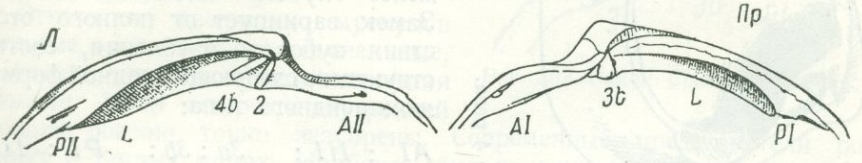


Рис. 289. Замок *Lucina lactea*.

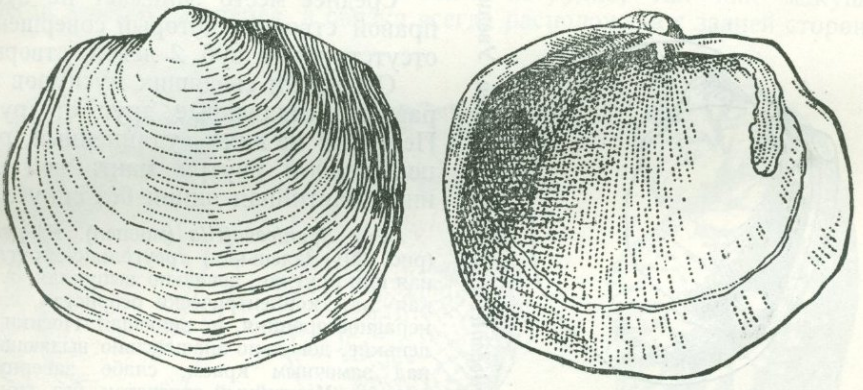


Рис. 290. *Lucina lactea* Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в 3 раза.

Род *Anodonta* (эоцен — ныне) близок к предыдущему роду, отличаясь от последнего отсутствием зубов (рис. 288).

Раковина удлиненно овальная, тонкостенная. Макушки не возвышающиеся, покрытые слабо заметными морщинками. Анодонты живут в пресных водах.

Отряд *Heterodonta* (разнозубые). Замок содержит хорошо развитые зубы гетеродонтного типа (кардинальные и боковые зубы) и бывает обычно либо цирeноидным, либо люциноидным. Отпечатки сводящих мускулов почти равные.

Этот очень обширный и важный отряд представляет большое разнообразие в отношении очертаний раковины, мантийной линии, строения связки и скульптуры раковины [1].

[1] К этому отряду мы здесь отнесли род *Corbicula*, который некоторыми исследователями причисляется к отряду *Schizodonta*.

Кроме того, отнесенные здесь нами к отряду *Heterodonta* роды *Tellina*, *Donax* и *Syndesmia* некоторыми исследователями исключаются из этого отряда.

Род *Lucina* (в широком смысле) охватывает многочисленные группы, которые обычно рассматриваются как самостоятельные рода (триас—ныне).

Раковина (рис. 289 и 290) довольно тонкостенная, равностворчатая, замкнутая, более или менее круглая, уплощенная или очень выпуклая, с завернутыми вперед макушками; наружная поверхность либо гладкая, либо «украшенная». Связка, более или менее глубоко сидящая, длинная. Замок вариирует от полного отсутствия зубов до озубления, соответствующего следующей полной формуле люциноидного типа:

AI : *III* : *3a* : *3b* : *PI* : *III* :
A : *II* : *IV* : *2* : *4b* *P* : *II* : *IV*

Среднее место занимает не зуб *1* правой створки, который совершенно отсутствует, а зуб *2* левой створки.

Отпечатки сводящих мускулов неравные, отдаленные друг от друга. Передний из них — удлиненный, расположенный внутри мантийной линии. Мантийная линия без синуса.

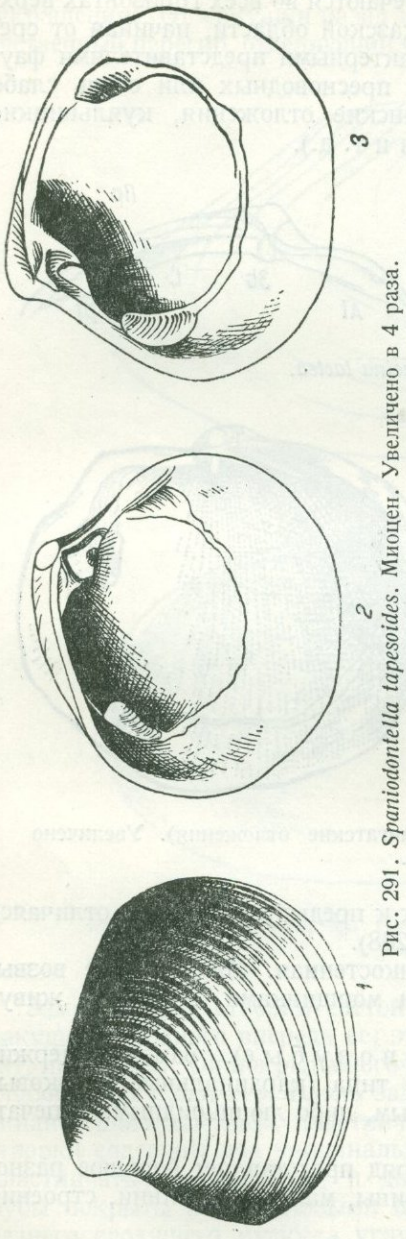


Рис. 291. *Spaniodontella tapesoides*. Миоцен. Увеличено в 4 раза.

Род *Spaniodontella* (миоцен). Раковина (рис. 291) маленькая, треугольно-округленная или круглая, довольно выпуклая, гладкая или концентрически ребристая, слабо неравносторонняя, не зияющая. Носики маленькие, довольно значительно выдающиеся над замочным краем, слабо завернутые вперед. Мантийный отпечаток без синуса, обыкновенно далеко отстоящий от нижнего края. Отпечатки сводящих мускулов почти одинаковые.

В правой створке имеется более или менее удлиненный кардинальный зуб. Над ним мы видим тонкий зуб, похожий на перевернутую букву V и состоящий из двух ветвей, сходящихся одна с другой под углом; за задней ветвью этого зуба лежит связочная ямка. В левой створке — большой топоровидный кардинальный зуб, состоящий тоже из двух ветвей; передней — тонкой и задней — толстой; позади задней ветви лежит связочная ямка.

Род *Chama* (мел — ныне). Раковина неправильная (рис. 292 и 293), неравностворчатая, толстостенная, более или менее круглая, прикрепляющаяся к посторонним предметам одной из створок. Макушки всегда завернуты вперед и спирально закручены, причем макушка прикрепленной створки всегда более высокая, чем макушка свободной створки.

Поверхность покрыта пластинками и шипами. У некоторых форм скульптура одной створки отличается от скульптуры другой. Связка наружная.

Свободная створка, имеющая вид крышечки, умеренно выпукла; она бывает то правой, то левой. В ней имеется два кардинальных зуба и один боковой (рис. 292).

Прикрепленная створка более глубокая, более крупная, чем противоположная. Замочная пластинка толстая, с мощным изборожденным кардинальным зубом.

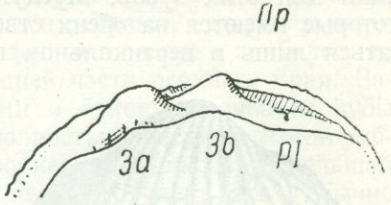


Рис. 292. Замок *Chama gryphoides*.

Отпечатки сводящих мускулов большие, продолговатые или овальные, часто морщинистые. Мантийная линия цельная. Края створок с внутренней стороны обычно тонко зазубрены. Современные представители рода живут в теплых морях. Наиболее обильно они распространены в области коралловых рифов.

Правильно ориентировать раковину нетрудно, так как макушки всегда завернуты вперед, а связка всегда расположена с задней стороны.

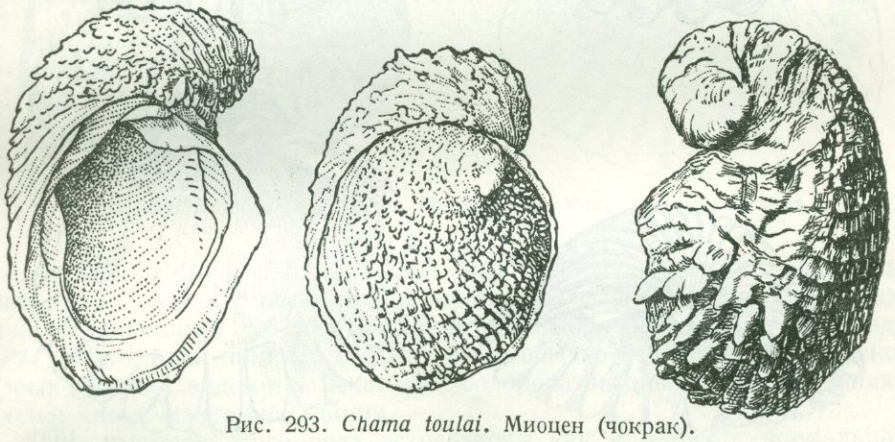


Рис. 293. *Chama toulai*. Миоцен (чокрак).

С хамой обыкновенно сближают своеобразную обширную группу почти исключительно вымерших (верхнеюрских и меловых) двустворок; эти последние имели значительно утолщенные и грубые зубы и прирастали одной из створок, которая была крупнее другой створки. В связи с прирастанием раковин к посторонним предметам обе створки подверглись во время эволюционного развития этой группы весьма значительным изменениям. Двустворки этой группы (включая сюда и хаму) нередко называются т о л с т о з у б ы м и. Большинство этих животных жило в мелкой воде теплых морей.

Мы рассмотрим лишь один из родов этих толстозубых двустворок, который иллюстрирует крайнюю степень изменения в направлении развития неподвижно прикрепленной, сильно неравностворчатой раковины. Это — род *Hippurites* (верхний мел), принадлежащий к семейству рудистов, о котором мы уже упоминали, касаясь вопроса о прирастании раковин двустворок (стр. 181, рис. 253). Раковина толстостенная. Прикрепленная

(правая) створка — удлиненно-коническая или даже цилиндрическая, иногда несколько согнутая, прирастает своим острым концом. Другая верхняя (левая) створка имеет вид низкого конуса или плоская, в ней имеются массивные и очень длинные зубы. В нижней створке имеются ямки для этих зубов. Мускулы прикрепляются к особым выступам, которые имеются на обеих створках. Верхняя створка может передвигаться лишь в вертикальном направлении, подобно крышке чайника.

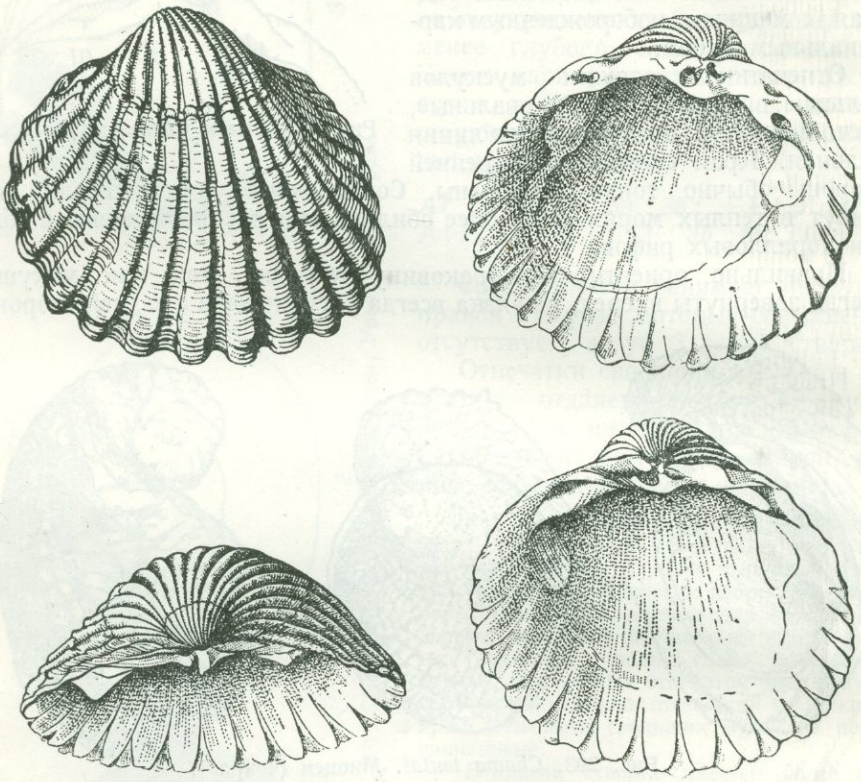


Рис. 294. *Cardium tuberculatum*. Плейстоцен (карангатские отложения). В естественную величину.

Весьма своеобразно внутреннее строение стенки нижней, прикрепленной створки. Наружный слой состоит из полых призм, идущих параллельно поверхности (а не перпендикулярно ей, как это обычно бывает у двустворок). Призмы эти пересекаются многочисленными поперечными пластинками. Таким образом, получается ячеистое строение наружного слоя. Внутренний слой состоит из многочисленных, налегающих друг на друга пластинок; ближе к острому нижнему концу нижней створки он распадается на ряд горизонтальных перегородок, которые очень похожи на днища кораллов. Эти «днища» гиппуритеса показаны на схематическом рис. 253 [1].

Представители этого рода иногда достигают огромной длины (около 1 *м*). Рудисты, представителем которых является только что рассмотрен-

ный род, нередко играют роль рифостроящих организмов; иногда они переполняют целые пласты (рудистовый известняк).

Род *Cardium* (палеоген — ныне). Раковина (рис. 294) сильно варьирует по своим очертаниям: чаще всего она либо округлая, либо овальная, большею частью замкнутая; макушки завернуты вперед, либо высокие, либо низкие. Раковина покрыта радиальными ребрами, которые у некоторых представителей сходят на-нет. Связочные подпорки то более, то менее удлиненные; они тянутся вдоль задней части верхнего края. Замок люциноидного типа с кардинальными и боковыми зубами; зубы у некоторых форм частично, а у других полностью исчезают. Когда зубной аппарат развит полно, в правой створке мы видим: 1) небольшой передний кардинальный зуб *3a*, позади и несколько ниже его — обычно более крупный задний кардинальный зуб *3b* и 2) по два боковых спереди

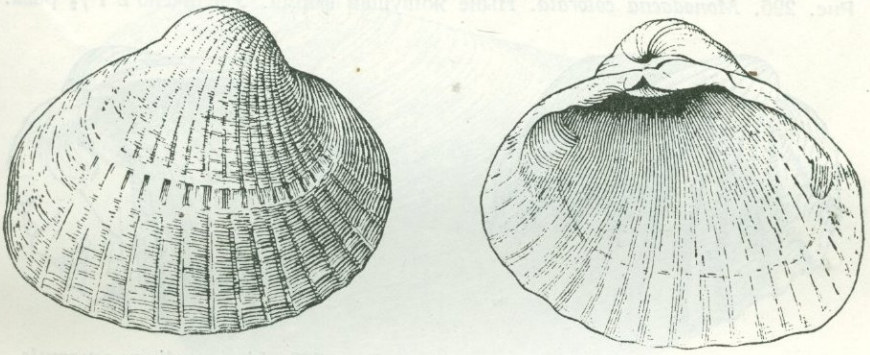


Рис. 295. *Didacna pontocaspia*. Плейстоцен. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

(*AI* и *AIII*) и сзади (*PI* и *PIII*). В левой створке: передний кардинальный зуб *2*, позади и несколько выше его — обычно менее крупный задний кардинальный зуб *4b* и по одному боковому спереди (*AII*) и сзади (*PII*). Мантийная линия у морских форм обычно без синуса, но у некоторых морских видов и у некоторых солоноватоводных подродов наблюдается синус мантийной линии.

Представители этого рода встречаются как в морях с нормальной соленостью, так и в бассейнах с ненормальной соленостью, в частности, в более или менее сильно опресненных.

Замечательно, что представители этого рода, приспособившиеся к жизни в солоноватой воде, сильно отклоняются от типичных морских кардиумов в отношении морфологии раковины. При этом особенно характерны изменения, претерпеваемые замком: нередко исчезают те или иные из зубов, а иногда — все зубы; в некоторых случаях зубы получают весьма своеобразное развитие. Некоторые из подобных эволюционных изменений раковины у солоноватоводных кардиумов иллюстрируются подродами, которые мы сейчас рассмотрим.

Для целого ряда горизонтов неогена и постплиоцена Крымско-Кавказской провинции различные группы этого рода содержат большое количество стратиграфически важных форм.

Подрод *Didacna* (миоцен — ныне). Раковина неравносторонняя (рис. 295). Очертания близки к четырехугольнику с округленными углами,

иногда треугольные или эллиптические, редко округлые. Макушки слабо завернуты вперед. Основное характерное свойство замка состоит в силь-

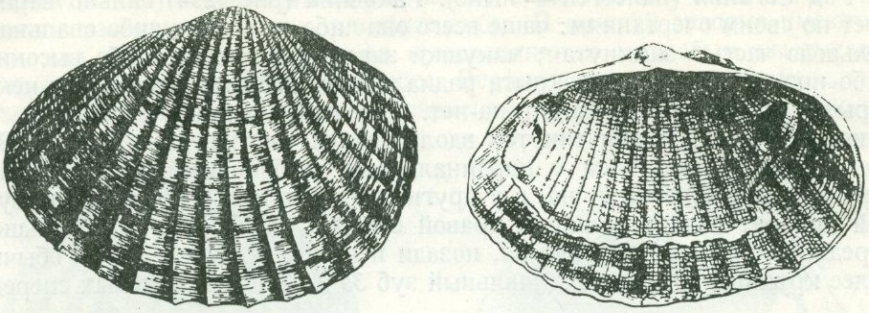


Рис. 296. *Monodacna colorata*. Ныне живущая форма. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

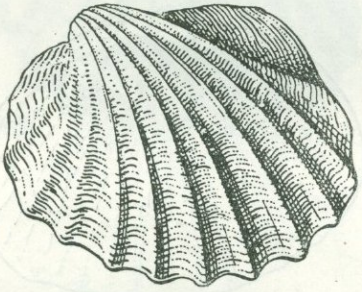


Рис. 297. *Limnocardium squamulosum*. Плиоцен (киммерийский ярус). Увеличено в 2 раза.

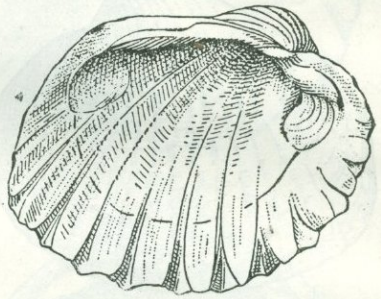


Рис. 298. *Limnocardium squamulosum*. Плиоцен Увеличено в 2 раза.

ном развитии кардинальных зубов. Замок сконцентрирован в кардинальных зубах. Последние всегда присутствуют, иногда они очень массивны. Чаще всего сильнее развит один зуб — передний в левой створке и задний в правой створке. Боковые зубы либо отсутствуют, либо присутствуют. Иногда они развиты лишь в правой створке и отсутствуют в левой. Мантийная линия цельная.

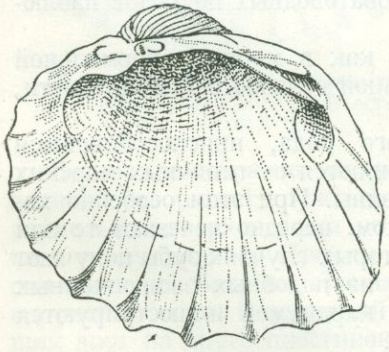


Рис. 299. *Limnocardium squamulosum*. Плиоцен. Увеличено в 2 раза.

Виды, относимые к этому подроду, отличаются от других солоноватоводных кардиумов концентрацией замка в области развития кардинальных зубов. Так, у подрода *Limnocardium* (рис. 297—299) и подрода *Prosodacna* (рис. 301—303) кардинальные зубы рудиментарны или отсутствуют (см. ниже). Некоторые представители подрода *Monodacna* похожи на дидакн по общей форме, ребристости и устройству замка. Монодакны, однако, имеют мантийный синус (рис. 296).

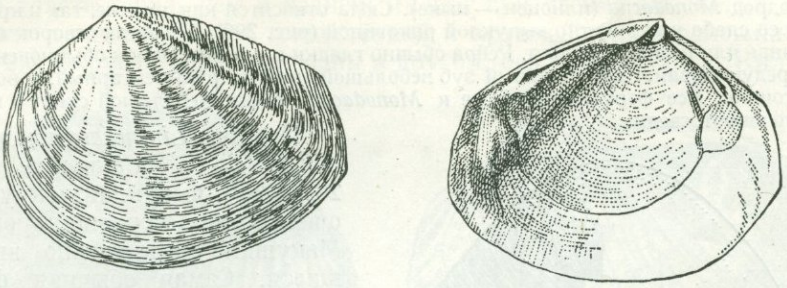


Рис. 300. *Phyllocardium planum*. Плиоцен, (понтический ярус). Увеличено в 2 раза.

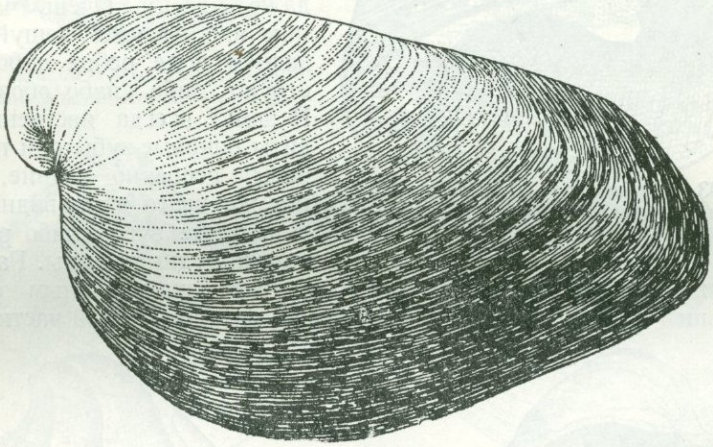


Рис. 301. *Prosodacna crassidens*. Плиоцен (киммерийский ярус). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

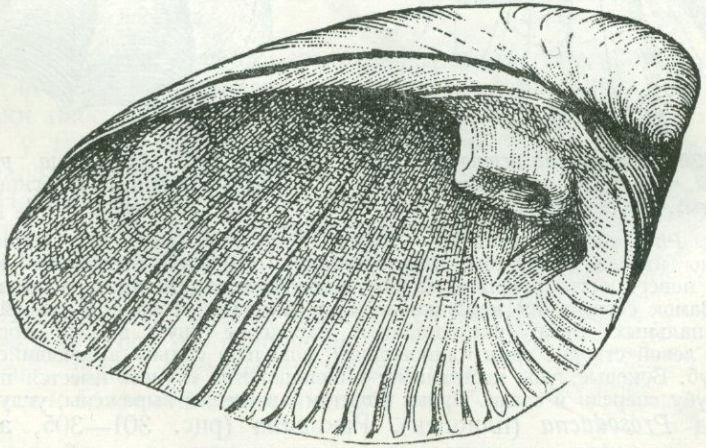


Рис. 302. *Prosodacna crassidens*. Плиоцен (киммерийский ярус). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

Подрод *Monodacna* (плиоцен — ныне). Сюда относятся как мелкие, так и крупные формы со слабо или заметно выпуклой раковиной (рис. 296). Толщина створок обычно умеренная или незначительная. Ребра обычно гладки и плоски. Замок обыкновенно заметно редуцирован. Кардинальный зуб небольшой, иногда рудиментарный, а боковые зубы тонкие. Все формы, относимые к *Monodacna*, имеют небольшой синус и иногда немного зияют сзади.

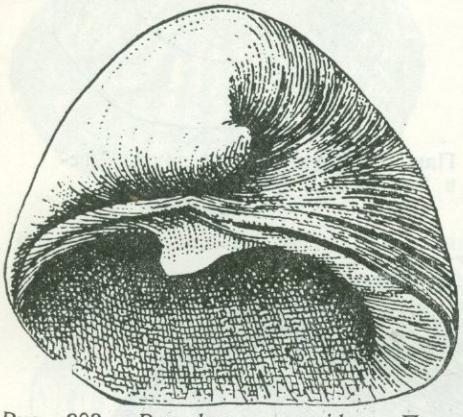


Рис. 303. *Prosodacna crassidens*. Плиоцен (киммерийский ярус). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

Подрод *Limnocardium* (миоцен — ныне). Раковина (рис. 297—299) выпуклая, округлого очертания, неравносторонняя. Макушки обыкновенно выдающиеся. Самая обычная форма ребер — треугольная, крышевидная, с плоскими промежутками; но иногда ребра округлены или даже плоски. Очень часто на них наблюдаются чешуйки. На заднем поле ребра либо отсутствуют, либо слабо обозначены. В замке всегда явственно развиты боковые зубы; они пластинчаты, особенно задние, передние же часто языковидны. Кардинальные зубы слабо развиты, иногда рудиментарны. Раковины некоторых видов обладают более или менее значительным синусом и в большей или меньшей степени зияют в задней своей части.

Рис. 304. *Prosodacna prionopleura*. Плиоцен (дуабские пласты). Увелич. в $1^1/_2$ раза.

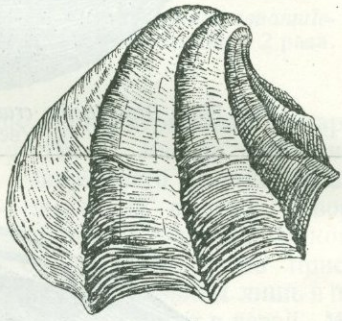


Рис. 305. *Prosodacna prionopleura*. Плиоцен (дуабские пласты). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

Подрод *Phyllocardium* (миоцен — ныне). Раковина (рис. 300) обычно очень плоская (но иногда выпуклая), толстостенная, овальная, вытянутая в длину. Наружная поверхность покрыта слабо выдающимися, иногда очень плоскими ребрами. Замок состоит из кардинальных и боковых зубов. В правой створке два кардинальных зуба, расходящихся наподобие двух ветвей перевернутой буквы V; в левой створке один клиновидный, довольно сильно выдающийся кардинальный зуб. Боковые зубы явственные; в большинстве случаев имеется по одному боковому зубу спереди и сзади. Лунка и щиток явственно выражены, углубленные.

Подрод *Prosodacna* (плиоцен). Раковина (рис. 301—305, а также 474—475) выпуклая, равностворчатая, неравносторонняя, более или менее вытянутая в передне-заднем направлении. Макушки довольно крупные, сильно завернутые вперед. В передней части раковина обычно

более толстостенна, чем в задней; иногда при весьма массивной передней части задняя бывает тонкостенной и хрупкой. Края раковины, как правило, округло переходят один в другой, без резких углов. Киля нет,

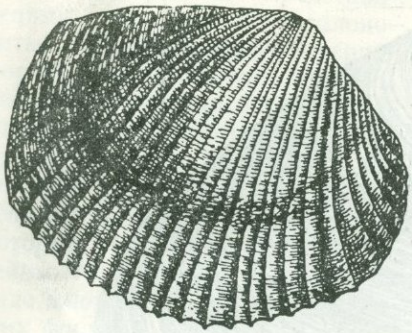


Рис. 306. *Adacna relicta*. Днестровский лиман. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

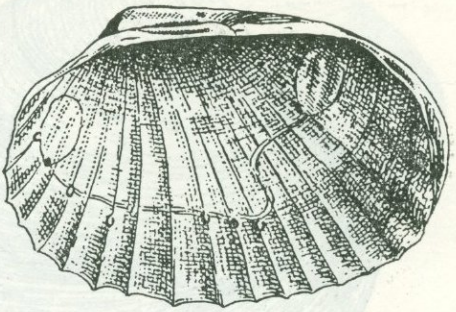


Рис. 307. *Adacna relicta*. Днестровский лиман. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

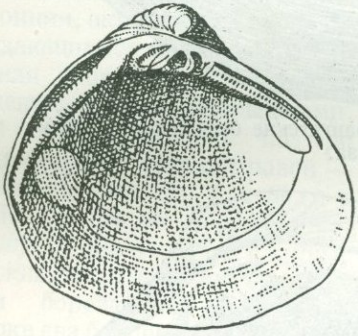


Рис. 308. *Corbicula cf. fluminalis*. Послетретичные отложения. Увеличено в 2 раза.

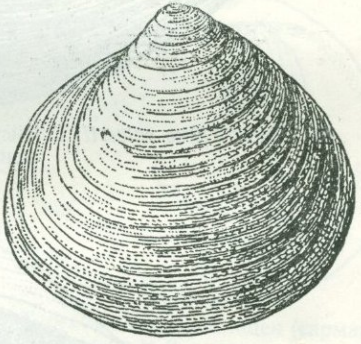


Рис. 309. *Corbicula cf. fluminalis*. Послетретичные отложения. Увеличено в 2 раза.

но заднее поле отделено от переднего нерезким перегибом и более или менее отличается от переднего по характеру ребристости. Ребра у одних прозодакн плоские, у других умеренно выпуклые, у третьих высокие и резкие. Замочный аппарат представляет характерные особенности. Наблюдается развитие мощных передних боковых зубов, для которых характерна бо́льшая или меньшая параллельность замочному краю. Кардинальные зубы могут совершенно отсутствовать, а если они имеются, то лежат весьма косо по отношению к замочному краю. Задние боковые зубы также приближаются к более или менее полной редукции.

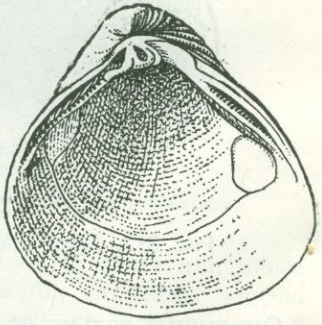


Рис. 310. *Corbicula cf. fluminalis*. Послетретичные отложения. Увеличено в 2 раза.

Подрод *Adacna* (верхний плиоцен — ныне). Раковина (рис. 306 и 307) тонкостенная, вытянутая в длину, слабо выпуклая, с сильным задним зиянием; иногда

наблюдается и переднее зияние. Замок лишен зубов; иногда можно видеть очень слабый рудиментарный кардинальный зуб, а в правой створке также и слабо обособленные боковые зубы — передний и задний, причем задний выражен более отчетливо. Мантийная линия с глубоким синусом.

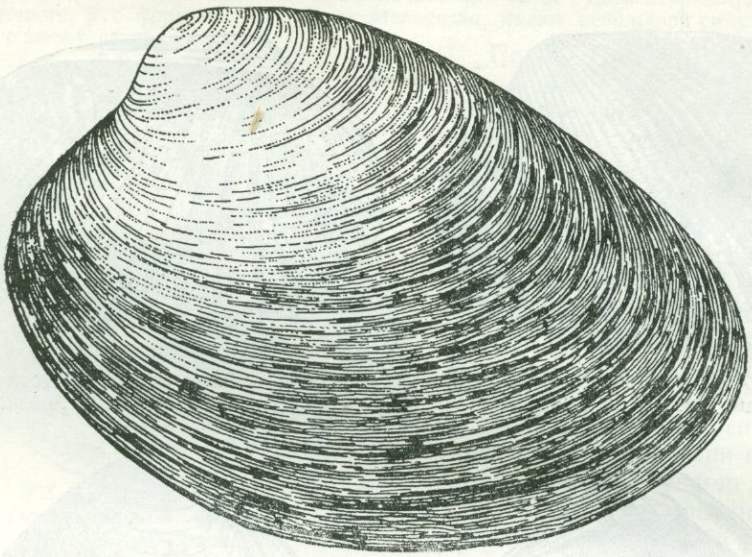


Рис. 311. *Tapes calverti*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

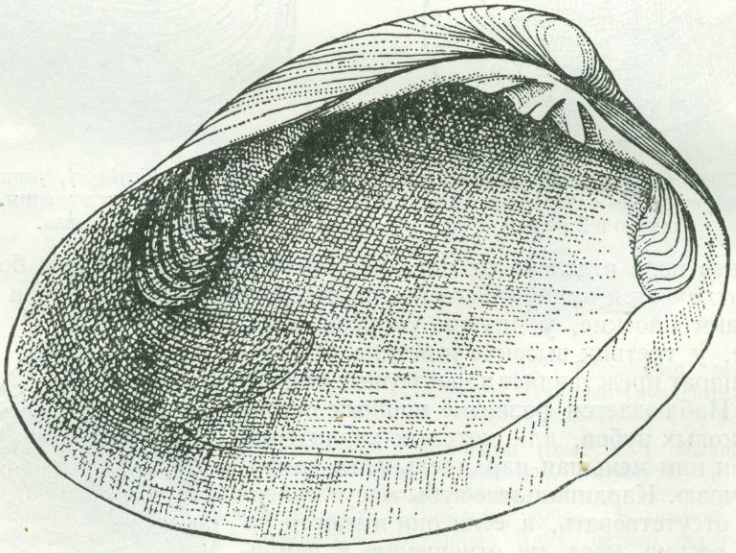


Рис. 312. *Tapes calverti*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

Описанные только что подроды рода *Cardium* так резко отличаются один от другого и от типичных представителей рода, живущих в морях с нормальной соленостью, что естественно возникает вопрос: почему же

все они относятся к одному роду? Ответ на этот вопрос довольно прост: изучение филогении всех указанных подродов показало, что они тесно связаны между собою или с типичными морскими представителями рода *Cardium*. В солоноватых бассейнах нашего черноморско - каспийского верхнего неогена (плиоцена) не было ни одного рода морских моллюсков, кроме *Cardium*. Только этот последний смог выдержать значительное понижение солености, которым отличались эти бассейны. Но зато этот род дал начало множеству разнообразнейших форм.

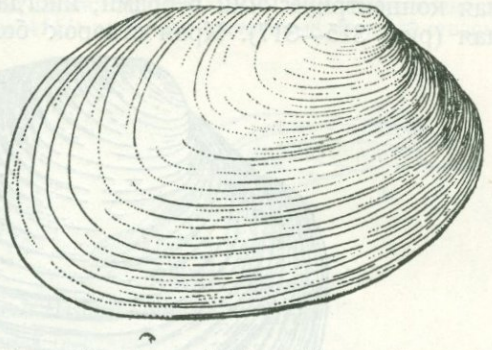


Рис. 313. *Tapes vitalianus*. Миоцен (сармат). Увеличено в 3 раза.

Род *Corbicula* (эоцен — ныне). Раковина (рис. 308, 309 и 310) толстостенная, слабо неравносторонняя, округло треугольная, с выдающимися макушками. Наружная поверхность покрыта концентрическими ребрышками.

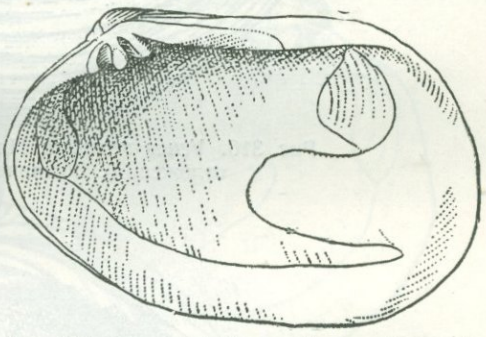


Рис. 314. *Tapes vitalianus*. Миоцен (сармат). Увеличено в 3 раза.

В каждой створке по три кардинальных зуба (в правой — спереди назад: *3a*, *1* и *3b*, а в левой — в том же порядке: *2a*, *2b*, *4b*). Боковые зубы длинные с нежными изящными поперечными бороздками. В правой створке два боковых зуба впереди (*AI* и *AIII*) и два сзади (*PI* и *PIII*). В левой — один боковой впереди (*AII*) и один сзади (*PII*). Мантийная линия цельная или с зачаточным синусом. Представители этого рода живут в реках и озерах.

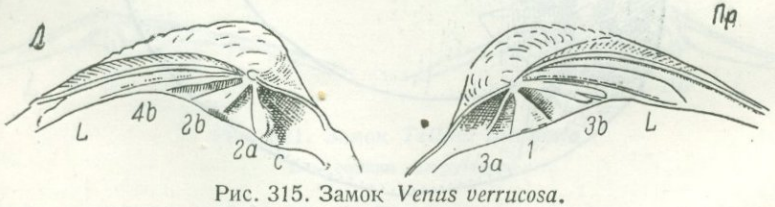


Рис. 315. Замок *Venus verrucosa*.

c — рудиментарный зубик впереди переднего кардинального зуба (*2a*) левой створки; *L* — связка (наружная).

Род *Tapes* (мел — ныне). Раковина (рис. 311—314) более или менее плоская, овальная, удлиненная, неравносторонняя, большею частью толстостенная, покрытая концентрическими струйками нарастания, а иногда и тонкими радиально расходящимися штрихами. Замок состоит из трех более или менее нежных и более или менее раздвоенных кардинальных зубов. Боковых зубов нет. Мантийный синус довольно глубокий.

Род *Venus* (мел — ныне). Раковина равностворчатая, толстостенная, коротко овальная или почти круглая, неравносторонняя, украшенная концентрическими ребрами, иногда пластинчатыми; лунка явственная (рис. 315—317). Края створок большею частью мелко зазубрены

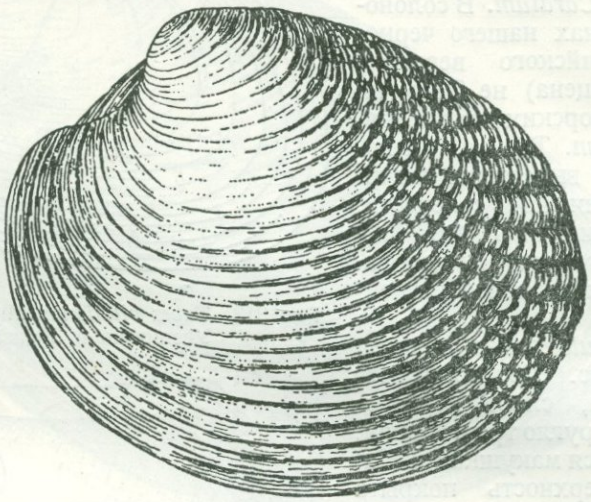


Рис. 316. *Venus verrucosa*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

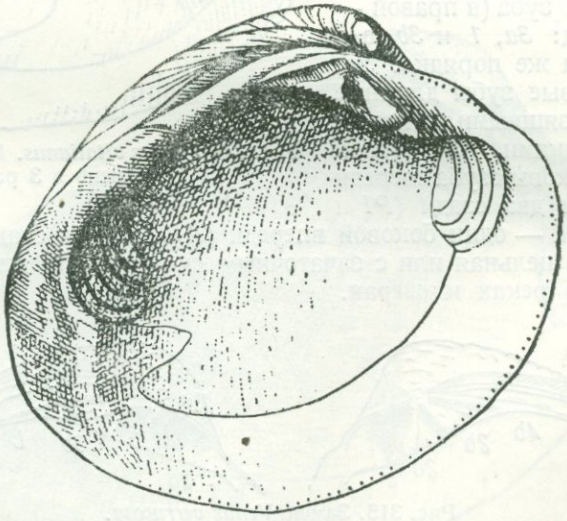


Рис. 317. *Venus verrucosa*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

с внутренней стороны. Замок в обеих створках с тремя расходящимися кардинальными зубами, часто раздвоенными. В некоторых случаях наблюдаются остатки боковых зубов. Связка наружная. Мантийный синус неглубокий.

Род *Dosinia* (мел — ныне). Раковина (рис. 318—320) равностворчатая, круглая, сплющенная, покрытая концентрическими следами нарастания; макушки выдаю-

щиеся, наклоненные кпереди. Лунка хорошо ограниченная, вдавленная, щиток углубленный, узкий. Замок высокий и широкий. В правой створке средний кардинальный зуб *1* толстый и треугольный; передний кардинальный *3a* короткий, тонкий, сходящийся с *1* под очень острым углом; задний кардинальный *3b* раздваивающийся, довольно узкий. Передние боковые *AI* и *AIII* часто мало явственные. В левой створке

Рис. 318. Замок *Dosinia lupinus*.
L — связка (наружная).

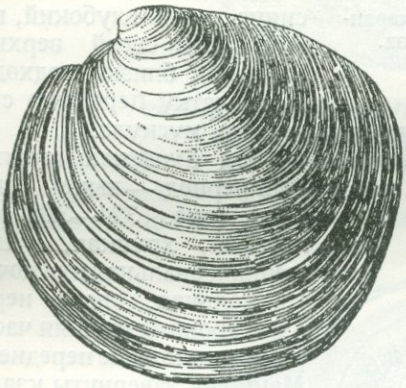


Рис. 319. *Dosinia exoleta*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

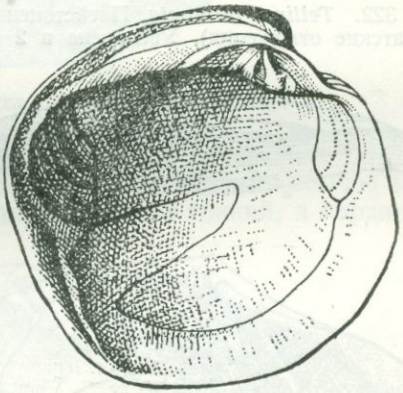


Рис. 320. *Dosinia exoleta*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

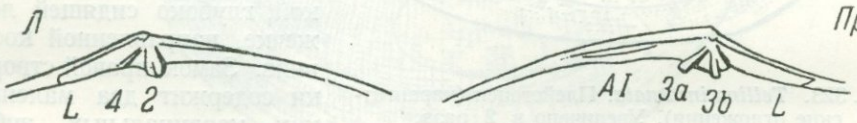


Рис. 321. Замок *Tellina incarnata*.
L — связка (наружная).

передний кардинальный зуб *2a* тонкий и часто немного согнутый; средний кардинальный *2b* широкий, разделенный на неравные лопасти; задний кардинальный *4b* тонкий; *AII*, более или менее сливающийся с *2a*. Связка наружная. Отпечатки сводящих мускулов почти равны друг другу. Синус мантийной линии треугольный, довольно длинный, заостренный на конце. Края створок не зазубрены.

Род *Tellina* (мел — ныне). Раковина (рис. 321—323) относительно тонкостенная, сплющенная, овальная, сзади вытянутая клювовидно; макушка немного загнута назад; поверхность покрыта следами нарастания или концентрическими пластинчатыми ребрышками; в правой створке

от макушки к нижне-заднему углу раковины идет выпуклая складка, которой в левой створке соответствует неглубокая бороздка. В правой створке два кардинальных зуба: *3a* и *3b*, из которых задний (*3b*) раздвоенный; передний и задний боковые зубы (*AI—PI*) выдающиеся.

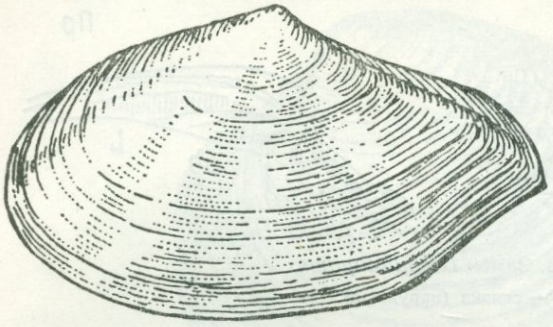


Рис. 322. *Tellina incarnata*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в 2 раза.

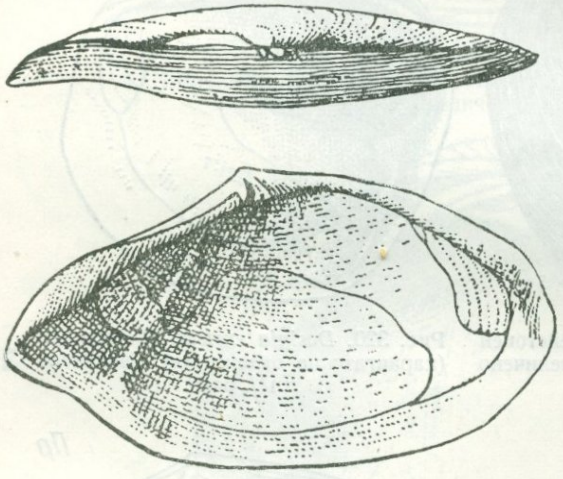


Рис. 323. *Tellina incarnata*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в 2 раза.

В левой створке раздвоенный кардинальный зуб *2* и слабо развитый кардинальный зуб *4*. Боковые зубы (передний и задний) слабее выражены, чем в правой створке. Связка наружная. Связочная подпорка не выдается над верхним краем раковины. Отпечатки сводящих мускулов почти равные, лежат довольно высоко. Мантийный синус очень глубокий, выпуклый в своей верхней части; он близко подходит к отпечатку переднего сводящего мускула.

Род *Syndesmia* (третичный период — ныне). Раковина (рис. 324—326) маленькая, хрупкая, уплощенная, овальная или почти треугольная, слабо неравносторонняя (задняя часть раковины короче передней). Макушки завернуты кзади. Наружная поверхность покрыта следами нарастания. Наружная связка узкая; внутренняя лежит в широкой, глубоко сидящей ложечке, направленной косо вниз. Замок правой створки содержит два маленьких кардинальных зуба (*3a* и *3b*) и тонкие боковые: передний (*AI*) и задний (*PI*). Замок левой створки состоит из одного кардинального зуба (*2*), смежного с ложечкой, и переднего (*AII*) и заднего (*PII*) боковых зубов, сливающихся с выступом верхнего края.

Ложечка внутренней связки лежит в правой створке по соседству с маленькими кардинальными зубами (*3a* и *3b*), а в левой рядом с кардинальным зубом *2*. Наружная связка — на короткой и мало выдающейся связочной подпорке, которая помещается выше ложечки, позади макушки (рис. 326).

Род *Donax* (эоцен — ныне). Раковина (рис. 327, 328 и 329) равностворчатая, более или менее треугольная, вытянутая в передне-заднем

направлении, неравносторонняя: обычно часть, лежащая впереди макушки, длиннее части, расположенной позади нее. Наружная поверхность гладкая, но на потертых экземплярах видны многочисленные

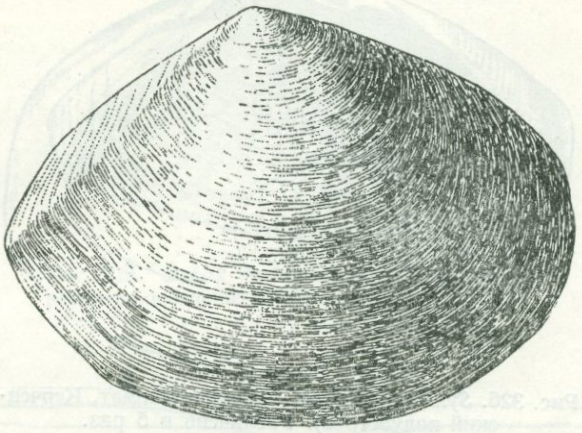


Рис. 324. *Syndesmia replexa*. Миоцен (сармат, Керченский полуостров). Увеличено в 5 раз.

тонкие ребра, в связи с которыми нижний край раковины обычно тонко зазубрен. В правой створке кардинальный зуб *3a* тонкий, а кардиналь-

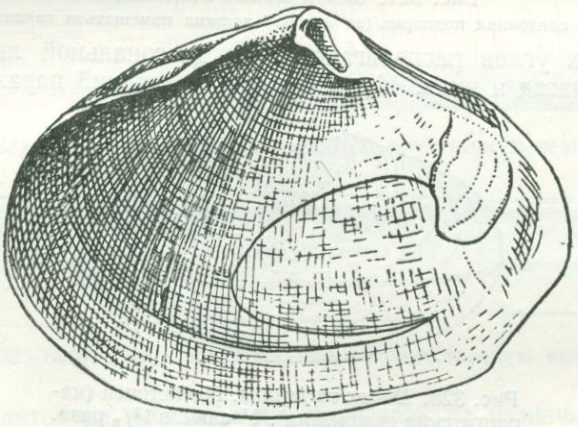


Рис. 325. *Syndesimia reflexa* Миоцен. (сармат, Керченский полуостров). Увеличено в 5 раз.

ный зуб *3b* треугольный, толстый, широко раздвоенный. В левой створке— идущий косо вниз и вперед кардинальный зуб *2* и кардинальный зуб *4b*. Боковые зубы, в общем, слабо развиты, и число их у разных видов неодинаково. Связка наружная; подпорки ее обычно выступают над верхним краем раковины. Мантийная линия с глубоким синусом.

Род *Solen* (третичный период — ныне). Раковина равностворчатая (рис. 330, 331 и 332) очень длинная, почти цилиндрическая, узкая, довольно

тонкостенная, прямая, гладкая, покрытая тонкими струйками нарастания каждая из которых состоит из двух ветвей, сходящихся под углом

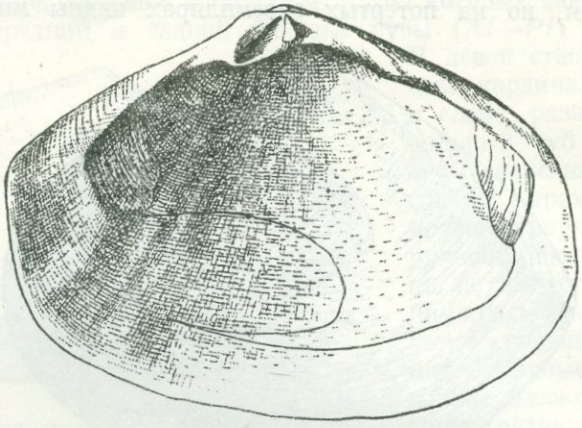


Рис. 326. *Syndesmia reflexa*. Миоцен (сармат, Керченский полуостров). Увеличено в 5 раз.

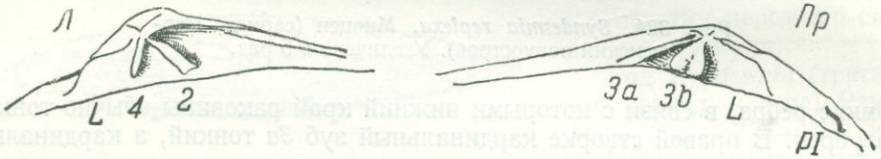


Рис. 327. Замок *Donax trunculus*.
L — связочная подпорка (за которой должна помещаться связка).

Вершины этих углов располагаются по диагональной линии, идущей от макушки назад и вниз. Края верхний и нижний параллельны друг

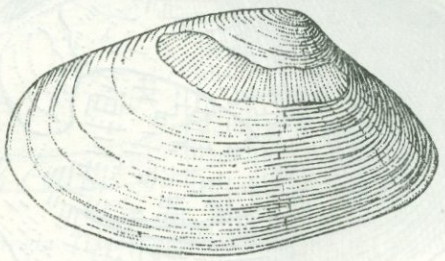


Рис. 328. *Donax variegatus*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увелич. в $1^1/_2$ раза. Часть верхнего слоя раковины стерта, и видны радиально расходящиеся «скрытые ребра».

другу; передние и задние концы зияющие, макушки находятся на переднем конце раковины.

Замок, находящийся под макушками, содержит в правой створке один простой кардинальный зуб *3*, отделенный от связочной подпорки широкой выемкой, в которую входит кардинальный зуб *2* левой створки. Связка удлиненная, узкая, параллельная верхнему краю, поддерживаемая узкой и длинной связочной подпоркой. Отпечаток

переднего сводящего мускула длинный, узкий, параллельный верхнему краю, лежит рядом со связкой. Отпечаток заднего сводящего мускула значительно отодвинут назад. Мантийная линия со слабыми передним и задним синусами. Края створок гладкие, без зазубрин.

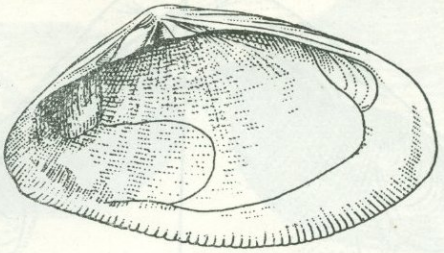


Рис. 329. *Donax variegatus*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

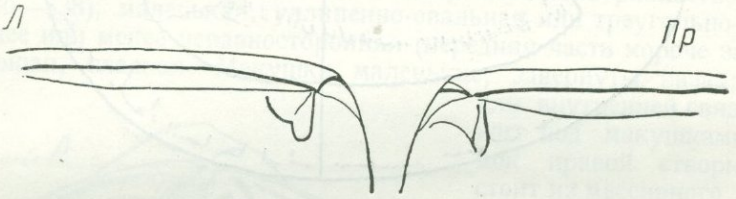


Рис. 330. Замок *Solen*.

Рис. 331. *Solen* (ныне живущий вид). В естественную величину.

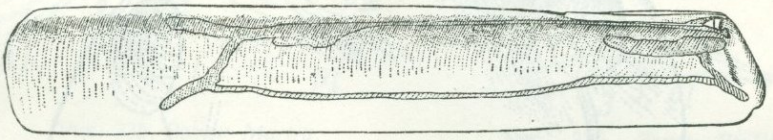


Рис. 332. *Solen* (ныне живущий вид). В естественную величину.

Солены селятся на песчаных пространствах на незначительной глубине, где живут в длинных вертикальных ходах. К роду *Solen* близок род *Ensis*, представители которого ведут такой же образ жизни (рис. 251[4]).

Род *Mactra* (мел — ныне). Наружная поверхность равностворчатой раковины (рис. 333—335) гладкая или покрытая концентрическими следами нарастания; более или менее явственный перегиб, часто килевидный, идущий от макушки к заднему концу нижнего края, обычно отделяет узкое заднее поле от большей части наружной поверхности (переднего поля). Лунка и щиток более или менее обособленные. Подпорка наружной связки рудиментарная.

Замок правой створки имеет передний кардинальный зуб *3a* и задний кардинальный *3b*, из которых задний *3b* сливается с передней стенкой

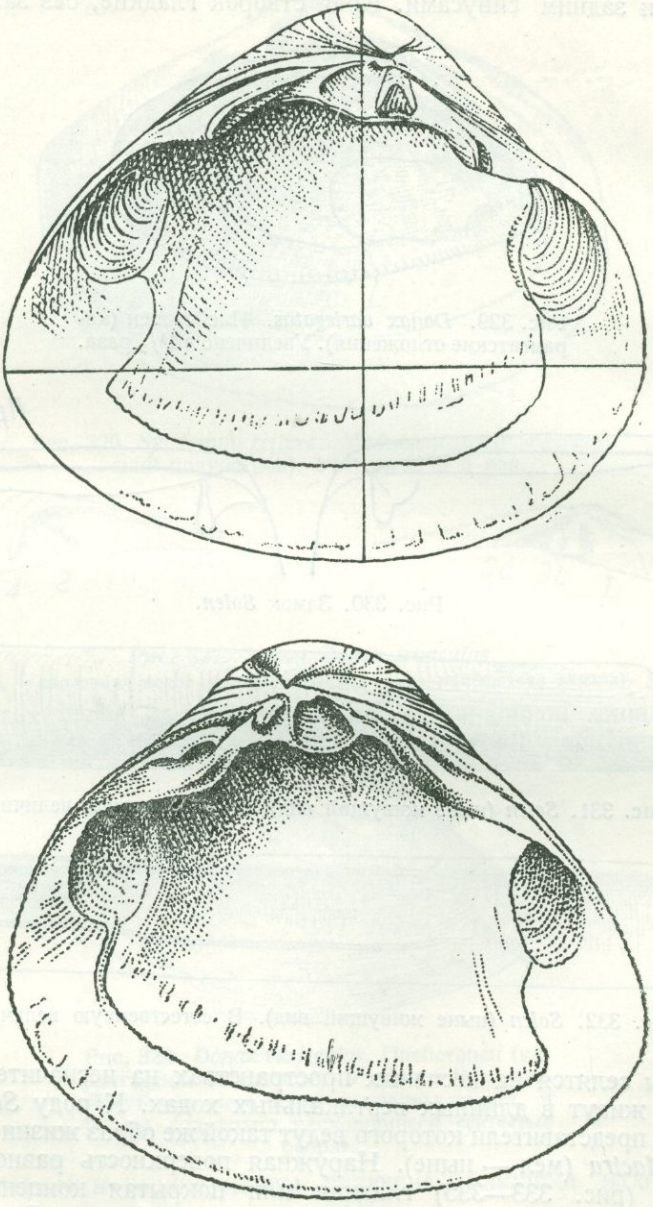


Рис. 333. *Mactra vitaliana*. Миоцен (сармат). Увеличено в $1^1/_2$ раза.

ямки внутренней связки, и четыре боковые зуба: два передних (*AI* и *AIII*) и два задних (*PI* и *PIII*).

В замке левой створки имеются: кардинальный зуб *2*, состоящий из двух ветвей: передней — *2a* и задней — *2b*, и два боковых зуба: передний *AII* и задний *PII*.

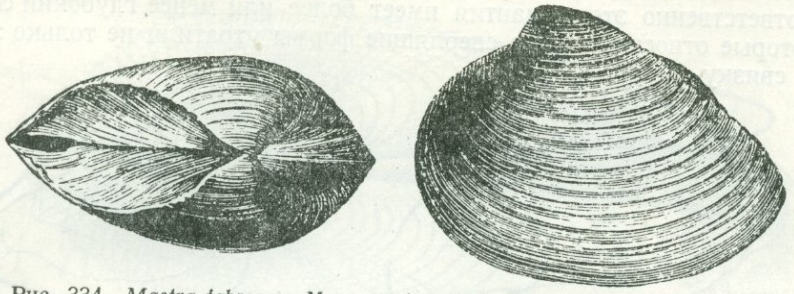


Рис. 334. *Mactra fabreana*. Миоцен, (сармат). В естественную величину.

Род *Ervilia* (третичный период — ныне). Раковина равностворчатая (рис. 336—338), маленькая, удлиненно-овальная или треугольно-овальная, более или менее неравносторонняя (передняя часть короче задней), не зияющая, гладкая. Макушки маленькие, завернуты назад; ямка для внутренней связки лежит под макушками. Замок правой створки состоит из массивного переднего кардинального зуба *3* и одного рудиментарного зуба (повидимому бокового)

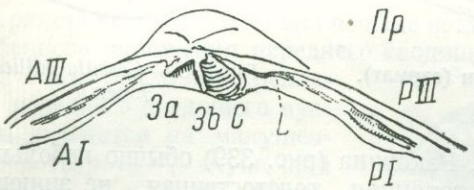


Рис. 335. Замок *Mactra*.

L — наружная связка; C — ямка для внутренней связки.

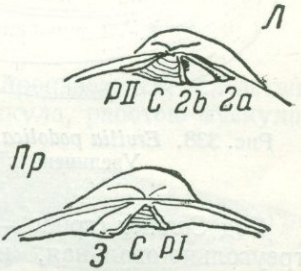


Рис. 336. Замок *Ervilia pusilla*. C — ямка для внутренней связки.

позади ямки. Замок левой створки состоит из кардинального зуба с более или менее широко расходящимися ветвями (*2a*, *2b*), причем задняя ветвь *2b* совпадает с краем ямки для внутренней связки, а передняя *2a* меньше и едва отклоняется от края раковины; позади связочной ямки имеется задний боковой зуб *PII*, который тянется вдоль задней части верхнего края раковины. Отпечатки сводящих мускулов неглубокие. Синус мантийной линии широкий, неглубокий.

Отряд *Desmodonta* (с в я з к о з у б ы е). Типичные представители этого отряда имеют внутреннюю связку, которая помещается в особой ямке.

Обычно бывает по одному кардинальному зубу в каждой створке, но иногда зубы исчезают совершенно.

Отпечатки сводящих мускулов равные. Сифоны обычно длинные, и соответственно этому мантия имеет более или менее глубокий синус. Некоторые относимые сюда сверлящие формы утратили не только зубы, но и связку.

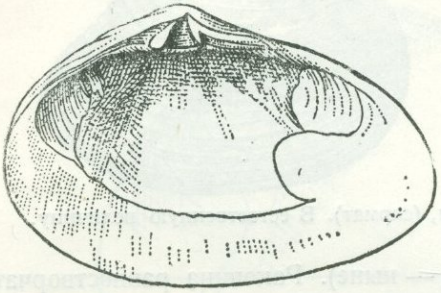


Рис. 337. *Ervilia podolica*. Миоцен (сармат). Увеличено в 4 раза.

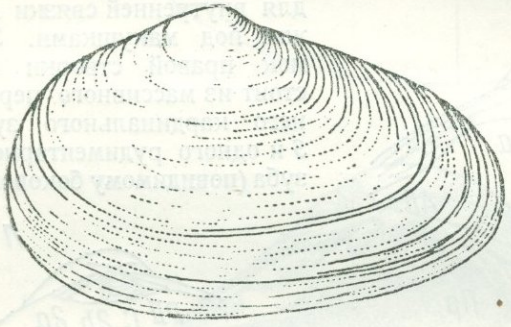


Рис. 338. *Ervilia podolica*. Миоцен (сармат). Увеличено в 4 раза.

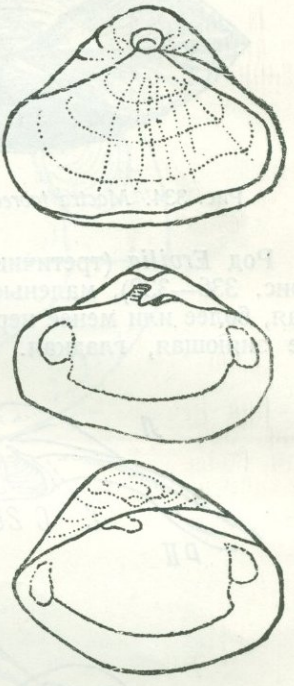


Рис. 339. *Corbula gallica*. Эоцен.

Род *Corbula* (триас — ныне). Раковина (рис. 339) обычно небольшая, треугольно-овальная, неравносторонняя, толстостенная, не зияющая, неравностворчатая (правая створка больше, с более высокой макушкой). Макушки завернуты назад. Скульптура состоит из концентрических ребрышек или морщин. Более выпуклая правая створка имеет массивный передний кардинальный зуб, за которым следует ямка для внутренней связки, и далее — задний пластинчатый зуб, сливающийся с верхним краем. Левая створка имеет глубокую зубную ямку, за которой находится сильно выдающаяся ложечка внутренней связки, а за ложечкой — едва заметный задний пластинчатый зуб. Мантийный синус очень слабо развит.

Род *Pholas* (юра — ныне). Раковина (рис. 340—343) обыкновенно равностворчатая, более или менее зияющая; передняя сторона замочного края отвернута на макушки. Наружная поверхность снабжена спереди радиальными зубчатыми ребрами. Спинная область защищена пятью добавочными известковыми пластинками: двумя передними,

двумя средними и одной задней. Замок без зубов и без явственно развитой связки: связка уже не служит для открывания раковины. Открыва-

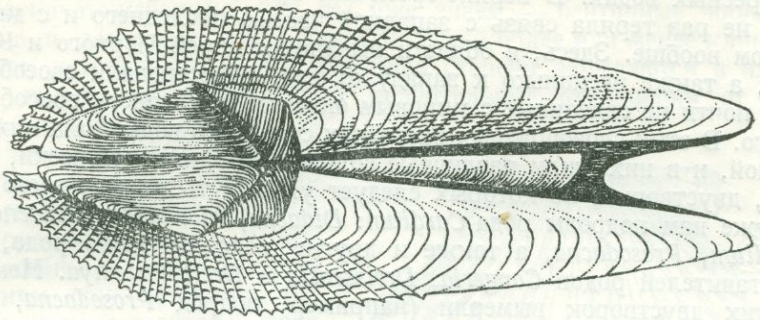


Рис. 340. *Pholas dactylus*. Вдоль верхнего края видны спереди (слева) назад дополнительные пластинки: две передние и две задние. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

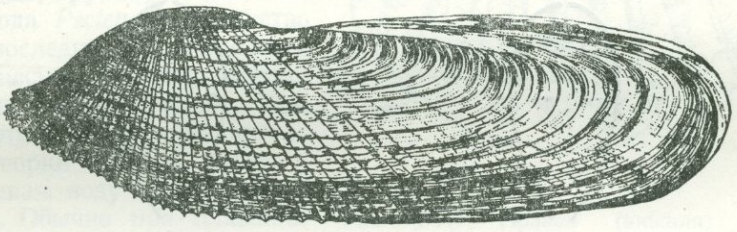


Рис. 341. *Pholas dactylus*. Черное море. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

ние раковины, насколько оно вообще возможно, производится, вследствие особенного положения переднего сводящего мускула, работою мускулов (рис. 343). Место прикрепления переднего сводящего мускула находится на макушечном отвороте (макушечной складке). Когда он сокращается, лежащие впереди замка части створок приближаются друг к другу, а задние, более длинные части створок, расходятся, причем раковина приоткрывается сзади и снизу. Когда сокращается задний замыкающий мускул, то задние длинные части створок сближаются друг с другом, и здесь раковина замыкается, в то время как в передней части она приоткрывается. Таким образом, передний и задний замыкающие мускулы действуют как антагонисты. Внутри раковины из макушечной полости выступает булавовидный отросток, служащий для прикрепления мантии и внутренностей (рис. 342). Мантийный синус глубокий.

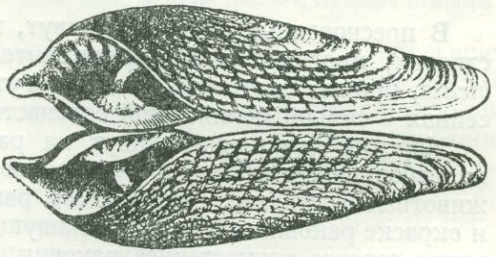


Рис. 342. *Pholas dactylus*. Внутри каждой из створок виден длинный тонкий отросток.

Образ жизни пластинчатожаберных. Подавляющее большинство животных этого класса живет в море; остальные живут в солоноватых и в пресных водах. В верхне-третичное время восточная часть океана Тетис не раз теряла связь с западной частью последнего и с мировым океаном вообще. Здесь, в области нынешних морей Черного и Каспийского, а также несколько к западу от нее, существовали своеобразные моря, почти не связанные с мировым океаном или совсем обособленные от него. В этих своеобразных бассейнах соленость воды была ниже нормальной, и в них жили различные солоноватоводные моллюски, в частности, двустворки, из которых следует упомянуть прежде всего знакомые уже нам подроды рода *Cardium*: *Didacna*, *Monodacna*, *Adacna*, *Limnocardium*, *Prosodacna*, а также и другие подроды этого рода, затем представителей родов *Congeria*, *Dreissensia* и *Dreissensiomya*. Некоторые из этих двустворок вымерли (например подрод *Prosodacna*, подрод *Limnocardium*, род *Congeria*, род *Dreissensiomya*), другие же продолжают существовать (например *Didacna*, *Monodacna*, *Adacna*, *Dreissensia*), живя в солоноватой воде.

Рис. 343. Схема, иллюстрирующая действие переднего сводящего мускула у большинства пластинчатожаберных (*1*) и у *Pholas* (*2*). Вследствие того, что у *Pholas* он прикрепляется к макушечному отвороту, сокращением этого мускула створки не закрываются, а открываются.

В пресноводных водоемах живут, из числа знакомых уже нам двустворок, многочисленные представители родов *Unio*, *Anodonta* и *Corbicula*, причем некоторые из них могут жить и в солоноватоводных бассейнах с сильно пониженной соленостью.

Морские двустворки живут на разных глубинах, но большинство на небольшой глубине, в мелководной полосе вблизи берегов, где эти животные достигают наибольшего разнообразия по форме, скульптуре и окраске раковины. Раковины живущих на мягком илистом дне обыкновенно гораздо тонкостеннее раковин, живущих на каменистом или песчаном грунте. Массивными раковинами нередко отличаются двустворки, приспособленные к сильному морскому прибою, но те двустворки, которые живут в просверливаемых ими норках или зарываются глубоко в песок, имеют, как мы видели, тонкостенные раковины. У двустворок, глубоко зарывающихся в ил или песок, раковины гладкие, т. е. лишены ребер, бугорков и других элементов скульптуры, которые мешали бы им зарываться (таковы *Solen*, *Mya*, *Dreissensiomya*); у тех же, которые просверливают себе норки в скалах (или твердом грунте вообще), наружная поверхность раковины нередко имеет зазубренные ребра (*Pholas*, см. стр. 219).

Многие морские двустворки могут жить и развиваться при низкой годовой температуре воды, в то время как другие (например *Ostrea Hippurites*) живут лишь в более или менее теплых морях.

Пластинчатожаберные, как мы уже знаем, — бентонные животные, медленно ползающие по дну с помощью своей более или менее клиновидной ноги, которою они в той или иной степени зарываются в ил. Но многие двустворки представляют значительные отклонения от этого способа передвижения. Некоторые из них переходят в той или иной степени к неподвижному образу жизни (*Mytilus*, *Anomia*, *Ostrea*, рудисты), другие, наоборот, способны к более быстрым движениям (так например, некоторые из представителей рода *Cardium* способны к прыганию с помощью ноги), третьи, наконец, могут плавать: таковы многие формы, группирующиеся вокруг рода *Pecten*. Большинство этих последних в молодости имеет биссус, который, однако, у многих видов исчезает. Животные эти плавают, захлопывая свои створки и, таким образом, выбрасывая воду из мантийной области. Обычно при плавании положение раковины почти горизонтально, причем замочный край лежит несколько ниже, чем нижний край. Животное плавает нижним концом раковины вперед; вода при этом вытесняется назад в область ушков (рис. 344). Кроме этого обычного способа плавания, животное иногда делает большие прыжки замочным краем вперед; это движение вызывается тоже захлопыванием створок, но при этом вода выбрасывается в противоположном направлении, со стороны нижнего края раковины. Подобные движения эти животные совершают, когда они чем-либо встревожены. Направление струи воды (в сторону замочного края или в сторону нижнего края) зависит от положений, какие принимают края лопастей мантии (у пектенов края обеих лопастей мантии свободны, не срастаются).

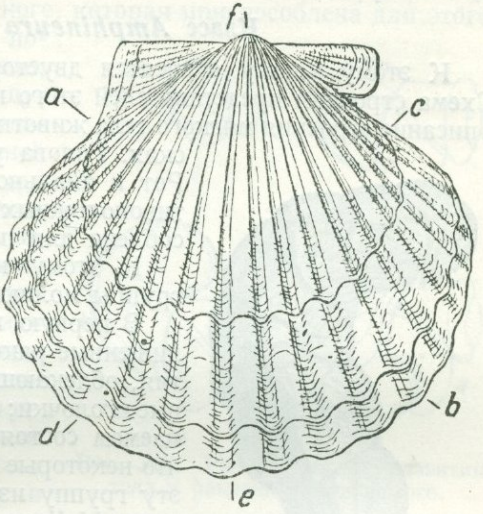


Рис. 344. Правая (нижняя) створка *Chlamys*.

Когда животное выбрасывает воду у точки *a*, то оно получает движение в направлении *b*; когда вода выбрасывается у точки *c*, то животное движется в направлении *d*; при выбрасывании воды у переднего конца раковины *e* животное движется назад — в сторону *f*. Заметьте два годичных кольца на раковине, указывающие на возраст более двух, но менее трех лет. Из книги Шаймера.

Раковины описанного нами рода *Chlamys* (который относится к роду *Pecten*, понимаемому в широком смысле) имеют выемку для биссуса; последним животное приякоривается к подводным предметам и подолгу висит в таком положении. У другого же рассмотренного нами рода *Amussium* (тоже принадлежащего к роду *Pecten* в широком смысле слова) нет выемки для биссуса и нет биссуса. Таким образом, животное лишено возможности временно прикрепляться к посторонним предметам. Повидимому, это — более подвижное животное. В пользу того же говорят также тонкостенность и уплощенность створок раковины; отсутствие

ребер на наружной поверхности облегчает активное плавание этим моллюскам. Некоторые виды этого рода имеют чрезвычайно хрупкие, исключительно тонкостенные раковины. Эти данные побуждают некоторых исследователей считать амуссиумов не бентонными, а нектонными организмами, которые лишь изредка ложились на дно. Таким образом, эти животные иллюстрируют крайнюю степень подвижности у пластинчатожаберных.

Класс *Amphineura* (червеобразные)

К этому классу относятся двусторонние симметричные моллюски. Схема строения представителей этого класса дана на рис. 236. Краткое описание строения мягкого тела животного дано в начале главы о моллюсках. Голова у этих животных не обособлена. Рот и анальное отверстие расположены на противоположных концах тела. Нога приспособлена для ползания.

Рис. 345. Один их хитонов карбона (*Helminthochiton*). Внизу — задняя конечная пластинка.

К этому классу обыкновенно относят две группы моллюсков.

В первую группу входят похожие на червей, лишенные раковины, моллюски, у которых мантия, облекающая все тело, выделяет известковые иголочки; представители этой группы в ископаемом состоянии неизвестны. Надо заметить, что некоторые новейшие исследователи выделяют эту группу из класса *Amphineura* и вообще из типа *Mollusca*.

Во вторую группу входят моллюски, имеющие раковину, которая у них находится на спинной стороне и состоит из 8 пластинок (на рис. 236 эти пластинки не изображены). Эти пластинки налегают одна на другую как черепицы, вследствие чего спинная сторона может сгибаться, и животные способны свертываться (рис. 345). Животные этой второй группы прежде относились к одному роду *Chiton*. Теперь этот род подразделен на несколько с е м е й с т в, но все же все животные этой группы часто называются и теперь хитонами. Хитоны раздельнополы. Они появляются уже в нижнем силуре. Все животные этой группы — морские, они живут на каменистом твердом дне полосы морского прибоя. Форма тела (сжатая сверху вниз), покрытого слабо выпуклой раковиной, которая защищает тело сверху, и широкая нога делают их хорошо приспособленными к этим условиям существования. Даже при довольно сильном волнении хитоны, которые сидят, прижавшись нижней стороной тела к твердому грунту, не уносятся водою: последняя скользит по поверхности уплощенной раковины.

Класс *Gastropoda* (брюхоногие)

Брюхоногие представляют собою класс, имеющий весьма широкое распространение в настоящее время и содержащий огромное количество ныне живущих видов. Представители этого класса живут в морях, в со-

лоноватоводных и пресноводных бассейнах, а также на суше. Ископаемые брюхоногие в большом количестве известны из отложений всех систем, но особенного изобилия и наибольшего разнообразия они достигают в системах кайнозоя.

В отличие от двустворок брюхоногие являются довольно активными животными и в отношении подвижности тела и в отношении способов питания. Наиболее обычным и типичным способом передвижения у них является ползание по дну на ноге, которая приспособлена для этого и имеет уплощенную нижнюю поверхность. Ползая таким образом, брюхоногие подыскивают себе пищу, которую они берут в рот и размельчают с помощью терки (о последней мы говорили в начале главы, посвященной общей характеристике моллюсков). Соответственно такому сравнительно активному образу жизни, брюхоногие имеют хорошо развитую голову с органами чувств. Позади головы помещается мешок, содержащий главную массу внутренних органов (кишечник, сердце, почку, половые железы). Это так называемый внутренностный мешок. Этот мешок обычно помещается в раковине. Часть тела, расположенная ниже этого мешка, почти не содержит внутренностей.

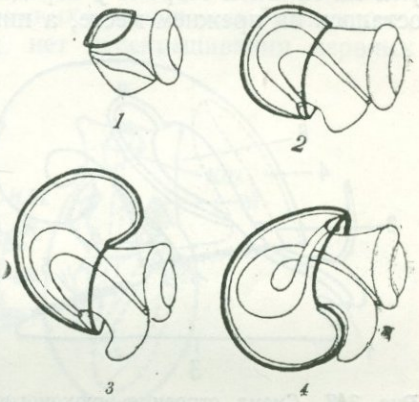


Рис. 346. Ранние стадии развития тела и раковины брюхоногого.

1 — появление раковинки на свободно плавающей личинке; *2* — в несколько более поздней стадии раковина продолжает быть колпачковидной, пищеварительный канал согнут; *3* — раковинка, вместе с содержащейся в ней частью тела, перед началом вращения; *4* — вращение закончилось, пищеварительная трубка петлевидно изогнута (рот — слева, анальное отверстие — справа).

Мантия брюхоногого не делится, как это мы видели у двустворок, на две лопасти и выделяет одну раковину. У всех почти брюхоногих раковина представляет собою трубку, обычно завернутую в нисходящую спираль, и, следовательно, не симметрична.

Брюхоногие отличаются от остальных моллюсков асимметрией как раковины, так и мягкого тела. Чтобы уяснить себе, в чем состоит эта асимметрия и как она возникла, рассмотрим некоторые моменты индивидуального развития брюхоногого. Только что образовавшаяся у свободно плавающей личинки брюхоногого раковинка имеет форму простого колпачка (рис. 346 [1]). У такой личинки рот и анальное отверстие находятся на противоположных концах почти прямого пищеварительного канала. Анальное отверстие и жабры помещаются на заднем конце. На этой стадии развития личинка по своему строению напоминает червеобразных моллюсков. Далее раковинка нарастает так, что она делается завернутой спирально в одной плоскости. На этой новой стадии раковинка является, следовательно, двусторонне-симметричной. Что же касается пищеварительного канала, то он становится изогнутым (рис. 346 [2]), мантийная же полость, в которую открывается анальное отверстие и в которой помещаются жабры, оказывается на нижней стороне тела (рис. 346 [3]).

За этой второй стадией, стадией двусторонне-симметричной личинки,

следует третья стадия: раковинка вместе с внутренностным мешком начинает поворачиваться вокруг некоторой оси на 180°, при этом нижняя часть внутренностного мешка вместе с мантийной полостью поворачивается сначала вправо (на нашем рисунке 346 [3] — вверх от плоскости рисунка), затем продолжает вращение в том же направлении и, наконец, оказывается на противоположном (переднем) конце тела. Результат этого вращения показан на рис. 346 [4] (правый нижний). Мантийная полость вместе с анальным отверстием оказывается, как мы видим, уже на спинной стороне у переднего конца раковины. Ротовое отверстие осталось на прежнем месте, а пищеварительный канал образовал петлеобразный изгиб. Отверстие мантийной полости обращено кпереди.

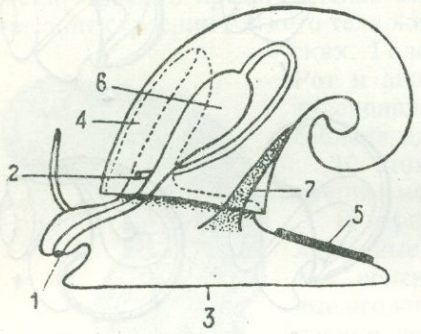


Рис. 347. Схема строения брюхоногого, с левой стороны.

1 — рот; *2* — анальное отверстие; *3* — нога; *4* — мантийная полость; *5* — крышечка; *6* — желудок; *7* — мускул. По Боасу.

Такое расположение органов мы видим у взрослого животного (рис. 347).

Параллельно с этими изменениями мы наблюдаем и развитие ноги: вначале она мала, затем увеличивается и расширяется кзади, и нижняя поверхность ее делается плоской, приспособленной для ползания. Повидимому, и в эволюционной истории брюхоногих имело место развитие ноги ползающего типа в связи с ползающим образом жизни этих моллюсков. При этом надо думать, что развитие ползающей ноги шло быстро, так как изменение ноги в таком направлении для ползающего животного представляет совершенно очевидное преимущество.

Но такое расширение ноги кзади не могло не затруднять сообщения мантийной полости с наружной средой, а это не могло не влиять на функции не только жабер, но и пищеварительного канала, половых органов и почек (в мантийной полости находятся выводные отверстия всех этих органов). Возможно, что именно поэтому и произошло перемещение органов тела и мантийной полости у предков современных брюхоногих и что, следовательно, описанное выше вращение — вращение раковины вместе с комплексом внутренних органов у личинки — есть повторение важного эволюционного процесса, совершающееся согласно биогенетическому закону.

Вследствие этого вращения в анатомии произошли значительные изменения, имеющие большое значение для классификации брюхоногих. В частности в результате этого вращения произошло перекрещивание нервных стволов, обслуживающих жабры.

Рис. 348 иллюстрирует некоторые из важнейших анатомических изменений, которые, по представлениям многих ученых, произошли во время эволюции брюхоногих.

У предков брюхоногих тело было двусторонне-симметричным, мантийная полость находилась в задней части тела, причем жабры помещались позади сердца. Нервные тяжи тянулись симметрично по правую и по левую сторону от плоскости симметрии (рис. 348 [1]). Затем произошло

знакомое уже нам вращение, в результате которого мантийная полость с выходящим в нее анальным отверстием и с жабрами перешла в переднюю часть тела. Такое положение наблюдается у так называемых переднежаберных брюхоногих, называемых так потому, что жабры у них лежат впереди сердца, а не позади последнего, как у той гипотетической группы (рис. 348 [1]), которая считается обычно предковой для всех брюхоногих. По современным представлениям переднежаберные являются той группой брюхоногих, из которой развились все остальные группы, в частности, и так называемые з а д н е ж а б е р н ы е, у которых жабры помещаются позади сердца, как у гипотетических предков всех брюхоногих, и нервные тяжи не перекрещиваются; нет перекрещивания нервных

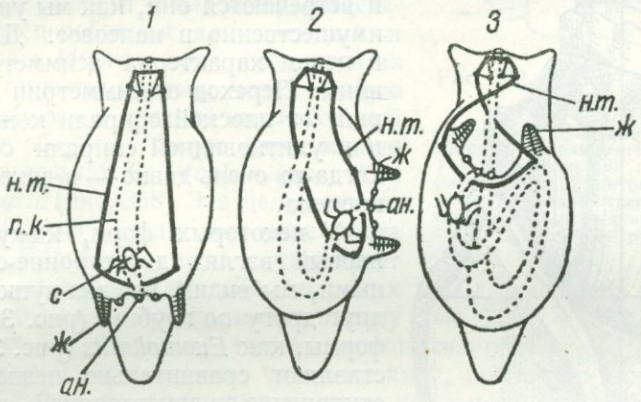


Рис. 348. Схема, поясняющая развитие перекрещивания нервных тяжей у брюхоногих.

Слева (*1*) — первоначальное, примитивное состояние, до начала вращения. Посредине (*2*) — незакончечное вращение. Справа (*3*) — вращение закончено, нервные тяжи перекрещиваются; *н. т.*—нервные тяжи; *п. к.* — пищеварительный канал; *ан* — анальное отверстие; *с* — сердце; *жс* — жабры.

тяжей и у легочных брюхоногих. Здесь мы, очевидно, имеем дело не с первичным, а со вторичным отсутствием перекрещивания у тех брюхоногих, предки которых имели перекрещивающиеся тяжи. Многие данные говорят в пользу этого мнения. В частности, надо заметить, что группы, характеризующиеся неперекрещивающимися нервными тяжами (например заднежаберные), содержат некоторые формы весьма примитивного строения, но с перекрещивающимися стволами. Кроме того, группы с неперекрещивающимися тяжами появились в геологической истории позже, чем брюхоногие с перекрещивающимися нервными тяжами.

Итак, среди брюхоногих, имеющих жабры, различаются переднежаберные и заднежаберные, причем последние, повидимому, происходят от первых.

Раковина у брюхоногих состоит из следующих трех слоев. Наружный слой, состоящий из органического вещества, наблюдается у большинства брюхоногих. Он бывает нередко окрашен в различные цвета; окраска раковин ныне живущих моллюсков иногда бывает необыкновенно богатой. Однако этот слой очень редко сохраняется в ископаемом состоянии. Под этим слоем лежит толстый известковый фарфоровидный слой, имеющий довольно сложное строение. Фарфоровидный слой выделяется

краем мантии. Под этим слоем у многих (но не у всех) брюхоногих имеется еще перламутровый слой, выделяемый всей поверхностью мантии.

Только у немногих брюхоногих раковина заворачивается спирально в одной плоскости, которая является плоскостью симметрии. Так как раковина представляет собою расширяющуюся по мере роста трубку, то на обоих боках двусторонне-симметричной спирально завернутой раковины образуется углубление более или менее коническое, называемое пупком. У такой раковины пупок одной стороны равен по глубине и по диаметру пупку другой стороны. Однако двусторонне-симметричные формы среди брюхоногих вообще редки и встречаются они, как мы увидим, преимущественно в палеозое. Для класса в целом характерна асимметрия раковины. Переход от симметрии к асимметрии, от плоской спирали к нисходящей или улитковидной спирали совершился когда-то очень давно — в докембрийские времена.

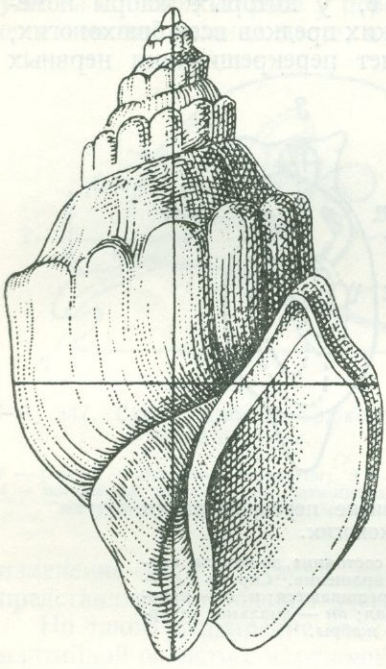


Рис. 349. *Buccinum* sp. Миоцен, сармат. Увеличено в 3 раза.

У некоторых форм, кажущихся на первый взгляд двусторонне-симметричными, мы видим, что два пупка не равны друг другу по глубине (рис. 393). Такие формы, как *Euomphalus* (рис. 359), представляют сравнительно незначительное отклонение от двусторонней симметрии: у них один пупок (нижний) лишь немного глубже другого (верхнего).

Когда остается лишь один пупок (нижний), получается настоящая улитковидная раковина.

Теперь мы рассмотрим схему строения такой раковины и познакомимся с названиями отдельных частей, для того чтобы, усвоив необходимые термины, мы могли приступить к ознакомлению с некоторыми важнейшими группами брюхоногих.

Общий вид раковины несомненно знаком читателю хотя бы по раковинам наземных улиток. На рис. 349 изображена раковина одного из представителей рода *Buccinum*. Прежде всего мы условимся относительно ориентировки раковины: для описания раковины мы ставим (или изображаем) ее так, чтобы та ось, вокруг которой происходит завивание раковины, приняла вертикальное положение и чтобы начальная часть раковины, т. е. часть, образовавшаяся ранее всех других, была бы вверху, а отверстие раковины внизу.

При таком положении на верхнем конце находится верхушка раковины. Вся раковина состоит из нескольких оборотов. Линия, разграничивающая на наружной поверхности два соседних оборота, называется шовной линией, или просто швом. Самый нижний, или последний оборот обыкновенно крупнее каждого из предыдущих; все предыдущие, взятые вместе, называются завитком.

Отверстие, которым последний оборот открывается наружу, называется устьем. Края раковины, окружающие это устье, образуют околоустье. При этом обычно выделяется внутренняя часть околоустья, примыкающая к оси раковины, так называемая внутренняя губа, и противоположная последней наружная часть околоустья, обычно называемая наружной губой. Иногда различают также нижний край, лежащий внизу околоустья, между внутренней и наружной губой.

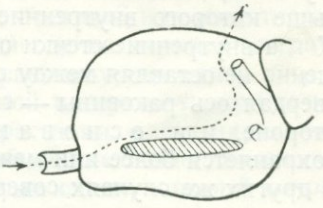


Рис. 350. Схема сифона брюхоногого.

Стрелкой и пунктирной линией показано направление тока воды. Ниже пунктирной линии изображена жабра (заштриховано), над ней — выводное отверстие почек, а еще выше — анальное отверстие. По Суиннертону.

Наиболее примитивным типом устья является круглое или овальное устье. Форма устья зависит в значительной степени от приспособления для введения и удаления воды. Иногда вода выводится из мантийной полости наружу через особую щель, имеющуюся в средней части боковой поверхности оборота. Такую щель можно видеть на раковинах *Bellerophon* (рис. 356) и *Pleurotomaria* (рис. 358). Эта щель длинна, но она зарастает сзади по мере роста раковины. Подобная щель существует у молодых раковинок *Fissurella*, но у них при дальнейшем росте щель замыкается спереди и превращается в дыру (рис. 360).

У многих сравнительно высоко специализированных брюхоногих (рис. 350) вода входит в устье слева и снизу, протекает над жабрами, затем мимо выводного отверстия почек и анального отверстия и, наконец, дойдя до верхнего края устья, удаляется вон. Для того чтобы ток воды шел по такому направлению, край мантии образует трубковидный выступ, изображенный на рис. 350 (стрелками показано направление тока). Присутствие этого образования, которое называется сифоном, нередко обусловливает значительное изменение нижней части околоустья, расположенной между наружной и внутренней губой. Тут либо просто отворачивается кнаружи нижний край околоустья, либо образуется выемка (рис. 374), или более или менее длинный канал (рис. 382), иногда представляющий собой трубку. Заслуживает внимания то обстоятельство, что среди палеозойских брюхоногих мы не наблюдаем подобных приспособлений, которые, однако, часты у форм из юрских и более молодых осадков. Если устье не имеет ни выемки, ни сифона, то оно называется цельным (рис. 372).

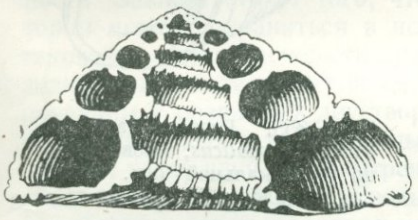


Рис. 351. Разрез раковины брюхоногого, проведенный по вертикальной оси ее. Виден широкий настоящий пупок (устье раковины — направо). По Боасу.

Рассмотрим теперь срединную, осевую часть раковины. Мы уже знаем, что у таких родов класса брюхоногих, как *Euomphalus* или *Planorbis*, имеются два пупка — верхний и нижний. У форм с улитковидной спиралью верхнего пупка нет — на его месте возникает завиток с верхушкой. Некоторые улитковидные раковины имеют широкий нижний пупок,

в котором видны обороты, образующие раковину. Этот пупок кверху сужается, но все же прослеживается снизу доверху вдоль всей оси завивания (рис. 351). Такой пупок, представляющий воронкообразную полость между внутренними стенками оборотов, обычно называется *настоящим пупком*. Чаще, однако, наблюдается *ложный пупок*, видимый лишь в пределах последнего оборота (рис. 352), выше которого внутренние стенки оборотов смыкаются друг с другом. Когда внутренние стенки оборотов тесно примыкают друг к другу, совершенно не оставляя между собой воронкообразной полости, то образуется твердая ось раковины — *столбик* (рис. 353). При этом на нижней стороне, или *основании* последнего оборота, в одних случаях сохраняется более или менее узкий ложный пупок, или пупковая щель, в других же случаях совершенно незаметны какие бы то ни было следы пупка.

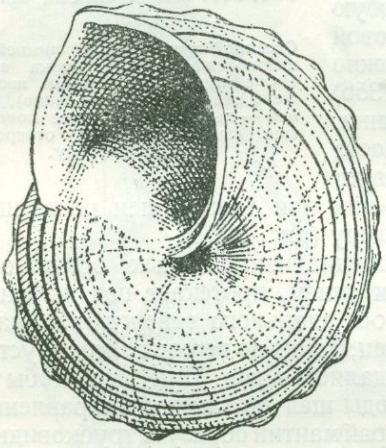


Рис. 352. Основание раковины и пупок *Trochus blainvillei*. Миоцен, сармат. Увеличено.

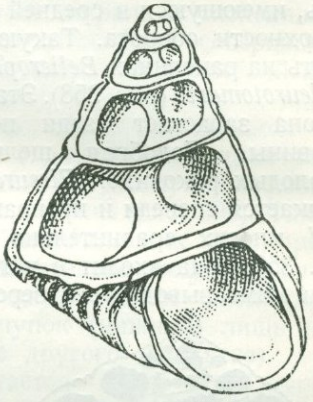


Рис. 353. Разрез раковины *Trochus podolicus*, проведенный по вертикальной оси. Виден столбик. Увеличено.

Это последнее состояние особенно часто наблюдается у высоких раковин с многочисленными оборотами.

Если мы будем смотреть на раковину брюхоногого, повернув ее верхушкой к себе, то мы увидим, что спускающиеся от макушки обороты идут по движению часовой стрелки; поэтому, если мы повернем такую раковину к себе устьем, то это последнее окажется справа. Такие раковины называются *завернутыми направо* или правосторонними.

У некоторых, сравнительно очень немногих родов раковина завернута налево, т. е. устье расположено слева (рис. 387).

Наружная поверхность раковины бывает либо *гладкой*, либо «*украшенной*» (*скульптированной*, *ребристой*). Гладкую или слабо скульптированную поверхность имели палеозойские брюхоногие, но также и многочисленные формы последующих эр. Гладкая раковина снаружи покрыта лишь *следами нарастания*, которые обычно идут параллельно околоустью.

Скульптура наружной поверхности раковины у брюхоногих имеет в общем то же значение, что и у двустворок. Надо различать спиральные ребра, параллельные швам (рис. 352), и осевые, или поперечные, вытянутые в направлении оси раковины (рис. 349). Кроме того, существуют бугорки и шипы, значение которых мы рассмотрим далее.

Устье брюхоногих весьма часто закрывается роговой или известковой крышечкой (рис. 354), которая помещается на верхней стороне задней части ноги (рис. 347). Втянувшись в раковину, животное закрывает вход в нее этой крышечкой. На наружной поверхности крышечки нередко видны концентрические кольца нарастания или спиральные полоски. У наземных брюхоногих крышечки обычно не бывает, но многие закрывают свою раковину на зиму известковым слоем, который сохраняется до весны.

Рис. 354. Крышечка брюхоногих с наружной стороны.
1 — Cerithium; 2 — Buccinum; 3 — Murex; 4 — Trochus; 5 — Neritina. По Абелю.

Классификация ископаемых брюхоногих представляет большие трудности. Зависит это от того, что по единственной части животного, которая может сохраниться в ископаемом состоянии — по раковине как таковой — нет возможности судить о важнейших для систематики признаках мягкого тела. Мы знаем, что особенности внутренней поверхности раковины у различных двустворок обычно дают самые важные указания об отношении их к тем или иным группам. Иначе обстоит дело с брюхоногими: здесь изучение внутренней поверхности редко позволяет делать столь же решительные выводы. Зоологи, изучающие ныне живущих брюхоногих, делят последних на большие группы по признакам строения различных частей мягкого тела, прежде всего по положению упомянутых уже нервных тяжей, по числу и положению предсердий, а также по положению и форме жабер. Далее, важное значение для классификации имеют особенности ноги, головы, терки, нервных центров и т. д. Палеонтологу же приходится ограничиваться изучением раковины, ее формы, ее скульптуры, — признаков, которые нередко возникают и аналогично развиваются путем конвергенции у представителей различных групп брюхоногих. В качестве примера такой конвергенции мы можем взять представителей морского рода *Trochus* из сарматских отложений (рис. 355) и некоторых представителей рода *Turbo* (рис. 366 и 367).

Однако одно обстоятельство значительно облегчает положение палеонтолога, изучающего брюхоногих. Дело в том, что брюхоногие — не вымирающая ныне группа, а как раз наоборот: группа, которая именно теперь переживает эпоху своего расцвета. Они обильно представлены в фауне современных морей и материков, и до настоящего времени успела вымереть лишь незначительная, может быть десятая, часть всех

семейств этого класса, известных в отложениях всех систем, начиная от кембрийской; поэтому мы можем приблизиться к пониманию древних форм, сравнивая их с ныне живущими или третичными.

Надо, впрочем, отметить еще тот факт, что исследователи ископаемых брюхоногих до сих пор мало изучали значение некоторых элементов строения раковины, которые, вполне возможно, помогут лучше разработать систематику этого класса: строение начальных оборотов раковины, микроскопическое строение стенок и т. д.

Класс брюхоногих делят обычно на три подкласса: переднежаберных, заднежаберных и легочных.

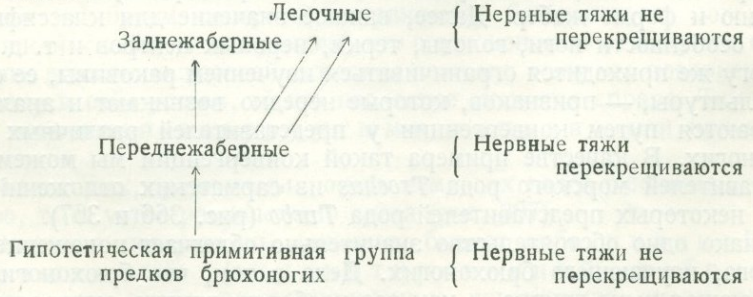
Переднежаберные в подавляющем большинстве своем — морские животные. Жабры у них находятся впереди сердца. Нервные стволы перекрещиваются.

Заднежаберные — исключительно морские животные. Они, повидимому, произошли от переднежаберных и отличаются от последних не только положением жабер позади сердца, но и неперекрещивающимися нервными стволами. Последняя особенность, как мы уже отметили на стр. 225, согласно господствующим ныне воззрениям, не может указывать на близость заднежаберных к древним, двусторонне-симметричным предкам брюхоногих и представляет собою вторичное явление.

Рис. 355. *Trochus omaliusii*. Верхнетретичные отложения (миоцен, сарматский ярус). Этот вид замечателен по своему сходству со многими представителями рода Turbo. В естественную величину.

Легочные, согласно новейшим исследованиям, представляют искусственное объединение двух групп, каждая из которых самостоятельно развивалась из переднежаберных. У легочных, как и у заднежаберных, нервные стволы не перекрещиваются, хотя их предки (переднежаберные) имели перекрещивающиеся нервные стволы.

Отношения между этими подклассами можно выразить следующей схемой:



Подкласс *Prosobranchiata* (переднежаберные). К этому подклассу принадлежит подавляющее большинство всех морских брюхоногих; сюда

же относятся многие пресноводные формы и, наконец, немногие группы форм, приспособившихся к жизни на суше (например род *Pomatias*, рис. 372). Жабры помещаются впереди сердца. Нервные стволы перекрещиваются. Сердце имеет либо два предсердия, либо одно. Раковины, относящиеся к этому подклассу брюхоногих, отличаются большим разнообразием по общему виду и по строению различных частей. Имеются, в частности, колпачковидные формы, из них некоторые вновь приобрели двустороннюю симметрию раковины. Переднежаберные почти всегда раздельнополы. Древнейшие представители известны из кембрия.

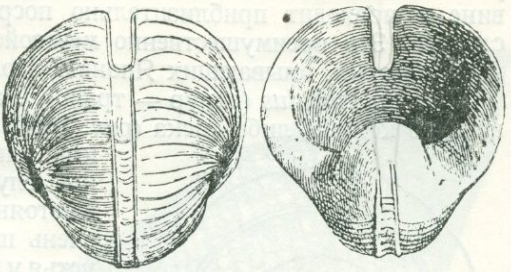


Рис. 356. *Bellerophon bicarenus*. Карбон. Мячково (Московская область). Из книги Павловой.

Род *Bellerophon* (силур — пермь). Раковина (рис. 356) двусторонне-симметричная, завернутая спирально в одной плоскости. Последний оборот более или менее полно закрывает все предыдущие, оставляя по обоим бокам узкий пупок, который может и отсутствовать. На наружной губе в области плоскости симметрии имеется глубокий вырез. Как мы уже отметили выше, этот вырез служил для вывода воды из мантийной полости. Двусторонняя симметрия раковины этого брюхоногого,

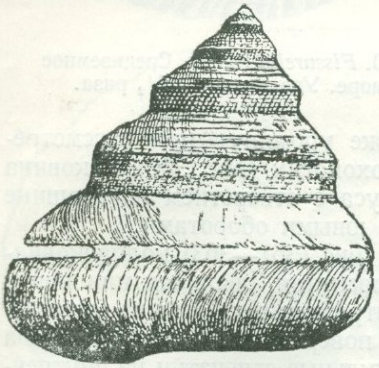


Рис. 357. *Pleurotomaria subscalaris*. Юра. Уменьшено в 2 раза.

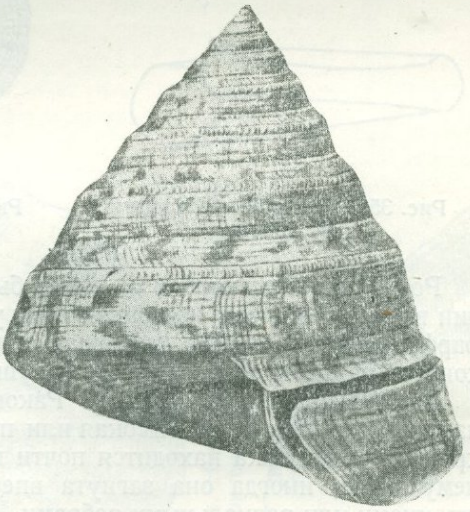


Рис. 358. *Pleurotomaria adansoniana*. Ныне живущая. Уменьшено в $3^1/_2$ раза. Из книги Тиле.

напоминающей по форме раковины головоногих, с которыми нам еще предстоит познакомиться, заставляет многих исследователей предполагать, что животное вело свободно плавающий образ жизни, хотя при своей очень широкой раковине оно едва ли могло быстро плавать.

Род *Pleurotomaria* представляет собой пример сравнительно мало изменяющегося и долговечного рода: он известен от силура и продолжает существовать доныне (рис. 357 и 358).

Раковина достигает значительных размеров (изображенная на рис. 358 ныне живущая плевротомария имеет $^1/_4$ *м* в высоту), конусовидная внутренняя поверхность перламутровая. Наружная губа имеет, подобно беллерофону, вырез, который по мере роста раковины заполняется спиральной известковой полосой. Эта полоса рельефно выступает на раковине и проходит приблизительно посредине боковой поверхности последней. Это преимущественно мезозойский род, но виды его живут и ныне в морях, омывающих Японию, Молуккские острова и Вест-Индию.

Род *Euomphalus* (силур — траис). Раковина имеет форму либо очень низкого конуса, либо диска (рис. 359); завиток уплощенный, очень низкий или даже углубленный. В последнем случае образуется верхний пупок. Постоянно имеющийся нижний пупок очень широк. В верхней части околоустья у некоторых древних видов имеется вырез, которому соответствует выступающая на оборотах в виде киля спиральная полоса.

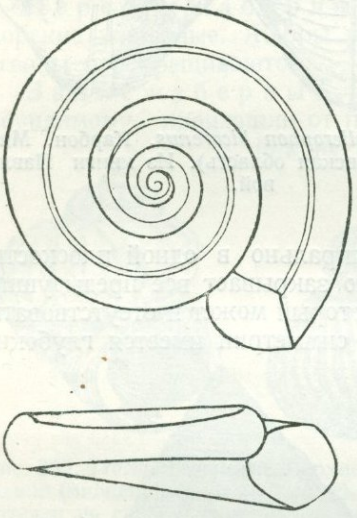


Рис. 359. *Euomphalus*. Из книги М. Дэвиса.

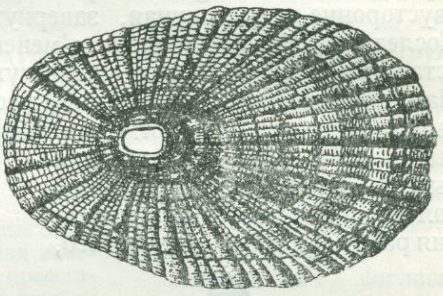


Рис. 360. *Fissurella italica*. Средиземное море. Увеличено в $2^1/_2$ раза.

Род *Fissurella* (карбон — ныне) был уже упомянут при рассмотрении выреза или щели наружной губы у брюхоногих (рис. 360). Раковина фарфоровидная, низкая, имеющая вид конуса с отверстием на вершине конуса, на месте исчезнувшей верхушки с юными оборотами.

Род *Patella* (силур — ныне). Раковина (рис. 361—363) колпачковидная или конусовидная, высокая или приплюснутая, овальная или почти круглая. Верхушка находится почти в центре или приближена к переднему краю; иногда она загнута вперед; поверхность часто украшена штрихами или радиальными ребрами. Мускульные отпечатки на внутренней стороне в форме подковы, открытые кпереди.

В юности раковина спиральная и асимметрическая, позднее она становится колпачковидной.

Род *Trochus* (силур — ныне). Раковина (рис. 364 и 365), улитковидная, конусовидная, с довольно высоким, обычно заостренным завитком. Наружная поверхность оборотов обычно уплощена и часто украшена спиральными бугорчатыми ребрами. Последний оборот большей частью килеватый; основание его более или менее уплощенное. Устье косое, низкое.

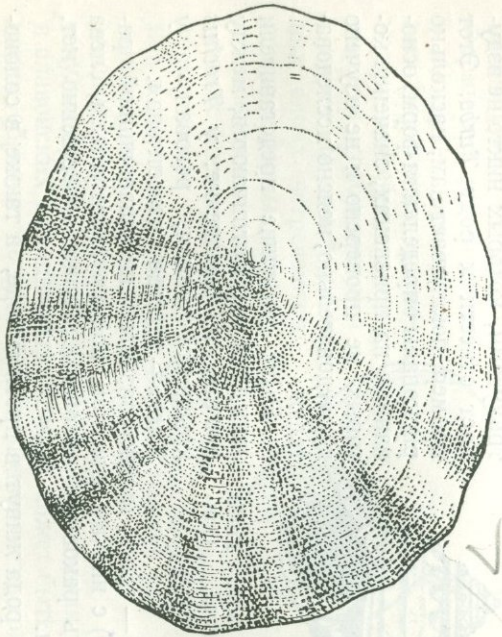


Рис. 361. *Patella*. Ныне живущая форма. Увеличено в 3 раза.

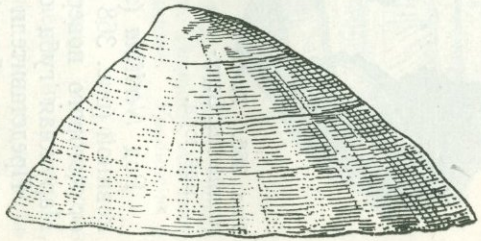


Рис. 362. *Patella*. Ныне живущая. Увеличено в 2 раза.

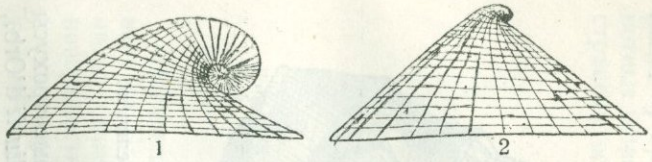


Рис. 363. Схема, поясняющая индивидуальное развитие раковины у *Patella*. В ранних стадиях развития (*1*) раковина спирально завернута. Далее она принимает колпачковидную форму (*2*). Позже спирально завернутая часть раковины отпадает. Рис. *1* — сильно увеличен. Из Абеля.

Рис. 364. *Trochus maculatus*. Ныне живущий вид. Увеличено. Из книги Тиле.

Интересно сравнить этот род с родом *Turbo* (силур — ныне) довольно близким к трохусу (рис. 366 и 367). В качестве признаков рода *Turbo*, отличающих его от трохуса, обычно приводят: 1) выпуклые обороты, 2) выпуклое основание и 3) круглое устье.

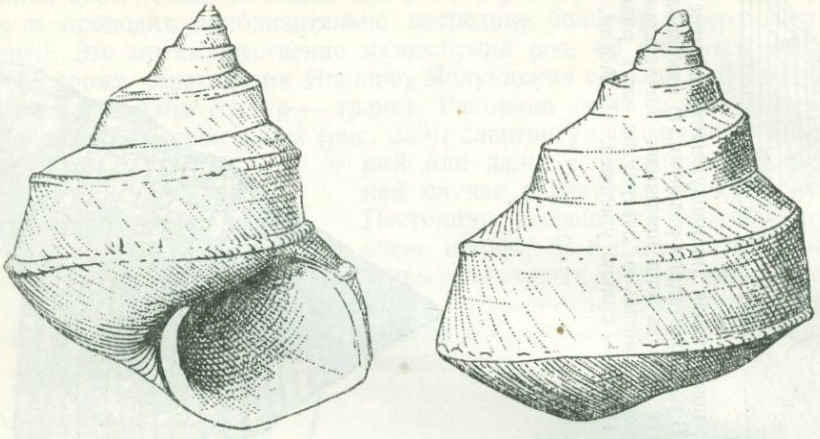


Рис. 365. *Trochus cardierianus*. Миоцен (средний сармат). Увеличено в 3 раза.

Этими признаками, однако, обладают, например, некоторые трохусы сарматского яруса (рис. 355). Одна из этих форм, *Trochus omaliusii* d'Orb., так же как и ее разновидности, в литературе обычно относится к роду *Turbo*. Но нет никаких сомнений в непосредственной тесной связи этой формы с некоторыми несомненными трохусами, которых никто не вздумает отнести к роду *Turbo*. Этот пример показывает нам, насколько рискованы определения форм, основанные на признаках, значение которых не проверено и не изучено и, следовательно, неясно исследователю.

Рис. 366. *Turbo puschianus*. Верхняя юра.

Рис. 367. *Turbo parkinsoni*. Олигоцен.

Ныне живущие представители этих двух родов отличаются, между прочим, по крышечке: у *Trochus* крышечка тонкая, роговая, а у *Turbo* — толстая, известковая.

Род *Neritina* (эоцен — ныне) характеризуется полушаровидной раковиной (рис. 368 и 369) с низким завитком, полукруглым устьем, слева от которого поверхность раковины уплощена. Пупка совершенно нет. Наружная губа острая.

Представители этого рода живут в пресной воде, а также в солоноватоводных бассейнах.

Очень немногие, впрочем, приспособлены к жизни на суше (некоторые тропические виды).

Род *Viviparus* (карбон — ныне). Раковина (рис. 16, 17, 370 и 371)

коническая, обороты более или менее выпуклые, редко килеватые, обычно без скульптуры, иногда со спиральными полосками, редко с явственными бугорками. Устье овальное. Наружная губа не утолщенная. Животные живородящие. Живут в пресной воде; в настоящее время распространены всюду кроме Южной Америки.

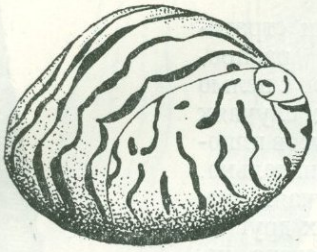


Рис. 368. *Neritina duabensis*. Плиоцен, дуабские слои. Увеличено в $4^1/_2$ раза.

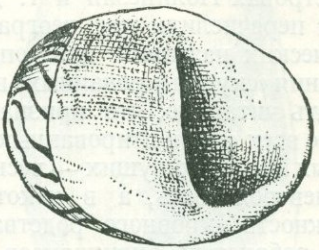


Рис. 369. *Neritina duabensis*. Плиоцен, дуабские слои. Увеличено в $4^1/_2$ раза.

Изучение вивипарусов из верхне-плиоценовых слоев Славонии (к северу от Балканского полуострова) позволило установить ряд изменяющихся форм от обыкновенных гладких вивипарусов с выпуклой боковой поверхностью оборотов к вивипарусам, несущим резкие спиральные кили, между которыми боковая поверхность оборотов уплощена или даже вдавлена (рис. 16 и 17). Формы эти развивались в замкнутых пресноводных или почти пресноводных бассейнах — озерах, не сообщающихся с морем. В самых нижних слоях встречаются гладкие формы, мало отличающиеся от обыкновенных вивипарусов, которые живут ныне в реках и других пресноводных водоемах. В верхних же слоях имеются сильно «скульптированные» формы. Самостоятельная эволюция вивипарусов в славонских плиоценовых (отчасти может быть и четвертичных) озерах, таким образом, не может быть подвергнута сомнению. Однако замечательно, что весьма похожие формы вивипарусов встречаются в местностях весьма отдаленных от Славонии и в отложениях, не всегда соответствующих по возрасту славонским вивипарусовым слоям. Вообще «скульптированные» вивипарусы типа славонских встречаются в плиоцене

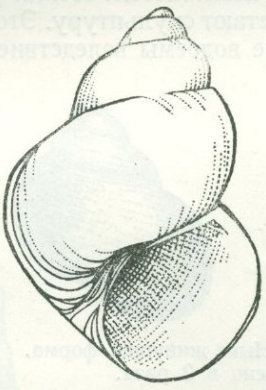


Рис. 370. *Viviparus*. Ныне живущая форма. Европа. Немного увеличено.

Рис. 371. *Viviparus mandarinicus*. Плиоцен, Абхазия, Закавказье. Увеличено в 2 раза.

некоторых островов Эгейского архипелага, Румынии, в дуабских слоях западного Закавказья (относимых к среднему плиоцену), в куяльницких слоях западного Закавказья (относимых к верхнему плиоцену), а также в относимых к плиоцену отложениях Китая. Наконец, схожие формы продолжают существовать в некоторых реках Северной Америки и в некоторых озерах южного Китая, а также на некоторых островах Полинезии и т. д.

Мы перечислили ряд географических и стратиграфических названий для определения распространения «скульптированных» вивипарусов с целью показать читателю, что признать во всех случаях родство всех «скульптированных» вивипарусов плиоценовых и ныне живущих — весьма затруднительно. Эта невероятность, а в некоторых случаях невозможность «кровного родства» похожих друг на друга ребристых вивипарусов была замечена некоторыми исследователями. Были даже предложены гипотезы, объясняющие развитие скульптуры у гладких вивипарусов. Одну из таких гипотез можно кратко изложить следующим образом. Вивипарусы большинства рек и других водоемов умеренного пояса имеют гладкую раковину. Это «нормальные» формы. Но попав в озера или вообще в водоемы, занимающие обширные площади, при теплом климате они изменяются: стенки раковин утолщаются и приобретают скульптуру. Это происходит потому, что такие водоемы вследствие зна-

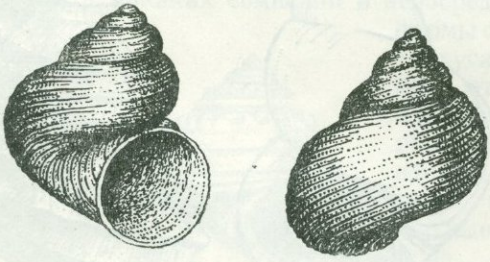


Рис. 372. *Pomatias.* Ныне живущая форма. Увеличено в 2 раза.

Рис. 373. *Turitella terebra*. Ныне живущий вид. Увеличено в $1^1/_2$ раза. Из Тиле.

чительного испарения обогащаются содержанием извести. Известь попадает вместе с водою в тело животного, которое отлагает избыток извести в виде бугорков и валиков, так как равномерное утолщение стенки раковины было бы невыгодным для организма. Гипотеза эта, однако, может объяснить лишь некоторые отдельные факты, а весь комплекс вопросов, связанных с выработкой ребристости у вивипарусов и близких к ним форм, ждет основательного изучения. Здесь же мы можем признать установленным лишь то положение, что схожие формы раковин развиваются у вивипарусов в различные моменты геологической истории и в различных местах земного шара в зависимости от каких-то

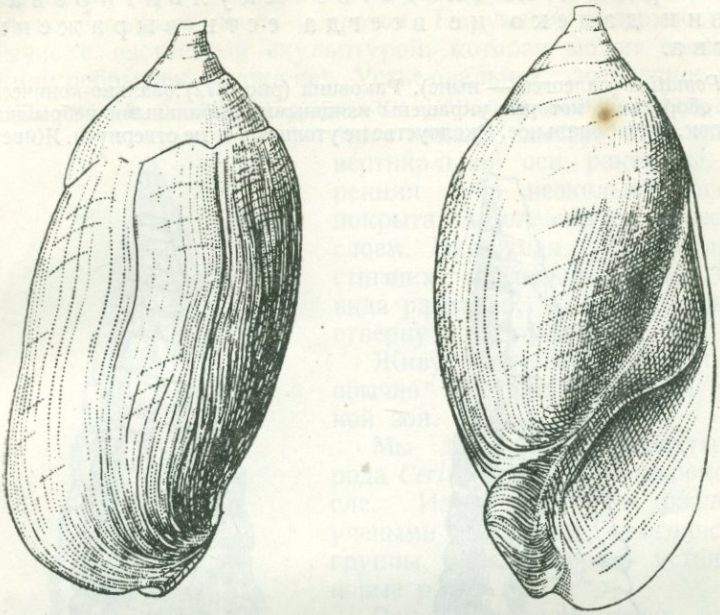


Рис. 374. *Melanopsis acuminata*. Плиоцен (пласты Дуаба). Увеличено в 2 раза.

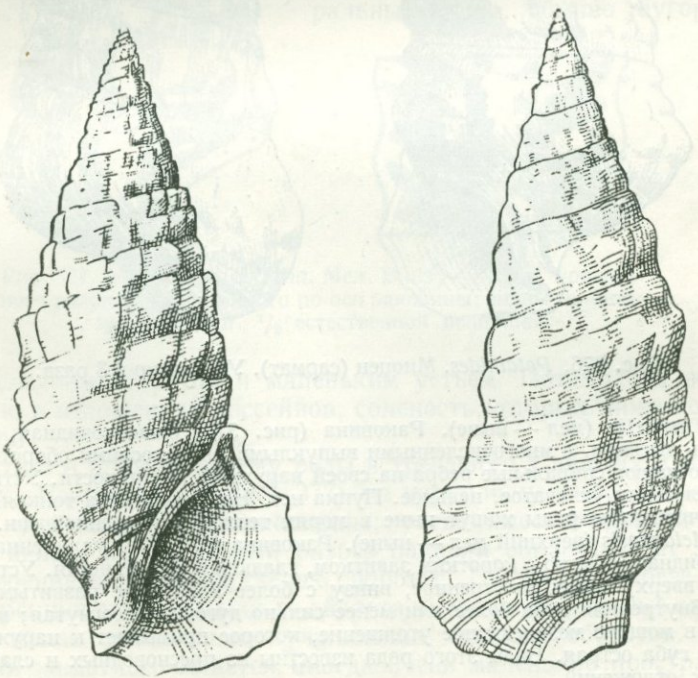


Рис. 375. *Cerithium rubiginosum*. Плиоцен, сармат. Увеличено в 4 раза.

изменений среды, и что сходство «скульптированных» раковин далеко не всегда есть выражение их родства.

Род *Pomatias* (палеоген — ныне). Раковина (рис. 372) овально-коническая с выпуклыми оборотами, которые украшены изящными спиральными ребрышками. Есть узкий пупок. Устье овальное. Околоустье не утолщено и не отвернуто. Живет на суше.

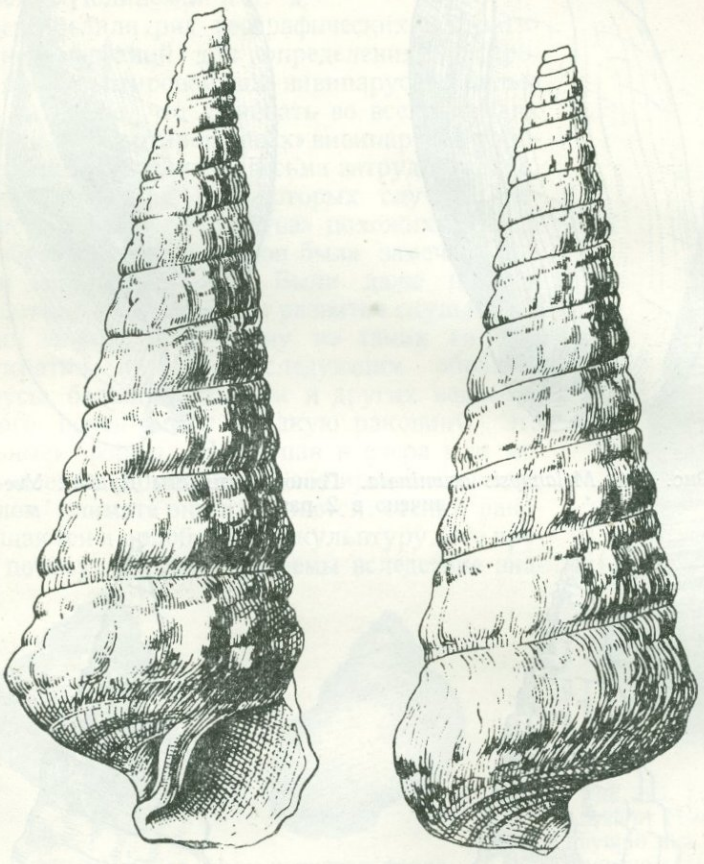


Рис. 376. *Potamides*. Миоцен (сармат). Увеличено в 3 раза.

Род *Turritella* (мел — ныне). Раковина (рис. 373) башенковидная, стройная, часто очень высокая, с многочисленными выпуклыми или плоскими оборотами, которые обычно имеют спиральные ребра на своей наружной поверхности. Устье маленькое, округлое или угловатое, цельное. Пупка нет. Наружная губа тонкая.

Многочисленные роды живут ныне в морях теплой и умеренной зон.

Род *Melanopsis* (верхний мел — ныне). Раковина (рис. 374) удлиненная, овально-конусовидная, обычно с коротким завитком, гладкая или ребристая. Устье довольно узкое, вверху очень заостренное, внизу с более или менее развитым широким вырезом. Внутренняя губа более или менее сильно дуговидно согнутая; вверху она переходит в мощное мозолевидное утолщение, которое примыкает к наружной губе. Наружная губа острая. Виды этого рода известны из пресноводных и слабо-солоноватоводных отложений.

Нынешние представители этого рода живут в области Средиземного моря (кроме того, сюда же причисляют различные виды из Новой Каледонии и Новой Зеландии).

Род *Cerithium* (юра — ныне). Раковина (рис. 375) башенковидная, состоящая из большого числа оборотов. Наружная поверхность оборотов обычно с явственной скульптурой, которая может состоять из бугорков или ребрышек. Пупка нет. Устье овальное, заостренное вверху, с более или менее развитым коротким каналом внизу. Направление этого канала заметно отклоняется от вертикальной оси раковины. Внутренняя губа несколько вогнута и покрыта мозолевидным известковым слоем. Наружная губа раковин, достигших предельных для данного вида размеров, обычно расширена и отвернута кнаружи.

Живут на незначительной глубине, обычно в морях теплой и умеренной зон.

Мы даем здесь характеристику рода *Cerithium* в весьма широком смысле. Из этого рода различными учеными выделены многочисленные группы, для которых установлены новые рода.

Одним из таких родов является род *Potamides* [1] (рис. 376), который характеризуется присутствием спиральных ребер, обычно бугорчатых,

Рис. 377. *Nerinea pailleteana*. Мел. Внизу — часть продольного разреза, проведенного по оси раковины; видны спиральные складки. $^1/_2$ естественной величины.

низким последним оборотом и маленьким устьем. Потамидесы встречаются обычно в отложениях бассейнов, соленость которых ниже нормальной морской.

Род *Nerinea* и близкие к нему роды встречаются в юрских и меловых отложениях. Раковины их (рис. 377) по наружному виду напоминают *Cerithium*; они высоки, башенковидны; устье имеет короткий канал или вырез внизу. Вертикальный разрез раковин обнаруживает замечательное строение внутренних стенок оборотов. На таком разрезе видно, что на внутренних стенках каждого оборота имеются спиральные складки, более или менее значительно суживающие полость оборотов. Таким образом, для животного остается иногда очень маленькое пространство.

[1] *Potamides* рассматривается некоторыми учеными как подрод рода *Cerithium*.

Род *Aporrhais* (юра — ныне). Раковина (рис. 378 и 379) довольно высокая, башенковидная, обороты несколько выпуклые, с тонкой спиральной скульптурой и с довольно грубыми поперечными ребрами или

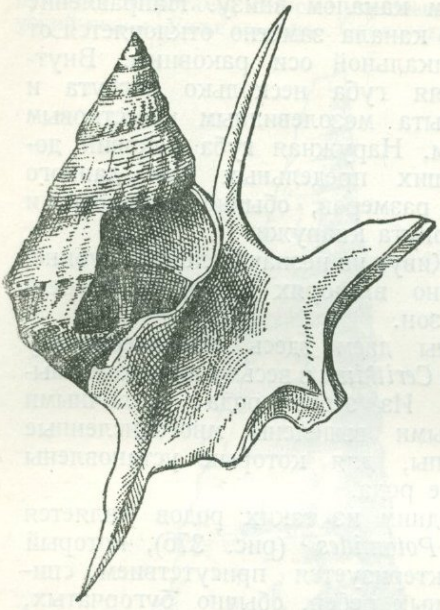


Рис. 378. *Aporrhais*. Миоцен, тарханский горизонт. Увеличено в 3 раза.

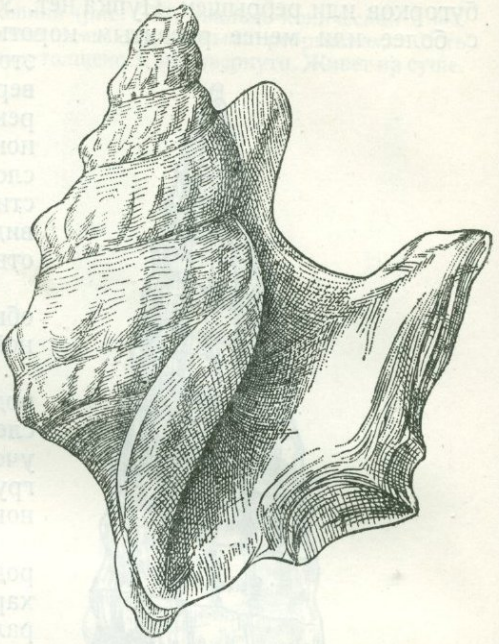


Рис. 379. *Aporrhais pes-pelecani*. Плейстоцен (карангатские отложения). Увеличено в $2^1/_2$ раза.

бугорками. Последний оборот большею частью с тремя рядами сравнительно крупных бугорков, причем каждый из этих рядов обычно продолжается у края устья на один из трех длинных заостренных выростов.

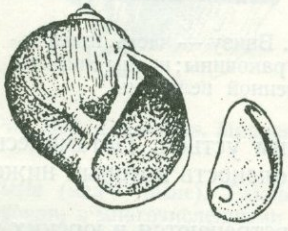


Рис. 380. *Natica millepunctata*. Плиоцен. Справа изображена крышечка *Natica millepunctata*.

Рис. 381. *Natica patula*. Эоцен.

Кроме этих трех выростов, околоустье имеет еще один нижний и один верхний вырост. Последний вполне или частично прилегает к завитку. Устье узкое. Околоустье утолщенное, большею частью с бороздками на внутренней стороне выростов. Внутренняя губа с мозолистым утолщением.

Род *Natica* (триас — ныне). Раковина (рис. 380 и 381) почти круглая или овальная, обычно гладкая и блестящая. Обороты, по мере роста раковины, сильно расширяются. Пупок большею частью сужен особым

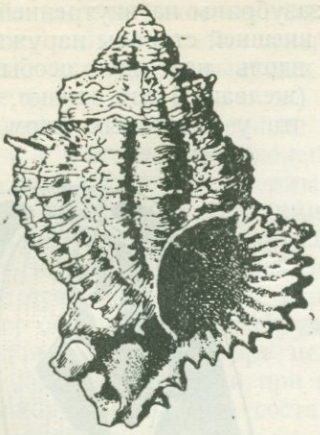


Рис. 382. *Murex hoernesi*. Миоцен.

Рис. 383. *Murex spinicosta*. Миоцен.

валиком или мозолевидным известковым слоем, иногда совершенно закрыт. Устье цельное, полукруглое. Наружная губа острая.

Род *Murex* (эоцен — ныне). Раковина (рис. 382 и 383) толстостенная, овальная, высокая, нередко достигающая значительной величины; завиток умеренной высоты. Наружная поверхность оборотов украшена мощными поперечными валиками (желваками), часто шиповатыми или листоватыми. Промежутки, разделяющие эти валики, покрыты волнистыми пластинчатыми следами нарастания. Поперечные валики довольно правильно следуют друг за другом через определенные промежутки, так что число валиков (желваков) на каждый оборот является довольно постоянным для каждого вида. Устье овальное, с каналом внизу. Канал либо открытый в виде узкого, углубленного желобка, либо закрытый в виде трубки.

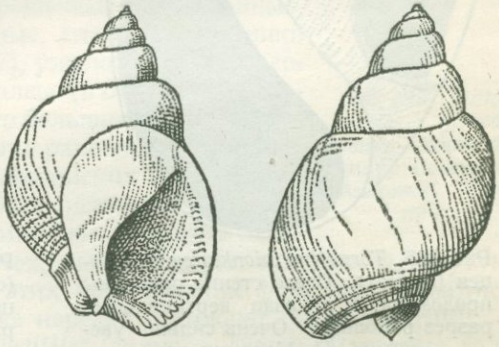


Рис. 384. *Nassa mutabilis*. Ныне живущий вид. Увеличено в 2 раза.

Род *Buccinum* (неоген — ныне). Раковина (рис. 349 и 479) обычно довольно высокая, овальной формы, без пупка. Наружная поверхность оборотов несет либо поперечные или более тонкие спиральные ребра, либо гладкая. Устье овальное, широкое, с коротким и широким каналом внизу. Представители рода встречаются преимущественно в верхнетретичных отложениях северной Европы, современные же виды живут в северных морях. Однако к этому же роду обычно относят многие формы

из миоценовых отложений юга СССР (преимущественно из сармата рис. 349).

К этому роду близок род *Nassa* (эоцен — ныне), который (рис. 384) в отличие от предыдущего рода имеет зазубрины на внутренней стороне наружной губы, обычно утолщенной; с внешней стороны наружной губы вдоль нее идет особый валик (желвак). Надо, однако, заметить что у некоторых форм эти при-

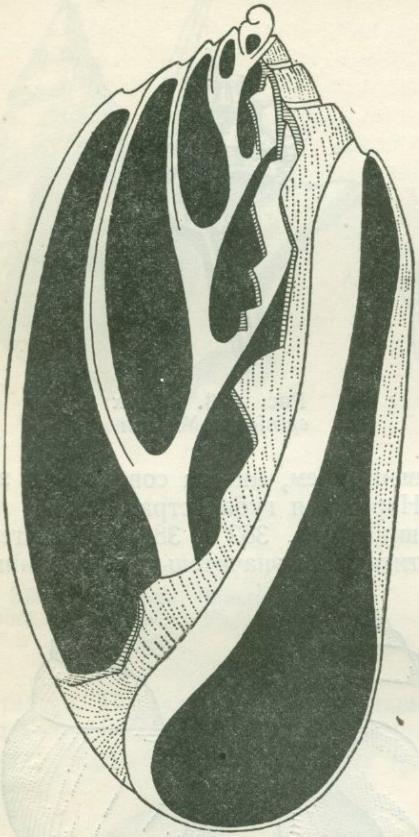


Рис. 385. *Tornatina laionkaireana*. Миоцен (сармат). Слева стенка раковины проломана, и показан вертикальный разрез раковины. Очень сильно увеличено. По Колесникову.

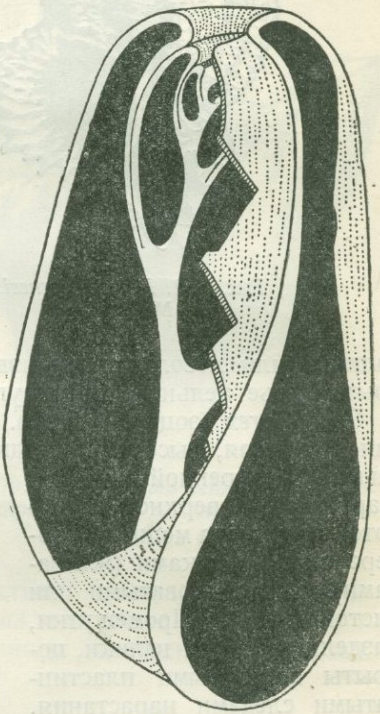


Рис. 386. *Tornatina melitopolitana* (сармат). Слева стенка раковины проломана, и показан вертикальный разрез раковины. Очень сильно увеличено. По Колесникову.

знаки (утолщение наружной губы и ее зазубренность с внутренней стороны) сходят на-нет, и тогда бывает трудно отличить нассу от букцинума.

Нассы живут ныне во всех морях (кроме Ледовитого океана).

Подкласс *Opisthobranchiata* (заднежаберные). Заднежаберные, как мы уже знаем, исключительно морские животные. Жабры находятся позади сердца, которое имеет одно предсердие. Нервные стволы не образуют перекрещивания. Заднежаберные гермафродитны. У большинства ныне живущих форм нет раковины; у других имеется раковина, нередко маленькая и хрупкая. Древнейшие представители известны из карбона.

В миоценовых отложениях юга СССР нередко встречаются очень небольшие раковины рода *Tornatina*. На рис. 385 и 386 изображены

очень сильно увеличенные раковины двух представителей этого рода. Раковина маленькая (высотою в несколько миллиметров), высокая, более или менее цилиндрическая; высота последнего оборота равна или почти равна высоте раковины, так как он либо целиком закрывает все предыдущие, либо оставляет снаружи слабо выступающую верхушку с верхними частями предыдущих оборотов. Устье узкое, книзу расширяющееся.

К подклассу заднежаберных причисляют обыкновенно своеобразный отряд *Pteropoda* (крылоногие). Сюда относятся свободно плавающие, часто планктонные формы, некоторые из последних обладают нежными раковинками, могущими при благоприятных условиях сохраняться в ископаемом состоянии. Нога у крылоногих преобразовалась в пару плавательных лопастей (отсюда и название отряда). Голова у них неявственно обособлена, глаза рудиментарны. Крылоногие держатся в открытом море целыми стаями и поднимаются к поверхности лишь при наступлении темноты.

Раковинки крылоногих составляют значительную часть так называемых птероподовых илов современных океанов (птероподовые илы состоят из раковинок крылоногих и других моллюсков, а также фораминифер). В миоценовых отложениях нашего юга видную роль в качестве руководящих ископаемых (а иногда и породообразующих организмов) играют представители планктонного рода *Spirialis* (эоцен — ныне). Они имеют крошечные тонкостенные, прозрачные, гладкие раковинки (рис. 387), улиткообразно завернутые налево (в отличие от подавляющего большинства брюхоногих). Устье раковинки овальное.

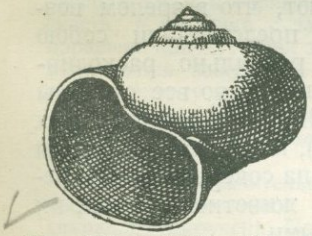


Рис. 387. *Spirialis*. Миоцен. Увеличено в 27 раз.

В палеозойских отложениях встречаются ископаемые, которые напоминают по форме некоторых из крылоногих, а именно тех, которые имеют прямую, вытянутую в длину раковину. Положение этих палеозойских форм в систематике далеко не выяснено, но их все же нередко сближают с крылоногими.

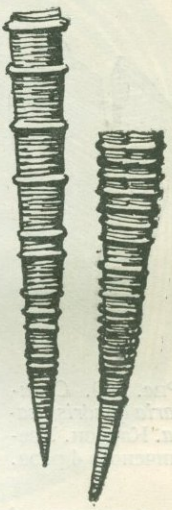


Рис. 388. *Tentaculites gyracathus*. Верхний силур Северной Америки. Увелич.

Один из таких родов — *Tentaculites* (силур — девон). Раковина толстостенная, маленькая, длинная, имеющая форму очень высокого конуса (рис. 388). Наружная поверхность ее покрыта выдающимися кольцевидными ребрами. Ближе к верхушке раковины в ее полости иногда имеются поперечные перегородки. Верхушка либо заострена, либо представляет вздутие.

Этот род необычайно широко распространен в силурийских и девонских отложениях; раковины его иногда переполняют отдельные слои.

Так как раковины тентакулитесов очень похожи на раковины некоторых свободно плавающих плеченогих нынешних морей, то предполагают, что тентакулитесы плавали подобно этим плеченогим. В пользу этого говорит и присутствие поперечных перегородок, деливших заднюю часть раковины на камеры, которые, повидимому, содержали газ, что

заметно уменьшало удельный вес животного и помогало ему держаться в воде.

Род *Conularia* (силур — нижняя юра, главным образом силур и девон). Раковина (рис. 389 и 390) представляет по форме удлиненную четырехгранную пирамиду с квадратным или ромбическим поперечным сечением. Каждая грань делится продольной бороздкой на две половины. Такой бороздке на внутренней поверхности раковины соответствует выдающееся ребро. Устье сужено, потому что здесь грани пирамиды загибаются внутрь; это можно видеть у хорошо сохранившихся экземпляров. Ближе к заднему концу раковины (т. е. к вершине пирамиды) полость раковины подразделена поперечными перегородками.

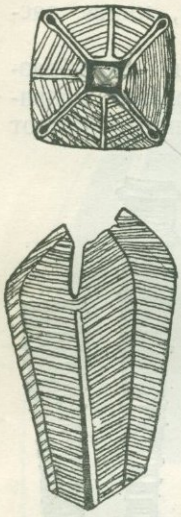


Рис. 389. *Conularia quadrisulcata.* Карбон. Увеличено в 4 раза.

Рис. 390. *Conularia laevigata.* Пермь. По Ваагену.

В молодости раковины прикреплялись: об этом свидетельствуют небольшие, служившие для прикрепления диски, которые были находимы на концах маленьких экземпляров конулярий, не достигших еще размеров взрослого животного. У более крупных особей такие диски не были находимы. Некоторые ученые думают, что в зрелом возрасте конулярии представляли собою колонии особей, радиально расходившиеся из одного центра во все стороны наподобие сложной колонии некоторых граптолитов (например диплограптуса, см. рис. 76), и подобно последним пассивно плавали в воде. Заметим, что, несмотря на совершенно неопределенное пока положение конулярий в системе животного мира, их нередко объединяют с тентакулитесами и некоторыми другими палеозойскими формами в особую группу *Conularida*.

Подкласс *Pulmonata* (легочные). Исследование легочных привело за последние годы некоторых исследователей к тому выводу, что этот подкласс является искусственным объединением по меньшей мере двух групп легочных моллюсков, каждая из которых произошла (совершенно особо от другой) от переднежаберных. Одна из этих групп состоит из пресноводных моллюсков, другую же составляют наземные формы.

Нервные тяжи у легочных не образуют перекрещивания.

Род *Limnaea* (верхняя юра — ныне) характеризуется тонкостенной, обычно прозрачной раковиной (рис. 391) с большим последним оборотом. Высота завитка сильно вариирует: у одних форм он высокий и стройный, у других он может быть низким, у

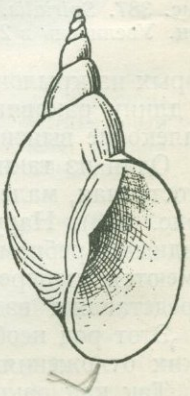


Рис. 391. *Limnaea.* Ныне живущая форма. Европа. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

третьих он совсем не возвышается над последним оборотом. Устье широкое, овальное, цельное. Наружная губа острая. Значительные колебания в форме раковины могут наблюдаться у представителей одного и того же вида, живущих в различных условиях. Это иллюстрируется рис. 480. Представители рода живут в пресной воде, а также в слабосолоноватых бассейнах.

Род *Valenciennesia* (плиоцен). Раковина (рис. 392) довольно крупная, иногда очень крупная, относительно очень тонкостенная, колпаковидная, округлого или овального очертания, с чрезвычайно расширенным последним оборотом. Поверхность покрыта концентрическими струйками нарастания и обычно украшена концентрическими ребрами-складками.

Ребра-складки сглаживаются постепенно при переходе от передней части раковины к задней. Макушка то более, то менее приближена к заднему краю.

Для описания раковину часто ориентируют так, чтобы околоустье располагалось в горизонтальной плоскости, а макушка с завитком была обращена кверху. При этом макушка оказывается завернутой по направлению к заднему краю.

В таком положении различают передний, задний, правый и левый края.

Макушка значительно выступает вверх и в начальной своей части спирально закручена. При этом число оборотов маленького рудиментарного завитка никогда не бывает значительным ($1^1/_2$—3).

В задней части раковины на правой стороне от макушки косвенно к задне-правому углу основания раковины идет сифональная складка, которой соответствует сифональная выемка края раковины.

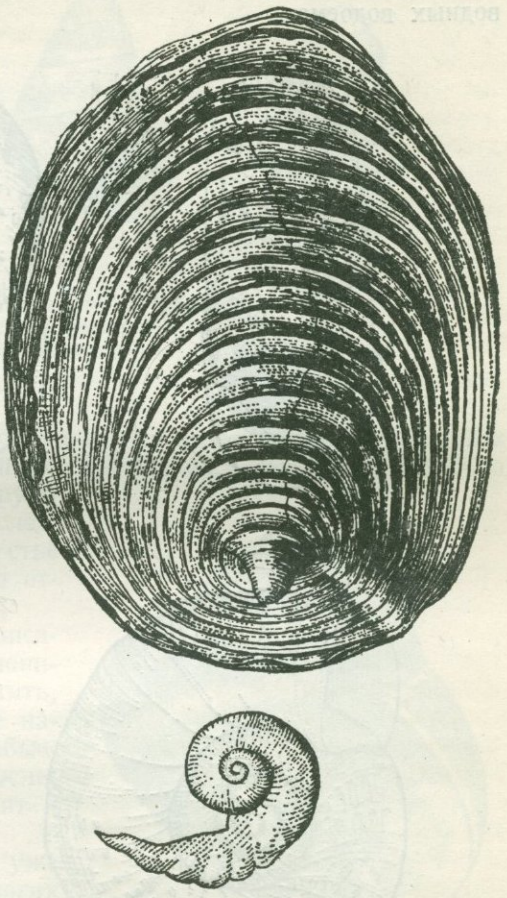


Рис. 392. *Valenciennesia kiseljaki*. Плиоцен. Увеличено в 4 раза.

Валансиеннезии встречаются в солоноватоводных отложениях юго-восточной Европы, причем они характерны для глинистых отложений и не были найдены в прибрежных грубозернистых отложениях.

Валансиеннезии произошли от брюхоногих, близких к *Limnaea*, что доказывается существованием ископаемых форм, занимающих по своему строению промежуточное положение. Эти промежуточные формы встречаются в более глубоких горизонтах солоноватоводных неогеновых отложений южной Европы, чем слои с валансиеннезиями; поэтому мы с полной уверенностью относим валансиеннезий к легочным брюхоногим, хотя нам и неизвестно, дышали ли эти вымершие животные легкими.

Род *Planorbis* (нижняя юра — ныне) характеризуется дисковидной раковиной (рис. 393), иногда даже симметричной; завиток совершенно не возвышается над последним оборотом. С каждого бока видны все обороты. Устье более или менее полулунной формы. Наружная губа тонкая. Представители этого рода живут в пресноводных и слабо солоноватоводных водоемах.

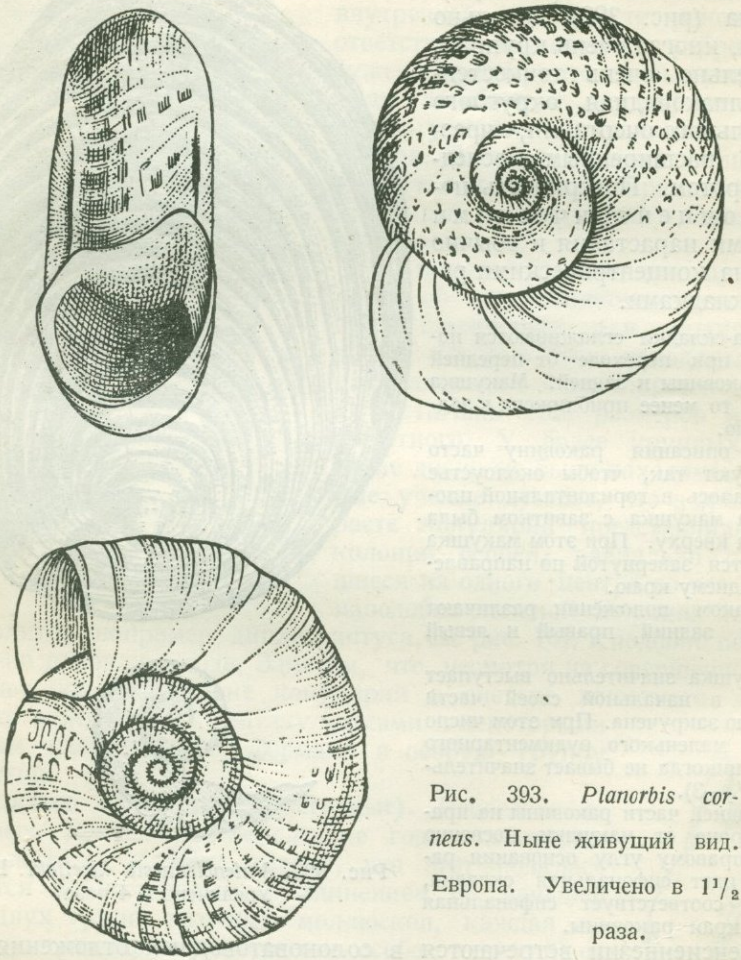


Рис. 393. *Planorbis corneus*. Ныне живущий вид. Европа. Увеличено в $1^1/_2$ раза.

Любопытные изменения претерпели раковины планорбисов, живших в так называемом Штейнгеймском бассейне в Вюртемберге (Германия) в верхне-миоценовое время. В этом небольшом озере, имевшем около 3 *км* в поперечнике, развились своеобразные, странные формы планорбисов; у некоторых из них раковина стала высокой, с завитком, значительно возвышающимся над последним оборотом (рис. 394). Если бы не было уверенности в том, что эти причудливые формы развились из

обыкновенных дисковидных планорбисов, трудно было бы отнести их к этому роду.

Рис. 394. Представители рода *Planorbis* из верхнетретичных отложений Штейнгейма (Вюртемберг, Германия). Увеличено. Из книги Павловой.

Род *Helix* (рис. 395) является одним из самых распространенных представителей наземных легочных моллюсков. Раковина довольно крупная. Обороты выпуклые. Наружная поверхность их гладкая. Последний оборот большой и вздутый. Устье округлое. Околоустье несколько отвернутое кнаружи.

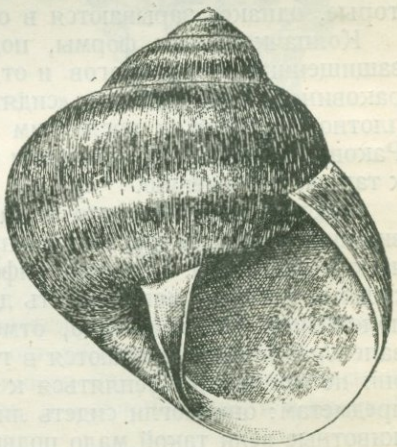


Рис. 395. *Helix pomatia* (Европа).

Только что приведенное описание соответствует современному пониманию этого рода. Но надо заметить, что в геологической литературе название этого рода употребляется обычно в гораздо более широком смысле; в частности к этому роду относят и очень мелкие формы.

Образ жизни брюхоногих. Мы уже видели, что большинство брюхоногих живет в воде и притом в морской. Пресноводные и наземные принадлежат к немногочисленным семействам, но представлены огромным количеством форм. К жизни на суше приспособились, кроме представителей класса легочных, также и некоторые переднежаберные, например рассмотренный нами род *Pomatias* (рис. 372) и очень немногие из видов рода *Neritina*. Большинство морских брюхоногих живет в мелко водной области: уже на глубине в 100 *м* число брюхоногих сильно сокращается, но некоторые формы, приспособленные к жизни на илистом дне, встречаются на значительных глубинах. Лишь немногие являются настоящими глубоководными животными. На глубине более 1 000 *м* были обнаружены, между прочим, некоторые формы, близкие к *Trochus*. Существующие

ныне представители древнего рода *Pleurotomaria* живут на глубине от 120 до 400 *м*.

Раковины брюхоногих, живущих в полосе прибоя, массивны и толстостенны, раковины же форм, живущих в более глубоких частях моря и на илистом дне, обыкновенно тонкостенны и часто нежны.

Так раковина валенсиеннезий, этих крупнейших брюхоногих солоноватоводного плиоцена нашего юга, тонкостенна и хрупка. Толстостенность является, очевидно, приспособлением против разрушения раковины волнами. Кроме того замечается, что в спокойных водах и на илистом дне раковины нередко имеют длинные, тонкие хрупкие шипы. Здесь следует сравнить две изображенные на рис. 378 и 379 формы рода *Aporrhais*. Одна из них происходит из миоценовых глин Северного Кавказа, другая — из прибрежных грубозернистых отложений четвертичного возраста. У апорраиса из глинистых отложений раковина довольно тонкостенная, выросты околоустья развиты в виде длинных тонких шипов; раковина же из грубозернистых отложений имеет толстые стенки, а выросты околоустья представляют собою короткие и толстые отростки. Объясняются эти различия в развитии выростов тем, что шипы и подобные им «украшения» предохраняют раковину от погружения в мягкий грунт; то же мы наблюдаем и у других родов с шиповатыми и «скульптированными» раковинами.

Большинство водных брюхоногих ведет б е н т о н н ы й образ жизни и приспособлено, как мы уже знаем, к ползанию по дну. Некоторые, однако, зарываются в осадки дна.

Колпачковидные формы, подобные *Patella*, обычно мало подвижны: защищенные и от врагов и от волн своей более или менее сплющенной раковиной, они подолгу «сидят» на различных подводных предметах, плотно прилегая к последним всеми краями своего широкого устья. Раковины некоторых неритин и близких к ним форм тоже приспособлены к такому положению.

Вполне возможно, что и валенсиеннезии вели подобный мало подвижный образ жизни, плотно примыкая ко дну основанием своей конической раковины. Развитие сифональной выемки указывает на развитие сифона, который мог служить для сообщения с внешней средой в таком положении. Надо, однако, отметить два момента: во-первых, так как валенсиеннезии встречаются в глинистых фациях плиоцена нашего юга, они не могли прикрепляться к подводным камням и к другим твердым предметам: они могли сидеть лишь на илистом дне; во-вторых, если эти животные вели такой мало подвижный образ жизни на дне относительно глубоких частей плиоценовых солоноватоводных бассейнов, то приходится допустить, что эти потомки легочных брюхоногих приспособились к жаберному дыханию. Это, впрочем, вполне возможно, так как и среди ныне живущих легочных существуют формы, дышащие жабрами.

К с в о б о д н о м у п л а в а н и ю в море приспособились некоторые из переднежаберных (так называемые киленогие) и крылоногие из заднежаберных. Планктонные формы последних хорошо известны из плиоцена нашего юга (род *Spirialis*).

Многие брюхоногие ведут х и щ н и ч е с к и й образ жизни. Таковы описанные уже натика, насса, букцинум и мурекс. Натика роется в иле, ища двустворок. Найдя жертву, она протравляет в раковине последней дыру с помощью кислоты, которая выделяется особой железой,

а затем поедает содержимое. Другие хищные брюхоногие просверливают отверстие в раковинах двустворок посредством терки, которая действует как рашпиль. Черноморский вид *Nassa reticulata* питается падалью, а кроме того может просверливать тонкостенные раковины двустворок. В других морях представители этого рода нападают не только на моллюсков, но и на других животных, например на морских звезд. *Buccinum undatum* пробуравливает раковины родов: *Pecten*, *Tellina*, *Venus* и др. Некоторые представители рода *Murex* просверливают теркой раковины устриц и приносят этим ущерб устричному промыслу.

Следует заметить, что среди брюхоногих имеются и формы, ведущие во взрослом состоянии неподвижный образ жизни. К таким принадлежит род *Vermetus* (рис. 396 и 397) и его родичи (кайнозой — ныне). Молодые обороты представителей этого рода завернуты спирально, как у других брюхоногих, но дальше раковина разворачивается и совершенно неправильно изгибается, обычно прикрепляясь к посторонним предметам.

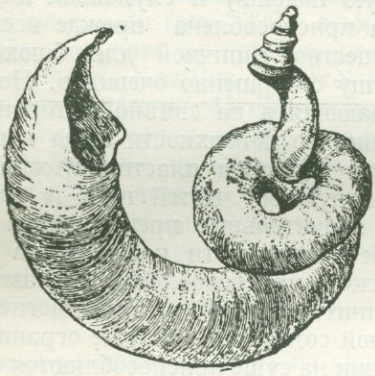


Рис. 396. *Vermetus arenarius*. Третичные отложения.

Рис. 397. *Vermetus intortus*. Плиоцен.

Брюхоногие, взятые как класс, являются наиболее эвриопическими моллюсками: они живут и в морской воде, и в солоноватой, и в пресной, и на суше.

Червеобразные (стр. 222) и ладьеногие моллюски, о которых мы упомянули на стр. 168, живут исключительно в морской воде. Пластинчатожаберные живут и в морях, и в солоноватоводных, и в пресноводных бассейнах. Головоногие, которые будут рассмотрены ниже, живут исключительно в морской воде с нормальной соленостью. Брюхоногие являются, таким образом, единственным классом моллюсков, приспособившимся к жизни на суше. При этом они переходили на сушу, как мы уже видели, несколько раз, и ныне живущие наземные брюхоногие произошли от нескольких различных групп водных брюхоногих. Таким образом, брюхоногие обнаружили исключительную способность к переходу на сушу, в отличие от всех остальных моллюсков.

Какие же особенности организации брюхоногих позволили им перейти на сушу и заселить ее множеством разнообразных форм? Что помешало моллюскам других классов поселиться на суше и приспособиться к жизни на ней?

Попробуем сравнить брюхоногих с пластинчатожаберными в отношении способности к переходу на сушу.

Брюхоногие имеют хорошо обособленную голову с довольно высокоразвитыми органами чувств, у пластинчатожаберных же голова всегда редуцирована. Но для животного, живущего на поверхности земли, органы чувств, в частности, органы зрения, имеют первостепенное значение. Брюхоногие обладают жевательным аппаратом, у пластинчатожаберных же его нет: они питаются пищевыми частицами (в частности, планктонными организмами), которые приносятся ко рту токами, вызываемыми деятельностью ресничек, покрывающих жабры и прилежащие к ним стенки мантийной полости. Ясно, что приспособления для захвата пищи и ее размельчения крайне важны для наземного животного. У брюхоногих есть нога, имеющая плоскую подошву и служащая для ползанья; у пластинчатожаберных нога приспособлена прежде всего для зарывания и разрывания; преимущество типичной для брюхоногих ползающей ноги при переходе на сушу совершенно очевидно. Наконец, самая раковина брюхоногих, помещающаяся на спинной стороне тела животного, более удобна для движения по поверхности суши и по различным предметам, чем двустворчатая раковина пластинчатожаберных, которая облекает все тело, кроме наружных частей ноги и сифонов. Таким образом, брюхоногие имели значительные преимущества перед пластинчатожаберными в отношении возможности перехода на сушу.

Для остальных классов моллюсков приспособление к наземному образу жизни было еще более затруднительным. Так, головоногие могут жить лишь в морской воде нормальной солености, что уже ограничивает возможность перехода на сушу; к жизни на суше приспособляются обычно пресноводные животные, живущие на материке. Это подтверждается и историей позвоночных, с которой мы познакомимся в дальнейшем.

Червеобразные моллюски жили и живут лишь в морской воде. Они встречаются уже в нижнесилурийских отложениях, но всегда играли незначительную роль в фауне древних морей. Таково же приблизительно положение ладьеногих моллюсков, которые живут тоже исключительно в морях и приспособлены к роющему образу жизни.

Класс *Scaphopoda* (ладьеногие)

Представители этого класса характеризуются удлиненным, двусторонне-симметричным телом, которое заключено у них в трубковидную известковую раковину. Раковина эта несколько согнута; диаметр ее постепенно увеличивается от заднего конца к переднему. Наружная поверхность ее гладкая или ребристая. Раковина открыта с обоих концов: и с заднего и с переднего. Вогнутая сторона является спинной.

Длинная нога приспособлена для закапывания в ил или песок. Она может высовываться из переднего отверстия раковины. На переднем конце тела имеется также хоботообразная «голова» (без глаз) с ротовым отверстием. В состоянии покоя животное целиком находится в раковине.

Ладьеногие раздельнополы. Они живут в море, где они зарываются в ил или песок так, что наружу выступает лишь задний конец раковины.

Они обычно живут на довольно значительных глубинах, примерно, от 30 до 800 *м* и более.

Ладьеногие появляются в нижнем силуре и продолжают существовать до наших дней. В качестве типичного рода можно назвать род *Dentalium* (эоцен — ныне), раковина которого похожа по общей форме на миниатюрный слоновый бивень; она слабо согнута и утоняется к заднему концу (рис. 398). На наружной поверхности раковина обычно несет продольные ребрышки.

Рис. 398. *Dentalium sexangulare*. Плиоцен.

Класс *Cephalopoda* (головоногие)

Головоногие — исключительно морские и притом стеногалинные животные. Ископаемые головоногие представляют колоссальное разнообразие форм; среди них множество руководящих видов, позволяющих делить геологическую историю как на крупные, так и на самые мелкие единицы.

Из ныне живущих моллюсков сюда относятся: наутилус, имеющий красивую большую раковину, завернутую спирально в одной плоскости (рис. 399), осьминоги, каракатицы.

Чтобы получить представление о головоногих, рассмотрим строение рода *Nautilus*, одного из родов, представленных в современной фауне. Немногие виды этого рода сохранились в тропических морях между юго-восточной Азией и Австралией, где они живут на глубине от нескольких десятков до немногих сотен метров. Животные эти либо ползают по дну с помощью своих многочисленных щупалец, либо, как мы скоро увидим, быстро плавают, с силой выбрасывая воду из мантийной полости через так называемую воронку.

Тело наутилуса помещается в раковине, которая выделяется мантией.

Стенка раковины состоит из двух слоев. Наружный слой отлагается краем мантии. Слой этот напоминает фарфор и называется фарфоровидным. Под этим слоем лежит внутренний слой, имеющий перламутровый блеск и называемый перламутровым. Этот слой выделяется всей поверхностью мантии. Поскольку перегородки выделяются задней частью мантии, они состоят сплошь из перламутрового слоя (без фарфоровидного).

Раковина спирально свернута в одной плоскости и двусторонне-симметрична. Этим она напоминает некоторых примитивных брюхоногих (например *Bellerophon*, рис. 356), но резко отличается от огромного большинства брюхоногих, у которых раковина почти всегда завернута в нисходящую улиткообразную спираль. Далее, в отличие от брюхоногих, раковина наутилуса, как видно из рис. 399, представляющего продольный срединный разрез ее по плоскости симметрии, разделена многочисленными поперечными перегородками на камеры. При этом тело занимает переднюю часть последнего оборота, находящуюся впереди от последней, ближайшей к устью раковины перегородки, так называемую жилую камеру. Камеры, помещающиеся между перегородками и лежащие позади жилой камеры, называются воздушными камерами. Эти камеры получили такое название потому, что они заполнены газом (главным образом азотом). Посредине каждой поперечной перегородки имеется небольшое круглое отверстие, сквозь ко-

торое проходит сифон, тонкий кожистый тяж, идущий от заднего края тела назад и пронизывающий, таким образом, все перегородки. Сифон содержит кровеносные сосуды; он прикрепляет животное к раковине, но роль его, вообще говоря, остается до сих пор недостаточно изученной. Перегородка, отгибаясь несколько назад вокруг сифона, образует короткую сифонную дудку. Все сифонные дудки у наутилуса направлены назад от перегородок, их несущих (рис. 399).

После этих немногих замечаний, касающихся основных элементов строения раковины, рассмотрим строение некоторых важнейших частей тела, находящегося в жилой камере.

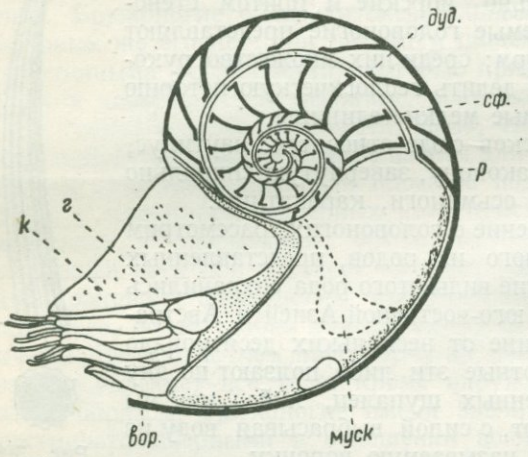


Рис. 399. *Nautilus*. Ныне живущий. Схематический разрез по плоскости симметрии.

сф — сифон; *дуд* — сифонные дудки; *муск* — мускул. *вор* — воронка; *к* — капюшон; *г* — глаз; *р* — раковина

Это тело в общем тоже двусторонне-симметрично, подобно раковине. Имеется обособленная голова. По обе стороны от рта расположены симметрично дугообразные выступы («руки»), снабженные щупальцами. На нижней стороне тела, под головою, находится воронка — мускулистый орган, состоящий из двух несрастающихся лопастей и служащий для сообщения мантийной полости с наружной средой, а также для движения: при быстром выталкивании воды из мантийной полости через воронку наружу животное получает толчок назад, и такими толчками животное может перемещаться.

Когда животное втягивается в раковину, оно закрывает устье ее так называемым капюшоном, который как это показано на нашем рисунке, лежит на верхней, спинной части головы. Следует твердо запомнить, что брюшная (нижняя) сторона животного соответствует наружной, периферической стороне оборота раковины, а спинная (верхняя) сторона животного — внутренней стороне оборота раковины.

Рот наутилуса вооружен острыми клювовидными роговыми челюстями, концы которых обызвествлены. На дне ротовой полости находится терка. С каждой стороны головы имеется по большому глазу. Туловище заключает в себе пищеварительный канал, сердце, четыре почки и половые органы. Оно прикрепляется к внутренней стенке жилой камеры с помощью двух мускулов (по одному с каждой стороны). Мускулы эти плотно прилегают к раковине, но не прирастают к ней, как, например, замыкающие мускулы двустворок. Таково в общих чертах строение важнейших частей раковины и мягкого тела наутилуса.

Перейдем теперь к общей характеристике класса головоногих. Класс этот является безусловно естественной группой животных, объединенных общим происхождением от древнейших моллюсков еще в докембрийские времена. К этому классу относятся двусторонне-симметричные моллюски. Немногие из них, впрочем, утратили двустороннюю симметрию, как мы это увидим при рассмотрении направлений эволюции в пределах класса головоногих. Головоногие имеют ясно обособленную голову. Во рту у них находятся челюсти и терка. Имеются большие глаза; органы чувств вообще высоко развиты. Своеобразное развитие получила нога. Из простой ноги, которую имели предки головоногих и к которой близка по устройству например ползающая нога червеобразных моллюсков, развились два образования: кольцо конечностей («рук»), окружающих рот, и воронка. «Руки» являются прежде всего хватательными органами, воронка же имеет двойное назначение: она, с одной стороны, является органом движения, а с другой стороны, служит для сообщения мантийной полости с наружной средой, в частности для удаления из тела использованной при жаберном дыхании воды. У ныне живущих видов бывает либо четыре, либо две жабры. Животные всегда раздельнополы.

Нам придется познакомиться с различными группами ископаемых головоногих. Мы увидим, что в палеозое и в мезозое существовало множество головоногих, принадлежащих к совершенно вымершим группам. Ученые установили многие тысячи видов, относящихся к этим группам, но уяснить себе строение и биологию животных из подобных групп при отсутствии возможности сравнивать их с какими-нибудь близкими к ним ныне живущими организмами — дело весьма трудное.

Все головоногие могут быть разбиты на два подкласса. Один из них характеризуется присутствием так называемой наружной раковины, т. е. раковины, в которой помещается мягкое тело животного. У ныне живущих головоногих этого подкласса (род *Nautilus*) имеются четыре жабры. Этот подкласс называется *Ectocochlia* («наружнораковинные»). У головоногих второго подкласса раковина, если она существует, находится внутри мягкого тела. Современные представители этого подкласса имеют две жабры. Этот подкласс носит название *Endocochlia* («внутреннераковинные»).

Подкласс *Ectocochlia* (наружнораковинные). Представители этого подкласса имеют двусторонне-симметричную раковину, разделенную перегородками на камеры; мягкое тело помещается в жилой камере. Большинство относящихся сюда форм имеет спирально завернутую в одной плоскости раковину, но у других раковина прямая или лишь согнутая. У некоторых форм, происходящих от животных с двусторонне-симметричной спиральной раковиной, развилась асимметричная улитковидная раковина, завернутая в нисходящую спираль.

Единственным представленным в современной фауне родом является *Nautilus*, с которым мы уже несколько знакомы. Немногие ныне живущие виды этого рода имеют, следовательно, исключительно важное значение для понимания строения и образа жизни ископаемых форм, количество которых выражается тысячами.

Перегородки, делящие раковину на камеры, отлагаются задней стороной мягкого тела. Происходит это следующим образом: устьевой край раковины постепенно нарастает, вследствие чего жилая камера естественно удлиняется. В связи с этим животное перемещается вперед,

и задняя сторона его отодвигается от перегородки, которая отделяет жилую камеру от первой воздушной. Затем, когда животное отдалится от этой перегородки на расстояние, приблизительно равное длине воздушной камеры, продвижение животного приостанавливается, и начинается выделение новой перегородки задней частью мантии животного. Таким образом возникают новые камеры.

Как мы видим, процесс образования перегородок происходит прерывисто и в этом отношении напоминает образование днищ у палеозойских коралловых полипов, а также процесс образования перегородок у многих фораминифер. Подобная прерывистость в индивидуальном развитии организма наблюдается весьма часто. Мы обычно замечаем ее тогда, когда она совершенно ясна по строению скелетных частей взрослого животного.

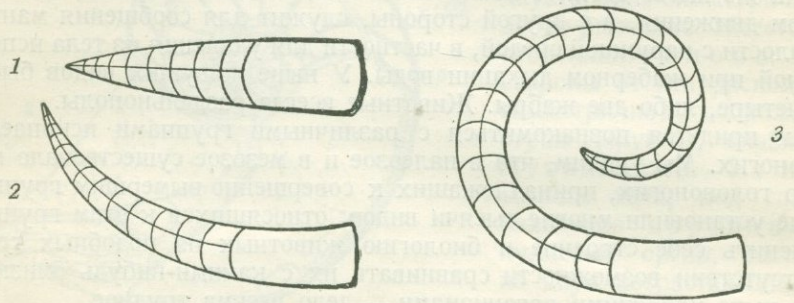


Рис. 400. Форма раковины у наружнораковинных головоногих.
1 — Orthoceras; 2 — Cyrtoceras; 3 — Gyroceras.

Присутствие воздушных камер является весьма важным приспособлением: эти камеры значительно понижают удельный вес животного, что имеет большое значение для способности животного держаться и двигаться в водной среде. К этому вопросу мы вернемся в той части настоящей главы, которая будет посвящена образу жизни рассматриваемых здесь организмов.

Головоногие с наружной раковиной делятся на две естественные группы, два отряда. Из них один, включающий знакомый уже нам род *Nautilus*, является более древним и более примитивным, а другой, появившийся позднее, чрезвычайно богато представлен в фауне верхнего палеозоя и всего мезозоя, но совершенно исчезает в конце мелового периода.

Первый отряд называется *Nautiloidea*, а второй — *Ammonoidea*.

Отряд *Nautiloidea*. Раковины представителей этого отряда либо спирально свернуты в одной плоскости, либо только более или менее согнуты, оставаясь двусторонне-симметричными, либо, наконец, представляют прямые более или менее удлиненные конусы. Различные типы внешней формы раковины (от прямой до свернутой в плоскую спираль) показаны на рис. 400 и 406.

Весьма важным элементом строения раковины является та линия, вдоль которой перегородка примыкает к стенке раковины. Эта линия, конечно, не видна снаружи на поверхности неповрежденной раковины, но бывает заметна на внутренних ядрах раковин, т. е. в тех случаях,

когда раковина исчезла (растворилась или отделилась) и остался лишь слепок, образовавшийся из вещества, заполнившего раковину. Головоногие, вообще говоря, часто сохраняются в виде таких естественных слепков или внутренних ядер, на которых видны линии, представляющие наружные края перегородок. Эти линии, вдоль которых перегородки соприкасаются со стенками раковины, называются перегородочными линиями (рис. 401). Перегородочная линия у наутилоидей почти прямая (рис. 402 [4]) или довольно слабо изогнутая. Это является одним из наиболее существенных отличий от аммоноидей, у которых перегородочная линия весьма извилиста и образует ясные изгибы, обращенные выпуклостью кпереди и кзади.

Древнейшие и наиболее примитивные представители наутилоидей имели раковину в виде прямого более или менее удлиненного конуса. Исходная, родоначальная, группа всех наутилоидей повидимому состояла из форм с такими прямыми раковинами. Как из таких форм могли развиться животные со спирально завернутой раковиной? Ряд ископаемых из нижнего палеозоя, схематически изображенных на рис. 400, показывает нам, как могло происходить филогенетическое развитие этих головоногих от форм с прямой раковиной к формам со спирально завернутой раковиной типа *Nautilus* (рис. 401). Прямую раковину имеют многие древние наутилоидеи. Например, род *Orthoceras* (нижний силур — триас) характеризуется раковиной, имеющей вид высокого конуса, часто приближающегося к цилиндру. Раковина у некоторых представителей достигает 2 *м* в длину. Она разделена на камеры перегородками, которые несколько выпуклы и выпуклостью обращены к узкому концу раковины. Перегородочная линия простая, почти прямая или слабо изогнутая. На рис. 402 [1] видно, что перегородочная линия наблюдается лишь на внутреннем ядре и закрыта там, где на ядре сохранились слои известковой раковины. Сифон проходит через центр каждой перегородки или близко от центра (рис. 402[2] и 402[3]). Сифонные дудки обычно коротки. Они видны на схематическом рис. 402[3], изображающем продольный разрез раковины. Жилая камера длинная (рис. 402[4]).

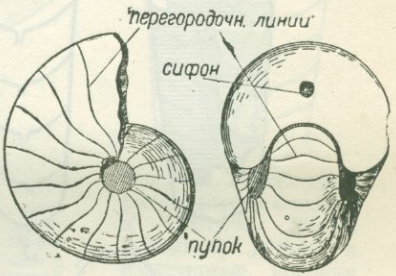


Рис. 401. *Nautilus*. Ядро. По М. Дэвису.

Прямую раковину имеют и представители рода *Endoceras* (нижний силур, в частности, в Ленинградской области). Длина раковины (рис. 403) доходит у некоторых форм до 2 *м*. Сифон очень толст; он примыкает к стенке раковины (в отличие от *Orthoceras*, у которого он занимает центральное или почти центральное положение). Сифонные дудки длинные; длина их не меньше расстояния между соседними перегородками (рис. 403[3]). Внутри сифона находятся тонкие известковые воронки, вложенные одна в другую и обращенные своими вершинами к начальной части раковины. Через эти воронки проходит длинная тонкая трубка, называемая «внутренним сифоном» (рис. 404).

Первую ступень от прямых раковин к спирально завернутым представляют раковины, имеющие вид слабо согнутого в виде дуги конуса

(рис. 400[2]). Формы с такой раковиной известны уже в нижнем силуре. Следующую стадию представляют формы, у которых раковина, в молодости дуговидно согнутая, далее образует один целый оборот или даже два оборота, не соприкасающиеся, однако, друг с другом (рис. 400[3]). Формы с подобной раковиной появляются тоже в силуре. Дальнейшая стадия наблюдается у тех наутилоидей, раковины которых имеют обороты, касающиеся друг друга. Подобные формы тоже встречаются в осадках древнего палеозоя. Они уже близки к обычному типу спирально завер-

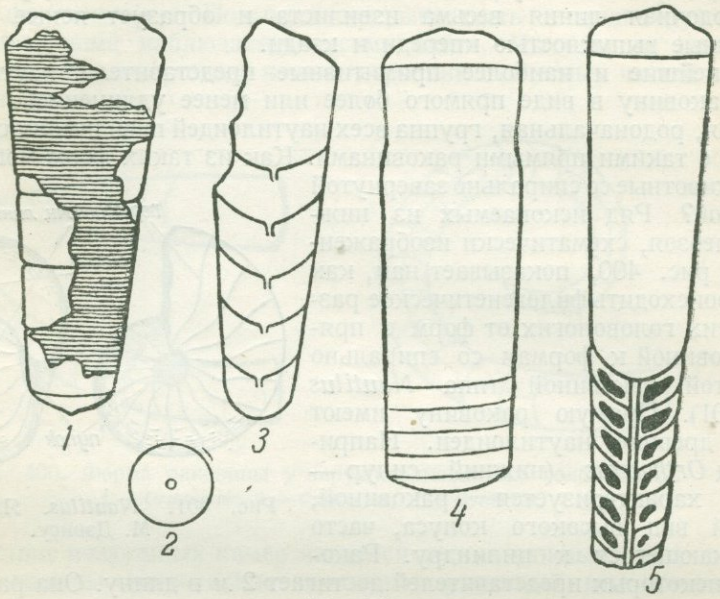


Рис. 402. *Orthoceras*.

1 — ископаемое с частично сохранившейся раковиной (последняя заштрихована); *2* — задний конец раковины с сифоном в центре; *3* — схематический продольный разрез по оси, показывающий строение перегородок и сифонных дудок; *4* — ядро с перегородочными линиями; *5* — схематический продольный разрез по оси, иллюстрирующий отношения между жилой камерой, воздушными камерами и сифоном. Воздушные камеры частично заполнены веществом, выделившимся из воды. Из книги М. Дэвиса.

нутых раковин наутилоидей. Обороты здесь примыкают друг к другу. Часть каждого оборота, прилегающая к предыдущему обороту, немного вдавлена и несколько объемлет этот последний (рис. 405).

Прежде чем проследить дальнейшие изменения, которые может претерпеть раковина, мы должны условиться относительно употребления некоторых терминов.

Шовной линией, или швом, мы будем называть линию, по которой соседние обороты соприкасаются друг с другом на наружной поверхности раковины (в том же смысле мы употребляли этот термин при описании брюхоногих). Аналогично тому, что мы видели у немногих более или менее плоско-спиральных симметричных раковин брюхоногих (например у некоторых планорбисов), на спирально завернутой раковине у наутилоидей мы различаем два пупка. Пупок здесь — конусовидная впадина, имеющаяся на каждом боку раковины и ограниченная

швом, отделяющим последний оборот от предыдущего. Так как раковина двусторонне-симметрична, то оба пупка ее равны друг другу и по ширине и по глубине.

На каждом обороте различают: 1) внутреннюю сторону его, которою он примыкает к предыдуему обороту, 2) наружную сторону, которая противоположна внутренней и называется иногда периферической, и 3) две боковые стороны. Нетрудно видеть, что внутренняя сторона однозначущая спинной стороне оборота раковины наутилуса, а наружная — брюшной стороне этого оборота. Надо заметить, что на боковой стороне часто бывает возможно выделить ее внутреннюю часть, которая нередко отделена от остальной поверхности боковой стороны более или менее заметным перегибом и которая называется пупковой стороной.

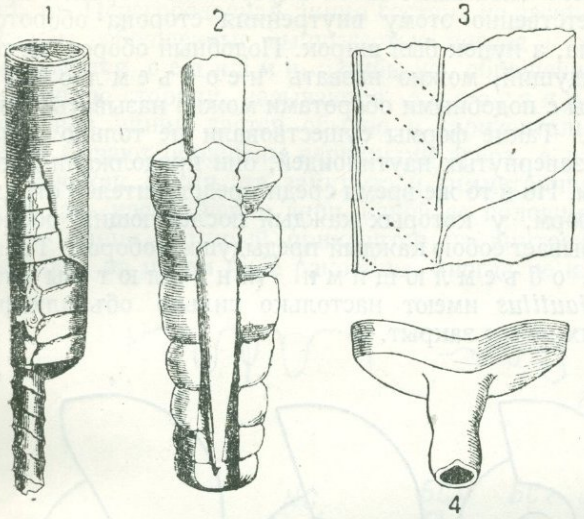


Рис. 403. *Endoceras.*

1 — *E. duplex*. Нижний силур, Швеция. Сильно уменьшено. *2* — *E. commune*. Ораниенбаум. Уменьшено вдвое. *3* — *E. commune*. Схематический продольный разрез. Видны входящие одна в другую сифонные дудки, перегородки и сифон. *4* — одна воздушная камера. *Endoceras* с длинной сифонной дудкой

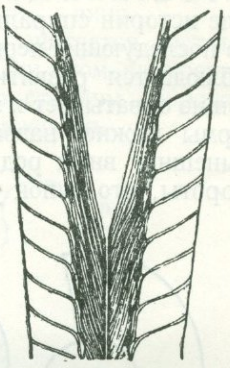


Рис. 404. Продольный разрез формы, близкой к *Endoceras*. Видны сифонные дудки и известковые воронки внутри сифона.

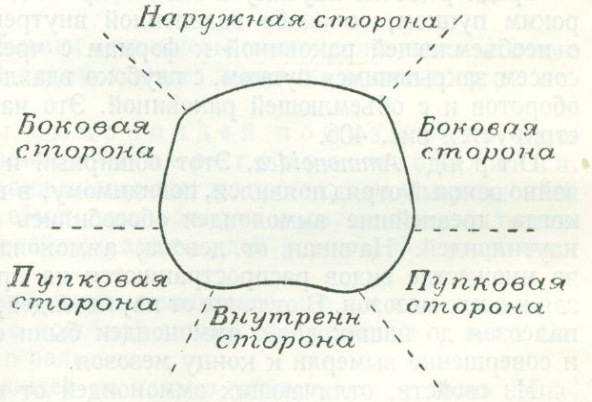


Рис. 405. Схема поперечного сечения раковины у наутилоидей и аммоноидей.

Все эти части поверхности оборота указаны на рис. 405, дающем схему поперечного сечения оборота.

Итак примитивный, исходный тип спирально завернутой раковины у наутилоидей имел примыкающие друг к другу обороты, причем каждый оборот лишь очень немного охватывал своей внутренней стороной предыдущий оборот. Соответственно этому внутренняя сторона оборотов была лишь слабо вдавлена, а пупок был широк. Подобный оборот, почти не охватывающий предыдущий, можно назвать необъемлющим (эволютным). Формы с подобными оборотами можно называть тоже необъемлющими. Такие формы существовали не только в начале истории спирально завернутых наутилоидей, они продолжали жить и в последующие периоды. Но в то же время среди представителей отряда наблюдается развитие форм, у которых каждый последующий оборот сильно охватывает и закрывает собою каждый предыдущий оборот. Такие формы можно назвать объемлющими (инволютными). Нынешние виды рода *Nautilus* имеют настолько сильно объемлющие обороты, что пупок у них почти закрыт.

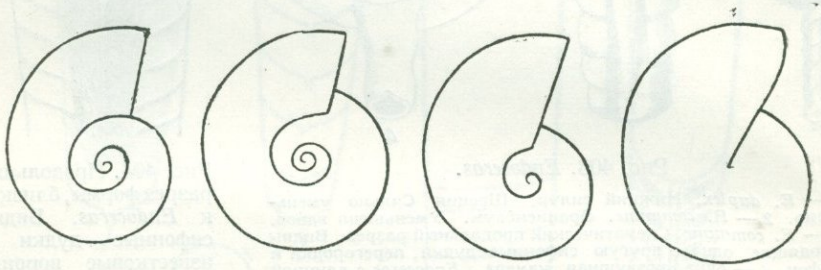


Рис. 406. Схема, поясняющая развитие объемлющих оборотов (инволютности) у наутилоидей.

Среди родичей наутилуса можно проследить переход от форм с широким пупком, со слабо вдавленной внутренней стороной оборотов и с необъемлющей раковиной к формам с чрезвычайно узким или даже совсем закрывшимся пупком, с глубоко вдавленной внутренней стороной оборотов и с объемлющей раковиной. Это направление развития иллюстрируется рис. 406.

Отряд *Ammonoidea*. Этот обширный и стратиграфически чрезвычайно важный отряд появился, повидимому, в верхне-силурийскую эпоху, когда древнейшие аммоноидеи обособились от каких-то примитивных наутилоидей. Начиная от девона, аммоноидеи быстро развиваются и во множестве видов распространяются на протяжении верхнего палеозоя и всего мезозоя. В отличие от наутилоидей, существующих от нижнего палеозоя до наших дней, аммоноидеи были относительно недолговечны и совершенно вымерли к концу мезозоя.

Из свойств, отличающих аммоноидей от наутилоидей, прежде всего бросается в глаза характер перегородочной линии. Если у наутилоидей она является почти прямой или слабо изогнутой, то у аммоноидей она очень часто весьма извилиста (рис. 407[3]). Детали ее имеют весьма важное значение для классификации аммоноидей; поэтому мы познакомимся с некоторыми основными типами перегородочной линии и с названиями ее важнейших частей.

Линию эту изображают на плоскости, т. е. как бы развертывают поверхность раковины так, что наружная, боковая и внутренняя стороны раковины вместе с перегородочной линией располагаются в одной плоскости. Перегородочная линия состоит из нескольких изгибов (рис. 407[1]). Изгибы, обращенные выпуклостью вперед к жилой камере раковины, называются седлами, изгибы же, обращенные назад, т. е. в противоположную сторону, называются лопастями. На рисунках перегородочная линия дается обычно в горизонтальном положении, причем седла бывают обращены вершинами вверх, а лопасти — вниз.

Так как линия эта замкнута и симметрична, то считается достаточным дать изображение лишь одной ее половины. При этом внутренний отдел линии, который приходится на внутреннюю сторону оборота и не виден на целом ядре раковины, иногда не изображается.

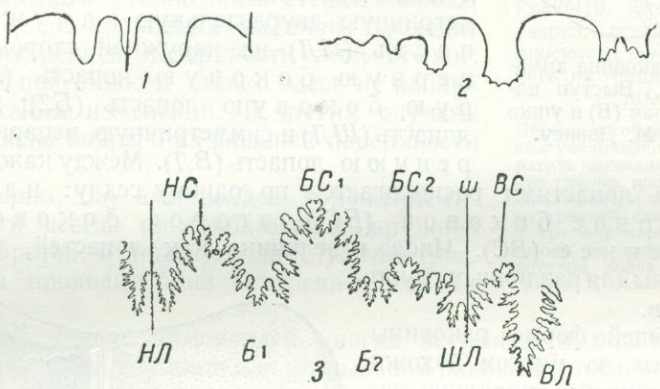


Рис. 407. Типы перегородочных линий.

1 — гониатитовый тип; *2* — цератитовый тип; *3* — аммонитовый тип.

Седла и лопасти часто бывают осложнены многочисленными мелкими складочками (зубцами). В таком случае линия называется рассеченной.

В общем история аммоноидей показывает прогрессивное осложнение перегородочной линии. У древнейших аммоноидей она иногда так же проста, как у наутилоидей и лишь слабо изогнута, но обычно она образует лопасти и седла; только и те и другие у этих древнейших аммоноидей ровные, без вторичных складочек (рис. 407[1]).

Такой тип перегородочной линии называется гониатитовым, потому что прежде формы с подобной линией причислялись к роду *Goniatites*. Они существовали в палеозое.

У более поздних аммоноидей не только увеличивается число лопастей и седел, но, кроме того, начинает появляться рассеченность перегородочной линии. Это наблюдается уже у некоторых пермских форм. У триасового рода *Ceratites* и близких к нему форм седла остаются ровными, но лопасти усложняются вторичными складочками (рис. 407[2]). Это характерно для так называемого цератитового типа перегородочной линии. Наконец, у многих триасовый аммоноидей, а начиная

от нижней юры, у всех аммоноидей, и лопасти и седла перегородочной линии приобретают мелкую складчатость, или зазубренность, которая часто придает этой линии чрезвычайно сложно рассеченный характер (рис. 407[3]). Это — перегородочная линия аммонитового типа. Прежде все формы с такой линией относили к роду *Ammonites*, который впоследствии был раздроблен на множество новых родов. Название «аммониты» употребляется, впрочем, для подобных форм и теперь, но оно не имеет значения таксономической единицы.

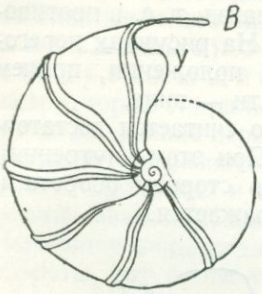


Рис. 408. Раковина аммонита сбоку. Выступ наружного края (*B*) и ушко (*У*). По М. Дэвису.

У всех юрских и меловых аммонитов число лопастей становится более или менее постоянным. Перегородочная линия у этих форм имеет следующие важнейшие лопасти (рис. 407): симметричную двураздельную наружную лопасть (*НЛ*) на наружной стороне оборота; первую боковую лопасть (*Б1*); вторую боковую лопасть (*Б2*); шовную лопасть (*ШЛ*) и симметричную непарную внутреннюю лопасть (*ВЛ*). Между каждыми двумя соседними лопастями располагается по одному седлу: наружное (*НС*), первое боковое ($БС_1$), второе боковое ($БС_2$) и внутреннее (*ВС*). Число и величина как лопастей, так и седел характерны для различных групп аммонитов.

По общей форме раковины аммоноидеи во многом похожи на наутилоидей: спирально завернутые раковины аммоноидей бывают либо необъемлющими (эволютными), с широким пупком, либо более или менее объемлющими (инволютными), с узким пупком.

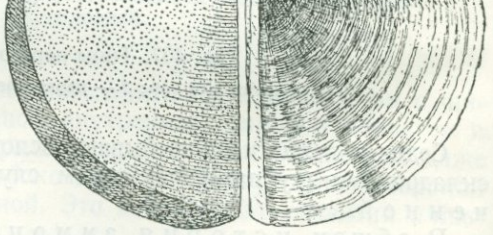


Рис. 409. Аптих аммонита из верхнеюрских отложений Золенгофена (Бавария, Германия). Слева — наружная сторона, справа — внутренняя сторона.

Заслуживают внимания особенности края устья, наблюдаемые, впрочем, далеко не часто, так как эта часть раковины редко сохраняется в ископаемом состоянии. Устье почти всех девонских аммоноидей имеет выемку на наружной своей стороне в том месте, где у наутилуса мы видели воронку. Но у более поздних аммоноидей в этом месте развивается выступ, иногда более или менее заостренный (рис. 408, *B*). У некоторых юрских форм по бокам устья имеются выступы — ушки (рис. 408).

Иногда встречаются так называемые развернутые формы, т. е. формы, у которых обороты уже не соприкасаются, а более или менее разворачиваются, что приводит иногда к развитию выпрямленных раковин (рис. 427). Разворачивание, впрочем, наблюдается и среди наутилоидей.

У аммоноидей сильнее, чем у наутилоидей, выражена способность к выработке различных «украшений» на раковине. Многие, преимущественно более древние, формы имеют гладкую раковину, покрытую снаружи лишь следами нарастания, но другие характеризуются более или менее резкой скульптурой: продольными килями, поперечными ребрами, бугорками, шипами и т. д.

На раковинах аммоноидей иногда наблюдаются так называемые п е р е ж и м ы, т. е. кольцевые сужения поперечного сечения оборота (рис. 428). В некоторых случаях пережимы заметны только на ядре; такие пережимы связаны с кольцевыми утолщениями стенки оборота, которые в виде кольцевых валиков проходят лишь по внутренней поверхности этой стенки; на внешней поверхности стенки здесь не наблюдается никаких изменений. В других случаях пережимы ясно видны и на внешней поверхности раковины.

Характерно для аммоноидей положение сифона: почти всегда он приближен к наружной стороне оборотов, и лишь у рода *Clymenia* (рис. 412) сифон проходит близ внутренней стороны оборотов.

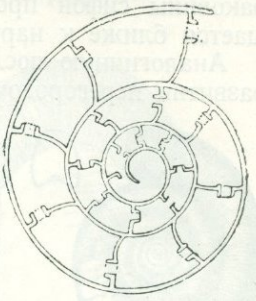


Рис. 410. Схематический разрез, проведенный по плоскости симметрии одного из *Ammonoidea* (*Tropites*).

Первые три оборота при сильном увеличении. Следует обратить внимание на положение сифона, постепенно перемещающегося по мере роста от внутренней стороны оборота к его наружной стороне, а также на сифонные дудки, которые вначале обращены назад, а позже — вперед.

В жилой камере аммоноидей иногда встречаются пластинки, которые, повидимому, служили для закрывания раковины, подобно крышечкам брюхоногих. Эти пластинки состоят из углекислой извести обычно со значительной примесью хитиноподобного вещества. Они бывают либо цельными (анаптихи), либо распадающимися на две половинки (аптихи, рис. 409). Форма этих пластинок соответствует поперечному сечению оборота раковины. Чаще, однако, они встречаются отдельно от раковин.

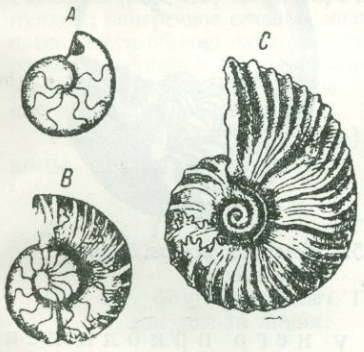


Рис. 411. Стадии развития аммонита *Placenticeras*. Первоначально гладкая раковина (*A*) приобретает резко выраженную скульптуру. Перегородочная линия обнаруживает переход от гониатитового типа к аммонитовому. Диаметр раковины равен у *A* — 0,98 *мм*, у *B* — 1,00 *мм*, у *C* — 6,6 *мм*.

Изучение последовательных оборотов раковины позволяет проследить индивидуальное ее развитие, которое до известной степени повторяет историю филогенетического развития предков данной формы. Рассмотрим некоторые из наиболее наглядных примеров. У более древних аммоноидей (гониатитов) сифонные дудки обращены назад, как у наутилуса и у большинства наутилоидей; у аммонитов же сифонные дудки обращены вперед. На ранних стадиях индивидуального развития аммонитов сифонные дудки обращены назад, как это видно на рис. 410. Сифон аммоноидей приближен к наружной стороне оборотов,

в то время как у большинства наутилоидей он проходит посредине оборотов. На том же рис. 410 мы видим, что в более молодых частях раковины сифон проходит посредине оборотов и лишь позже перемещается ближе к наружной стороне их.

Аналогичную последовательность можно заметить в онтогеническом развитии перегородочной линии у аммонитов. На рис. 411 изображены стадии развития одного мелового аммонита. Молодые обороты имеют гониатитовую линию, которая затем переходит в аммонитовую. Таким образом, приведенные примеры иллюстрируют биогенетический закон, потому что изученная палеонтологами история аммоноидей говорит в пользу их происхождения от древних примитивных наутилоидей. Чтобы получить представление о разнообразии форм аммоноидей, мы рассмотрим некоторые из стратиграфически важных родов, начиная от более древних и примитивных.

Рис. 412. *Clymenia undulata*. Верхний девон.

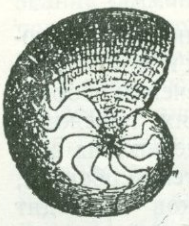


Рис. 413. *Tornoceras simplex*. Верхний девон.

Род *Clymenia* (верхний девон), разбитый теперь на ряд новых родов, стоит особняком среди аммоноидей и отличается от всех остальных пред-

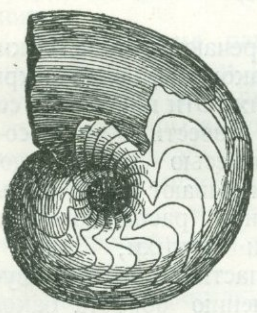


Рис. 414. *Manticoceras intumenscens*. Верхний девон.

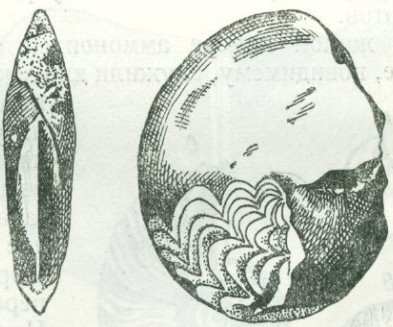


Рис. 415. *Timanites acutus*. Верхний девон.

ставителей этого отряда тем, что сифон у него приближен к внутренней (а не к наружной) стороне оборота (рис. 412).

Раковина имеет широкий пупок. Обороты снаружи округлены. Перегородочная линия гониатитового типа, но у многих видов наружная лопасть, характерная для прочих аммоноидей, заменяется срединным наружным седлом.

Род *Tornoceras* (средний и верхний девон) имеет раковину с узким пупком или без пупка (рис. 413). Поперечное сечение оборота довольно высокое, округленное с наружной стороны. Наружная лопасть перегородочной линии короткая, неразделенная, остроконечная; единственная боковая лопасть глубокая, обычно округленная.

Род *Manticoceras* (верхний девон) относится тоже к настоящим гониатитам (рис. 414). Раковина обычно гладкая, с узким пупком. Поперечное сечение ее высокое. Наружная лопасть разделена срединным седлом.

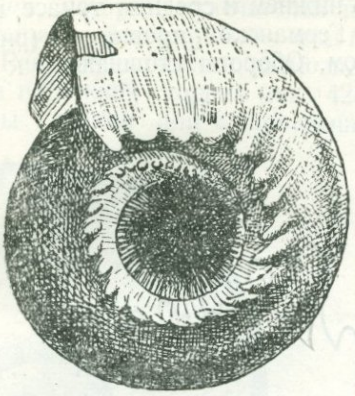


Рис. 416. *Gastrioceras listeri*. Верхний карбон. Вид сбоку. Около $^3/_4$ естественной величины. По Геннигу.

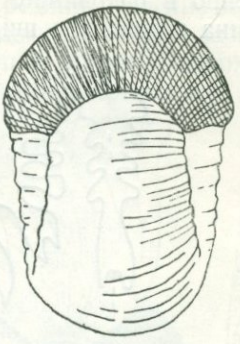


Рис. 417. *Gastrioceras listeri*. Со стороны устья. $^1/_2$ естественной величины.

Род *Timanites* (верхний девон). Раковина гладкая, с узким пупком (рис. 415). Поперечное сечение очень высокое, заостренное с наружной стороны. Кроме наружной лопасти имеются две заостренные боковые лопасти.

Род *Gastrioceras* (карбон и пермь). Раковина (рис. 416, 417 и 418) с широким пупком; поперечное сечение низкое. На поверхности обычно имеются тонкие спиральные ребрышки, а также поперечные утолщения по бокам оборотов. Наружная лопасть двураздельная.

Род *Medlicottia* (пермь). Раковины представителей этого рода—

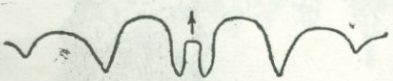


Рис. 418. *Gastrioceras listeri*. Перегородочная линия.

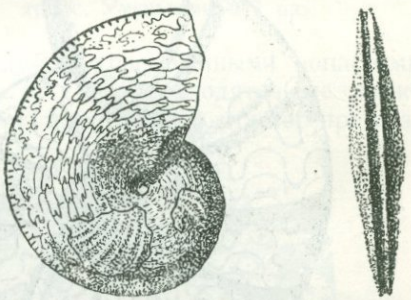


Рис. 419. *Medlicottia orbignyana*. Пермь.

плоские, дисковидные, с узким пупком и объемлющими оборотами (рис. 419 и 420). Сечение очень высокое, узкое; оно слегка суживается к наружной стороне. Наружная сторона узкая; посредине ее проходит глубокая срединная бороздка, ограниченная двумя килями. На боковой стороне раковины, ближе к этим килям, иногда наблюдаются поперечные ребра, переходящие на кили. Весьма своеобразна перегородочная линия. Наружная лопасть длинная и узкая; обе стороны ее рассечены. Многочисленные боковые лопасти — двухконечные. Находящиеся между ними седла чаще простые, язычковидные, но иногда трехраздельные. Наружное седло широкое, двухраздельное. Та его часть, которая примыкает к на-

ружной лопасти, очень высока и сильно рассечена, а та часть этого седла, которая лежит дальше от плоскости симметрии, по своему очертанию похожа на боковые седла.

Род *Ceratites* часто встречается в нижнем и среднем триасе, преимущественно в раковинном известняке Германской провинции (рис. 421). Раковина с довольно широким пупком. Обороты утолщаются к наруж-

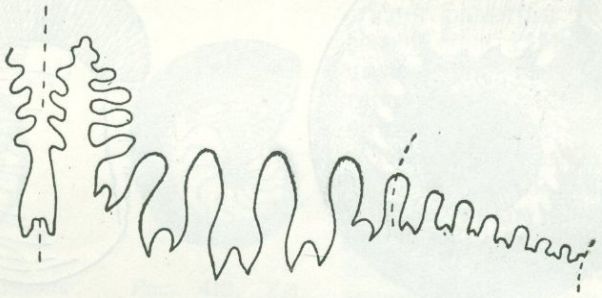


Рис. 420. *Medlicottia orbignyana*. Пермь.

ной стороне, которая довольно широка и либо округлена, либо уплощена. По бокам имеются простые или ветвящиеся радиальные ребра. Для представителей рода характерна цератитовая перегородочная линия: седла не рассечены, а лопасти рассечены в своих нижних частях.

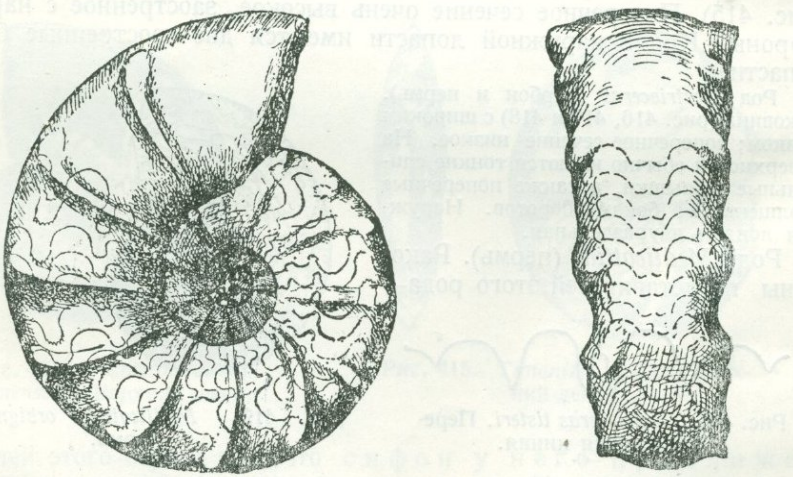


Рис. 421. *Ceratites nodosus*. Средний триас.

Представители другого триасового рода *Monophyllites* (рис. 422) имеют гладкую раковину, на поверхности которой могут быть лишь изгибающиеся струйки нарастания. Обороты умеренной высоты и сжаты с боков. Пупок довольно широкий. Лопасти перегородочной линии зазубрены. Верхняя часть каждого седла остается нерассеченной и имеет форму овального листка. На вершине каждого седла имеется только один такой овальный «листок», и соответственно этому самое название рода содержит указание на «один лист».

Monophyllites принадлежит к группе триасовых форм, из которых, повидимому, произошли некоторые важные аммониты юры. Этих последних мы рассмотрим ниже, а теперь познакомимся еще с одним триасовым родом, который замечателен по своей изумительно сложно рассеченной лопастной линии. Это — род *Pinacoceras* (средний, особенно верхний триас). Раковина плоская, дисковидная, с высокими оборотами, заостренными на наружной стороне (рис. 423 и 424). Пупок узкий. Поверхность раковины гладкая или с поперечными складками. Лопастная линия

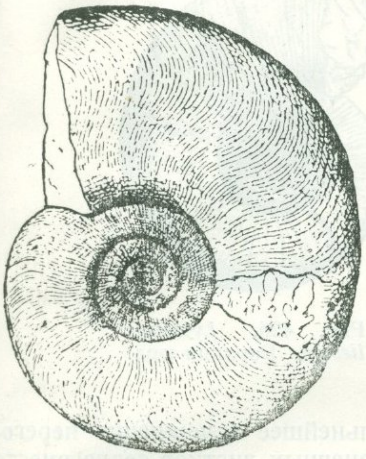


Рис. 422. *Monophyllites simonyi*. Верхний триас.

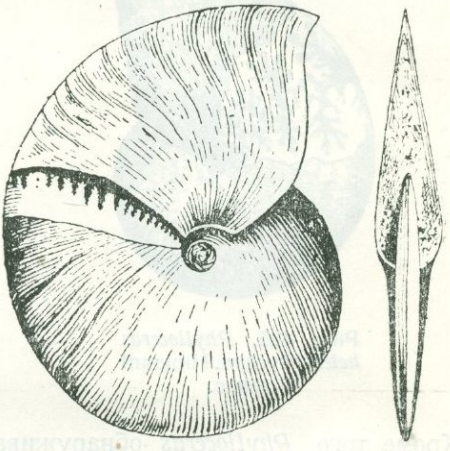


Рис. 423. *Pinacoceras parma*. Верхний триас. Уменьшено в 7 раз.

с многочисленными, весьма тонко и глубоко рассеченными лопастями и седлами. Самые большие лопасти и седла находятся не ниже середины боковой стороны. Ни у одного из известных до сих пор предста-

Рис. 424. *Pinacoceras metternichi*. Верхний триас. Перегородочная линия.

вителей аммоноидей триаса, юры и мела перегородочная лиия не достигала такой сложности, как у *Pinacoceras*.

Аммоноидеи юры и мела являются настоящими аммонитами. Теперь мы рассмотрим некоторых из этих аммонитов.

Род *Phylloceras* (нижняя юра — верхний мел). Раковина имеет сильно объемлющие обороты (рис. 425), пупок очень узкий. Поперечное сечение высокое, овальное. Поверхность раковины обычно покрыта струйками нарастания. Перегородочная линия состоит из многочисленных лопастей и седел, причем седла оканчиваются двумя, тремя или четырьмя листовидными овальными выступами.

Этот род принадлежит к группе, которая, повидимому, происходит от триасовой группы знакомого уже нам рода *Monophyllites*. От этой последней группы филлоцерасы отличаются своей сильно объемлющей раковиной, наружные обороты которой совершенно закрывают внутренние.

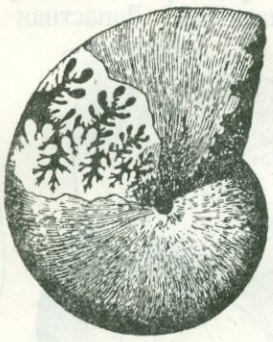


Рис. 425. *Phylloceras heterophyllum*. Нижний лейас.

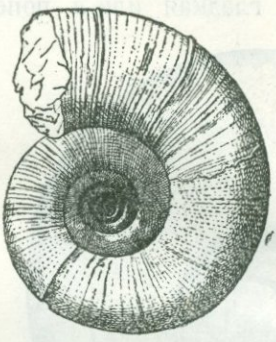


Рис. 426. *Lytoceras liebigi*. Верхняя юра.

Кроме того *Phylloceras* обнаруживает дальнейшее осложнение перегородочной линии (развитие не менее двух конечных листков седла вместо одного конечного листка седла *Monophyllites*).

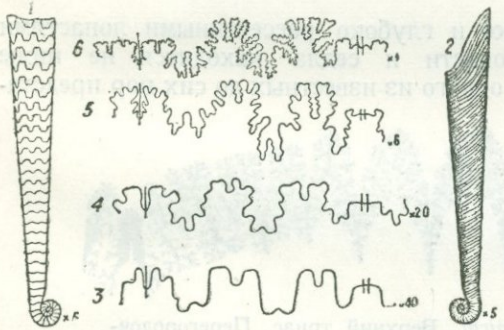


Рис. 427. *Baculites compressus*. Верхний мел.

1 — ядро раковины со спирально завернутой частью; видны перегородочные линии. Заметьте изменение перегородочных линий от юной части к более взрослой части раковины. *2* — молодая раковина со спирально завернутой частью. Более поздние стадии развития перегородочной линии показаны на фиг. *3*, *4*, *5* и *6*. Фиг. *6* изображает перегородочную линию вполне взрослого бакулитеса. По Брауну.

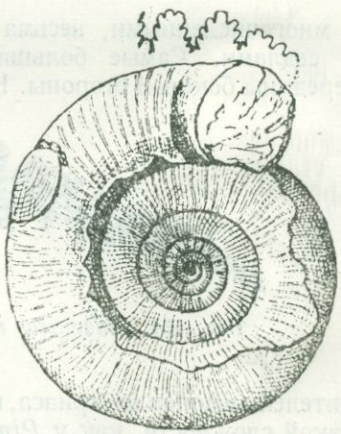


Рис. 428. *Psiloceras planorbis*, с анаптихом. Самая нижняя часть лейаса.

Род *Lytoceras* (нижняя юра — нижний мел) характеризуется округлыми, малообъемлющими оборотами раковины и широким пупком (рис. 26). Раковина покрыта радиальными ребрами, реже гладкими. Встречаются п е р е ж и м ы, видимые лишь на ядрах. В общем, перегородоч-

ная линия характеризуется двухраздельными боковыми лопастями. Наружная лопасть короче первой боковой. Обе боковые лопасти оканчиваются двумя длинными ветками. Внутренняя лопасть крестообразная. Этот род произошел, вероятно, от той же триасовой группы *Monophyllites*.

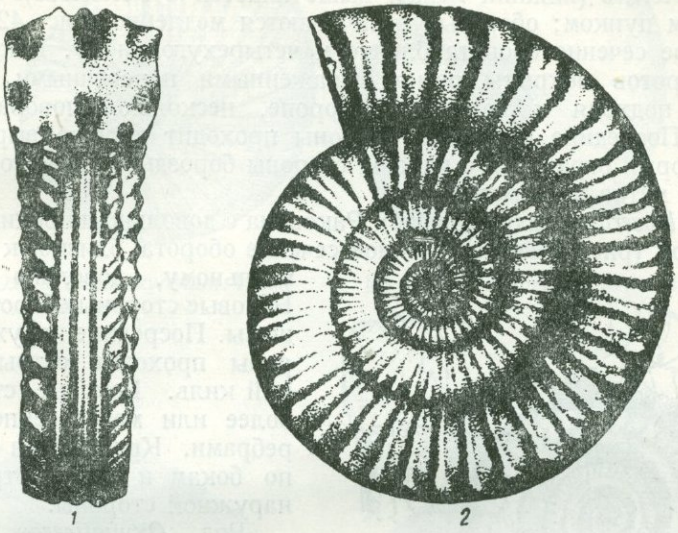


Рис. 429. *Arietites bucklandi*. Нижний лейас.

Виды *Phylloceras* и *Lytoceras* особенно многочисленны в средиземноморской юре (в юрских отложениях Тетиса).

К роду *Lytoceras* близки по характеру перегородочной линии некоторые формы с развернутыми раковинами, а также формы, у которых раковина завернута не в плоскую, а в улиткообразную спираль.

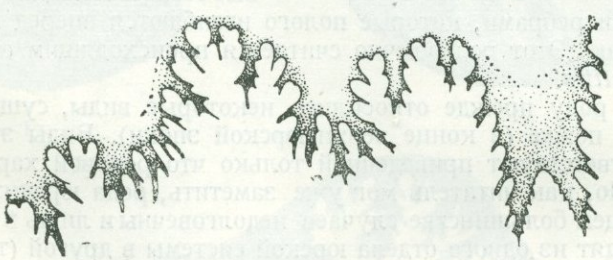


Рис. 430. *Arietites bucklandi*. Лопастная линия.

Так, род *Baculites* (верхний мел) характеризуется тем, что в юности раковина его спирально завернута, а затем она выпрямляется (рис. 427).

У представителей рода *Turrilites* (мел) раковина завернута улитковидно, как у брюхоногих, и притом обычно налево (рис. 452).

Род *Psiloceras* (самый нижний лейас). Раковина дискоидальная, с широким пупком (рис. 428). Поперечное сечение оборота овальное, довольно высокое. Поверхность раковины гладкая или покрытая поперечными

складками. Седла простой для аммонита перегородочной линии с конечными «листками». Этот признак, по мнению многих исследователей, указывает на то, что этот род п оисходит, как и *Phylloceras*, от триасовой группы *Monophyllites*.

Род *Arietites* (нижний лейас, выше пластов с *Psiloceras*). Раковина с широким пупком; обороты увеличиваются медленно (рис. 429 и 430). Поперечное сечение оборота близко к четырехугольному. Боковые стороны оборотов покрыты резко выраженными поперечными ребрами, которые, подходя к наружной стороне, несколько поворачиваются кпереди. Посредине наружной стороны проходит хорошо выраженный киль, который ограничен с каждой стороны бороздкой. Некоторые виды достигают метра в диаметре.

Род *Hildoceras* (верхний лейас). Раковина с довольно широким, открытым пупком (рис. 431). Поперечное сечение оборота, близкое к четырехугольному, довольно высокое. Боковые стороны оборотов уплощены. Посредине наружной стороны проходит острый, гладкий киль. Боковые стороны с более или менее серповидными ребрами. Край устья с ушками по бокам и узким отростком с наружной стороны.

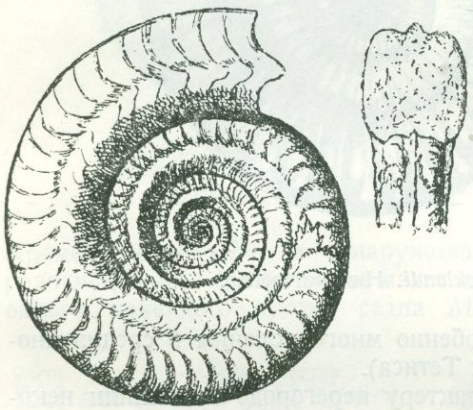


Рис. 431. *Hildoceras bifrons*. Верхний лейас.

Род *Oxynoticeras* (нижняя юра). Раковина сжатая с боков, с узким пупком (рис. 432). Поперечное сечение оборота очень высокое, заостряющееся кнаружи. По периферии раковины проходит острый киль, гладкий или с мелкими зубчиками. Боковые стороны гладкие или со слабо выраженными ребрами, которые полого изгибаются вперед при приближении к килю. Этот род обычно считается происходящим от аммонитов группы *Arietites*.

К этому роду прежде относились некоторые виды, существовавшие значительно позже (в конце верхнеюрской эпохи). Виды эти, действительно, соответствуют приведенной только что родовой характеристике (рис. 433). Но, как читатель мог уже заметить, рода юрских аммонитов в подавляющем большинстве случаев недолговечны и лишь в редких случаях переходят из одного отдела юрской системы в другой (такими относительно долговечными родами являются знакомые уже нам *Phylloceras* и *Lytoceras*, встречающиеся от нижней юры до верхнего мела включительно). Кроме того, в толще, отделяющей отложения с *Oxynoticeras* от отложений с упомянутыми схожими верхнеюрскими формами, не найдено форм, которые могли бы быть отнесены к той же родовой группе. Эти соображения заставили исследователей думать, что верхнеюрские, похожие на *Oxynoticeras* аммониты относятся к другому роду, который не связан филогенетически с *Oxynoticeras*. Этот верхнеюрский род был назван *Garnieria*. Правильность выделения этого рода подтверждается тем, что наряду с упомянутыми верхнеюрскими плоскими формами с

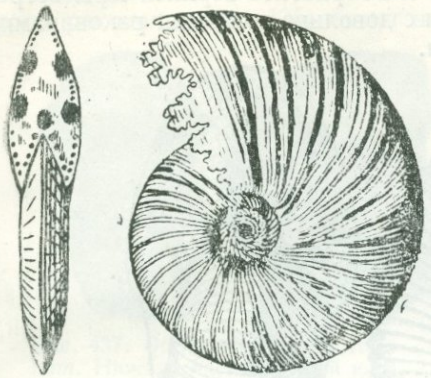


Рис. 432. *Oxynoticeras oxynotum*. Нижний лейас.

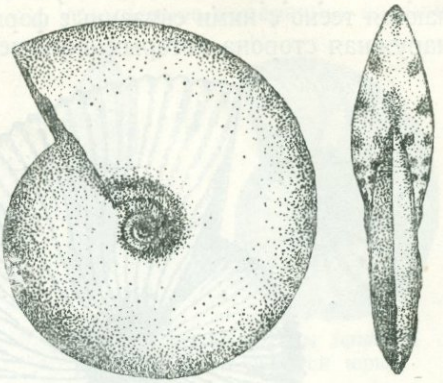


Рис. 433. *Garnieria catenulata*. Верхняя юра.

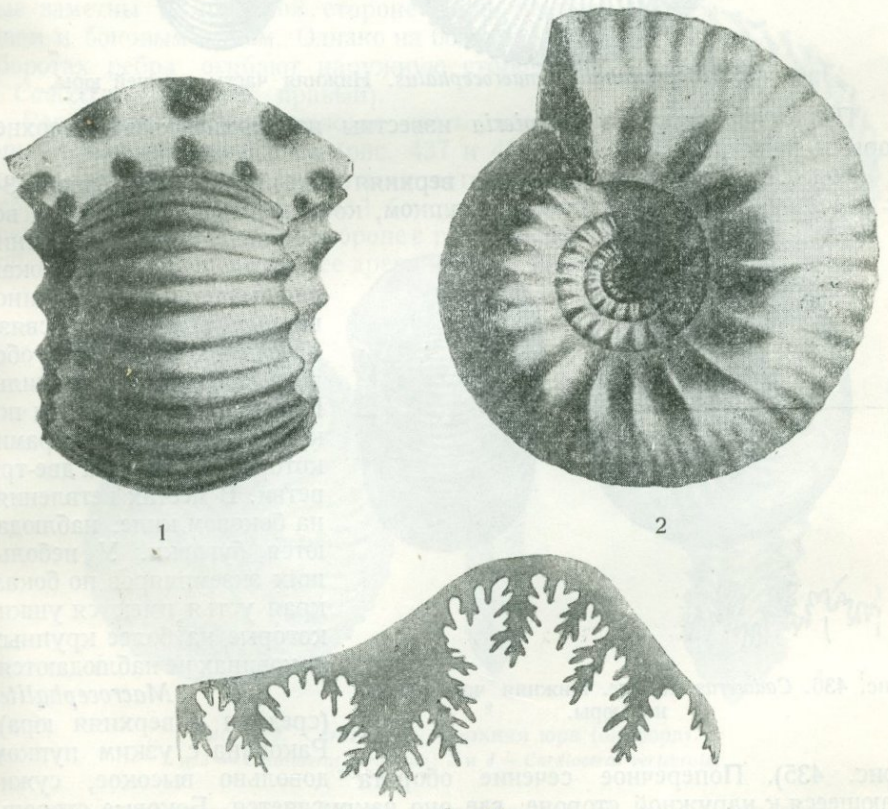


Рис. 434. *Stephanoceras coronatum*.

1 — экземпляр средних размеров со стороны устья, немного уменьшено. *2* — более крупный экземпляр, уменьшенный в 5 раз. Верхняя юра (келловей). *3* — перегородочная линия, увеличенная в 2 раза.

острым периферическим килем, в том же горизонте верхней юры встречаются тесно с ними связанные формы с довольно толстыми раковинами, наружная сторона которых округлена.

Рис. 435. *Macrocephalites macrocephalus*. Нижняя часть верхней юры.

Представители рода *Garnieria* известны из верхней части верхней юры и в нижнем мелу.

Род *Stephanoceras* (средняя и верхняя юра). Раковина (рис. 434) с довольно широким и глубоким пупком, который иногда имеет вид воронки. Поперечное сечение оборота низкое. По бокам оно выдается в виде клиновидных выступов, в связи с чем на каждом боку оборота имеется тупой киль. Поверхность раковины покрыта прямыми ребрами, которые делятся на две-три ветви. В местах ветвления, на боковом киле, наблюдаются бугорки. У небольших экземпляров по бокам края устья имеются ушки, которые на более крупных раковинах не наблюдаются.

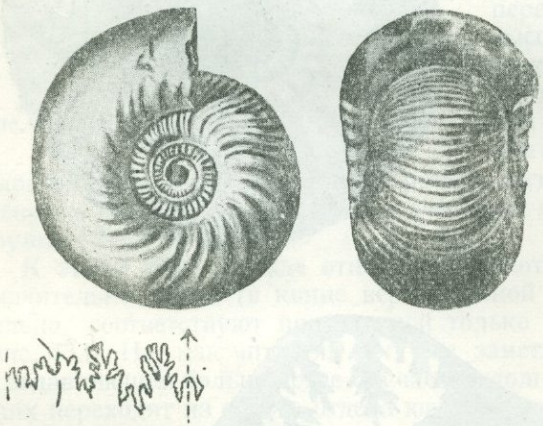


Рис. 436. *Cadoceras elatmae*. Нижняя часть верхней юры.

Род *Macrocephalites* (средняя и верхняя юра). Раковина с узким пупком (рис. 435). Поперечное сечение оборота довольно высокое, сужи-вающееся к наружной стороне, где оно закругляется. Боковые стороны покрыты многочисленными ребрами, каждое из которых делится близ пупка на две или три ветви; бугорков на ребрах нет. Ребра каждой боковой стороны продолжаются на наружной стороне, где они, не прерываясь, переходят в ребра другой боковой стороны.

Род *Cadoceras* (нижняя часть верхней юры). Взрослые обороты раковины (рис. 436) имеют низкое, утолщенное поперечное сечение

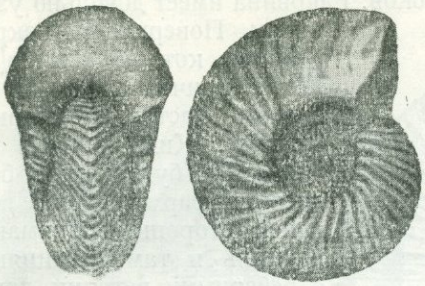


Рис. 437. *Quenstedticeras rybińskianum*. Нижняя часть верхней юры.

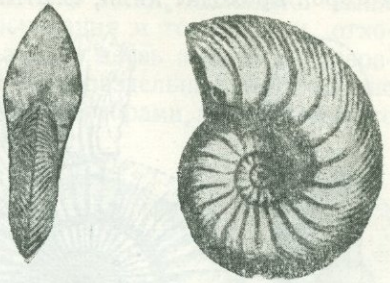


Рис. 438. *Quenstedticeras lamberti*. Нижняя часть верхней юры.

и довольно широкий и глубокий (воронковидный) пупок, напоминая, таким образом, род *Stephanoceras*, но отличаясь от последнего тем, что наружная сторона их гладкая, без ребер, которые заметны на боковой стороне лишь между швом и боковым килем. Однако на более юных оборотах ребра огибают наружную сторону и у *Cadoceras* (рис. 436, правый).

Род *Quenstedticeras* (нижняя часть верхней юры). Раковины этого рода (рис. 437 и 438) характеризуются сильно развитыми ветвящимися ребрами, причем ребра одной боковой стороны соединяются на наружной стороне с ребрами другой боковой стороны. Более древние виды этого

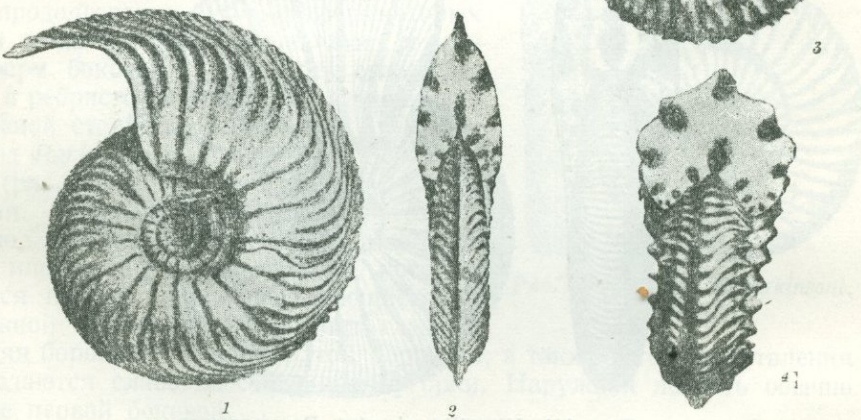


Рис. 439. *Cardioceras*. Верхняя юра (оксфорд).
1 и 2 — Cardioceras cordatum; 3 и 4 — Cardioceras vertebrale.

рода очень похожи на *Cadoceras* и отличаются от последнего лишь тем, что у них ребра посредине наружной стороны образуют угол, обращенный вершиной вперед, причем здесь намечается киль (рис. 437). У более новых видов поперечное сечение становится высоким (рис. 438) и заостряется к наружной стороне.

Род *Cardioceras* (верхняя юра, рис. 439). Поперечное сечение раковины имеет сердцевидное очертание, заостряясь к наружной стороне, посредине которой проходит киль, сжатый с боков. Раковина имеет довольно узкий пупок. Поверхность покрыта ребрами, которые обычно ветвятся, причем в точках ветвления часто наблюдаются бугорки. Киль усажен зубчиками или бугорками. У более древних форм реберные ветви одной стороны поднимаются на киль и там соединяются с реберными ветвями другой стороны; на киле ветви образуют каждая по одному зубчику. У более новых форм бока киля сглаживаются, на гребне же его сохраняются мелкие зубчики, число которых превышает число реберных ветвей. Этот род связан переходными формами с предыдущим.

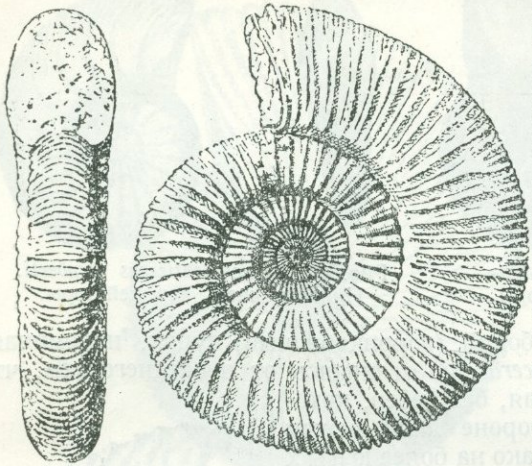


Рис. 440. *Perisphinctes tiziani*. Верхняя юра.

Род *Perisphinctes* (средняя и верхняя юра) содержит формы с довольно широким пупком (рис. 440). Наружная поверхность несет поперечные ребра, которые, направляясь от пупковой стороны к наружной, делятся

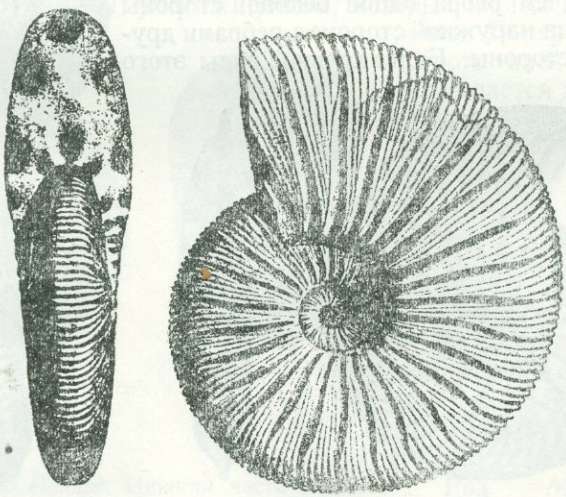


Рис. 441. *Virgatites virgatus*. Верхняя юра.

на две (или более) ветви; последние обычно без перерыва огибают наружную сторону оборотов. Обычно имеются пережимы. В перегородочной линии сильно развита глубокая шовная лопасть.

Род *Virgatites* (верхние горизонты верхней юры). Обороты довольно высокие (рис. 441), округленные или несколько уплощенные с наружной стороны. Пупок довольно узкий. Для этого рода характерно ветвление

его многораздельных ребер: передняя ветвь представляет продолжение начальной, нижней части ребра. От этой ветви сзади отходит вторая ветвь. От второй ветви, несколько выше ее основания и тоже сзади, отходит третья ветвь и т. д. С возрастом многораздельные ребра обычно сменяются ребрами, имеющими всего две ветви.

Рис. 442. *Craspedites subditus*. Верхняя юра. Левый экземпляр — взрослый ($^1/_2$ естественной величины).

Род *Craspedites* (верхняя юра — нижний мел, рис. 442). Раковина с нешироким пупком и довольно высокими оборотами. Сечение оборота овальное. Начальные, ближайшие к пупку части ребер утолщены. Ребра многораздельны; с возрастом ветви их исчезают, а начальные части ребер принимают вид продолговатых бугорков. У некоторых видов начало ветвей слабо заметно, у других форм боковая поверхность сглаживается, а ребристость сохраняется лишь близ наружной стороны раковины.

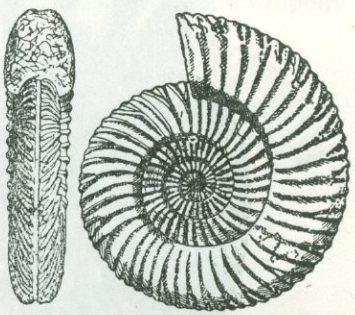


Рис. 443. *Parkinsonia parkinsoni*. Средняя юра.

Род *Parkinsonia* (средняя юра). Раковина (рис. 443) с широким пупком, дисковидная. Поперечное сечение оборотов довольно высокое. Поверхность покрыта более или менее резкими ребрами, которые делятся на две ветви, прерывающиеся на наружной стороне, где проходит гладкая средняя бороздка. По краям этой бороздки, а также в точках ветвления наблюдаются слабо обособленные бугорки. Наружная лопасть обычно короче первой боковой.

Род *Cosmoceras* (средняя и верхняя юра). Раковина с довольно узким пупком (рис. 444). Сечение оборота более или менее шестиугольное. Наружная сторона оборотов уплощенная. Боковые стороны покрыты многочисленными разветвляющимися ребрами. На последних имеются бугорки, расположенные в три ряда на каждой из боковых сторон оборота: один ряд недалеко от пупка, другой — в точках ветвления ребер, а третий — у края наружной стороны; ближайший к пупку ряд бугор-

ков у некоторых видов не развит. Устье часто с боковыми ушками, которые иногда сильно вытянуты. В перегородочной линии наружная лопасть большей частью короче первой боковой.

Род *Hoplites* (верхняя юра — нижний мел). Поперечное сечение оборота обычно несколько суживается к наружной стороне (рис. 445

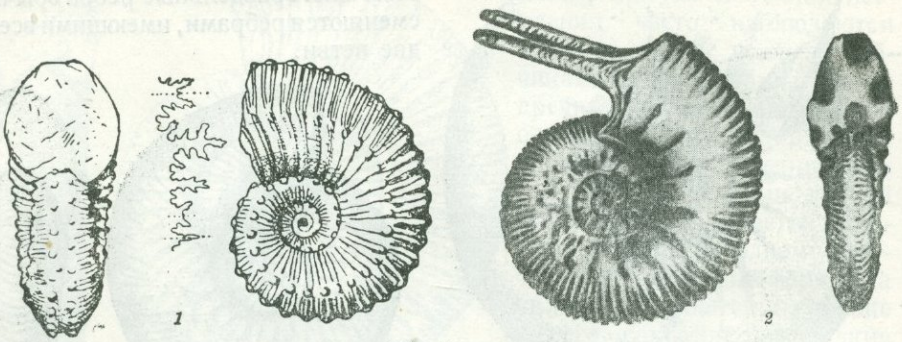


Рис. 444. *Cosmoceras.*

1 — Cosmoceras ornatum. Нижняя часть верхней юры. *2 — Cosmoceras Gulielmi.* Нижняя часть верхней юры.

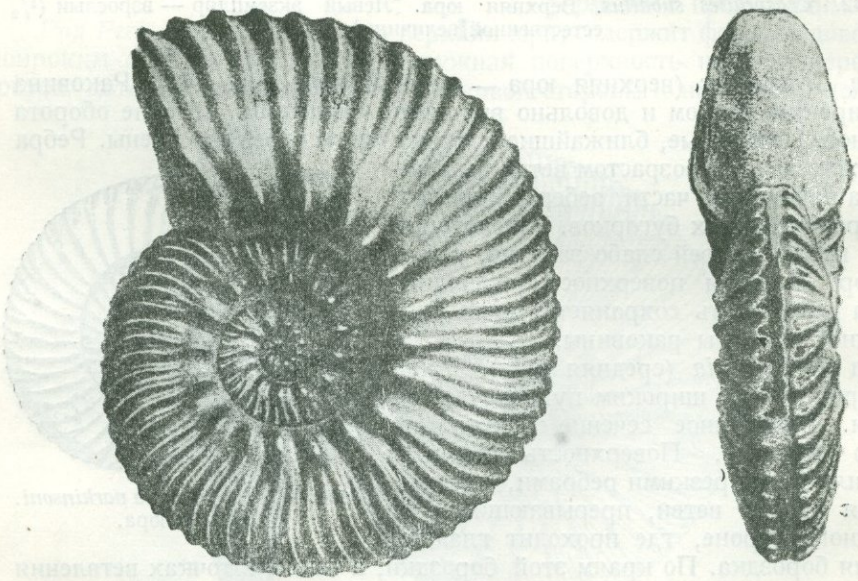


Рис. 445. *Hoplites eudoxus.* Верхняя юра (киммеридж).

и 446). На наружной стороне обычно наблюдается срединная бороздка. Поверхность раковины несет более или менее резкие, ветвящиеся ребра, на которых имеются бугорки в точке ветвления и у бороздки наружной стороны. Наружная лопасть перегородочной линии обычно короче первой боковой как у паркинсонии.

К обширной группе, включающей рода *Parkinsonia*, *Cosmoceras* и *Hoplites*, причисляют обычно некоторые развернутые формы, схожие

с перечисленными родами в отношении перегородочной линии и скульптуры раковины.

Из этих развернутых аммонитов мы рассмотрим здесь род *Scaphites* (верхний мел). Раковина начинается спирально завернутыми, сильно

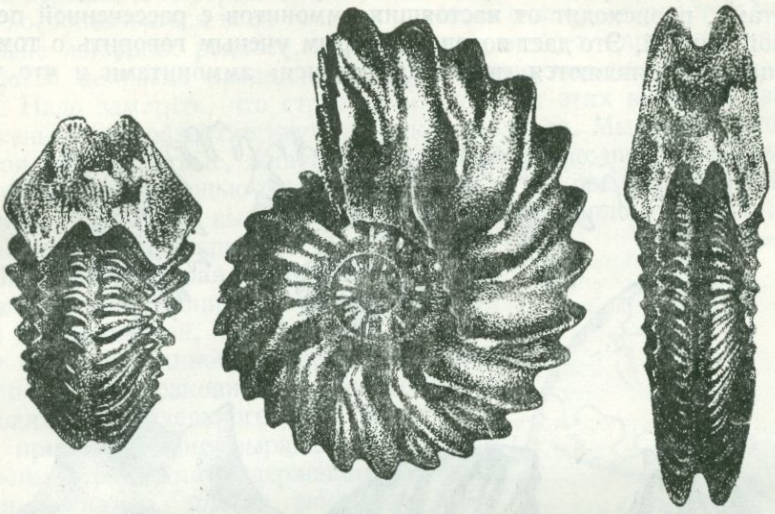


Рис. 446. *Hoplites dentatus*. Нижний мел.

объемлющими оборотами с узким пупком (рис. 447). Далее она сразу развертывается, причем становится несимметричной и выпрямляется. Затем раковина делает некоторый изгиб, поворачиваясь устьем в сторону своей начальной части.

Род *Schloenbachia* (мел). Раковина (рис. 448) с более или менее широким пупком. Вдоль наружной стороны тянется гладкий срединный киль. На раковинах с сохранившимся устьем видно, что этот киль выдается вперед в виде узкого выступа. Ребра одиночные и двухраздельные. На них часто имеются бугры.

Рис. 447. *Scaphites spiniger*. Верхний мел.

В верхнемеловую эпоху появляются так называемые п с е в д о ц е р а т и т ы — аммоноидеи, которые имеют перегородочную линию цератитового типа.

Меловые псевдоцератиты являются, очевидно, потомками каких-то форм, имевших сложно рассеченную перегородочную линию, так как подавляющее большинство меловых аммонитов и все юрские аммониты, как мы знаем, имели именно такую перегородочную линию, а не цератитовую.

Из меловых псевдоцератитов мы рассмотрим род *Tissotia* (сеноман и турон). Раковины представителей этого рода (рис. 449) имеют узкий пупок. Посредине наружной стороны проходит киль, который иногда распадается на бугорки; с каждой стороны киля проходит еще по одному ряду бугорков. На боковой поверхности раковины имеются невысокие радиальные ребра, на которых ближе к наружной стороне наблюдаются слабо выраженные бугорки. Наружное седло перегородочной линии

разделено слабо намеченной лопастью на две доли; остальные седла либо ровны, не разделены, либо разделены на две доли слабо выраженным вдавлением. Лопасти слабо рассеченные (каждая с несколькими зубцами).

Эти формы, которые нельзя считать сохранившимися до верхнего мела цератитами, происходят от настоящих аммонитов с рассеченной перегородочной линией. Это дает повод некоторым ученым говорить о том, что псевдоцератиты являются «вырождающимися» аммонитами и что упро-

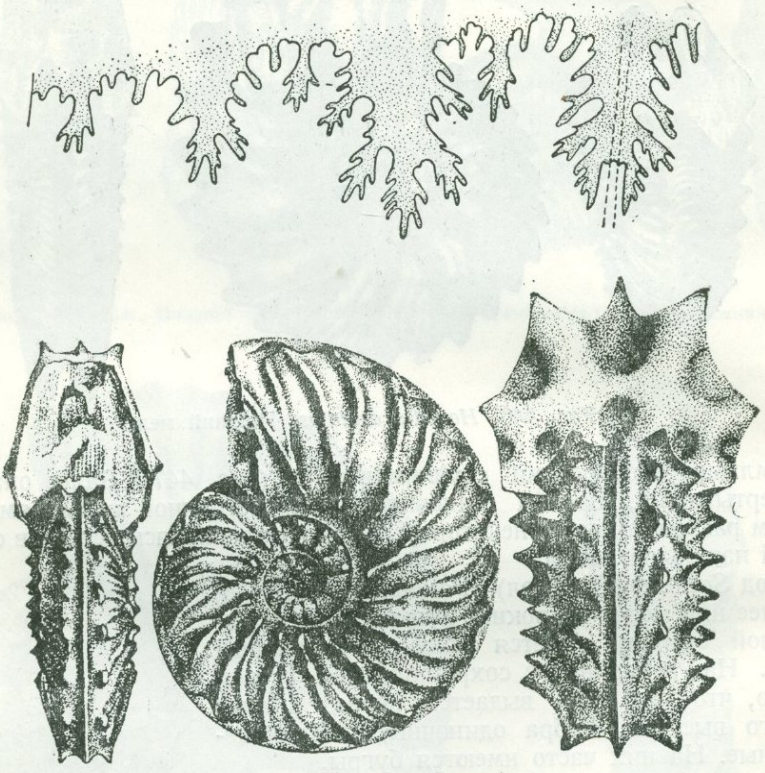


Рис. 448. *Schloenbachia varians.*

1 и *2* — экземпляр с узким сечением оборотов; *3* — экземпляр с широким поперечным сечением оборотов; *4* — лопастная линия. Верхний мел (сеноман). Уменьшено в 2 раза.

щение перегородочной линии есть один из признаков вымирания аммонитов, которое имело место в конце мелового периода. Вопрос о предполагаемом «вырождении» аммоноидей мы рассмотрим ниже в этой главе.

Образ жизни наутилоидей и аммоноидей. Нелегко изучать образ жизни животных обширнейшего подкласса, который имел на протяжении двух геологических эр чрезвычайно широкое распространение, но в нынешней фауне представлен всего лишь одним родом. Тем не менее, дело это далеко не безнадежное, и то сравнительно немногое, что сделано до сих пор в направлении выяснения экологии наружнораковинных головоногих, дает нам право рассчитывать на большие успехи подобных исследований в ближайшем будущем, если этим исследованиям будет уделяться то внимание, которого они заслуживают.

Два обстоятельства следует отметить, прежде чем мы приступим к рассмотрению вопроса об образе жизни различных групп наутилоидей и аммоноидей по ископаемым остаткам.

Во-первых, для успешного изучения образа жизни ископаемых форм надо воспользоваться всем тем, что известно о закономерностях экологии их ныне живущих родичей, а таковыми для всех наружнораковинных являются немногие продолжающие еще существовать виды рода *Nautilus*. Надо заметить, что строение и экология этих видов, а также их онтогеническое развитие изучены пока еще мало. Мы знаем, что это — плотоядные животные, живущие преимущественно на дне, по которому они ползают с помощью своих «рук»; но в то же время наутилусы могут подниматься в более высокие слои воды и могут неплохо плавать, выбрасывая воду через воронку.

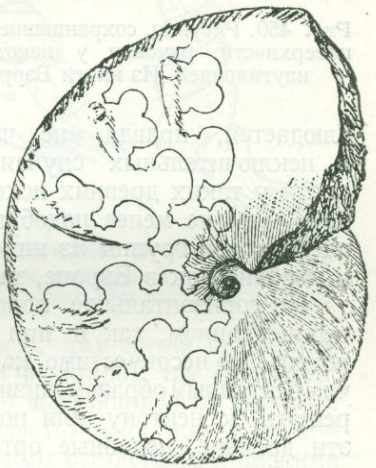


Рис. 449. *Tissotia fourneli*. Верхний мел.

Во-вторых, желая подойти к расшифровке образа жизни вымерших наутилоидей и аммоноидей, мы должны иметь в виду одно постоянное и общее для всех групп свойство раковины: приспособление к понижению удельного веса животного. Это приспособление выражается с одной стороны в развитии содержащих газ «воздушных» камер, плотно закрытых перегородками, которые не пропускают ни воды, ни воздуха, а с другой стороны — тонкостенностью раковины. Тонкостенность особенно бросается в глаза, если мы сравним раковины знакомых нам уже наружнораковинных с раковинами двустворок. Этот последний класс содержит много толстостенных форм: вспомним хотя бы устриц, спондилусов, рудистов. Толстостенные раковины — явление весьма обычное среди двустворок самых разнообразных групп. Да и среди брюхоногих имеется много форм с весьма солидной, толстостенной раковиной, хотя брюхоногие в общем более активные и более подвижные животные и раковины их обычно не достигают такой массивности, какая наблюдается у многих двустворок, потому что она исключала бы возможность даже медленного ползания по дну. У наружнораковинных же раковина всегда более или менее равномерно тонка: даже ребра и бугры, видимые на ее поверхности, обычно полы и потому передаются на внутренних ядрах соответствующими выступами.

Итак, животное вместе с раковиной имеет довольно низкий удельный вес, более низкий чем у большинства моллюсков других классов. Это условие должно было, конечно, значительно облегчать ему движение в водной среде. Поэтому большинство наружнораковинных, повидимому, обладало способностью плавать. Это, впрочем, еще не значит, что все они были настоящими нектонными животными, так как наутилус, как мы знаем, ведет преимущественно донный образ жизни, хотя может плавать.

Посмотрим теперь, какие указания относительно образа жизни дают ископаемые остатки вымерших наружнораковинных.

Очень многие из древнейших наутилоидей имели, как мы уже знаем, прямую раковину. Какое положение имела обычно раковина при жизни животного? — Относительно некоторых форм можно считать вполне установленным, что обычным их положением было горизонтальное или почти горизонтальное. Это доказывается окраской раковины: на одной стороне раковины виден совершенно явственный рисунок (рис. 450). Эта сторона должна быть спинной, так как у морских организмов, имеющих окраску, верхняя, спинная сторона бывает окрашена отлично от нижней и притом интенсивнее, чем нижняя (например, у рыб). Это явление наблюдается, правда, не часто, но окраска, вообще говоря, лишь в исключительных случаях наблюдается у ископаемых, в особенности у таких древних ископаемых, как наутилоидеи с прямой раковиной. Тем не менее подобная окраска наблюдалась у ископаемых этой группы из нижнего и верхнего силура, девона и карбона как в Европе, так и в Америке.

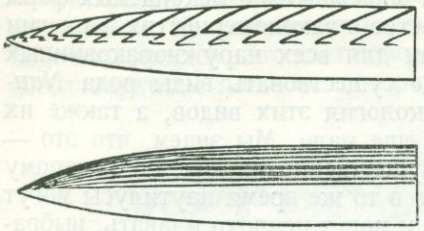


Рис. 450. Рисунки, сохранившиеся на поверхности раковин у некоторых наутилоидей. Из книги Бэрри.

Но горизонтальное положение возможно, однако, как при нектонном, так и при подвижном бентонном образе жизни (оно несовместимо, конечно, с планктонным и с сидячим бентонным образом жизни). Нам остается, следовательно, решить, к нектону или подвижному бентосу надо отнести эти древние, подобные ортоцерасу формы. Сравнительно легкий вес раковины и герметически закрытые, наполненные газом камеры говорят, повидимому, в пользу способности плавать. Активное плавание могло совершаться как у наутилуса с помощью воронки, знакомым уже нам способом — задним концом тела вперед. Впрочем, не все такие наутилоидеи были пловцами: некоторые из них были, очевидно, ползающими животными. Таковы, повидимому, формы, у которых раковины сильно приплюснуты в верхне-нижнем направлении.

Рис. 451. Поперечное сечение плоской раковины аммонита, заостряющейся к наружному краю.

Однако вполне возможно, что по крайней мере некоторые наутилоидеи с прямой раковиной плавали в вертикальном положении, причем раковина была обращена своим устьем книзу, а верхушкой — кверху.

Рассмотрим теперь формы, имеющие типичную для наружнораковинных спирально завернутую двусторонне-симметричную раковину. Возьмем сначала плоские дисковидные раковины с объемлющими оборотами, которые суживаются к заостренной наружной стороне (рис. 451). Такие раковины наблюдаются и у палеозойских гониатитов и у мезозойских аммонитов. Едва ли можно представить себе животное, помещающееся в такой раковине, ползающим по дну: для ползающего бентонного животного крайне неудобна и невыгодна подобная форма раковины, которая, кстати сказать, обычно весьма тонкостенна. Наоборот, для активно

плавающего животного такая форма была бы чрезвычайно выгодной, так как она как бы рассчитана на наименьшее сопротивление воды. Животные с такой раковиной были нектонными и, повидимому, были быстрыми пловцами. Такие раковины нередки среди аммоноидей. В общем, можно, повидимому, присоединиться к мнению тех исследователей, которые считают признаками наилучшего приспособления к активному плаванию плоскую раковину с суживающимся кнаружи поперечным сечением, острую, или резко килеватую наружную сторону, объемлющие обороты и отсутствие резких, высоких ребер и других украшений поверхности.

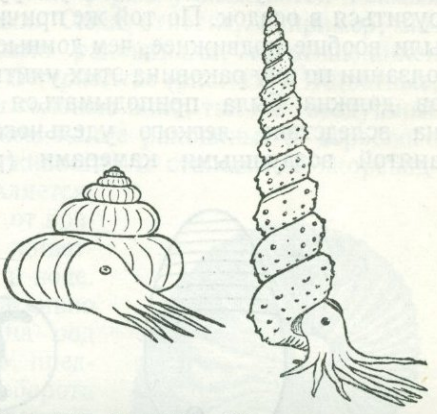


Рис. 452. *Turrilites*. Животные изображены в том положении, которое они, вероятно, имели при ползании по дну.

Соответственно этому из уже знакомых нам родов лучшими пловцами должны были быть *Timanites* (верхний девон), *Pinacoceras* (главным образом, верхний триас), *Oxynoticeras* (нижняя юра) и некоторые представители рода *Garnieria* (верхняя юра — нижний мел). Эти аммониты имели раковину обтекаемой формы. Киль у подобных аммонитов помогал им продвигаться в воде. Надо заметить, что не у всех аммонитов срединный киль наружной стороны мог выполнять такую функцию: так например, у знакомого нам *Arietites* киль, довольно слабо выдающийся на широкой наружной стороне, конечно, не мог «прорезывать» воду при активном плавании. Наоборот, формы с толстыми и низкими оборотами (вроде изображенного на рис. 434 стефаноцераса), лишенные срединного киля наружной стороны, повидимому, были плохими пловцами, особенно если они к тому же имели очень резкие и высокие ребра или шипы.

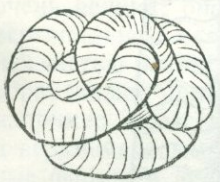


Рис. 453. *Nipponites*. Вероятно «сидячий» аммонит из верхнего мела Японии.

Не могли быть хорошими пловцами те представители рода *Hoplites*, которые имели раковину с низким поперечным сечением оборотов и с высокими ребрами (рис. 446). Все такие формы, вероятно, жили преимущественно на дне, но сохраняли способность перемещаться, то поднимаясь, то опускаясь в воде.

Между этими двумя крайними типами строения раковины существуют средние. Способность плавать зависит, однако, не только от формы раковины, но и от мощности органа движения, каким не только у наутилоидей, но, повидимому, и у аммоноидей является воронка. К сожалению, нам нелегко судить о степени развития воронки у ископаемых форм.

Но среди наутилоидей и аммоноидей имеются и настоящие бентонные формы — это формы с раковиной, завернутой по нисходящей спирали. Такие улиткообразные формы от времени до времени появляются на протяжении всей истории данного подкласса от силура до верхнего мела. Так высокая, башенковидная раковина рода *Turrilites* (рис. 452)

не могла принадлежать нектонному животному: она слишком громоздка для сколько-нибудь быстрого движения в воде. Животные с подобными раковинами, повидимому, ползали по дну.

Сравнительно легкая, в связи с присутствием воздушных камер, раковина, по всей вероятности, позволяла этим аммонитам ползать и по мягкому илистому грунту без риска погрузиться в осадок. По той же причине они, вероятно, были вообще подвижнее, чем донные брюхоногие. При ползании по дну раковина этих улитковидных аммонитов должна была приподыматься над поверхностью дна вследствие легкого удельного веса ее части, занятой воздушными камерами (рис. 452).

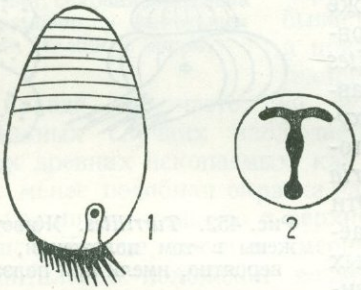


Рис. 454. *Gomphoceras*.
1 — схематический рисунок животного в его обычном положении; *2* — вид раковины со стороны устья.

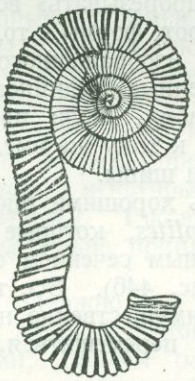


Рис. 456. *Macroscaphites*. Нижний мел.

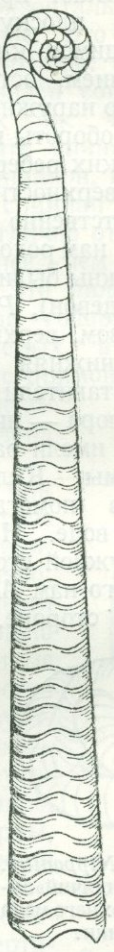


Рис. 455. *Lituites*. Нижний силур. Уменьшено в 3 раза.

К бентосу относят обычно род *Nipponites* из верхнего мела Японии (рис. 453). Раковины у представителей этого рода неправильно закручены, несколько напоминая неподвижных бентонных верметусов из класса брюхоногих (рис. 397). Большинство исследователей полагает, что *Nipponites* также вел неподвижный донный образ жизни. Но так как раковина этого своеобразного аммонита не утратила воздушных

камер, которые по меньшей мере излишни для прикрепленного животного, то вопрос об образе жизни ниппонитеса не может считаться окончательно решеным. Во всяком случае, совершенно исключается возможность активного плавания.

По мнению некоторых ученых, многие наружнораковинные приспособились к пассивному плаванию. Такие формы указываются в самых разнообразных группах этих животных. Сюда относят, например, наутилоидей с короткими прямыми раковинами, встречающихся от силура до карбона, в частности род *Gomphoceras* (рис. 454). Животные, принадлежащие к этому роду, плавали головою вниз, так как воздушные камеры находились на противоположном конце раковины. У взрослого животного устье раковины сильно суживается и становится якоревидным (рис. 454²). Это сужение устья является, видимо, приспособлением для защиты от врагов. Выбрасывая воду через воронку, животные, повидимому, могли подниматься в воде.

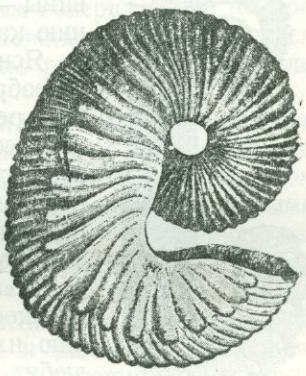


Рис. 457. *Scaphites*. Верхний мел.

В качестве одного из примеров пассивно плавающих наутилоидей указывают на род *Lituites* (нижний и верхний силур). У представителей этого рода первые три оборота завернуты в плоскую спираль обыкновенным способом (рис. 455). Соответственно этому юные животные, повидимому, активно плавали, подобно другим спирально завернутым наутилоидеям. После этой стадии диаметр устья значительно расширяется; а далее раковина продолжает расти в виде прямой трубки. Жилая камера у взрослого животного была очень велика; оно, очевидно, плавало в почти вертикальном положении, головою вниз и задней частью раковины вверх, подбирая пищу со дна или близ дна. Такой же образ жизни приписывается и некоторым меловым развернутым формам, например представителям рода *Macroscaphites* (нижний мел, рис. 456) и верхнемеловым видам рода *Scaphites* (рис. 457). Полагают, что подобные формы в юной стадии активно плавали; позже раковина выпрямлялась, и животные плавали уже пассивно головою вниз, а еще позже раковина снова загибалась, и взрослые особи плавали близ дна при вертикальном положении средней части своей раковины, как это изображено на рис. 456. В пользу этого говорят следующие соображения. Взрослый макроскафитес не мог быть ползающей формой: нельзя себе представить, как могло ползать животное, имеющее раковину, устье которой находится как-раз против спирально завернутой части. Трудно мыслить подобное животное и активно плавающим. Но нетрудно представить подобные формы пассивно плавающими в указанном на рис. 456 положении. При этом, благодаря изогнутости ближайшей к устью части раковины, голова была всегда приподнята над этой частью раковины и при плавании не касалась дна. Надо заметить, что подобное положение головы действительно представляет выгоду для животного, пассивно плавающего в описанном положении над дном. Несмотря на эту относительную пассивность, животное, повидимому, сохраняло до некоторой степени способность с помощью воронки активно передвигаться в воде.

Некоторые из ученых, которые таким образом восстанавливают экологию подобных форм, полагают, что последние, будучи переносимы движением воды, могли захватывать добычу с поверхности дна. Следовательно, этим формам приписывается довольно своеобразный образ жизни, который ближе всего подходит к планктонному, но заметно отличается от знакомых нам нынешних планктонных животных. Но хотя этот вопрос нельзя еще считать решенным, нет оснований считать невозможным для форм, подобных *Lituites* и в особенности *Macroscaphites*, изложенный способ передвижения. Во всяком случае весьма вероятно, что образ жизни таких форм изменялся на протяжении индивидуального развития, чему, повидимому, и соответствует изменение формы раковины. Далее, изложенная гипотеза дает удовлетворительное объяснение крючковидной загнутости крайней части раковины — свойству, которое не поддается пока объяснению каким-либо иным способом.

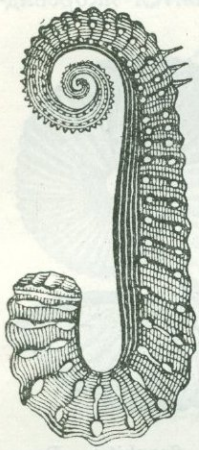


Рис. 458. *Ancyloceras*. Нижний мел. Франция.

Ясно, что вопрос об экологии животных с такими своеобразными раковинами далек еще от окончательного решения. Мы, однако, должны уже теперь категорически отвергнуть навсегда то объяснение причин возникновения подобных раковин, которое нередко предлагается авторами солидных трудов и учебников палеонтологии в отношении всех тех наутилоидей и аммоноидей, у которых раковина уклоняется от обычной, «нормальной», спирально завернутой в одной плоскости и проявляет «склонность» к разворачиванию или к улитковидному завиванию. Эти авторы любят говорить, что подобные отклонения от «нормального» состояния объясняются вырождением тех групп, у которых они наблюдаются: когда спирально завернутые головоногие вырождаются, раковина их начинает принимать «ненормальные» уродливые формы; потом наступает вымирание. Эти ученые считают, что нипонитес, «уродливо» крючковатые скафитес и анцилоцерас (рис. 458), выпрямленный бакулитес, улиткообразно завернутый туррилитес и подобные им «ненормальные» формы носят на себе печать вырождения. Эта теория заслуживает пристального внимания учащегося. Она объясняет понижением жизнеспособности развитие новых видов, даже возникновение новых родов и семейств. Многие из таких форм имеют широкое распространение, например *Scaphites aequalis*, руководящий верхне-меловой вид, известный и в Западной Европе и на Мангышлаке.

Таким образом, эти формы претерпевали значительное филогенетическое развитие, распространяясь на обширнейших пространствах, и все это указанная теория пытается объяснить якобы падающей жизнеспособностью обреченных на гибель ветвей класса головоногих. Все сводится к причине весьма таинственного характера, потому что ученые, поддерживающие эту теорию, не могут дать никакого разумного объяснения подобному угасанию филогенетических линий.

Итак эта теория, вместо того чтобы приблизить нас к пониманию причин развития своеобразных форм головоногих, пытается перенести эти причины в недосягаемую и мрачную глубину вечной тайны. Впрочем,

мы не совсем справедливы к этим ученым: они иногда «объясняют» вырождение «расовой старостью», старостью целых ветвей животного мира, одряхлением, подобным аналогичному явлению в индивидуальной жизни. Но это «объяснение» по своей таинственности не уступает «теории» вырождения. Здесь мы не будем подробно разбирать эти воззрения, хотя читателю следует вдуматься в их значение. Они приобретают смысл лишь при допущении какой-то сверхъестественной жизненной силы, не зависящей от явлений доступной нашему изучению природы — силы, подчиненной каким-то особым мистическим закономерностям.

Не может быть никакой речи о том, что спирально завернутая с и м м е т р и ч н а я раковина есть какой-то идеал, какая-то норма, верх совершенства при всяких условиях. При определенном образе жизни (нектонном) и на определенном этапе эволюционного развития такой тип раковины, пожалуй, является наилучшим, самым совершенным, но при некотором изменении образа жизни такая раковина может оказаться менее совершенной, менее приспособленной, чем раковины более или менее развернутые или улитковидные.

Надо коснуться и вопроса о значении большей или меньшей сложности перегородочной линии. Не может быть сомнения в том, что сложная, рассеченная перегородочная линия аммонитов является признаком высокой специализации, связанным с какими-то важными жизненными функциями. Едва ли роль этой линии ограничивалась упрочнением раковины, так как это могло быть достигнуто иными путями не менее успешно (например развитием ребер).

Высказывалось предположение, что рассеченность перегородочной линии упрочивала связь между мягким телом и раковиной. В связи с этим напомним читателю, что у наутилуса прикрепление тела к раковине осуществляется с помощью пары м у с к у л о в, которые, как видно на рис. 399 прилегают собственно к стенке раковины, а не к перегородке. Таким образом, приведенное выше предположение не подтверждается способом прикрепления тела к раковине у современного наутилуса и остается пока чисто гипотетичным.

Другое и притом более обоснованное объяснение значения рассеченности перегородочной линии состоит в следующем. Согласно этому объяснению, рассеченность перегородочной линии есть приспособление к быстрому и значительному изменению давления при значительных вертикальных перемещениях аммонита в водной среде. Если животное совершает такие перемещения, то весь заполненный газом отдел раковины должен быть построен так, чтобы она могла выдержать давление как снаружи, так и изнутри. Когда животное опускается на значительную глубину, резко возрастает давление воды, которое прижимает тело животного к последней перегородке. Когда же животное подымается к поверхностным слоям воды, то давление воды на тело животного резко падает, в то время как давление газа, содержащегося в последней воздушной камере, на последнюю перегородку остается постоянным. Если бы перегородка не была достаточно прочно прикреплена к стенкам раковины, то в обоих случаях животному грозила бы большая опасность: в первом случае — быть вдавленным внутрь раковины, а во втором — быть выброшенным вон из раковины. Перегородки, следовательно, не выдержали бы колебаний давления воды при вертикальных перемещениях. Рассеченность перегородочной линии сильно увеличивает поверх-

ность прикрепления перегородки к стенкам раковины и этим значительно упрочивает соединение перегородки с раковиной.

Согласно такому объяснению, наиболее рассеченную перегородку должны иметь те аммониты, которые совершают наиболее значительные вертикальные перемещения в воде. У форм, которые приспособляются к жизни на одной и той же постоянной глубине, перегородочная линия упрощается.

Далее, надо учесть то обстоятельство, что тело всякого внутреннераковинного головоногого периодически отстает от последней перегородки и передвигается вперед. Этот момент, непосредственно предшествующий выделению новой перегородки, является к р и т и ч е с к и м для животного: тело не опирается на перегородку, а потому, при вертикальном перемещении животного вверх или вниз, вследствие резкого изменения внешнего давления, м у с к у л ы, прикрепляющие тело к раковине, легко могут оторваться от раковины, и тогда животное выпадет из последней. Совершенно ясно, что для животного выгодно максимальное сокращение такого критического периода. Но для завершения этого периода необходимо, чтобы задняя часть мантии выделила газ в количестве, достаточном для новой воздушной камеры. Это количество газа будет выделено тем быстрее, чем обширнее та поверхность задней части мантии, которая выделяет этот газ. Но чем сложнее рассечена перегородочная линия, тем больше поверхность перегородки, а следовательно, и поверхность той задней части мантии, которая вплотную прилегает к этой перегородке до момента перемещения животного вперед.

Итак, рассеченность перегородочной линии, во-первых, упрочивает прикрепление перегородки к раковине, а во-вторых, увеличивает поверхность части тела, прилегающего к перегородке, способствуя этим быстрому выделению газа, необходимого для воздушных камер. И то, и другое является приспособлением к частым и значительным вертикальным передвижениям в воде.

У с л о в и я п о г р е б е н и я и с о х р а н е н и я в о с а д к а х. Наружнораковинные имеют большое стратиграфическое значение, особенно аммоноидеи, которые нередко являются исключительно ценными руководящими ископаемыми. Значение их повышается тем, что они обычно распространены на обширнейших пространствах и позволяют параллелизовать отложения местностей, отделенных друг от друга огромными расстояниями. Это широкое распространение аммоноидей объясняется прежде всего нектонным образом жизни большинства и, может быть, более или менее планктонным образом жизни, свойственным некоторым группам.

Далее этому широкому распространению ископаемых остатков способствовал до известной степени перенос раковин после смерти морскими течениями. Дело в том, что мягкое тело животного (за исключением сифона) после смерти его часто выпадает из раковины (животное, как мы знаем, прикреплено к раковине не особенно прочно), вследствие чего раковина, содержащая газ в своих воздушных камерах, поднимается в воде. То же самое может происходить и в том случае, если значительная часть мертвого тела разлагается или пожирается какими-либо плотоядными животными. Поднявшись в более высокие слои воды, раковины плавают долго и переносятся волнами и течениями на весьма

значительные расстояния. Эти плавающие раковины мертвых моллюсков образуют так называемый мертвый планктон (некропланктон).

Итак широкое географическое распространение многочисленных ископаемых наутилоидей и аммоноидей связано с тем, что они в большинстве своем принадлежат к плавающим организмам (нектонным и реже планктонным), а также с тем, что пустые раковины их могут переноситься как мертвый планктон.

При погребении раковин этих головоногих на дне моря осадки наполняют жилую камеру, а затем через сифонное отверстие могут проникнуть в первую воздушную камеру; во вторую же воздушную камеру осадки обычно не проникают. Но в воздушные камеры проникает все же вода; растворенные в ней вещества отлагаются здесь и постепенно заполняют эти камеры. Вот почему в глинах ядра аммоноидей так часто состоят из пирита, а в известковистых породах — из кристаллического кальцита. Тонкая раковина нередко растворяется, и ископаемые сохраняются в виде внутренних ядер, на которых заметны перегородочные линии, не видимые, конечно, на поверхности раковины.

Подкласс *Endocochlia* (внутреннераковинные). Животные, относимые к этому подклассу, нередко называются двужаберными, так как ныне живущие виды характеризуются присутствием двух жабер. Это общеизвестные ныне живущие головоногие — осьминоги, каракатицы, кальмары и др. В большинстве случаев они — подвижные хищные животные с высокоорганизованными органами чувств. «Руки» имеются в небольшом числе: их никогда не бывает более десяти. Они вооружены крючками или присосками.

Для животных этого подкласса характерно присутствие так называемого чернильного мешка, который содержит черную жидкость. Выброшенная через воронку, эта жидкость вызывает помутнение окружающей воды, создает подобие дымовой завесы, скрывая таким образом животное от врагов (приспособление весьма ценное для животных, не имеющих наружной раковины).

На рис. 459 дано изображение одного из видов рода *Spirula*, распространенного в теплых морях. Спирулы живут глубоко под поверхностью моря и являются активно плавающими животными. Они имеют спирально завернутую раковину, разделенную перегородками на камеры, с хорошо развитым сифоном. Раковина, помещающаяся в задней части тела и закрытая мантией, завернута в направлении, противоположном направлению заворачивания раковины наутилуса (см. рис. 399): наружная сторона последней камеры соответствует спинной, а не брюшной стороне животного.

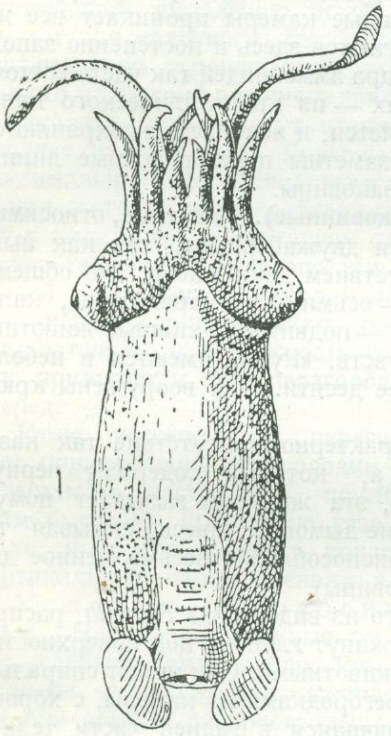
У других, ныне живущих представителей подкласса, раковина становится рудиментарной; она подразделена на камеры перегородками, но уже лишена сифона; у третьих раковина уже не известковая, а хитиновая, без камер и без сифона; наконец, у некоторых она совершенно исчезает.

Важной в палеонтологическом отношении является группа *Belemnoidea*, которую иногда рассматривают как особый отряд подкласса внутреннераковинных.

Belemnoidea (белемноидеи). Относящихся сюда животных нередко называют просто белемнитами, потому что прежде всех их при-

числяли к одному роду *Belemnites*. Появляются они в среднем триасе, когда еще продолжали существовать последние ортоцерасы, которых белемноидеи напоминают по своему строению.

Представители рода *Belemnites* в широком смысле слова имеют в начале своего индивидуального развития раковину с перегородками и сифоном, подобно ортоцерасу. Но уже у очень молодых животных известковая раковина оказывается заключенной внутри быстро растущих мягких частей тела, и в ней можно различать три части (рис. 460): первоначальную перегородчатую часть, которая называется фрагмокон; пластинчатый



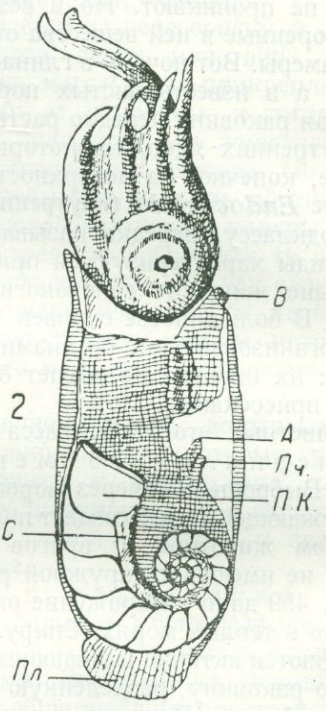


Рис. 459. *Spirula australis*. Женская особь.

1 — со спинной стороны; *2* — с правого бока; *В* — воронка; *А* — анальное отверстие; *Пч* — отверстие почки; *ПК* — последняя камера; *С* — сифон; *Пл* — плавник.

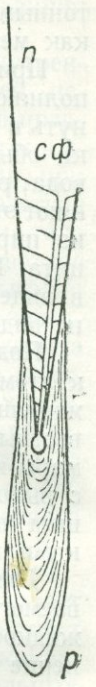


Рис. 460. Схематический продольный разрез *Belemnites*.

п — проостракум; *сф* — сифон; *р* — ростр.

выступ спинного, верхнего края фрагмокона, так называемый проостракум, и заднюю, более или менее сигаровидную часть, так называемый ростр, в котором имеется коническое углубление для помещения задней части фрагмокона.

Рассмотрим подробнее эти три части раковины.

Фрагмокон (рис. 460, 461, 462) соответствует всей раковине ортоцераса и имеет форму конуса. На вершине этого конуса имеется начальная «зародышевая» камера в виде пузырька. От нее начинается сифон (рис. 460), который приближен к брюшной стороне фрагмокона. На наружной поверхности фрагмокона видны струйки нарастания (рис. 461). Про-

остракум, длинный и широкий выступ задней части стенки фрагмокона, очень тонок и редко сохраняется. Связь его с фрагмоконом ясно видна по направлению струек нарастания последнего. Форма ростра бывает различна: цилиндрическая, коническая или веретенообразная. Задний конец его заострен. Ростр есть обычно единственная сохраняющаяся в ископаемом состоянии часть раковины. Он обладает значительной прочностью. Вследствие этого ростры, вымытые из осадков, в которых они были первоначально погребены, во многих случаях сохраняются во вторичном залегании в породах более позднего возраста, иногда вместе с гальками неорганического происхождения. Ростр состоит из лучеобразно расходящихся игл кальцита, что видно на его поперечном разломе (рис. 463), где заметны и концентрические кольца, указывающие на последовательность нарастания этой части раковины. Ячейка, в которую входит задняя часть фрагмокона, имеет вид конуса, обращенного назад вершиною. У некоторых из древнейших форм (верхнетриасовых и нижнеюрских) фрагмокон доходит почти до заднего конца ростра, у большинства же остальных длина ячейки для фрагмокона значительно меньше длины всего ростра.

Нет сомнения в том, что вся раковина белемнита была внутренней. Об этом прежде всего свидетельствует существование ростра и его концентрическое строение: он мог отлагаться лишь облекающим его кожным покровом. При индивидуальном развитии белемнита первою по времени образования частью раковины является «зародышевый пузырек» (рис. 462) — начальная камера фрагмокона; затем раковина нарастает вперед, подобно раковине ортоцераса. Сначала мягкое тело помещается целиком в углублении фрагмокона, которое аналогично жилой камере наутилоидей. Но скоро часть мантии начинает облекать молодой фрагмокон и на его поверхности отлагать слои ростра. В пользу внутреннего положения раковины говорят и «отпечатки» кровеносных сосудов, которые у некоторых форм заметны на поверхности ростра. Наконец в исключительных случаях были находимы белемниты со следами мягкого тела, причем можно было убедиться, что последнее облекало раковину.

Для различения родов белемнитов имеет немаловажное значение присутствие или отсутствие продольных бороздок на ростре. Особенно часто бывает развита бороздка, проходящая посредине брюшной стороны. У некоторых родов на брюшной стороне ростра имеется срединная щель, рассекающая стенку ячейки для фрагмокона.

К роду *Belemnites* до сих пор часто относят весьма разнообразные формы, которые заслуживают выделения в особые рода. Данное выше описание раковины соответствует роду *Belemnites* в широком смысле слова (нижняя юра — нижний мел), но относимые сюда виды не имеют срединной щели на брюшной стороне.

К числу родов, на которые подразделен теперь род *Belemnites* в широком смысле, относится род *Pachyteuthis* (рис. 464 и 465). Под этим родовым названием объединяются верхнеюрские и нижнемеловые виды с коротким толстым ростром, который несколько уплощен с брюшной стороны. От заднего, заостренного конца ростра на брюшной стороне последнего идет срединная бороздка, которая сходит на-нет на коротком расстоянии от конца ростра.

Род *Cylindroteuthis* (верхняя юра) характеризуется длинным ростром, который в своей передней части имеет цилиндрическую форму (рис. 466).

От заднего конца ростра на брюшной стороне идет вперед срединная бороздка, которая обычно довольно коротка, но у некоторых видов достигает значительной длины.

Кроме этих двух родов, которые еще сравнительно недавно причислялись многими учеными к роду *Belemnites* в широком смысле, рассмотрим еще несколько родов, которые значительно отличаются от только что рассмотренных.

Род *Duvalia* (верхняя юра — нижний мел средиземноморской области) характеризуется бороздкой, проходящей посредине спинной сто-

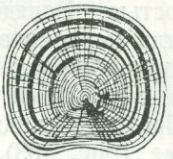


Рис. 463. Поперечный разрез ростра белемнита.

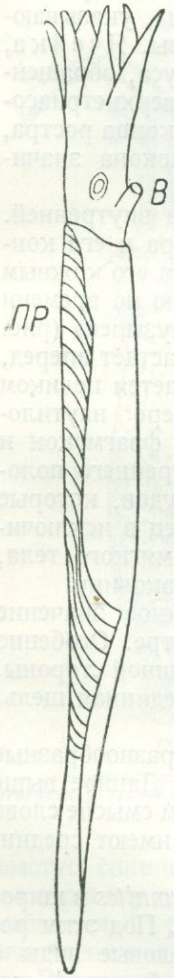


Рис. 461. Реставрация белемнита.

В — воронка; *Пр* — проостракум.

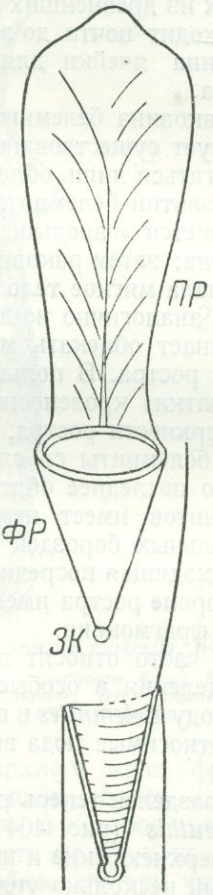


Рис. 462. Раковина белемнита с брюшной стороны и сбоку.

Пр — проостракум; *фр* — фрагмокон; *зк* — зародышевая камера.

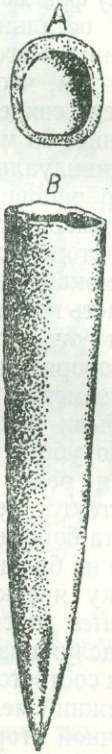


Рис. 464. *Pachyteuthis panderi*. Верхняя юра

А — поперечное сечение ростра в области ячейки; *В* — вид с брюшной стороны. Уменьшено в 2 раза.

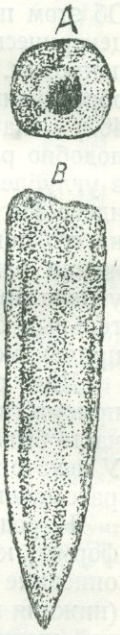


Рис. 465. *Pachyteuthis russiensis*. Верхняя юра.

А — поперечное сечение ростра в области ячейки; *В* — вид с брюшной стороны. Естественная величина.

роны ростра, и весьма своеобразной формой сжатого с боков ростра, задняя часть которого расширена в срединной плоскости (рис. 467—469).

Род *Belemnitella* (верхняя часть верхнего мела). Ростр (рис. 470) более или менее цилиндрический; вершина его закругленная, с конечным острием в виде короткого шипа. Длина ячейки для фрагмокона представляет треть или половину длины всего ростра. Брюшная стенка этой ячейки рассечена срединной щелью, которая не достигает заднего конца ячейки. На поверхности ростра видны «отпечатки» кровеносных сосудов.

Рис. 466. *Cylindroteuthis absoluta*. С брюшной стороны. Верхняя юра. Уменьшено в 2 раза.

Род *Actinocamax* (верхний мел). Ростр (рис. 471) также цилиндрический, с конечным острием и брюшной щелью, рассекающей стенку ячейки для фрагмокона. Отличается от белемнителлы листоватой и хрупкой передней частью ростра, которая всегда более или менее разрушается, так что сохраняющаяся часть ростра охватывает лишь самую заднюю часть фрагмокона. В связи с этим у некоторых видов этого рода раковина более или менее заострена на своем переднем конце (рис. 472).

Образ жизни внутреннераковинных. Внутреннераковинные живут в разнообразных областях моря:

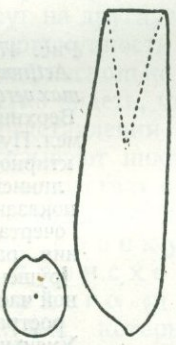
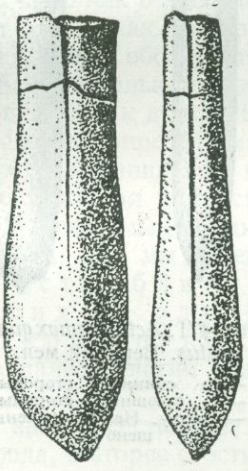


Рис. 467. *Duvalia*, нижний мел (неоком). Ростр сбоку (пунктирной линией показана ячейка фрагмокона) и в поперечном сечении. Уменьшено в 2 раза.



1 2

Рис. 468. *Duvalia lata*. Нижний мел.

1 — сбоку; *2* — со спинной стороны.

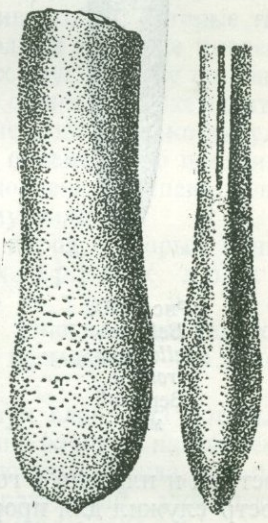


Рис. 469. *Duvalia dilatata*. Нижний мел.

в прибрежной зоне, в открытом море, а также на больших глубинах. Одни из них ведут нектонный образ жизни; некоторые при этом принадлежат к лучшим пловцам нынешних морей. Другие ведут планктонный образ жизни. Третьи живут на дне. Имеются формы, у которых вследствие пребывания в слабо освещенных областях моря наблюдается соответственная специализация глаз; один вид, ведущий роющий образ жизни на значительной глубине, совершенно утратил зрение.

Образ жизни важнейших для нас представителей данного подкласса—

белемнитов — был предметом специальных исследований, произведенных некоторыми выдающимися палеонтологами.

Мы, однако, воздержимся от изложения и разбора результатов этих работ и приведем лишь некоторые из важнейших выводов, к которым пришел один из ученых, изучавших этот вопрос. Белемниты, согласно его исследованиям, были хищниками, подобно ныне живущим представителям рассматриваемого подкласса. Они не были обитателями глубоких слоев моря. Одни из них были нектонными, другие бентонными. Были даже планктонные белемниты. Нектонные обладали длинным тонким

Рис. 470. *Belemnitella mucronata*. Верхний мел.

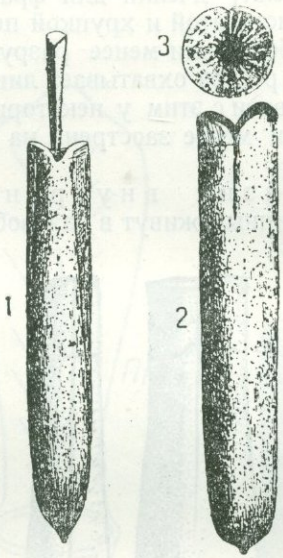


Рис. 471. *Actinocamax quadratus*. Верхний мел.

1 — со спинной стороны; *2* — с брюшной стороны; *3* — сверху. Немного уменьшено.

Рис. 472. *Actinocamax verus*. Верхний мел. Пунктирной линией показаны очертания разрушенной части ростра. Уменьшено в 2 раза.

ростром и плавали в горизонтальном положении, острием ростра вперед. Ростр служил для прорезания толщи воды при плавании или для продвижения в зарослях водорослей. Продольные бороздки, наблюдаемые на ростре белемнитов, соответствуют местам прикрепления плавников. Среди белемнитов было много отличных пловцов, которые плавали, вероятно, быстрее и лучше, чем какие бы то ни было наутилоидеи и аммоноидеи, что зависит от так называемой торпедной или каплевидной формы этих белемнитов (более или менее веретеновидное тело, тупо-коническое спереди и утоняющееся сзади). Бентонные формы разрывали дно острием своего ростра. В связи с этим надо думать, что покров, облекающий ростр, у этих форм был тонок; он мог на протяжении индивидуальной жизни становиться кожистым и далее даже совсем исчезать.

ГЛАВА X

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОКАМЕНЕЛОСТЕЙ

Под определением окаменелости подразумевается выяснение вида, к которому она относится. Знание вида обычно необходимо для использования ископаемых в целях определения возраста пород, их содержащих. Поэтому не только палеонтологу, но и всякому геологу нужно уметь определять виды.

В вводной части этой книги мы говорили уже о различных таксономических единицах, в частности и о виде. Надо, однако, признать, что до сих пор нет общепринятого и удовлетворительного определения понятия «вид». О виде говорят часто как о низшей, основной единице систематики организмов; говорят о нем, как о собрании особей, которые так похожи друг на друга, что их можно обозначить одним и тем же именем, или как о совокупности особей, настолько близких друг к другу по своему строению, насколько близки друг к другу дети одних и тех же родителей. Но легко видеть, что подобные определения не дают сколько-нибудь четкого представления ни о содержании, ни об объеме этого понятия; они не указывают никакого критерия для установления степени «близости» или «сходства» особей, относимых к одному виду.

Сходные виды объединяются, как мы знаем, в род, который понимается как совокупность близких друг к другу видов, происходящих от одного и того же более древнего «предкового» вида. Иногда виды делятся на подвиды, которые в палеозоологии чаще называются разновидностями.

Название вида, как мы знаем, состоит из двух слов, из которых первое является названием рода, а второе собственно видовым названием. После видового названия следует ставить фамилию автора вида, а в некоторых случаях полезно, во избежание недоразумений, указывать год установления вида. Примеры: *Globigerina bulloides* d'Orbigny, 1826. Чаще фамилия автора пишется сокращенно, например: *Orbulina universa* d'Orb. Название разновидности следует за видовым названием: *Productus cora* d'Orb. *lineatus* Waagen. В данном случае название разновидности согласовано с родовым названием (слово *Productus* — мужеского рода). Но часто после видового названия пишут сокращенно слово varietas (var.), которое значит «разновидность», и с этим латинским словом женского рода согласуется следующее далее название разновидности: *Productus cora* d'Orb. var. *lineata* Waagen.

Для определения видов ископаемых, к сожалению, до сих пор почти нет определителей, подобных тем, которые существуют, например, для определения видов ныне живущих растений. Такие определители содер-

жат таблицы, по которым мы сначала устанавливаем принадлежность данного объекта к одной из высших, более крупных таксономических единиц и затем постепенно уточняем это определение, переходя от отряда к семейству, от семейства к подсемейству, от подсемейства к роду и от рода, наконец, к виду. Пока не созданы подобные палеонтологические определители, нам во всех случаях приходится пользоваться многочисленными книгами и статьями, в которых описаны и изображены ископаемые. Если мы не знаем ни геологической системы, из которой происходят подлежащие определению ископаемые, ни рода, к которому они принадлежат, то мы бываем вынуждены просматривать огромное количество литературных источников. При этом необходимо, конечно, начать с работ, представляющих обширные сводки по тем или иным крупным группам организмов. Наиболее полной справочной книгой на русском языке для таких случаев являются переработанные «Основы палеонтологии» Циттеля.

В большинстве случаев нам удается выяснить определенный и не слишком обширный круг монографий и статей, по которым надо определять имеющиеся у нас окаменелости. При этом нам приходится не только просматривать все рисунки более или менее схожих форм, но и читать описания последних. Если окажется, что мы недостаточно знакомы с характеристикой группы, к которой относится то или иное подлежащее определению ископаемое, то мы должны тщательно и по возможности подробно изучить характеристику и классификацию этой группы и морфологию скелета ее представителей.

При чтении палеонтологической литературы нельзя не заметить, что в различных работах одной и той же таксономической единице, например одному и тому же виду, нередко даются различные названия. В других случаях приходится убеждаться в том, что под одним и тем же названием (например видовым) различные авторы разумеют разные группы, разные таксономические единицы. Неопытному читателю трудно решить, какое же название вида (или рода) является правильным. Поэтому при ознакомлении с описаниями тех или иных таксономических единиц животного мира необходимо знание правил зоологической номенклатуры. Мы здесь познакомимся с основами этой номенклатуры. Главное правило зоологической номенклатуры называется *законом приоритета* и заключается в том, что *действительным следует считать то название вида или рода, которое является старейшим*. Все более новые названия того же вида или того же рода называются *синонимами* и должны быть отброшены. Из этого следует, что по правилам зоологической номенклатуры замена одного видового или родового названия другим, вообще говоря, не допускается. Впрочем иначе и быть не может: если бы каждый из нас менял по своему вкусу существующие названия, могло бы получиться бесчисленное множество подобных названий, и работа по систематике представляла бы невероятные, даже непреодолимые трудности.

Но как же могло случиться, что в литературе все же нередки случаи, когда одни и те же виды или роды по-разному называются различными авторами? Подобные явления зависят от разных причин. Очень часто бывало так, что исследователь, давая название тому или иному виду или роду, просто не знал, что это название было уже применено ранее другим

исследователем. Так например, в 1927 г. Державин описал новый вид раков-бокоплавов под названием *Andrussovia* в честь Н. И. Андрусова, не зная, очевидно, что под этим названием ранее, в 1903 г., был описан Брусиной один род брюхоногих моллюсков. Другой пример: Рейсс ввел название *Spaniodon* для одного рода двустворок из миоцена юго-восточной Европы. Но это название было ранее использовано Пикте для одного рода сельдевых рыб из меловых отложений. На этом основании Н. И. Андрусов переименовал название *Spaniodon* Reuss в *Spaniodontella*. Третий пример: в 1875 г. И. Ф. Синцов описал из сарматских отложений Бессарабии один вид под названием *Cardium papyraceum*. Название это следует считать недействительным, так как задолго до Синцова оно было дано Гмелином одному из ныне живущих видов.

В других случаях автор, описывая вид (или род), может не знать, что этот вид (или род) уже описан ранее другим автором под каким-нибудь другим названием. В таких случаях действительным считается лишь первое по времени установления название.

Тем же условиям должны удовлетворять и названия разновидностей (подвидов): так, в 1928 г. В. Н. Крестовников описал из куяльницких (верхнеплиоценовых) отложений новую разновидность дреиссенсий — *Dreissensia theodori* Andrus. var *kubanica*. В 1930 г. та же форма была описана А. Г. Эберзиным под названием *Dr. theodori* Andrus. var. *elongata*. По закону приоритета имеет силу лишь первое название, а второе должно быть отброшено как синоним.

Вообще с точки зрения номенклатуры названия подвидов равноценны названиям видов, а названия подродов — названиям родов.

Для того чтобы новое название, данное тому или иному виду или подвиду, считалось действительным, оно должно быть опубликовано в печати и должно сопровождаться тем или иным описанием или определенной ссылкой на описание. По существу дела необходимо и изображение вводимого вида (или подвида). Если опубликовано лишь голое название вида, безо всякого описания его, то название это остается недействительным.

Новый род может быть введен и без описания, если дается ссылка на вид, который является типичным для этого рода. Такой типичный вид должен существовать для каждого рода.

Надо заметить, что закон приоритета касается лишь названий, введенных согласно двойной номенклатуре, которая была установлена Линнеем в 1758 г. Поэтому закон этот не распространяется на названия, которые существовали до указанного года; эти последние не могут считаться действительными с точки зрения двойной номенклатуры.

Кроме того, следует иметь в виду, что номенклатура зоологическая не связана с ботанической; поэтому название животного не может быть отброшено только на том основании, что оно тождественно с названием какого-либо растения.

Однажды опубликованное видовое или родовое название не может уже быть изменено или отброшено даже его автором: в частности, совершенно недопустима замена одного названия другим на основании несоответствия его смысла данной таксономической единице или неудачности его, а тем более на основании неблагозвучия первого названия или по каким-либо эстетическим соображениям. Например, если видовое название указывает на отсутствие зубов у двустворки, которая их имеет,

то это не может служить основанием для замены подобного видового названия новым. Вид, названный «плоским», не может быть переименован даже в том случае, если раковины этого вида окажутся при ближайшем изучении не плоскими, а выпуклыми.

Нередко, однако, исследователям приходится разбивать тот или иной вид (или род) на два или несколько новых. В таких случаях первоначальное имя сохраняется за одной из вновь создаваемых таксономических единиц. Другим же новым единицам (видам или родам) даются новые названия. Если какой-либо вид переносят из того рода, к которому причислял данный вид автор последнего, в другой род, то фамилия автора вида ставится в круглые скобки. Так Г. Брейди установил вид *Globigerina aequilateralis* H. B. Brady. Значительно позже этот вид был отнесен к роду *Globigerinella* Cushman. Поэтому название этого рода теперь пишется так: *Globigerinella aequilateralis* (H. B. Brady). Надо, впрочем, заметить, что многие ученые не следуют этому правилу и не ставят в подобных случаях фамилию автора вида в скобки.

Иногда исследователи ископаемых приходят к выводу, что несколько видов (или несколько родов) в сущности представляют один вид (или один род). В таких случаях отпадают все названия соответствующих таксономических единиц кроме одного — самого старого (согласно закону приоритета).

Что касается таксономических единиц выше рода, то они не подчиняются тому категорическому правилу, которое существует для родов, подродов, видов и разновидностей.

Название семейства образуется присоединением окончания idae к основе названия рода, типичного для данного семейства. Примеры: *Spiriferidae* (род *Spirifer*), *Cardiidae* (род *Cardium*).

В работах, которыми приходится пользоваться для определения ископаемых, каждый вид обыкновенно описывается под особым заглавием. Непосредственно под заглавием чаще всего дается указание на рисунки, приведенные тут же, в тексте или чаще на особых таблицах, которые прилагаются к данной работе. Затем следует так называемая синонимика, т. е. указания на прежние работы, в которых описан тот же вид под тем или иным названием.

Tapes vitalianus (d'Orb.)

(Табл. II, рис. 16—27)

1844. *Venus vitalianus* d'Orbigny. Paléontologie in Hommaire de Hell, т. III, стр. 486, табл. V, рис. 22—25.

1899. *Tapes vitaliana* Соколов. Слои с *Venus konkensis*, стр. 19, табл. II, рис. 14—21.

1917. *Tapes vitaliana* Андрусов. Конкский горизонт, стр. 214 и 215, табл. XVII, рис. 70—71.

Таким образом, мы видим, что в синонимике даются ссылки на описания и изображения данной формы в различных, ранее вышедших работах.

В каждой ссылке приводятся следующие данные: 1) год опубликования цитируемой работы; 2) название, под которым описана данная форма в этой работе; 3) название самой работы и 4) места в цитируемой работе, где описана и изображена рассматриваемая форма (номера страниц и рисунков).

Из разобранного нами примера явствует, что по автору взятой нами работы данная форма называется *Tapes vitalianus* (d' O r b.), названия же, приведенные в синонимике (*Venus vitalianus* и *Tapes vitaliana*), им отвергаются.

После синонимики следует самое описание вида и сравнение его с более или менее близкими к нему формами. При каждом описании вида обычно даются размеры либо всего ископаемого, либо частей его, чаще всего в миллиметрах для небольших объектов: например, для раковин пластинчатожаберных обычно даются длина, высота и толщина (рис. 333 и 281: горизонтальная прямая указывает длину раковины, а вертикальная — высоту ее; толщина раковины пластинчатожаберного показана буквами A и A_1 на рис. 473), для брюхоногих — высота и ширина (рис. 349: вертикальная линия показывает высоту, а горизонтальная — толщину). Впрочем, авторы работ обыкновенно указывают, как они производят измерения описываемых ими объектов.

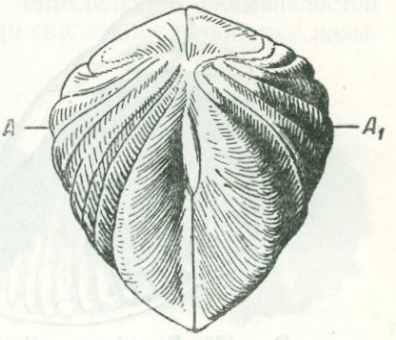


Рис. 473. Сомкнутые створки пластинчатожаберного (*Prosodacna duabensis*, плиоцен) со стороны макушек.

Толщина раковины равна прямолинейному расстоянию между двумя крайними точками A и A_1, через которые можно провести касательные плоскости, параллельные плоскости смыкания створок. Позади макушек видна ланцетовидная связка (не заштрихованная на рисунке), которая сохранилась благодаря исключительно благоприятным условиям.

Нередко случается, что точно определить вид ископаемого нет возможности (например при плохой сохранности). В таких случаях нередко даются приблизительные определения. Когда принадлежность к данному виду вероятна, но не достоверна, то между ро-

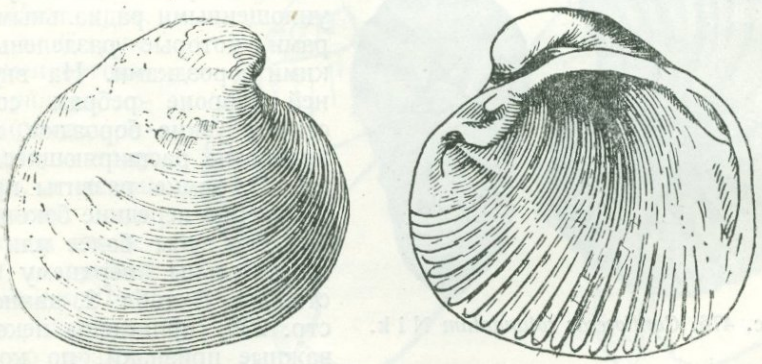


Рис. 474. *Prosodacna semisulcata*. Плиоцен, киммерийский ярус.

довым и видовым названиями ставятся буквы cf. (сокращение слова conformis, которое по-латыни значит похожий). Примеры: *Aporrhais* cf. *pes-pelecani* L., *Mactra* cf. *eichwaldi* L a s k. Помещаемый в том же месте символ aff. (affinis по-латыни — родственный) означает, что определяемая форма близка, но не тождественна данному виду. Примеры:

Cardium aff. *gracile* P u s c h, *Spirialis* aff. *andrussovi* K i t t l. Если же невозможно заметить близкие отношения данной окаменелости к тому или иному виду, то приходится ограничиваться определением только до

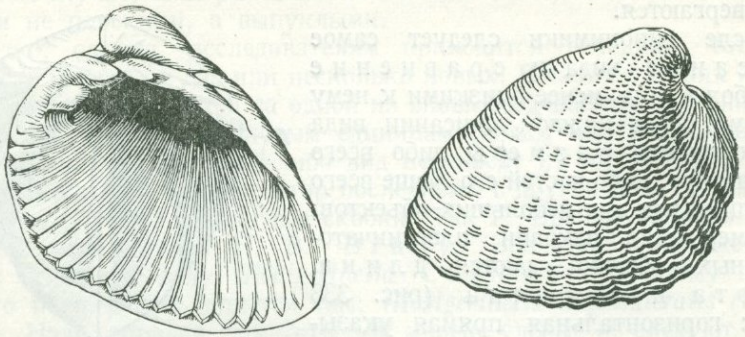


Рис. 475. *Prosodacna callopistes.* Плиоцен, пласты Дуаба. Уменьшено.

рода, что выражается символом sp., который ставится после названия рода: *Buccinum* sp., *Turritella* sp. (Sp. = species, полатыни — вид).

Чтобы дать читателю представление о том, какие отличия считаются обычно достаточными для отнесения окаменелостей к разным видам, рассмотрим три вида подрода *Prosodacna* из рода *Cardium* (рис. 301—303, 474 и 475) из пластинчатожаберных.

Здесь заметим, кстати, что если в названии какой-либо формы подродовое название дается вместе с родовым, то сначала пишется родовое название, далее (в круглых скобках) подродовое, а затем видовое. Пример: *Cardium* (*Prosodacna*) *crassidens* R o u s s e a u.

Формы, которые мы сейчас рассмотрим, относятся к группе так называемых «гладких» прозодакн; наружная поверхность их раковин покрыта едва выпуклыми уплощенными радиальными ребрами, которые разделены тонкими бороздками. На внутренней стороне ребрам соответствуют узкие бороздки, воронкообразно расширяющиеся книзу. В замке развиты преимущественно передние боковые зубы. Все зубы более или менее параллельны верхнему краю створки. В табл. 2, данной на стр. 298, приведены некоторые важные признаки, по которым наши три вида отличаются друг от друга и которые достаточно заметны на рис. 301—303, 474 и 475.

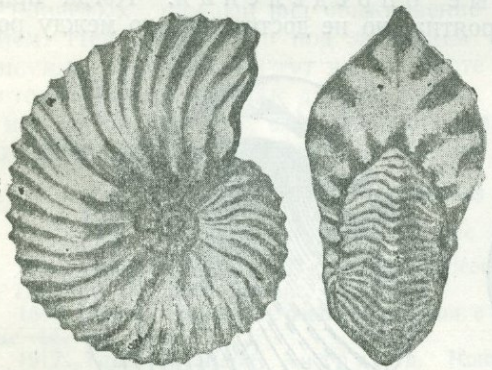


Рис. 476. *Cardioceras rotundatum* N i k.

Для того чтобы получить представление о том, как отличают виды одного и того же рода аммоноидей, рассмотрим четыре вида верхнеюрского рода *Cardioceras* (стр. 271, рис. 439, рис. 476 и 477). Среди отличительных признаков не указаны особенности перегородочной линии, которые очень важны для распознования больших групп (т. е. родов

и более крупных таксономических единиц), но имеют меньшее значение для выделения видов и разновидностей.

Наконец, считаем не лишним особенно предостеречь читателя от ошибок, проистекающих от поспешного определения окаменелостей на основании сходства строения раковин или скелета в случаях так назы-

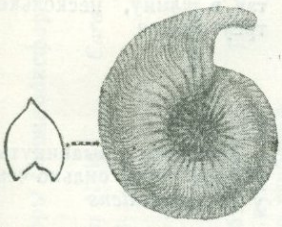


Рис. 477. *Cardioceras tenuicostatum* N i k.

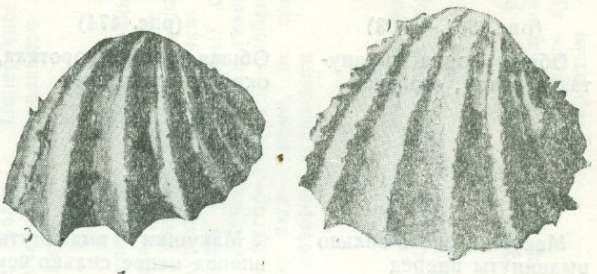


Рис. 478. Пример гомеоморфии у пластинчатожаберных. *1 — Cardium fittoni*, Миоцен, сармат; *2 — Kaladacna escheri*. Плиоцен, киммерийский ярус. В естественную величину.

ваемой гомеоморфии. Сущность гомеоморфии заключается в сходстве, иногда поразительно близком, двух или нескольких различных форм, принадлежащих к одной и той же группе организмов, но не связанных непосредственно друг с другом филогенетически. К явлениям гомеоморфии некоторые палеонтологи относят, например, сходство между знакомым нам девонским родом четырехлучевых кораллов *Cyathophyllum* (рис. 103) и одной группой каменноугольных кораллов, которые прежде причислялись к тому же роду, а теперь некоторыми палеонтологами выделяются в особый род (*Paleosmilia*). Эти два рода являются, по воззрениям некоторых исследователей, продуктами эволюционного развития по двум параллельным линиям и, повидимому, в более или менее одинаковых условиях. Поскольку оба рода ведут начало от одной группы «предковых форм», от одного «корня», то не удивительно, что в схожих

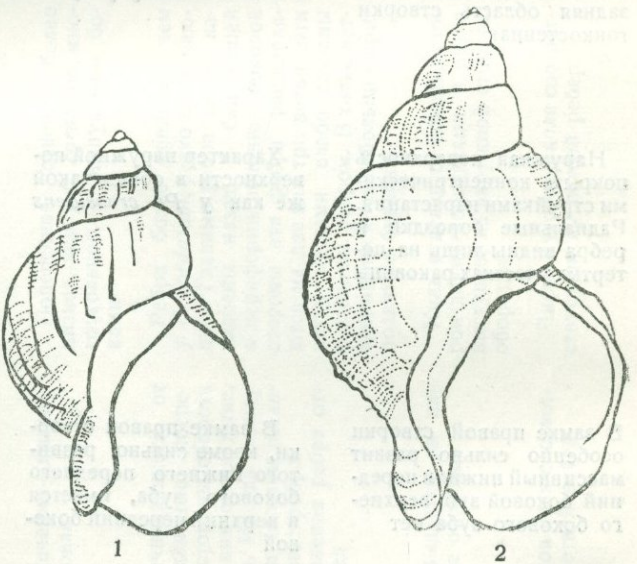


Рис. 479. *Buccinum undatum*. Ныне живущий вид. *1* — раковина мужской особи; *2* — раковина женской особи.

Таблица 2

Отличительные признаки трех киммерийских видов подрода *Prosodacna* (род *Cardium*)

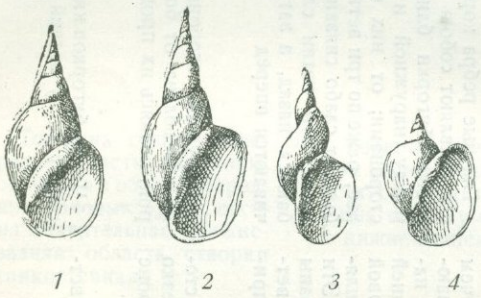
Pr. crassidens Rouss. (рис. 301 — 303)	*Pr. semisulcata.* Desh. (рис. 474)	*Pr. callopistes* David. (рис 475)
Общая форма вытянутая в длину, овальная	Общая форма короткая, округло-квадратная	Общая форма вытянутая в длину, несколько треугольная
Макушки очень сильно выдвинуты вперед	Макушки выдвинуты вперед менее сильно чем у *Pr. crassidens*	Макушки выдвинуты вперед менее сильно чем у *Pr. crassidens*
Толщина стенок в передней части раковины, особенно в области передних боковых зубов, весьма значительная. Нижне-задняя область створки тонкостенная	Толщина стенок более или менее одинакова во всех областях раковины, лишь слабо уменьшается к нижне-заднему углу	Толщина стенок — как у *Pr. semisulcata*
Наружная поверхность покрыта концентрическими струйками нарастания. Радиальные бороздки и ребра видны лишь на потертых участках раковины	Характер наружной поверхности в общем такой же как у *Pr. crassidens*	Наружная поверхность даже при наилучшей сохранности покрыта широкими уплощенными ребрами, которые немного более выпуклы в передней части раковины и разделены тонкими бороздками
В замке правой створки особенно сильно развит массивный нижний передний боковой зуб; верхнего бокового зуба нет	В замке правой створки, кроме сильно развитого нижнего переднего бокового зуба, имеется и верхний передний боковой	В замке правой створки, кроме более или менее заметного нижнего переднего бокового зуба, обычно присутствует, в виде слабо развитого маленького бугорка, и верхний передний боковой зуб
Длина больше чем у *Pr. semisulcata* и меньше чем у *Pr. callopistes*	Длина меньше длины *Pr. crassidens* и значительно меньше длины *Pr. callopistes*	Длина больше длины *Pr. crassidens* и заметно больше длины *Pr. semisulcata*

Таблица 3

Сравнительная характеристика четырех видов рода *Cardioceras* из верхней юры (нижнеоксфордские отложения)

Card. cordatum Sow. (рис. 439, фиг. 1 и 2)	*Card. vertebrale* Sow. (рис. 439, фиг. 3 и 4)	*Card. rotundatum* Nik. (рис. 476)	*Card. tenuicostatum* Nik. (рис. 477)
Раковина слабо вздутая, более или менее сжатая с боков	Раковина вздутая	Раковина вздутая	Раковина более или менее сжатая с боков
Пупок довольно широкий	Обороты малообъемлющие, пупок широкий, открытый	Обороты более объемлющие чем у *C. vertebrale*, пупок более узкий и довольно глубокий	Пупок неширокий
Поперечное сечение—вытянутый в высоту овал	Поперечное сечение более низкое, чем у *C. cordatum*, многоугольное, с выпуклыми боками	Поперечное сечение более высокое, чем у *C. vertebrale*, вогнутое по сторонам киля	Поперечное сечение округло-овальное
Главные (начинающиеся от пупка) ребра длинные; посредине боковой стороны оборота от каждого из них отходят две, реже три ветви. Иногда между двумя главными ветвями вставляется добавочное ребро В точке ветвления ребра отгибаются вперед	Ребра более редкие, чем у *C. cordatum*, резко выступающие. Главные ребра слабо наклонены назад. В ближайшей к периферии половине боковой стороны эти ребра расщепляются на две или три ветви. Эти ветви местами слабо связаны с главным ребром. В точке ветвления имеются небольшие приподнятые бугорки	Главные ребра короткие; они представляют собою вытянутые косые бугорки близ границы между наружной и пупковой сторонами; от них отходят по две, реже по три ветви, которые бывают слабо связаны с бугорками. Эти ветви слегка загибаются назад, а затем поворачиваются вперед	Ребра тонкие, весьма многочисленные. Главные ребра короткие; кнаружи от них идут пучки тонких ребер, из которых одни являются ветвями главных ребер, а другие—добавочными ребрами, не соединенными с главными
Киль резко выдается на наружной стороне оборотов	Киль отделен от боковых сторон двумя бороздками и резко выступает на наружной стороне оборотов	Наружная сторона с килем не обособлена от боковых сторон, являясь их продолжением	Киль резко выдается на наружной стороне оборотов
Число бугорков киля соответствует числу ветвей ребер	Число бугорков киля соответствует числу ветвей ребер	Число бугорков киля соответствует числу ветвей ребер	Каждому ребру соответствует килевой бугорок, поэтому киль является мелкобугорчатым

условиях существования они дают очень похожие друг на друга формы. Это тем более естественно, что даже развитие групп, принадлежащих к весьма отдаленным друг от друга ветвям животного мира, иногда, в схожих условиях, приводит к наружно похожим формам (например, некоторые меловые двустворки внешне уподобились одиночным кораллам, рис. 253). Но в последнем случае мы имеем дело с конвергенцией, сходство остается поверхностным, и похожие виды, относящиеся к отдаленным друг от друга классам, обычно легко распознаются. В случаях же гомеоморфии определение представляет значительные трудности, и опасность ошибок тем более велика, чем ближе друг к другу исходные формы, давшие начало параллельным линиям развития, которые привели к гомеоморфным видам. В качестве примеров гомеоморфии можно указать хотя бы на закомых уже нам «грифей» нижней юры и мела (рис. 263), а также на рода *Oxynoticeras* и *Garnieria* из аммонитов (стр. 268, рис. 432 и 433). Еще пример: развитие форм с редкими шиповатыми ребрами среди миоценовых сарматских кардиумов (*Cardium fittoni*), с одной стороны, и у одного из плиоценовых (киммерийских) подродов этого рода (*Kaladacna escheri*) — с другой (рис. 478). Каждый из этих видов имеет свою «предковую» линию, свою родословную, и филогения вполне убеждает нас, что *C. fittoni* и *K. escheri* развились совершенно независимо одна от другой.



1 *2* *3* *4*

Рис. 480. *Limnea stagnalis* (ныне живущая форма) из различных водоемов.

1 — из озер Германии; *2* — из озер с богатой растительностью; *3* — деформированная раковина из стариц Дуная в Вюртемберге; *4* — толстостенная береговая форма из сильно подвижной воды Баденского озера. Увеличено в 2 раза. По Бухнеру, из Абеля.

При определении ископаемых надо остерегаться отнесения к разным видам особей, которые хотя и отличаются друг от друга по каким-либо признакам, но все же, несомненно, относятся к одному виду. Такую осторожность надо соблюдать, например, в отношении микросферических и мегалосферических особей фораминифер, принадлежащих к одному и тому же виду (рис. 25, 26, 49); признаки, которыми отличаются поколения одного и того же вида, иногда могут быть ошибочно приняты за видовые отличия.

Надо иметь также в виду, что у многих брюхоногих раковины самок отличаются теми или иными признаками от раковин самцов (рис. 479). То же наблюдается и среди пластинчатожаберных (например у представителей рода *Unio*).

Кроме того, во многих случаях особи одного и того же вида заметно отличаются друг от друга в зависимости от тех условий, в которых они развивались: от питания, характера грунта и т. д. (см., например, рис. 480, где изображены раковины одного и того же вида *Limnaea*, взятые из различных водоемов).

Приступая к определению окаменелостей, мы должны стараться отличать признаки, подобные только что приведенным, от признаков, которые действительно имеют таксономическое значение.

ГЛАВА XI

ТИП *ARTHROPODA* (ЧЛЕНИСТОНОГИЕ)

Тип членистоногих является одним из обширнейших типов животных и охватывает огромное количество живущих ныне форм (раки, пауки, насекомые и т. д.). Сюда же относятся многочисленные ископаемые формы. Некоторые группы ископаемых членистоногих имеют весьма большое стратиграфическое значение.

Многие из ныне живущих членистоногих являются предметом специальных отраслей зоологии, так как эти членистоногие играют огромную роль для народного хозяйства и для народного здоровья. Нет надобности перечислять все эти группы более или менее полезных и более или менее вредных с точки зрения человека членистоногих. Многие из них достаточно знакомы каждому из обыденной жизни (полезные: пчелы, шелкопряды, съедобные раки и т. д.; вредные: различные вредители сельского хозяйства, возбудители и распространители болезней и т. д.). Но, несмотря на огромное распространение различных членистоногих в настоящее время, мы здесь сосредоточим наше внимание на очень немногих группах, имеющих исключительно выдающееся значение для исторической геологии.

Тело членистоногих обычно заключено в твердый хитиновый, иногда обызвествленный панцырь. Этот панцырь, являющийся внешним скелетом, выделяется всей поверхностью тела.

Для членистоногих характерна членистость тела, т. е. деление его на членики, расположенные в ряд и более или менее похожие друг на друга по своему строению. Из всех прочих беспозвоночных только кольчатые черви обладают столь же развитой членистостью тела.

Членистоногие обычно двусторонне-симметричны, и лишь ничтожное меньшинство их утратило двустороннюю симметрию.

Далее, как это указывает самое название типа, членистоногие обладают настоящими конечностями, состоящими из члеников и служащими для передвижения тела; многие или даже все членики тела снабжены парою конечностей. И у кольчатых червей бывают конечности, но эти конечности, имеющие вид нерасчлененных выступов тела, резко отличаются от членистых конечностей членистоногих. Передние конечности у большинства членистоногих утратили первоначальную функцию и приспособились к другим функциям: одни из них сделались носителями органов чувств, другие превратились в органы схватывания и пережевывания пищи, т. е. челюсти.

Наконец, одно явление чрезвычайно характерно для членистоногих — линька. Заключенное в твердый панцырь тело членистоногого не могло бы развиваться и расти, ели бы оно не сбрасывало периодически этого

панцыря. Только в короткие промежутки времени, следующие непосредственно после сбрасывания панцыря, т. е. после линьки, животное может расти. Оно сохраняет эту способность до тех пор, пока новая наружная оболочка тела не затвердеет и не превратится в новый твердый панцырь.

К этому типу относятся несколько классов. Мы здесь рассмотрим лишь класс ракообразных и подкласс ракоскорпионов класса паукообразных, причем остановимся на немногих, относящихся к этим классам группах, которые особенно важны для геологии.

Класс многоножек и класс насекомых мы не будем рассматривать, так как многоножки и насекомые до настоящего времени являются относительно маловажными группами с геологической точки зрения.

Класс *Crustacea* (ракообразные)

Класс ракообразных охватывает группы, сильно отличающиеся друг от друга по строению тела и по образу жизни.

Относящиеся сюда членистоногие живут в воде, преимущественно в море, только немногие из них живут на суше. Соответственно этому подавляющее большинство этих животных дышит жабрами.

Хитиновый панцырь у ракообразных часто пропитан известковым веществом, что увеличивает его прочность и способствует сохранению панцыря в ископаемом состоянии.

Голова, т. е. передняя часть тела, возникшая путем слияния нескольких члеников, иногда сливается с члениками, расположенными кзади от нее, и тогда получается так называемая головогрудь.

Характерно строение ножек ракообразных. Ножка состоит из основной части и двух ветвей: наружной и внутренней; таким образом, она является как бы расщепленной или двуветвистой.

Так как различные представители класса нередко весьма резко отличаются друг от друга, то обычно этот класс делят на подклассы. Мы, однако, познакомимся лишь с теми отдельными группами ракообразных, которые имеют особенно важное значение для геолога.

***Trilobitae* (трилобиты).** Трилобиты представляют в одно и то же время и самую примитивную и самую важную для геолога группу ракообразных и вообще членистоногих.

С важнейшими чертами строения трилобитов мы познакомимся на примере рода *Triarthrus*. Палеонтологам удалось очень подробно изучить строение одного из представителей этого рода по прекрасно сохранившимся образцам из нижнесилурийских отложений Северной Америки (рис. 481 и 482).

Панцырь трилобита может быть разделен на верхнюю — спинную часть и на нижнюю — брюшную. Спинная часть панцыря довольно толста и прочна (рис. 481); обычно только она и сохраняется при благоприятных условиях в ископаемом состоянии, тогда как брюшная часть очень нежна и потому сохраняется в породах чрезвычайно редко (рис. 482). Мы начнем описание строения со спинной стороны. Здесь панцырь может быть подразделен на три части: переднюю часть, или головной щит, среднюю, или туловищный щит, и заднюю, или хвостовой щит. От переднего конца тела к заднему тянется срединная, осевая часть, которая более или менее выпукла. Справа и слева от осевой части лежат боковые части, которые обособлены от осевой явственными про-

дольными бороздками. Таким образом, панцырь оказывается разделенным на три части: одну среднюю, осевую, и две боковые. Такое подразделение панцыря характерно для всей группы *Trilobitae*; этим-то и объясняется название трилобитов (trilobos по-гречески — трехчленный). Рассматривая панцырь трилобита, мы убеждаемся в том, что тело делится на членики. Головной щит обнаруживает некоторые признаки подразделения на членики лишь в своей осевой части. Эта осевая часть головного щита называется глабелью. Глабель отделена от боковых частей головного щита продольными бороздками. Она делится поперечными боковыми бороздками на лопасти, которые и представляют собою остаток членистости. Средняя часть глабели не пересекается этими бороздками и остается совершенно гладкой. Только задняя полоса глабели, непосредственно прилегающая к туловищному щиту, совсем обособляется от всей остальной глабели поперечной бороздкой и, таким образом, сильно напоминает те членики, из которых состоит туловищный щит. Но этот задний членик головного щита неподвижно сросся с расположенной впереди него частью этого щита.

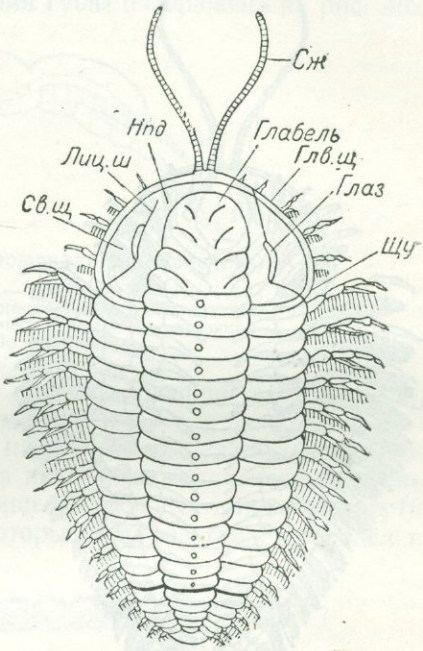


Рис. 481. *Triarthrus becki*. Вид сверху.

Сж — сяжки; *Глаз* — глаза; *Нпд* — неподвижная щека; *Лиц. ш.* — лицевой шов; *Св. щ.* — свободная, подвижная щека; *Глв. щ.* — головной щит; *щу* — щечный угол. По Бичеру.

Таким образом мы видим, что членики головного щита утратили свою самостоятельность, слились в единое образование, которое, правда, сохранило определенные следы членистости. Боковые части головного щита, лежащие по обе стороны от глабели, называются щеками. Углы, образованные боковыми краями и задним краем щек, называются щечными углами. Каждая щека делится на две части так называемым лицевым швом, т. е. более или менее углубленной узкой бороздкой, которая начинается у описываемого трилобита на заднем краю головного щита, у самого щечного угла. Отсюда лицевой шов идет кпереди, к глазам, огибает их с внутренней стороны и далее достигает переднего края головного щита. Та часть щеки, которая прилегает к глабели, называется неподвижной щекой; та же часть щеки, которая лежит кнаружи от лицевого шва, называется свободной или подвижной щекой. Это последнее название не должно давать повод думать, что подвижные щеки были действительно подвижными при жизни животного, но их соединение с остальной частью головного щита вдоль лицевого шва было менее прочным, чем соединение других отдельных элементов головного щита. Поэтому-то после смерти животного головной щит нередко распадался по лицевому шву, и в подобных случаях в ископаемом состоянии сохранились разъединенные части головного щита.

Какое же значение мог иметь этот лицевой шов, столь характерный не только для рассматриваемого рода, но и для трилобитов вообще? Этот шов есть линия, вдоль которой щит делится при линьке.

Когда совершается линька, глаза раньше других частей тела освобождаются от спадающего покрова, а это является несомненной выгодой для животного в момент жизни, который мы с полным правом можем назвать критическим. Таким образом лицевой шов является, повидимому, образованием, приспособленным к линьке: будучи линией естественного и легкого разделения головного щита, он облегчает его линьку и в первую очередь линьку глаза, который у трилобитов обычно покрыт сплошной роговой оболочкой, а последняя, конечно, подлежит линьке.

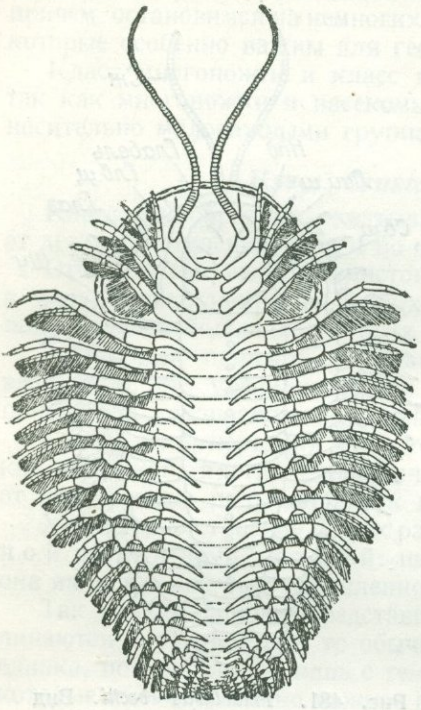


Рис. 482. *Triarthrus becki*. Вид снизу. Впереди по обе стороны от «верхней губы» видны длинные сяжки. За «верхней губой» изображена маленькая «нижняя губа». Между обеими «губами» находится рот (ср. с рис. 484). По Бичеру.

Туловищный щит трилобита состоит из подвижно соединенных друг с другом члеников. Число таких члеников у различных трилобитов колеблется от двух до четырех десятков и более. У рассматриваемого нами вида, изображенного на рис. 481, этих члеников 14. Каждый членик имеет среднюю, осевую часть и две боковые: правую и левую.

Наконец, хвостовой щит представляет собою единое образование, состоящее из неподвижно соединенных члеников. Этим хвостовой щит отличается от туловища и сходен с головным щитом.

Таким образом мы познакомились в общих чертах с верхней стороной панцыря нашего трилобита. Мы должны помнить, что в подавляющем большинстве случаев сохранность окаменелостей позволяет нам изучить только эту сторону; поэтому весьма важно уметь разбираться в деталях строения спинной стороны панцыря и подмечать здесь особенности, свойственные различным представителям этой важной группы.

Познакомимся теперь с важнейшими особенностями нижней стороны тела и с прикрепленными к ней конечностями. Для этого нам нужно изучить рис. 482, изображающий нижнюю сторону триартруса, рис. 483, представляющий схематический поперечный разрез тела того же вида, и рис. 484, где мы имеем схематический продольный разрез трилобита. Последний рисунок изображает трилобита, несколько отличающегося по деталям своего строения (например по числу члеников туловища) от нашего вида, но он поможет нам представить себе некоторые основные черты строения трилобита вообще и нашего вида в частности. Жирная черная линия

изображает здесь твердый наружный панцырь трилобита. Мы видим, что этот твердый панцырь тянется от переднего конца трилобита к его заднему концу, а кроме того несколько подворачивается вниз как у переднего конца, так и у заднего. Остальная часть нижней поверхности тела изображена тонкой линией; это указывает на то, что здесь покров тела остается тонким и нетвердым. На рис. 484 в передней части нижней стороны, за передним концом головы мы видим хитиновую пластинку, которая соответствует верхней губе. Эта «верхняя губа» изображена на рис. 482.

Рис. 483. Поперечный разрез туловища трилобита (схема).

о. ч. — основная часть ноги; *н. в.* — наружная ветвь; *в. в.* — внутренняя ветвь. Слева изображена только наружная ветвь (на ней видны волоски, которые не показаны на наружной ветви правой ноги). По М. Дэвису.

Она расположена, как мы видим, на нижней брюшной стороне тела. Непосредственно за этой пластинкой помещается р о т, а за последним — «нижняя губа». Следует заметить, что палеонтологам удалось восстановить строение пищеварительного канала некоторых трилобитов по очень удачным находкам эклемпляров, где пищеварительный канал по смерти животного оказался заполнен илом, который впоследствии затвердел и

Рис. 484. Схематический продольный разрез трилобита.

Верхняя часть панцыря показана жирной линией. Пищеварительный канал покрыт точками. На нижней стороне жирной линией показаны: впереди (слева на рисунке) — «верхняя губа», за нею — рот, а за ртом — маленькая «нижняя губа». Из Берри.

образовал как бы внутреннее ядро пищеварительных органов. На нашей схеме (рис. 484) мы видим, что рот открывается в короткий пищевод, который расширяется в желудок, расположенный в пределах головного щита. Кзади желудок открывается в тонкую длинную кишку, которая заканчивается анальным отверстием в области задней части хвостового щита.

На рис. 482, изображающем нижнюю сторону нашего трилобита мы видим все его конечности. Как правило, каждый членик тела имеет по паре конечностей. Как устроены эти конечности? На рис. 483 мы видим поперечный разрез одного из туловищных члеников и прикрепленные к этому членику конечности. Каждая конечность состоит из о с н о в н о й ч а с т и и двух в е т в е й — н а р у ж н о й и в н у т р е н н е й. Таким образом, конечность трилобита является двуветвистой, или, как иногда говорят, расщепленной, а это, между прочим, характерно для ракообразных. Основная часть конечности прикреплена к членику у самого

края осевой части членика — на границе между осевой и боковой частями последнего. Далее эта основная часть продолжается в виде отростка в направлении срединной линии нижней стороны членика. Наружная ветвь часто усажена длинными плоскими волосками. Такое строение наружной ветви указывает на то, что она является плавательной. Внутренняя ветвь служила для хождения по дну.

В области головного щита строение конечностей более или менее отклоняется от только что описанного. Конечности первой, самой передней пары, представлены одной только ветвью, состоящей из многочисленных члеников; это — с я ж к и (антенны), носители органов чувств, расположенные, как видно на рис. 482, по обе стороны от «верхней губы». Позади сяжков расположены одна за другой четыре пары двуветвистых конечностей, которые по своему строению подобны описанным уже конечностям члеников туловища. Таким образом, в области головного щита имеется пять пар конечностей. Если принять во внимание, что каждый членик, вообще говоря, имеет по паре конечностей, то можно думать, что головной щит образовался слиянием не менее как пяти члеников. Это предположение подтверждается тем фактом, что поперечные боковые бороздки глабели нашего трилобита намечают ее деление на пять частей. Надо заметить, что основные части конечностей области головного щита имеют характерные особенности: направленные в сторону срединной линии отростки этих основных частей (рис. 483, *о. ч.*) уплощены и перекрывают друг друга наподобие черепицы (рис. 482). Отростки эти функционировали как челюсти и размельчали пищу перед поступлением ее в рот.

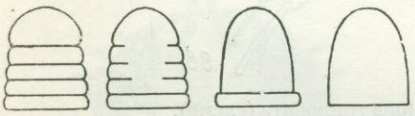


Рис. 485. Схема, поясняющая исчезновение поперечных бороздок глабели у трилобитов.

Слева — примитивное состояние: пять поперечных бороздок, пересекающих всю глабель. У некоторых трилобитов совершенно исчезают следы каких-либо поперечных бороздок, и глабель становится совершенно гладкой (крайний правый рисунок). По Суиннертону.

Таким образом, конечности триартруса служат для х о ж д е н и я, п л а в а н и я, з а х в а т ы в а н и я и р а з м е л ь ч е н и я п и щ и, а первая пара — для в о с п р и я т и я о щ у щ е н и й. Кроме того, они, повидимому, служат и для д ы х а н и я: этому благоприятствует, с одной стороны, то, что наружные ветви их, усаженные волосками, имеют обширную поверхность тонкой кожицы, а с другой стороны — то, что работа этих ветвей обеспечивает постоянное быстрое движение воды.

Н а п р а в л е н и я э в о л ю ц и и и п о д р а з д е л е н и е т р и л о б и т о в. Изучение огромного количества видов трилобитов позволило палеонтологам наметить некоторые закономерности в эволюции этой обширной палеозойской группы ракообразных и выяснить некоторые пути, пройденные этой эволюцией.

Головной щит трилобита образовался, как мы уже отмечали, вследствие слияния нескольких передних члеников тела; этот процесс завершился еще в докембрийские времена. Признаки членистости заметны на глабели лучше, чем на других частях головного щита. Иногда от одного бока глабели к другому идут четыре поперечные бороздки, делящие глабель на пять частей, которые соответствуют пяти слившимся членикам головного щита (рис. 485).

В процессе эволюции отдельных ветвей подкласса трилобитов наблюдается ослабление, а затем и исчезновение следов членистости глабели. В результате этого процесса глабель некоторых трилобитов стала совершенно гладкой. Некоторые основные этапы этого развития показаны на рис. 485.

Нам уже известна роль лицевого шва и его положение по отношению к глазам. Замечателен тот факт, что наиболее примитивные трилобиты не имеют лицевого шва. Большинство же трилобитов имеет лицевой шов.

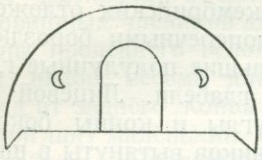


Рис. 486. Схема головного щита трилобита, не имеющего лицевого шва. Сверху.

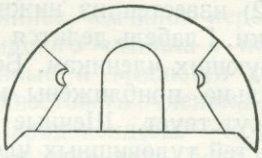


Рис. 487. Схема головного щита заднещечного трилобита. Сверху.

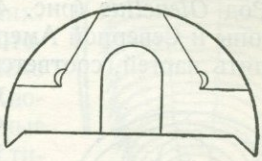


Рис. 488. Схема головного щита переднещечного трилобита. Сверху.

По положению задней части этого шва, лежащей за глазом, эти последние трилобиты делятся на две группы. У трилобитов одной группы эта задняя часть шва пересекает задний край. Эта группа называется *Opisthoparia* (заднещечные). У представителей второй группы задняя, расположенная за глазом часть лицевого шва пересекает боковой край головного щита, впереди от лицевого угла. Эта вторая группа получила название *Proparia* (переднещечные). Чтобы понять названия только что упомянутых

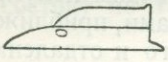


Рис. 489. Схема головного щита трилобита, не имеющего лицевого шва. Сбоку.

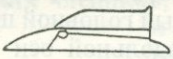


Рис. 490. Схема головного щита заднещечного трилобита. Сбоку.

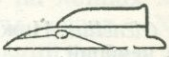


Рис. 491. Схема головного щита переднещечного трилобита. Сбоку.

групп, достаточно иметь в виду, что у переднещечных свободная щека лежит целиком в п е р е д и щечного угла, а у заднещечных часть свободной щеки лежит з а щечным углом.

Эти отношения видны на рис. 486—488.

На рис. 486 изображен головной щит трилобита, у которого лицевого шва нет вовсе, на рис. 487 — головной щит заднещечного трилобита, а на рис. 488 — переднещечного.

Рис. 489—491 дают изображения тех же головных щитов сбоку.

Группы *Opisthoparia* и *Proparia* развились, повидимому, совершенно независимо друг от друга из древнейших трилобитов, лишенных лицевого шва; поэтому положение задней части лицевого шва является весьма важным признаком, лежащим в основании классификации трилобитов.

Следует отметить также процесс эволюции хвостового щита. У наиболее примитивных трилобитов не было особого хвостового щита, так как все членики тела до последнего оставались свободными, подвижно сочлененными друг с другом. В процессе эволюции членики задней части становятся неподвижно соединенными друг с другом, образуя

хвостовой щит. Хвостовой щит одних трилобитов остается маленьким в сравнении с размерами головного щита и туловища, у других же он достигает значительных размеров; иногда он равен по величине головному.

Рассмотренный род *Triarthrus* принадлежит к группе заднещечных. Теперь мы ознакомимся с некоторыми другими родами, имеющими большое значение для исторической геологии, причем начнем с одного из древнейших и примитивнейших родов трилобитов, лишенных лицевого шва— *Olenellus*.

Род *Olenellus* (рис. 492) известен из нижнекембрийских отложений Европы и Северной Америки. Глабель делится поперечными бороздками на пять частей, соответствующих члеником. Большие полулунные глаза сильно приближены к глабели. Лицевой шов отсутствует. Щечные углы и концы боковых частей туловищных члеников вытянуты в шипы. Всего имеется четырнадцать туловищных члеников. Третий из них шире остальных, и бока его обычно вытянуты в более длинные шипы, чем другие. На месте пятнадцатого членика туловища имеется большой мощный шип. Хвостового щита совершенно нет.

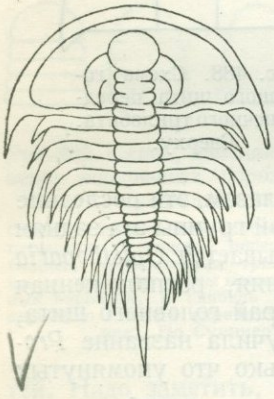


Рис. 492. *Olenellus*. Нижний кембрий.

Описанное строение данного рода позволяет подойти к вопросу о некоторых особенностях этого трилобита. Тело его напоминает тело нынешнего рода *Limulus*, относимого к так называемым ракоскорпионам (рис. 516). Действительно, в обоих случаях мы видим полукруглый, твердый головной щит с глазами, приближенными к продольной оси животного и отдаленными от краев головного щита, более или менее треугольную форму всего остального тела и длинный хвостовой шип. Это наружное сходство животных, относящихся к различным классам, является, очевидно, примером конвергенции и объясняется сходством образа жизни этих организмов. Поэтому-то знакомство с образом жизни современных лимулусов поможет нам подойти к разгадке биологии нижнекембрийских оленеллусов. Лимулусы живут в морях, омывающих дальневосточные страны, Северную Америку и Малайский архипелаг, в мелкой воде на глубине от 3 до 12 *м* и часто зарываются в ил. Самое название указывает на то, что эти животные связаны с илистым дном (limus — ил). При зарывании лимулус вонзает свой хвост в ил, резко наклоняет книзу туловище и головной щит и выгребает находящийся под ним ил с помощью своих уплощенных конечностей. Кроме того, хвостовой шип служит рычагом для переворачивания тела в случае опрокидывания его на спину. Наш трилобит, повидимому, так же зарывался в ил и таким же образом пользовался своим хвостовым шипом. О том же говорит и положение глаз, которые приближены к оси и отдалены от краев (чтобы быть вне ила).

Род *Paradoxides* (средний кембрий) в некоторых отношениях похож на *Olenellus* и, повидимому, находится не в очень далеком родстве с ним. Но все же нетрудно видеть, что эти два рода заметно отличаются один от другого: у *Paradoxides* (рис. 493) имеется уже хорошо развитый лицевой шов, глаза меньше, а кроме того уже, есть хвостовой щит, правда, небольшой.

Головной щит у представителей рассматриваемого рода большой. Глабель расширяется к переднему своему концу и приближена к переднему краю головного щита. В задней своей части она пересекается тремя непрерывными поперечными бороздками. Лицевой шов — заднещечного типа. От каждого из щечных углов назад тянется длинный шип. Туловище длинное, состоящее из многочисленных (17—23) члеников. Концы боковых частей туловищных члеников тоже вытянуты в шипы, причем шипы задних туловищных члеников длиннее, чем шипы передних. Шипы последнего туловищного членика у некоторых видов весьма длинные и выдаются далеко назад от заднего конца хвостового членика. Хвостовой щит маленький. Парадоксидесы — крупные трилобиты. Некоторые представители рода достигают весьма значительной для трилобита величины (почти 0,5 *м* в длину).

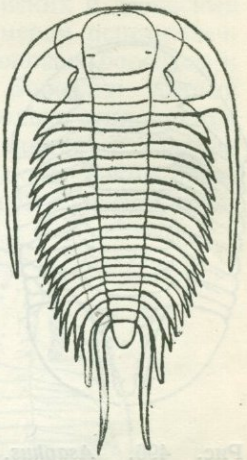


Рис. 493. *Paradoxides davidis*. Средний кембрий. Уменьшено в 6 раз.

Род *Olenus* (верхний кембрий) тоже несколько напоминает *Olenellus*, но легко отличается от последнего прежде всего присутствием явственного лицевого шва заднещечного типа (рис. 494 и 495). Головной щит широкий. Глаза маленькие. Свободные щеки приблизительно такой же величины, как и неподвижные. Глабель с поперечными бороздками. От ее передней части к передним концам глаз тянутся прямые валики. Щечные углы вытянуты в шипы. Туловище состоит из 12—15 узких члеников, которые на концах заострены и отогнуты назад. Хвостовой щит маленький; в нем явственно отграничена осевая часть.

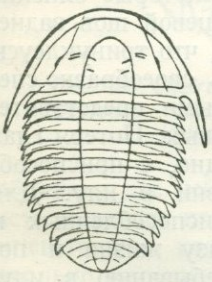


Рис. 494. *Olenus gibbosus*. Верхний кембрий.

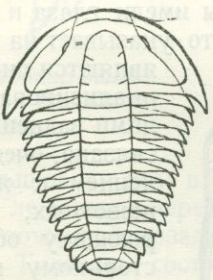


Рис. 495. *Olenus micrurus*. Верхний кембрий.

Род *Asaphus* (рис. 496), представители которого известны из нижнего силура Европы, Азии и Америки, относится к группе заднещечных трилобитов. Головной и хвостовой щиты почти одинаковой величины. Глабель гладкая, без следов членистости. Глаза сидят на особых возвышениях, а иногда даже на высоких стебельках (рис. 497). Туловище состоит из восьми члеников. Осевая часть хвостового щитка с явственными признаками членистости (поперечные бороздки), на боковых же частях хвостового щита эти поперечные бороздки слабо намечены.

Род *Illaenus* (рис. 498) часто встречается в нижнем и верхнем силуре Европы, Азии и Северной Америки. Этот род также принадлежит к группе заднещечных. Головной и хвостовой щиты приблизительно одинаковых размеров. Глабель неясно отграничена и гладка: она совершенно лишена признаков членистости. Число туловищных члеников равно десяти.

В хвостовом щите осевая часть также не вполне отграничена от боковых и лишена следов членистости.

Представители двух последних родов, повидимому, также зарывались в ил. К такому зарыванию была приспособлена гладкая поверхность головного щита. Возможно, что в то время как все тело погружалось в ил, высоко стоящие глаза возвышались над поверхностью последнего, и, таким образом, животные могли выслеживать добычу, оставаясь скрытыми в осадках дна.

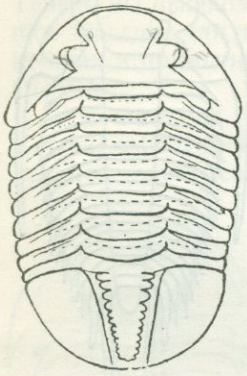


Рис. 496. *Asaphus*. Нижний силур. Ленинградская область. В естественную величину.

Род *Trinucleus* (рис. 499) хорошо известен из нижнего силура Европы и Америки. Сюда относятся своеобразно специализированные формы, лишенные лицевого шва и глаз. Головной щит гораздо больше, чем хвостовой. Впереди глабели и прилегающих к ней выпуклых боковых лопастей головного щита лежит широкая плоская кайма, покрытая многочисленными мелкими ямками. У каждого из щечных углов эта кайма вытягивается с каждой стороны в длинные тонкие щечные шипы. Глабель иногда сохраняет слабые следы членистости. Туловище состоит из шести члеников. Хвостовой щит явственно членист.

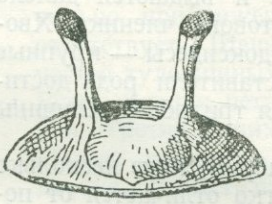


Рис. 497. *Asaphus kowalewskyi*. Нижний силур. Головной щит спереди. Видны высокие стебельки, на которых находятся глаза.

Тринуклеусы были слепы, но некоторые близкие к ним трилобиты имели глаза и лицевой шов заднещечного типа. Это указывает на то, что тринуклеусы являются лишь своеобразно специализированными представителями заднещечных. Потеря глаз связана, очевидно, с приспособлением к жизни в илу. Для животных, приспособленных к роющему образу жизни и постоянному пребыванию в илу, глаза совершенно излишни даже в том случае, если эти животные населяют неглубокие области моря. С исчезновением глаз процесс линьки у п р о с т и л с я, и лицевой шов стал тоже излишним. Наоборот, для прочности головного щита при роющем образе жизни было целесообразно уничтожение лицевого шва как линии слабости. Поэтому-то, повидимому, шов этот исчез, и головной щит, форма которого у тринуклеуса столь подходяща для зарывания в ил, превратился в единое

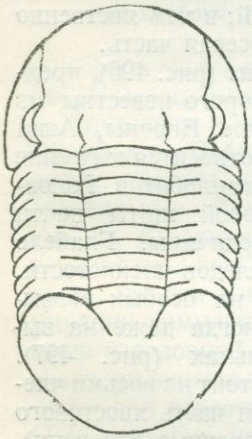


Рис. 498. *Illaenus*. Нижний силур Ленинградской области.

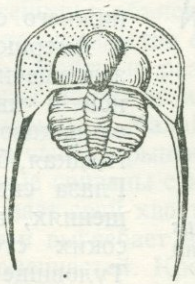


Рис. 499. *Trinucleus goldfussi*. Нижний силур, Богемия (Чехо-Словакия).

неразрывное образование. Наружная кайма головного щита значительно расширилась и приобрела, как полагают некоторые исследователи, высокую чувствительность, успешно заменив, таким образом, утраченное зрение.

Род *Cheirurus* (рис. 500), встречающийся в силурийских и девонских отложениях Европы и Америки, может служить примером переднещечных трилобитов. Широкая глабель имеет три пары боковых бороздок и одну непрерывную заднюю поперечную бороздку. Бороздки третьей спереди пары настолько отклоняются назад, что встречаются с задней непрерывной бороздкой. Таким образом, впереди задней бороздки обо-

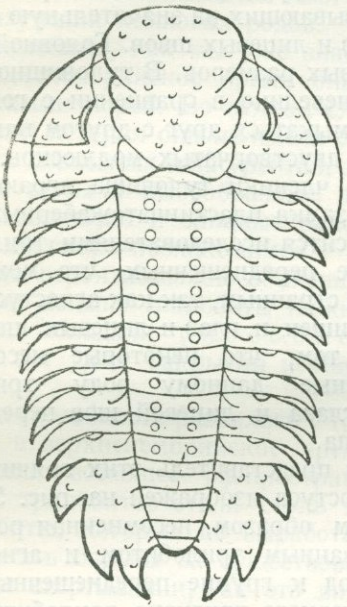


Рис. 500. *Cheirurus bimucronatus*. Верхний силур. Из книги Ниверсона.

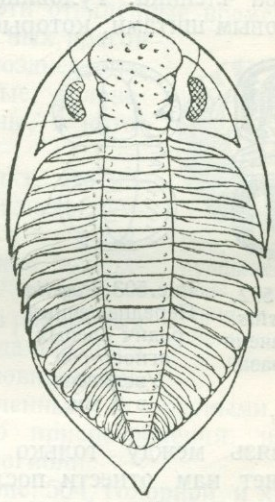


Рис. 501. *Dalmanites caudatus*. Верхний силур.

собляются две небольшие лопасти в боковых частях глабели. Передняя часть лицевого шва, лежащая впереди глаза, образует с задней частью лицевого шва, расположенной позади глаза, почти прямой угол. Глаза довольно маленькие. Туловище состоит из десяти-двенадцати члеников, боковые части которых вытягиваются в шипы. Хвостовой щит состоит из четырех-шести члеников; наружный край его с шипами.

Род *Dalmanites* (силур и девон) является представителем другой группы переднещечных трилобитов (рис. 501). Эта группа характеризуется большими глазами и постоянным числом туловищных члеников, которое равно одиннадцати; головной и хвостовой щиты у трилобитов этой группы приблизительно равны по величине.

У видов рода *Dalmanites* глабель кпереди становится вздутой. Довольно глубокие поперечные бороздки — одна задняя, непрерывная, и три пары коротких боковых — делят глабель на пять лопастей; передняя, наиболее вздутая лопасть глабели более или менее отделена боковыми бороздками от остальной части глабели. Кпереди от глабели выступает

еще полоска головного щита, так что глабель не является самой передней частью последнего. Большие глаза лежат недалеко от глабели и заднего края головного щита, а потому свободные щеки довольно велики. Щечные углы головного щита вытянуты в довольно длинные шипы. Боковые части туловищных члеников тоже кончаются шипами. Хвостовой щит содержит от двенадцати до шестнадцати члеников; сзади он иногда вытягивается в большой шип.

К роду *Agnostus* (рис. 502) относятся очень мелкие трилобиты, встречающиеся в кембрии и нижнем силуре Европы, Азии и Америки. Этот род обнаруживает ряд признаков, указывающих на значительную степень специализации. Агностус лишен и глаз и лицевых швов. Головной и хвостовой щиты приблизительно одинаковых размеров. В туловищном щите всего два членика. Туловище очень невелико в сравнении с головным и хвостовым щитами, которые могут смыкаться друг с другом наподобие створок двустворчатых моллюсков. Таким образом, членики туловища играют роль как бы замка пластинчатожаберных. Этот род относится исследователями трилобитов к группе переднещечных, что может показаться странным, так как агностус совершенно лишен и глаз и лицевых швов. Но дело в том, что некоторые несомненно родственные данному роду трилобиты имеют глаза и лицевой шов переднещечного типа.

Рис. 502. *Agnostus*. Увеличено в 3 раза.

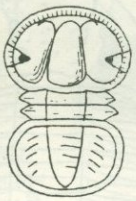


Рис. 503. *Pagetia*. Переднещечный родич слепых агностусов. Увеличено в 6 раз.

Один представитель этих зрячих родичей агностуса изображен на рис. 503.

Таким образом, несомненная родственная связь между только что названным трилобитом и агностусом позволяет нам отнести последний род к группе переднещечных, хотя у самого агностуса мы не видим основного признака трилобитов этой группы. Мы останавливаемся на этом факте, так как он имеет большое значение с точки зрения принципов естественной классификации организмов.

—Естественная классификация строится на знании эволюционной истории органического мира, на знании родственных отношений между группами организмов.

С точки зрения естественной классификации совершенно недопустимо механически относить виды организмов к тем или иным группам лишь на основании присутствия или отсутствия отдельных признаков.

Уже в предыдущих главах этой книги мы познакомились с некоторыми примерами, иллюстрирующими это положение, и в дальнейшем изложении читатель встретит подобные примеры.

Агностус, происходящий от предков с нормально развитыми глазами, потерял последние в результате приспособления к жизни в темной среде: ставшие ненужными глаза исчезли, а свободные щеки прочно срослись с неподвижными.

Образ жизни трилобитов. Восстановление образа жизни трилобитов представляет немалые трудности. Попытки такого рода нередко приводят к ошибочным результатам. Для успешного изучения этой

проблемы необходимо, наряду с исследованием трилобитов и условий их нахождения в палеозойских осадках, также и изучение образа жизни водных членистоногих современных бассейнов. Мы уже видели, что знакомство с биологией современного лимулуса позволяет нам подойти к выяснению образа жизни кембрийских оленеллусов.

Выше, при рассмотрении отдельных родов, мы коснулись вопроса об образе жизни этих родов и видели, что они приспособлены к различным условиям существования. Но разнообразие приспособлений к различным условиям не исчерпывается теми данными, с которыми мы познакомились при изучении немногих родов.

Трилобиты, как мы уже знаем, были обитателями морей. В древне- и среднекембрийское время они, повидимому, были господствующими животными морей. Во всяком случае, в эти отдаленные времена геологической истории они не имели столь опасных врагов и столь серьезных конкурентов, какими позднее оказались рыбы и рыбообразные позвоночные, головоногие моллюски и хищные ракоскорпионы, с которыми мы скоро познакомимся.

Рис. 504. Свернувшийся *Asaphus expansus*. Нижний силур. Ленинградская область.

Этим вероятно можно объяснить тот факт, что известные доныне трилобиты нижнего и среднего кембрия не обладали способностью свертываться для закрытия нежной брюшной поверхности.

Эта способность развилась у трилобитов различных групп в верхнекембрийское время и в дальнейшем получила всеобщее распространение: повидимому, враги трилобитов стали столь многочисленными и опасными, что те трилобиты, которые не выработали этого приспособления, не могли выдержать борьбы за существование и погибли.

При свертывании, как это видно на рис. 504, головной и хвостовой щиты соприкасаются, и нежные части нижней поверхности трилобита защищены от нападения постольку, поскольку твердый панцырь может служить броней против врагов. При этом следует принять во внимание, что различные части панцыря многих трилобитов были снабжены острыми шипами; надо думать, что такой трилобит, свернувшись и выставив свои шипы наподобие ежа, едва ли представлял собой соблазнительный кусочек для хищников древнепалеозойских морей.

Трилобиты были, повидимому, животными, преимущественно ползающими по дну и, как правило, были посредственными или даже плохими пловцами. Таким образом, в большинстве своем они были подвижными бентонными животными. Но строение наружных ветвей конечностей триартруса, как мы видели, указывает на то, что эти ветви служили для плавания. Надо думать, что те трилобиты, которые передвигались преимущественно ползанием по дну, все же до известной степени могли и плавать. Положение рта, который у рассмотренного нами триартруса и у других трилобитов помещается на нижней стороне тела, характерно для донного животного (такое положение занимает рот у некоторых донных рыб, например у скатов). Для подвижного бентонного животного характерно плоское, широкое тело. Такую форму тела мы видим у очень многих трилобитов, которые часто имеют большой плоский головной щит и широкий туловищный щит; хвостовой щит у таких трилобитов

обычно не велик (большой хвостовой щит часто бывает у трилобитов, сравнительно хорошо плавающих).

Но в пределах каждой крупной группы организмов в результате борьбы за жизнь обычно наблюдаются формы, приспособившиеся к самым разнообразным условиям среды; трилобиты же были одной из господствующих групп животных, и потому понятно, что различные представители этой группы перешли одни — к зарыванию в морских осадках, другие — к различным способам плавания (либо более или менее активного, либо более или менее пассивного); одни приспособились к твердым грунтам, другие — к мягким; одни стали обитателями мелких вод, другие — обитателями глубоких вод. Такого же разнообразия достигли они и в приспособлении к различным видам пищи. Коротко говоря, различные представители группы специализировались в смысле приспособления к самым разнообразным условиям, которые существовали в морях. В частности, некоторые трилобиты имеют строение, говорящее за то, что они вели нектонный образ жизни (например глаза у них расположены близ края головного щита, так что они могли смотреть и вверх и в стороны, тело у них было менее широкое и менее плоское). Другие вели, очевидно, планктонный образ жизни. К таким относятся формы с небольшим телом и длинными тонкими шипами; значение шипов для планктонных организмов нам уже знакомо по планктонным фораминиферам.

Теперь мы рассмотрим несколько примеров, которые покажут нам приспособления трилобитов к этим разнообразным условиям существования.

Мы уже знаем, как тело оленеллуса было приспособлено к жизни на илистом дне и к частичному зарыванию в ил. Из знакомых уже нам форм до известной степени схожий образ жизни мог вести и далманитес, у которого мы видим шиповидное заострение задней части хвостового щита. Лишенный глаз тринуклеус тоже, повидимому, зарывался в ил. Относительно лишенных зрения морских животных иногда высказывалось предположение, что они жили на больших глубинах, куда не проникает свет. Но дело в том, что там, куда не проникает свет, нередко живут светящиеся животные, а потому глаза для животных глубоководных областей далеко не всегда бесполезны. Зато для животных, зарывающихся в ил, глаза не только бесполезны, но и служат помехой. Вот почему зрение должно утрачиваться прежде всего животными, зарывающимися в ил, т. е. живущими в совершенно лишенной света среде, которая не может быть освещена. Относительно некоторых трилобитов высказывалось мнение, что они жили в пловучих водорослевых «лесах» древних морей. Таковы, по мнению некоторых исследователей, знакомые нам *Agnostus* и *Olenus*. Но в данном случае вывод сделан, главным образом, на основании изучения распространения этих животных и пород, в которых они встречаются. Дело в том, что панцыри агностусов и оленусов в больших количествах встречаются в темных, так называемых квасцовых сланцах верхнего кембрия южной Швеции, которые, как думают некоторые ученые, отлагались в условиях сероводородного заражения глубоких слоев воды. При этом дно должно было быть почти лишенным бентонной фауны. Однако эти отложения очень богаты остатками оленусов и агностусов. Это-то и привело исследователей к мысли, что здесь оленусы и агностусы должны были жить в зарослях водорослей, на некоторой высоте над поверхностью дна. Но эти трилобиты довольно

равномерно распределены на обширной площади, которую занимал тогда морской бассейн; поэтому полагают, что упомянутые только что водоросли были пловучими, а не прикрепленными, так как прикреплен-

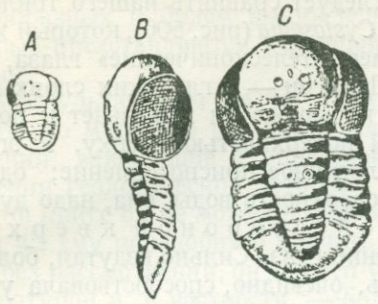


Рис. 505. *Aeglina prisca*. Нижний силур.

A — в естественную величину; *B* — сбоку (увеличено); *C* — сверху (увеличено).

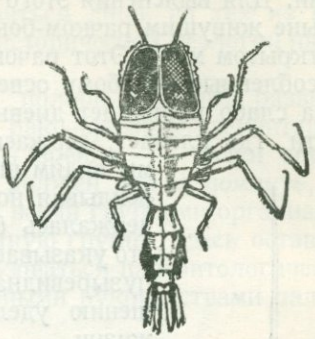


Рис. 506. *Cystosoma neptuni*. Ныне живущий морской рачок.

ные водоросли связаны с определенными глубинами и не могут покрывать столь обширные пространства дна. Строение панцыря у этих небольших и, очевидно, способных к плаванию трилобитов не противоречит такому объяснению, которое, конечно, нуждается в дальнейшей проверке.

Весьма своеобразен нижнесилурийский род *Aeglina* (рис. 505), маленький трилобит (из заднещечных) с очень крупной, сильно вздутой глабелью и огромными глазами. Глаза простираются на брюшную сторону; у некоторых эглин

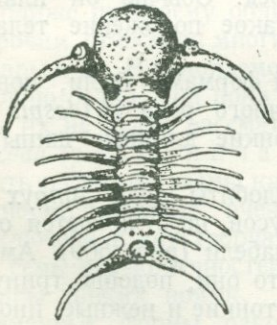


Рис. 507. *Deiphon forbesi*. Верхний силур.

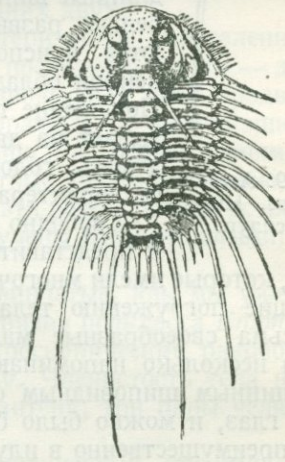


Рис. 508. *Acidaspis dufrenoyi*. Верхний силур.

глаза на брюшной стороне сливаются один с другим. Такое животное нельзя представить себе ползающим на брюшной стороне по дну; против этого совершенно определенно говорят характерные особенности эглин: положение глаз, которые на брюшной поверхности занимают больше места, чем на спинной, и форма головного щита с очень большой пузыревидно вздутой глабелью. Но как объяснить развитие у эглин огромных глаз? — Дело в том, что глаза принимают необыкновенно крупные размеры у многих животных, обитающих в очень слабо освещенных

областях морской среды. Такими чрезвычайно большими («телескопическими») глазами обладают некоторые донные животные глубоководных областей океанов и морей. Но эглины не могли быть животными бентонными. Для выяснения этого вопроса следует сравнить нашего трилобита с ныне живущим рачком-бокоплавом *Cystosoma* (рис. 506), который живет в открытом море. Этот рачок тоже имеет «телескопические» глаза, приспособленные к слабому освещению. Днем он — в глубоких слоях воды, куда слабо проникает дневной свет; ночью же он всплывает к поверхности, где плавает, держась спинной поверхностью кверху. У эглины мы видим вполне аналогичное приспособление; однако, всплывая ночью на поверхность воды, она, надо думать, держалась брюшной стороной кверху; на это указывает положение глаз. Сильно вздутая, большая пузыревидная глабель, очевидно, способствовала уменьшению удельного веса, что важно при таком образе жизни.

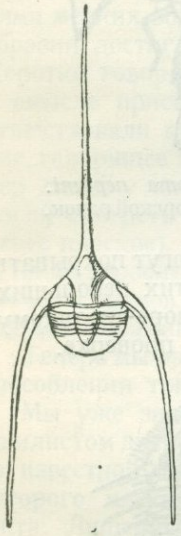


Рис. 509. *Ampyx tetragonus*. Нижний силур.

Глабель приняла форму большого шара у рода *Deiphon* (верхний силур), маленького переднещечного трилобита (рис. 507), относящегося к той же группе, что и знакомый уже нам хейрурус. Дейфон, как и эглина, был свободно плавающим трилобитом. Осевая часть его туловища представляет довольно тонкое веретено; щеки и боковые части туловищного и хвостового щитов представляют собою длинные шипы. Эти особенности, вместе с большой глабелью, развитой в виде большого полого шара, являются приспособлениями планктонного характера. Но дейфон обладал конечностями и мог плавать активно. Положение глаз в передней части головного щита указывает на движение вперед. Обычно он плавал, надо думать, головой вверх (такое положение тела зависит от характера глабели).

Свободно плавающими формами были, повидимому, и представители заднещечного рода *Acidaspis* (силур и девон), которые имели многочисленные тонкие длинные шипы, препятствующие погружению тела (рис. 508).

Весьма своеобразные маленькие трилобиты рода *Ampyx* (нижний силур) несколько напоминают тринуклеусов, но отличаются от последних длинным шиповидным отростком глабели (рис. 509). Ампиксы не имели глаз, и можно было бы думать, что они, подобно тринуклеусам, жили преимущественно в илу, если бы не тонкие и нежные, иногда очень длинные отростки, в которые вытягиваются у ампиксов передняя часть глабели и щечные углы. Некоторые ученые высказывали мнение, что ампиксы были свободно плавающими трилобитами и держались в воде головой кверху, причем щечные иглы позволяли им удерживать равновесие в таком положении. Это мнение вполне подтверждается, по нашему мнению, находкой в нижнесилурийских отложениях северо-западного Туркестана ампиксов, у которых в основании передней иглы имеется шаровидное вздутие глабели.

Некоторые из других групп ракообразных, важнейших в геологическом отношении (кроме трилобитов). Трилобиты являются, как мы уже знаем, группой весьма примитивных членистоногих. Отнесение их к ракообраз-

ным делается более или менее условно, так как они далеки по строению тела от настоящих ракообразных, и последние являются лишь далекими родичами трилобитов.

Однако в этой книге мы не можем познакомиться со всеми группами ракообразных и будем вынуждены остановиться лишь на тех из них, которые представляются важнейшими для исторической геологии нашей страны.

В результате мы не получим, правда, полной картины развития животного мира, но все же будем иметь о ракообразных элементарные сведения, важнейшие с определенной точки зрения — с точки зрения изучения геологической истории. Читатель должен всегда помнить, что по этой книге он не может познакомиться со всеми группами организмов. Если же ему понадобится изучить ту или иную группу, здесь оставленную без рассмотрения, он должен уметь пользоваться палеонтологической литературой и, в частности, — более обширными руководствами палеонтологии типа каталогов (справочников).

Все ракообразные кроме рассмотренных уже трилобитов могут быть подразделены на два подкласса.

Первый из этих **подклассов**, **Entomostraca**, охватывает более примитивных, обычно небольших ракообразных, которые проходят в своем индивидуальном развитии стадию личинки, имеющей лишь три пары конечностей и лишенной членистости тела. Число члеников тела у этих ракообразных вариирует в очень широких пределах. Сюда относятся отряды: 1) листоногих, 2) раковинчатых и 3) усоногих. Из этих отрядов мы ниже несколько остановимся на последних двух.

Другой **подкласс, Malacostraca,** характеризуется определенным количеством члеников тела в каждом отделе последнего (всего — девятнадцать или двадцать члеников). Развитие зародыша в яйце продвигается дальше, чем у более примитивных ракообразных, и вылупившиеся детеныши ближе по своему облику и строению к взрослым особям. Сюда, между прочим, относятся многие общеизвестные животные: крабы, речные раки, омары и др. В ископаемом состоянии эти ракообразные встречаются относительно редко; они пока еще мало изучены палеонтологами. В этой книге мы их не будем рассматривать.

Ostracoda (р а к о в и н ч а т ы е). Раковинчатые, как мы уже знаем, могут быть рассматриваемы как один из отрядов подкласса *Entomostraca*. Сюда относятся мелкие, очень часто микроскопические ракообразные. Тело заключено в двустворчатую раковину. Членистость тела неясная. Имеется семь пар конечностей: две пары антенн, три пары челюстей и и две пары тонких ножек.

Современные формы раковинчатых различаются преимущественно по строению конечностей, которые не сохраняются в ископаемом состоянии. Поэтому палеонтолог вынужден строить систематику этих ископаемых на основании свойств их панцыря — раковины. Раковина (рис. 510) бывает либо роговой, либо, что чаще, известковой. Створки при их замыкании закрывают тело. На спинном краю имеется эластическая связка, открывающая створки, а поперек створок идет сводящий мускул, замыкающий их. Отпечаток этого мускула иногда виден уже снаружи. Таким образом, механизм открывания и замыкания створок представляет, как мы видим, занчительную аналогию с пластинчатожаберными моллюсками.

Отметим черты, отличающие раковинки этих животных от раковин двустворчатых моллюсков. Прежде всего на раковинках *Ostracoda* нет следов нарастания, которые так характерны для пластинчатожаберных; далее, в передней части каждой створки близ спинного края иногда бывает глазной бугорок, намечающий положение глаза (рис. 510), чего, конечно, не может быть на раковине пластинчатожаберного моллюска. Кроме того, раковинки *Ostracoda* обычно слишком ничтожны по своим размерам, чтобы их можно было принять за раковину двустворчатых моллюсков.

Створки одной и той же раковинки или равны по величине друг другу, или одна из них несколько больше другой и охватывает последнюю либо вверху, либо внизу (рис. 510), либо вдоль всех краев раковины.

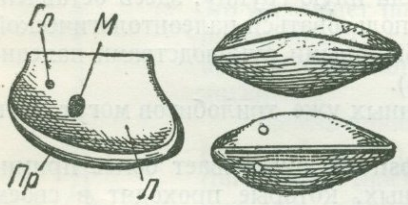


Рис. 510. *Leperditia hisingeri*. Верхний силур, о. Готланд.

Гл — глазной бугорок; *м* — отпечаток мускула, *л* — левая створка; *пр* — правая створка.

Наружная поверхность раковины может быть гладкой или скульптированной, и в последнем случае особенности скульптуры служат для классификации этих животных. Раковинчатые встречаются в отложениях всех периодов, начиная от кембрийского. Это — преимущественно морские бентонные животные, но они встречаются и в пресноводных отложениях. Иногда раковины этих организмов встречаются в таком колоссальном количестве, что они составляют значительную составную часть породы, их заключающей.

Рис. 511. *Balanus pictus*. Миоцен.

Сравнительно недавно на эту группу было обращено внимание американскими геологами, изучающими нефтеносные районы. Изучение раковинчатых пород нефтеносных районов в США показало важное стратиграфическое значение этой группы, которая теперь изучается американскими нефтяными микропалеонтологами наряду с фораминиферами.

У нас начато изучение микроскопических раковинчатых третичных отложений нефтеносных районов Кавказа, причем уже выяснилась возможность определять геологический возраст по этим окаменелостям. Особенно ценные услуги эта группа окажет, очевидно, для определения возраста тех из наших третичных отложений, которые образовались в бассейнах с ненормальной соленостью и в которых поэтому фораминиферы встречаются в небольшом количестве или совершенно отсутствуют. Сюда относятся прежде всего плиоценовые солоноватоводные отложения юга СССР.

Представители рода *Leperditia* (рис. 510), встречающегося от силура до карбона, достигают размеров, поистине гигантских для раковинчатых; некоторые из представителей этого рода имеют более 2 *см* в длину. Раковина гладкая, удлиненная, несколько расширяющаяся кзади. Спинной край прямой, брюшной выпуклый. Створки неодинаковы: правая ох-

ватывает левую вдоль брюшного края. В передней части каждой створки близ спинного края имеется глазной бугорок.

Cirripedia (у с о н о г и е). Относимые сюда ракообразные так сильно отличаются по внешнему виду от других ракообразных, да и от членистоногих вообще, что принадлежность их к классу ракообразных была выяснена лишь после ознакомления с индивидуальным развитием этих животных. Это — единственная группа ракообразных, состоящая из форм н е п о д в и ж н о п р и к р е п л е н н ы х к о д н у. Прикрепленный

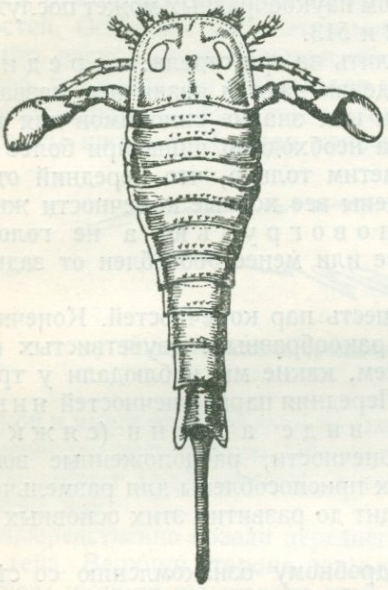


Рис 512. *Eurypterus fischeri*. Вид сверху. Уменьшено.

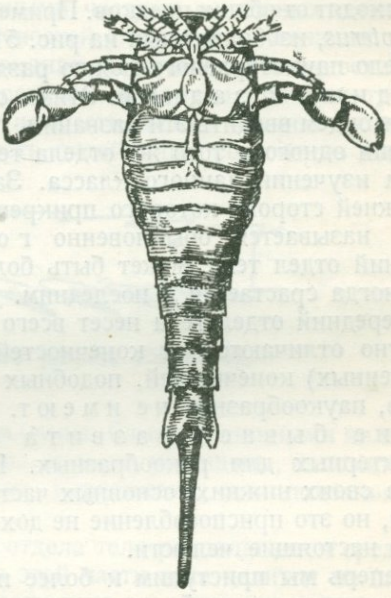


Рис. 513. *Eurypterus fischeri*. Вид снизу.

образ жизни вызвал значительные изменения в строении этих животных, которые напоминают по внешнему облику больше некоторых моллюсков, чем ракообразных. Из яйца вылупляется личинка с тремя парами конечностей и не обнаруживающая членистости тела, т. е. близкая к типу личинок других групп подкласса *Entomostraca*. Личинка эта свободно плавает. После нескольких линек личинка приобретает двустворчатую раковину, похожую на раковины раковинчатых. Затем личинка прикрепляется передним концом, после чего она начинает принимать форму взрослого животного. Тело взрослого животного заключено в мантию, покрытую известковыми пластинками, которые образуют прочный внешний скелет животного. В связи с прикрепленным образом жизни животные эти питаются мелкими частицами пищи, приносимыми водой.

Примером может служить так называемый «морской жолудь» (*Balanus*), который прирастает к раковинам, камням и другим предметам (рис. 511). Панцырь его более или менее близок по форме к усеченному конусу. Представители рода известны от эоцена и продолжают существовать в нынешних морях.

Класс *Arachnomorpha* (паукообразные)

К этому классу относятся не только наземные членистоногие как пауки и скорпионы, но также и водные. Из последних до настоящего времени сохранился только один род, но в палеозойскую эру существовали довольно многочисленные скорпионоподобные представители этого класса, жившие в воде и достигавшие иногда значительных размеров. Эти-то вымершие водные животные и составляют наиболее важную с палеонтологической точки зрения группу класса паукообразных. Строение наземных и водных паукообразных говорит за то, что те и другие происходят от общих предков. Примером паукообразных может послужить *Eurypterus*, изображенный на рис. 512 и 513.

Тело паукообразного можно разделить на три отдела: передний, средний и задний. Этими отделам даются различные названия. Мы не будем вводить эти названия, так как знание синонимов для обозначения одного и того же отдела тела необходимо лишь при более глубоком изучении данного класса. Заметим только, что передний отдел, к нижней стороне которого прикреплены все ходные конечности животного, называется обыкновенно головогрудью, а не головой. Средний отдел тела может быть более или менее обособлен от заднего, но иногда срастается с последним.

Передний отдел тела несет всего шесть пар конечностей. Конечности заметно отличаются от конечностей ракообразных: двуветвистых (расщепленных) конечностей, подобных тем, какие мы наблюдали у трилобитов, паукообразные не имеют. Передняя пара конечностей никогда не бывает развита в виде антенн (сяжков), характерных для ракообразных. Конечности, расположенные вокруг рта, в своих нижних, основных частях приспособлены для размельчения пищи, но это приспособление не доходит до развития этих основных частей в настоящие челюсти.

Теперь мы приступим к более подробному ознакомлению со строением водных паукообразных, которые объединяются в особый подкласс.

Подкласс *Merostomata* (ракоскорпионы). *Merostomata*, называемые также *Gigantostraca*, имели значительное распространение в продолжении древнего палеозоя. Второе из упомянутых только что названий этих водных животных указывает на гигантские размеры, и действительно, среди представителей этого подкласса имеются крупнейшие из всех доныне известных членистоногих.

Русское название «ракоскорпионы» оправдывается тем, что животные эти по образу жизни в водной среде и по некоторым особенностям строения приближаются к ракообразным, но в то же время более близки к наземным паукообразным — скорпионам, с которыми они, очевидно, тесно связаны филогенетически. Скорпионы, повидимому, произошли от ракоскорпионов, от которых они отличаются признаками, развившимися в результате приспособления к наземному образу жизни.

Одним из наиболее полно изученных родов ракоскорпионов является род *Eurypterus* (рис. 512 и 513). Время расцвета этого рода было в верхнесилурийскую эпоху, но остатки представителей его известны из осадков различных горизонтов от силура до перми.

Эвриптерус имел довольно узкое тело, длина которого у крупнейших представителей рода достигла 1 *м*. На верхней стороне мы видим слабо

выпуклый передний отдел тела (головогрудь). На нем имеются два больших почковидных глаза, расположенных на некотором расстоянии от боковых краев головогруди; между ними находится два очень маленьких глазка, приближенных к срединной линии. Если смотреть на животное сверху, то видно лишь пять пар конечностей переднего отдела тела (от второй до шестой пары); первая пара при этом не видна. Полнее ознакомиться с этими конечностями можно при рассмотрении тела снизу (рис. 513). Конечности передней пары самые короткие; они не выдаются за передний край головогруди и лежат впереди щелевидного рта, который окружен основными частями остальных пяти конечностей. Основные части этих конечностей служат для жевания. Позади рта расположена большая яйцевидная пластинка. Конечности тем длиннее, чем более они отдалены от переднего конца тела. Вторая, третья и четвертая пара конечностей состоят из шести-восьми члеников каждая и покрыты шипами. Каждая конечность пятой пары состоит из восьми

Рис. 514. Схема продольного разреза *Eurypterus*.

члеников и имеет шипы только на своем конце. Самыми длинными являются конечности шестой пары. Они крупны, сильны, уплощены, напоминают весла и служат для плавания, а также, повидимому, для ползанья по илистому дну.

Непосредственно позади переднего отдела тела располагается средний отдел тела. Верхняя сторона панцыря этой части тела делится на шесть члеников; нижняя же сторона этой части тела не соответствует верхней ни по числу члеников, ни по форме последних: на нижней стороне всего пять пар черепицеобразно надвинутых друг на друга пластинок (пластинчатых ножек), из которых каждая передняя закрывает половину каждой последующей. Схематический продольный разрез этого отдела тела дан на рис. 514. Под каждой пластинчатой «н о ж к о й» изображены жаберные листочки. Таким образом, здесь мы имеем органы дыхания, что подтверждается при сравнении строения эвриптеруса со строением ныне живущего лимулуса (см. ниже). Вообще говоря, анатомия последнего проливает свет на многие особенности строения и на образ жизни вымерших ракоскорпионов.

Далее кзади следует третий, задний отдел тела, панцырь которого состоит из шести члеников, представляющих сплошные, замкнутые пояски, не прерывающиеся при переходе от верхней стороны тела к нижней. Задний отдел тела оканчивается длинным, узким конечным шипом.

В древнепалеозойские времена существовали многочисленные родичи описанного только что эвриптеруса. Эти животные составляют вместе с эвриптерусом одну естественную группу, которая называется *Eurypterida* и обычно считается отрядом подкласса ракоскорпионов.

Какие же черты строения эвриптеруса являются общими для этой группы палеозойских ракоскорпионов?

Передний отдел тела *Eurypterida* всегда покрыт сверху не разделенным на членики панцырем, на котором кроме пары более или менее крупных глаз имеется еще пара глазков. К нижней стороне прикреплены шесть пар конечностей.

Средний отдел тела состоит из шести члеников и имеет пять пар листоватых или пластинчатых «ножек».

Задний отдел тела состоит из шести члеников; кзади он постепенно утоняется и заканчивается либо шипом, либо плоской короткой пластинкой (рис. 515).

Теперь дадим краткое описание лимулуса, что позволит читателю убедиться в значительном сходстве этого доныне живущего ракоскорпиона с только что рассмотренной вымершей палеозойской группой. Читатель заметит и на этом примере, что знание ныне живущих форм может помочь нам правильно понять строение близких к ним ископаемых форм.

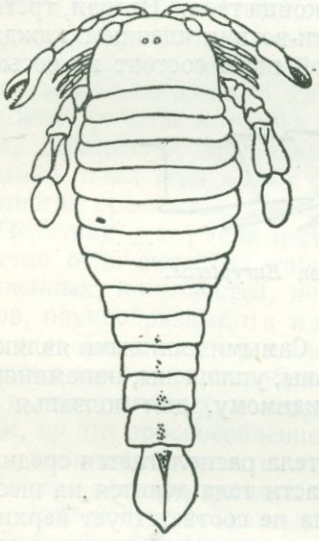


Рис. 515. *Pterygotus anglicus*. Девон. Шотландия.

На рис. 516 изображен один из представителей этого рода с верхней и с нижней стороны. Передний отдел тела (головогрудь) имеет форму полукруга с выступающими кзади щечными углами. Судя по числу прикрепленных к нему пар конечностей, он образовался слиянием не менее как шести члеников тела. Средняя, осевая часть верхней стороны головогрудного щита образует некоторое возвышение, подобное глабели трилобитов. Большие глаза, обращенные в стороны (левый — влево, правый — вправо) находятся на боковых краях этого осевого возвышения. Кроме того, у переднего края головогруди мы видим два маленьких глазка, приближенных к срединной линии. На нижней стороне головогруди мы видим конечности. Конечностей здесь шесть пар. Маленькие конечности первой пары, развиты в виде клешней, расположены впереди щелевидного ротового отверстия. Далее следует пять почти одинаково мощных, длинных ножек, расположенных вокруг рта. Основные части ножек приспособлены для жевания. Эти ножки заканчиваются клешнями, за исключением последней, шестой пары ножек, которые имеют розетки плоских пластинок, что является приспособлением для передвижения по мягкому илистому грунту. Позади головогруди расположены средний и задний отделы тела. Членики здесь утратили самостоятельность, и даже разграничение этих отделов затруднительно. Сверху оба отдела покрыты одним сплошным панцырем, и средний отдел можно отграничить от заднего благодаря присутствию по бокам среднего отдела краевых шипов; на нижней же стороне средний отдел в отличие от заднего характеризуется присутствием пластинчатых «ножек». Этих пластинчатых или листоватых ножек здесь пять пар. Снизу они прикрыты особой крышечкой. Каждая пара этих пластинок несет на своей внутренней стороне листоватые жабры. Средний отдел содержит, повидимому, шесть слившихся члеников тела.

Задний отдел тела, сросшийся со средним, образовался, как полагают, тоже из шести члеников, но он утратил уже все признаки членистости. К заднему отделу тела прикреплен длинный шип.

Лимулус, как мы уже знаем, приспособлен к жизни на илистом дне, к разгребанию мягкого грунта, в котором он разыскивает себе пищу (состоящую, главным образом, из червей).

Нетрудно подметить важнейшие признаки приспособления к такому образу жизни: прочный наружный скелет, в котором утратили подвижность и самостоятельность не только отдельные членики, но и целые

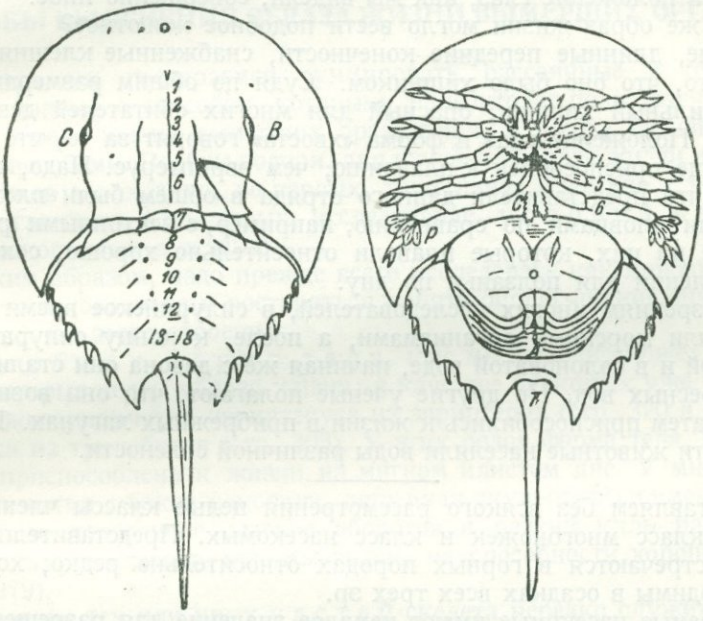


Рис. 516. *Limulus*. Слева — вид сверху; справа — вид снизу.

области тела (средний и задний отделы), полукруглый передний край головогруди, положение глаз на значительном расстоянии от краев, дающее возможность видеть даже при частичном зарывании тела в ил; «розетки» задней пары ножек, предохраняющие эти ножки от погружения в ил; длинный хвостовой шип, дающий опору при зарывании в ил.

Читатель не мог не заметить большого сходства между строением эвриптеруса и его родичей — с одной стороны, и ныне живущего лимулуса — с другой. Это сходство дает ключ к установлению значения органов давно вымерших животных (например листоватых или пластинчатых ножек эвриптеруса). Кроме того, сравнение ныне живущих и вымерших форм может позволить подойти к выяснению условий жизни последних.

Ознакомление с еще одним родом отряда *Eurypterida*, с родом *Pterygotus*, даст нам еще один пример установления образа жизни давно исчезнувших животных.

Pterygotus (рис. 515) известен из нижнедевонских отложений. Некоторые представители этого рода достигали 3 *м* в длину. Большие глаза за-

нимают боковое положение. Конечности передней пары сильно развиты. На заднем конце тела вместо шипа, какой мы видели у эвриптеруса, имеется плоский, овальный короткий «хвост». Нетрудно видеть, что «хвост» птериготуса более или менее приспособлен для плавания и вовсе не годен для функции, которую несет хвостовой шип у эвриптеруса и лимулуса. Большие глаза, расположенные по бокам головогруди у переднего ее края, имеют перед собою наиболее широкое поле зрения; в частности их положение позволяет животному смотреть и вперед и в стороны, что весьма важно для активно плавающего животного. У эвриптеруса и лимулуса положение глаз, как мы видели, совершенно иное.

Какой же образ жизни могло вести подобное животное?

Сильные, длинные передние конечности, снабженные клешнями, говорят за то, что оно было хищником. Судя по общим размерам тела, это был сильный хищник, опасный для многих обитателей девонских бассейнов. Положение глаз и форма «хвоста» говорят за то, что птериготус лучше приспособлен к плаванию, чем эвриптерус. Надо, однако, заметить, что представители данного отряда в общем были плохими и медленными пловцами по сравнению, например, с нектонными рыбами, и даже те из них, которые плавали относительно хорошо, сохраняли приспособления для ползанья по дну.

По воззрениям многих исследователей, в силурийское время эвриптериды были морскими организмами, а после, к концу силура, жили и в соленой и в солоноватой воде, начиная же с девона они стали обитателями пресных вод. Но другие ученые полагают, что они возникли в реках, а затем приспособились к жизни в прибрежных лагунах. Так или иначе — эти животные населяли воды различной солености.

Мы оставляем без всякого рассмотрения целые классы членистоногих, как класс многоножек и класс насекомых. Представители обоих классов встречаются в горных породах относительно редко, хотя они были находимы в осадках всех трех эр.

Ископаемые насекомые имеют немалое значение для разрешения палеоклиматологических проблем и для восстановления физико-географических условий геологического прошлого.

ГЛАВА XII

СПОСОБЫ ВЫЯСНЕНИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ ВЫМЕРШИХ ОРГАНИЗМОВ

Теперь мы постараемся суммировать рассеянные в предыдущих главах данные о способах, которыми палеонтолог пользуется для выяснения образа жизни вымерших организмов, и ближе познакомиться с этими способами. Вообще говоря, для изучения образа жизни ископаемых организмов необходимо, во-первых, тщательное изучение строения этих организмов, а во-вторых, исследование условий нахождения ископаемых в осадках.

Таким образом, надо прежде всего исследовать как можно подробнее строение ископаемого и постараться понять биологическое значение всех особенностей этого строения.

Уже общая форма тела, как мы видели, может указывать на некоторые черты образа жизни; в качестве знакомых уже нам примеров можно упомянуть эвриптеруса из эвриптерид (стр. 320 и 321) и оленеллуса из трилобитов (стр. 308). У этих родов форма тела, как мы видели, приспособлена к жизни на мягком илистом дне. У многих аммонитов сжатия с боков раковина, лишенная скульптуры и имеющая узкое и высокое поперечное сечение оборотов и резкий киль на наружной стороне их, указывает, как мы знаем, на способности хорошего пловца (стр. 279).

Строение тех или иных частей скелета нередко служит более или менее надежным указанием на условия существования ископаемых организмов. Вспомним воздухоносный пузырь, который мы видели у некоторых граптолитов (диплограптусов) и присутствие которого является одним из доказательств планктонного образа жизни этих животных. Тонкие иглы, покрывающие поверхность некоторых фораминифер, указывают на то, что эти организмы были тоже планктонными (стр. 55).

Иногда об условиях жизни вымершего организма можно догадываться по положению его остатков в осадках. Вспомним хотя бы дреиссенсиомий, которые иногда встречаются в осадках в вертикальном положении носиками (макушками) вниз (стр. 195). Совершенно ясно, что эти моллюски занимали такое положение при жизни и, следовательно, подобно соленам (рис. 251), зарывались в песок. Зияние раковины и некоторые другие ее особенности вполне подтверждают этот вывод, в правильности которого мы не сомневаемся, несмотря даже на то, что такой способ жизни не наблюдается ни у одного из многочисленных известных нам родичей дреиссенсиомий.

Нередко об условиях существования ископаемых форм приходится судить на основании того, что мы знаем об условиях существования близких к ним ныне живущих видов. В таком случае,

чем ближе ископаемые формы к ныне живущим, тем вероятнее предположение, что они были приспособлены к одним и тем же условиям среды, к одному и тому же роду пищи и т. д. Но даже при видовом тождестве ископаемых и ныне живущих форм не всегда можно с уверенностью говорить об одних и тех же условиях существования: животные могут приспособляться к тому или иному образу жизни без изменения раковины или скелета. Однако этим способом, способом установления экологии ископаемых на основании хорошо известной экологии их ныне живущих родичей, можно с успехом пользоваться в тех случаях, когда полученные результаты могут быть подтверждены какими-либо другими способами. Возьмем следующий пример. В Каспийском море *Dreissensia polymorpha* характерны для полосы, простирающейся от поверхности до глубины в 35—40 *м*, а другая форма того же рода (*Dreissensia rostriformis*) живет на глубине от 35 до 240 *м*. Таким образом, каждая из упомянутых форм дреиссенсий характеризует известную глубинную зону. Аналогичные отношения в распределении этих двух видов мы видим в так называемом Новоевксинском бассейне, который в геологически совершенно недавнее время существовал на месте нынешнего Черного моря: биоценоз, характеризующийся многочисленными *Dr. polymorpha*, наблюдается в прибрежной полосе этого бассейна, а биоценоз, характеризующийся массовым развитием *Dr. rostriformis*, занимает полосу глубин от 90 до 600 *м*.

Попробуем воспользоваться этими данными для суждения о распределении дреиссенсий в киммерийском бассейне (средний плиоцен). В осадках этого бассейна мы встречаем *Dr. rostriformis*; вместо *Dr. polymorpha* мы находим более или менее близкую к ней форму *Dr. angusta*. На основании того, что мы отметили относительно распространения *Dr. polymorpha* и *Dr. rostriformis* в нынешнем Каспийском море и в Новоевксинском бассейне, мы можем ожидать, что и в бассейне киммерийского века *Dr. angusta* (близкая к *Dr. polymorpha*) окажется распространенной преимущественно в мелководных, прибрежных осадках, а *Dr. rostriformis* окажется характерной скорее для несколько более глубокой зоны. Предположение это подтверждается тем, что в заведомо весьма мелководной так называемой дуабской фации киммерийского яруса присутствие *Dr. rostriformis* до сих пор не установлено, несмотря на колоссальное разнообразие и обилие фауны в осадках этой фации; зато здесь много дреиссенсий группы *Dr. angusta*, довольно близких к *Dr. polymorpha*.

Все это говорит в пользу того, что и в киммерийском бассейне преобладание *Dr. rostriformis* было характерно для зоны несколько более глубокой, чем та, которая характеризуется обилием моллюсков группы *Dr. angusta*. Но вполне прочно установленным это положение было бы лишь в том случае, если бы оно подтверждалось и другими данными, например данными морфологии раковины у представителей той и другой группы. Для этого было бы достаточно показать, что форма раковины у *Dr. polymorpha* (и *Dr. angusta*) приспособлена к жизни на незначительной глубине, а у *Dr. rostriformis* — к жизни в более глубокой прибрежной зоне.

Выше мы уже отметили, что нельзя делать заключения об образе жизни ископаемых форм исключительно на основании их сходства или даже тождества с ныне живущими: образ жизни может заметно изменяться даже в пределах мелких таксономических единиц за очень короткое в геологическом смысле время.

Это подтверждается фактами изменения образа жизни современных животных. Так, африканский буйвол обычно пасется днем и живет преимущественно вне лесов. Но после эпидемии чумы рогатого скота 1890 г., истребившей в Африке огромное количество этих животных, стада буйволов, как это было установлено наблюдателями в течение ряда лет, стали проводить бо́льшую часть времени в лесу и пастись преимущественно ночью.

При рассмотрении образа жизни палеозойских кораллов мы отмечали, что аналогия с ныне живущими кораллами еще не достаточна для суждения о пределах температуры, при которой существовали палеозойские рифообразующие формы (стр. 79).

Часто ключ к экологии давно вымерших форм дает знание образа жизни нынешних организмов, которые имеют приспособления, позволяющие сравнивать ископаемые формы с этими представителями современной нам фауны; при этом ископаемые и ныне живущие формы могут относиться к группам, стоящим в системе животного мира весьма далеко друг от друга. Так, рачок *Cystosoma* помог нам подойти к разгадке образа жизни силурийского трилобита *Aeglina* (стр. 316).

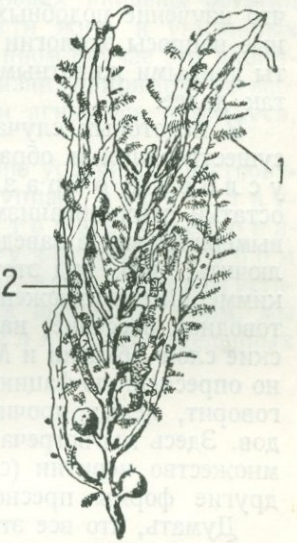


Рис. 517. Водоросль из Саргассова моря. Видны прикрепленные к ней полипы класса *Hydrozoa* (*1*) и мшанки (*2*).

Мы знаем, что некоторые граптолиты (древовидные) относятся к псевдопланктонным организмам (стр. 76). На то, что они прикреплялись к каким-то посторонним предметам, указывает присутствие острия в основании древовидной колонии. Однако прикрепленные животные могли жить не только на пловучих предметах, но и на дне или на предметах, лежащих на дне. Почему же эти граптолиты считаются псевдопланктонными организмами? — Прежде всего потому, что граптолитовые сланцы отлагались, повидимому, в условиях, крайне неблагоприятных для развития и жизни донных животных. Но для выяснения вопроса об образе жизни прикрепленных древовидных граптолитов существенное значение имеет также изучение некоторых нынешних организмов, которые живут в более или менее сходных условиях. Некоторую аналогию тем палеозойским пловучим «водорослевым лесам», в которых обитали граптолиты, прикреплявшиеся к водорослям, представляют пловучие водоросли нынешнего Саргассового моря. К этим водорослям прикрепляются мшанки рода *Membranipora* (стр. 143), черви-трубкожилы рода *Spirorbis* (стр. 97), а также колонии полипов класса *Hydrozoa* (стр. 69), причем эти последние, представленные поразительно мелкими формами, по внешнему виду напоминают прикрепленных граптолитов (рис. 517). Надо, однако, иметь в виду, что Саргассово море, в котором существуют глубокие течения, значительно отличается по гидрологическим условиям от «граптолитовых» бассейнов, в которых отлагались черные сланцы, и в нем не могут отлагаться осадки, аналогичные последним.

Обильный свет на образ жизни ископаемых форм проливают следы их жизнедеятельности и их движения, которые иногда сохраняются в ископаемом состоянии.

Так, пустоты, которые просверливаются некоторыми двустворками (*Pholas*, стр. 218), являются прямыми доказательствами работы этих организмов. Если при этом в пустотах мы находим раковины этих моллюсков, то мы убеждаемся, что последние жили в таких пустотах.

Недавно были описаны следы, оставленные на илистом дне ползавшим по нему морским аммонитом из рода *Perisphinctes* (стр. 272). Эти следы представляют собою группы параллельных друг другу бороздок, которые оставлялись ребрами раковины этого аммонита. Совершенно ясно, что изучение подобных следов позволит решить некоторые весьма важные вопросы экологии этих аммонитов и выяснить, были ли эти аммониты донными животными, как они ползали, какой грунт предпочитали и так далее.

В некоторых случаях мы можем подойти к установлению условий существования и образа жизни вымерших организмов, исходя из условий образования осадков, в которых погребены остатки этих организмов. Если мы, например, встретим какой-нибудь вымерший вид в заведомо пресноводных отложениях, то мы можем заключить, что вид этот мог жить в пресной воде. Среднеплиоценовые, киммерийские отложения Черноморской области образовались в солоноватоводном бассейне, напоминающем нынешнее Каспийское море. Дуабские слои Абхазии и Мингрелии представляют собой прибрежную, сильно опресненную фацию киммерийского яруса. За сильную опресненность говорит, между прочим, присутствие представителей пресноводных родов. Здесь мы встречаем в огромном количестве вивипарусов (стр. 234), множество неритин (стр. 234), много раковин рода *Unio* и различные другие формы пресноводного происхождения.

Думать, что все эти пресноводные элементы принесены с суши реками — нельзя: во-первых, они распространены в большом, часто в колоссальном количестве на довольно значительной площади Абхазии и Мингрелии; во-вторых, они не несут никаких следов переноса, и даже самые хрупкие из них нередко встречаются совершенно целыми, причем у двустворок сохраняется иногда роговая связка, а у брюхоногих удерживается даже окраска наружной поверхности раковины (например у неритин); в-третьих, такие пластинчатожаберные, как *Unio*, сохраняются очень часто в виде двух сомкнутых створок, а это указывает на то, что они были погребены живыми (при смерти пластинчатожаберного сводящие мускулы перестают действовать, и раковина обычно автоматически открывается).

Но наряду с этими моллюсками чисто пресноводного происхождения мы встречаем немало раковин представителей рода *Cardium* в широком смысле слова. Отсюда мы можем заключить, что встречающиеся в дуабских слоях виды рода *Cardium* могли существовать в сильно опресненной, в весьма слабо солоноватой воде. Некоторые из этих видов встречаются в киммерийских отложениях и других фаций, которые не обнаруживают признаков понижения солености против средней солености киммерийского бассейна. Такова, например, форма изображенная на рис. 1. Другие из дуабских кардиумов встречаются в киммерийских отложениях далеко не повсеместно: они совершенно отсут-

ствуют в киммерийских слоях типичных для этого горизонта разрезов Керченского полуострова. Таковы, между прочим, формы, изображенные на рис. 473 и 475. Следовательно, мы имеем основание думать, что эти формы были приспособлены к воде с соленостью ниже средней для киммерийского бассейна. Надо заметить, что все подобные виды принадлежат к совершенно вымершим породам.

Встречая остатки каких-либо донных организмов в породах, относительно которых нам уже известно, что они отлагались в условиях недостатка кислорода, мы можем заключить, что эти животные были приспособлены к жизни в этих условиях, которые были гибельны для большинства организмов. Если же в подобных породах найдены остатки животных, которые заведомо лишены способности жить в указанных условиях, то мы должны сделать вывод, что в данном случае эти животные вели не бентонный, а какой-то иной образ жизни, например псевдопланктонный (см. соображения об образе жизни агностуса и оленуса, стр. 314).

Таким образом, мы можем подойти к выяснению условий существования даже тех форм, которые принадлежат к группам, *отсутствующим в современной фауне, и которые, следовательно, нельзя экологически изучать способом сравнения с ныне живущими родичами*. Однажды установив некоторые экологические особенности этих вымерших форм, мы можем уже ими пользоваться как *указателями* определенных условий образования осадков.

ГЛАВА XIII

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Позвоночные являются весьма обширной группой, включающей человека и множество важнейших для человека домашних и диких животных. Знание ископаемых позвоночных чрезвычайно важно не только для изучения геологической истории пород, включающих остатки этих животных, но и с теоретической точки зрения — для освещения общих закономерностей развития организмов на земле. Палеонтология позвоночных давно обособилась как отдельная отрасль палеонтологии, которой посвящено несметное количество трудов, накопленных на протяжении длинного ряда десятилетий. Мы лишь в самых общих чертах рассмотрим эту группу животных и историю развития позвоночных в том виде, как она рисуется в свете достижений современной науки.

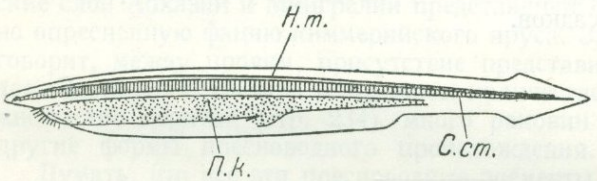


Рис. 518. Ланцетник. Схема строения.

н. т. — нервный ствол; *с. ст* — спинная струна; *п. к.* — пищеварительный канал.

Позвоночные принадлежат к типу хордовых животных (*Chordata*). Представители этого типа имеют так называемую спинную струну (по-латыни chorda dorsalis, отсюда и название типа) на известной стадии индивидуального развития или даже во взрослом состоянии. Эта спинная струна представляет собой эластический, неокостеневающий тяж, который тянется от переднего конца тела до заднего. У низших хордовых спинная струна сохраняется на всю жизнь. У высших она в процессе индивидуального развития заменяется расчлененной, состоящей из позвонков внутренней осью — позвоночным столбом. Примером низших хордовых, сравнительно близких к предкам типа, может служить ланцетник — маленькое рыбообразное животное, схематически изображенное на рис. 518. Мы видим, что у ланцетника нет черепа, и спинная струна, постепенно утоняясь, доходит почти до переднего конца тела. Поэтому ланцетник и его родичи называются бесчерепными. Над спинной струной, вдоль нее, тянется в виде длинной трубки спинной мозг. Подобные ланцетнику предшественники позвоночных, лишенные твердого скелета, не сохранились в осадках минувших времен, но они должны были существовать задолго до появления настоящих позвоночных, т. е. до силура.

Итак, для всех хордовых очень характерно присутствие внутреннего осевого скелета. Наружный скелет имеется лишь

у немногих и для типа в целом имеет лишь подчиненное значение. Трудно дать схему строения скелета, общую для всех позвоночных (*Vertebrata*), к которым относятся такие классы животных, как рыбы, земноводные (лягушки, саламандры), пресмыкающиеся (ящерицы, крокодилы, черепахи), птицы и млекопитающие. Однако у большинства позвоночных мы можем видеть все основные части скелета, изображенные на схематическом рис. 519. Здесь мы видим прежде всего осевой скелет, состоящий из черепа и позвоночного столба, расчлененного на ряд позвонков и продолжающегося кзади в более или менее длинный хвост. К некоторым позвонкам очень часто прикрепляются ребра. Кроме того, обычно имеются две пары конечностей—передняя и задняя. Скелет каждой конечности состоит из ряда отдельных костей. Скелеты конечностей обеих пар причленяются к поясу конечностей—к более или менее прочной опоре, тесно прикрепленной к осевому скелету. Таким образом, мы различаем передний, или плечевой пояс и задний, или тазовой пояс конечностей.

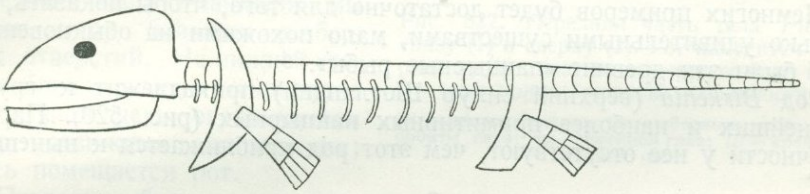


Рис. 519. Схема скелета позвоночного. По Суиннертону.

Спинной мозг тянется вдоль верхней, спинной стороны осевого скелета и в передней части тела расширяется, образуя головной мозг. Пищеварительный канал и другие внутренние органы лежат ниже позвоночного столба.

Древнейшие позвоночные. «Панцырные рыбы»

Древнейшие из известных нам настоящих позвоночных были рыбообразны и жили в воде. Это были «панцырные рыбы», называемые так потому, что они были покрыты снаружи костным панцырем, в то время как внутренний скелет у них не окостеневал. Они настолько сильно отличаются от настоящих рыб, что зоологи и палеонтологии нашего времени считают невозможным отнести эти древнейшие формы к классу рыб. Древнейшие остатки «панцырных рыб» были найдены в нижнем силуре.

Многие из этих «панцырных рыб» входят в особый низший класс современных позвоночных, который носит название бесчелюстных (*Agnatha*). К этому классу относятся так называемые круглоротые, представителем которых может служить ныне живущая минога. Круглоротые, в отличие от всех настоящих рыб, не имеют челюстей, имеют только одно срединное носовое отверстие, которое находится на верхней стороне головы на довольно большом расстоянии от переднего конца головы; у них нет позвонков, а спинная струна, как неокостеневающий эластический тяж, сохраняется в течение всей жизни. Они, далее, лишены парных плавников, характерных для настоящих рыб. Кроме того, существует ряд других признаков, которые говорят за то, что круглоротые

представляют собою особую древнюю ветвь позвоночных, не имеющую непосредственной связи с настоящими рыбами. Многие «панцырные рыбы», повидимому, родственны ныне живущим круглоротым, к которым они приближаются по ряду важнейших признаков — как отсутствие челюстей, отсутствие или слабое развитие парных плавников, присутствие непарного срединного носового отверстия, присутствие спинной струны и т. д. Но тело у панцырных бесчелюстных покрыто панцырем из симметрично расположенных костных пластинок.

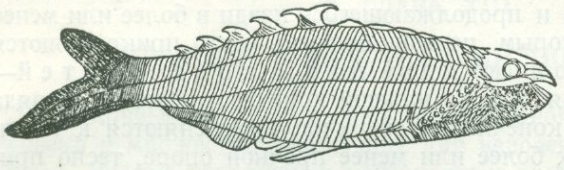


Рис. 520. *Birkenia*. Верхний силур Шотландии. Уменьшено.

Мы рассмотрим представителей некоторых отдельных групп этих древних рыбообразных позвоночных, которые и до сих пор нередко объединяются под названием «панцырные рыбы».

Немногих примеров будет достаточно для того, чтобы показать, насколько удивительными существами, мало похожими на обыкновенных рыб, были эти древние «панцырные рыбы».

Род *Birkenia* (верхний силур Шотландии) принадлежит к группе древнейших и наиболее примитивных панцырных (рис. 520). Парные конечности у нее отсутствуют, чем этот род приближается к нынешним

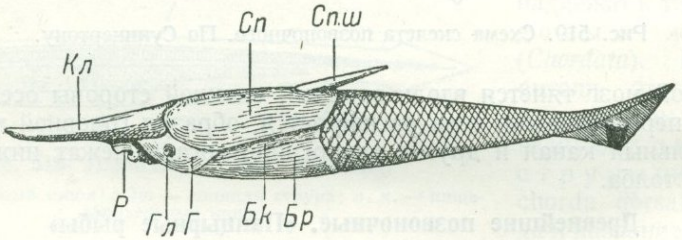


Рис. 521. *Pteraspis*. Нижний девон северной Франции и Англии. Около $^2/_3$ естественной величины. *Р* — ротовое отверстие. Остальные буквы см. в тексте.

круглоротым. Вдоль спины идет срединный ряд шиповидных пластинок. Позади черепа мы видим с каждой стороны ряд круглых отверстий, идущий косо вниз и назад. Это, повидимому, жаберные отверстия; они похожи на жаберные отверстия круглоротых. Тело сплошь покрыто длинными чешуйками; имеется хвостовой плавник, состоящий из двух неравных лопастей, причем задний конец оси тела продолжается в нижнюю лопасть, которая длиннее верхней. Настоящих парных плавников нет, но на тех местах, где имеются пояса конечностей, мы видим большие кожные пластины, а в плечевой области—подвижный шип. Кроме того, имеется один маленький плавник в задней части брюшной стороны.

У представителей рода *Pteraspis* (рис. 521, верхний силур и главным образом нижний девон — нижний древний красный песчаник Англии) передняя часть тела покрыта сплошным костяным панцырем, который состоит из передней заостренной, клювовидной пластинки (*Кл.*), боль-

шой спинной (*Сп.*), большой брюшной (*Бр.*), парных глазных (*Г.*) и парных боковых (*Бк.*) пластинок. От спинной пластинки у заднего ее края отходит в срединной плоскости направленный назад шип (*Сп. ш.*). Позади панцыря тело покрыто ромбическими чешуями.

На рис. 522 изображена передняя часть панцыря снизу (рис. 522 [1]). и сверху (рис. 522 [2]). Мы видим, что эта часть состоит, главным образом, из двух непарных, больших овальных пластинок: спинной и брюшной. На верхней стороне мы видим орбиты двух парных глаз, расположенных по бокам головы, далеко от срединной линии; кроме того, имеется отверстие для непарного, теменного глаза. В заднем отделе передней части панцыря мы видим пару больших жаберных отверстий. На нижней стороне близ переднего конца видна поперечная щель, ограниченная сзади подвижными пластинками; здесь помещается рот.

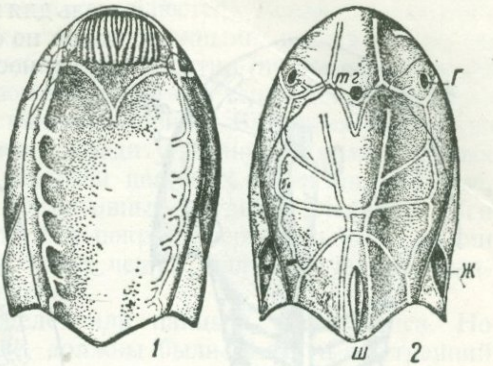


Рис. 522. Передняя часть тела *Pteraspis* снизу (1) и сверху (*2*). Рот находится около ряда продолговатых пластинок близ переднего конца брюшной поверхности.

Ж — общее отверстие для жаберных мешков; *г* — орбиты глаз; *mг*—теменной глаз; *Ш*— срединный спинной шип.

Птераспис был донным животным: об этом свидетельствует некоторое уплощение нижней стороны передней части панцыря, но уплощение тела в спинно-брюшном направлении выражено у птерасписа довольно слабо.

Надо заметить, что задняя часть панцыря изучена пока недостаточно, и наш рис. 521 представляет лишь предполагаемый облик этой части. Хвостовой плавник был, повидимому, неравнолопастным.

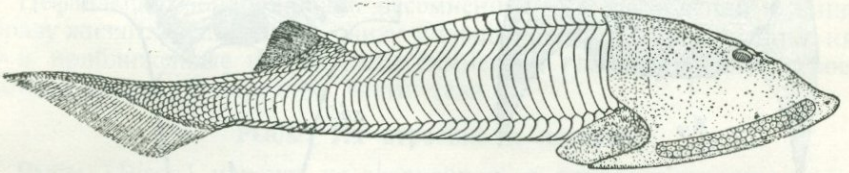


Рис. 523. *Cephalaspis lyelli*. Нижний девон Шотландии. $^2/_5$ естественной величины.

Род *Cephalaspis* (верхний силур, чаще нижний девон) и близкие к нему формы были изучены более подробно, чем все прочие панцырные бесчелюстные (рис. 523). Замечательно, что исследование ископаемых этой группы привело к выяснению строения многих мягких частей тела. Таким образом, *Cephalaspis* и его родичи представляют исключительный интерес для изучающих палеонтологию: результаты, достигнутые в данном случае палеонтологами, показывают, как велики возможности, открывающиеся перед нашей наукой в области изучения анатомии животных древнейших периодов геологической истории.

Тело цефаласписа целиком заключено в панцырь из пластинок и чешуй (рис. 524). Оно — широкое и заметно уплощенное с брюшной сто-

роны. Голова покрыта сверху единым костным щитом, нижние задние углы которого образуют пару направленных назад боковых шипов. Парные глаза приближены к плоскости симметрии и обращены кверху. Между ними лежит маленький теменной глаз. Впереди от последнего находится щель для непарного носового отверстия (которое по своему положению вполне соответствует носовому отверстию миноги из нынеш-

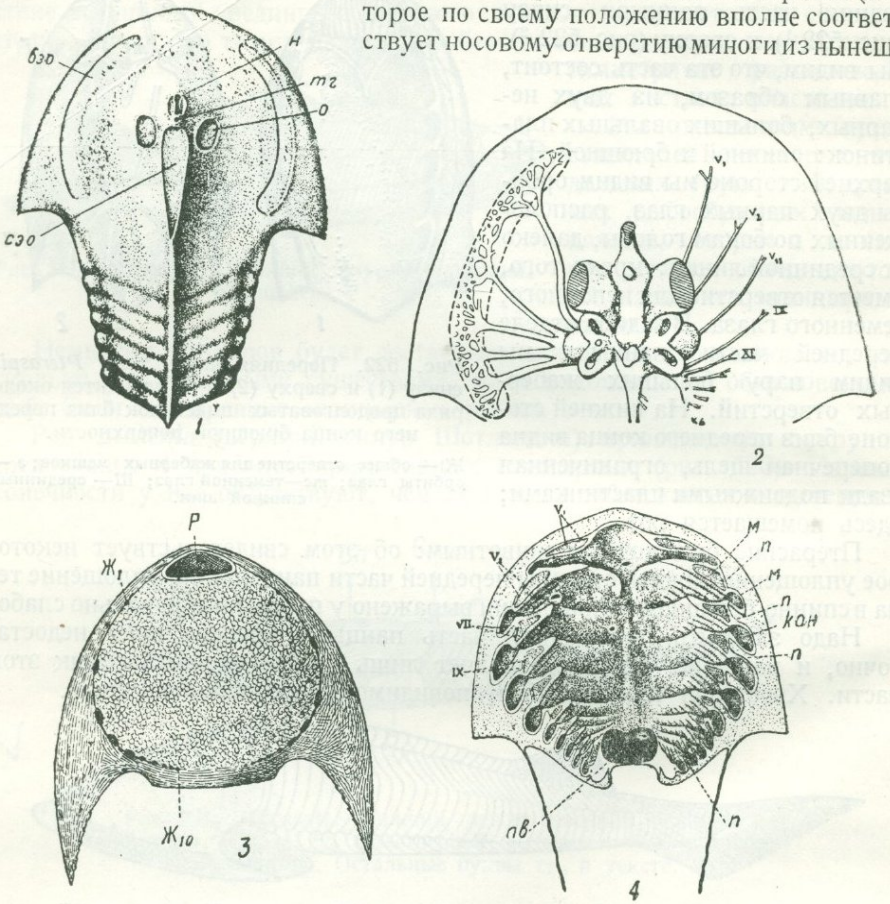


Рис. 524. Анатомия черепа *Kiaeraspis*, одного из родичей цефаласписа (фиг. 1, 3 и 4 несколько уменьшены по сравнению с фиг. 2).

1 — голова сверху; *бэо* — боковой электрический орган; *сэо* — спинной электрический орган; *н* — единственное срединное носовое отверстие; *о* — орбита глаза; *тг* — отверстие для теменного глаза.

2 — схема внутренних органов верхней части головы. Видны мозг, нервы и органы чувств. Слева показаны нервы, идущие по бо́ковому электрическому органу; другие нервы показаны только на правой стороне (пронумерованы). В средней части рисунка видны разные отделы головного мозга и органы чувств; в области уха видны два полукружных канала (*о*).

3 — нижняя, брюшная сторона головы, покрытая мелкими пластинками; *р* — рот; *ж* — жаберные отверстия.

4 — горизонтальный разрез через нижнюю часть головы. Видны десять жаберных мешков и небольшой рот, находящийся впереди. Римские цифры указывают на нервы черепа; *п* — перегородки между жаберными мешками; *кан* — каналы, ведущие из жаберных мешков к поверхности; *пв* — пищевод; *м* — мускулы жаберных мешков.

них круглоротых). Позади теменного глаза имеется удлиненная площадка, покрытая мелкими пластинками; еще по одной такой площадке тянется

вдоль боков головного щита. Предполагают, что на этих трех площадках помещались мощные электрические органы, служившие для защиты от врагов (аналогичные органы имеются у нынешних скатов и угрей). На уплощенной нижней поверхности головного панцыря мы видим спереди небольшое ротовое отверстие, лишенное челюстей. Кзади от ротового отверстия лежит площадка, покрытая подвижными пластинками; по краям этой площадки мы видим жаберные отверстия (по десяти с каждой стороны на рис. 524 [4]). В хвостовом плавнике ось тела идет вдоль верхнего края. Кроме того, имеется спинной плавник. Брюшных плавников нет, но непосредственно за головою, позади упомянутых нами боковых шипов, имеется пара покрытых чешуями широких выростов, которые, возможно, представляют собою примитивные грудные плавники. Вся расположенная позади головы часть тела покрыта вертикальными рядами чешуй. В каждом ряду несколько таких чешуй, большею частью вытянутых в спинно-брюшном направлении.

Мы рассмотрели наружный скелет или панцырь цефаласписа. Но «панцырные», как все позвоночные, должны были иметь и внутренний скелет. Прежде думали, что этот последний был у них исключительно хрящевым, однако оказалось, что у цефаласписа был окостеневший черепной скелет, лежащий под наружным панцырем. Изучение внутренних полостей позволило выяснить анатомическое строение мягких частей головы. Оказалось, что по строению важнейших основных органов цефаласпис вполне схож с нынешними миногами. Эти внутренние мягкие части показаны на рис. 524[2] и 524[3]. На рис. 524[4] голова показана с нижней (брюшной) стороны, с которой удалены покрывающие ее пластинки. Здесь мы видим десять жаберных мешков и пищевод.

На рис. 524 [2] дана схема внутренних органов верхней, спинной части головы: мозга, нервов и органов чувств. Здесь с левой стороны изображены мощные нервные тяжи, направляющиеся к предполагаемым электрическим органам.

Цефаласпис обнаруживает несомненные приспособления к донному образу жизни: расширенное, снизу уплощенное тело, направленные кверху и приближенные к плоскости симметрии глаза и прочное строение единого панцыря передней части тела.

Рыбы. Их строение и история

Рыбы (*Pisces*) похожи на древнейших и наиболее примитивных позвоночных, с которыми мы только что познакомились; но в отличие от этих рыбообразных позвоночных, настоящие рыбы всегда имеют челюсти, а также парные носовые отверстия. Кроме того, жаберные отверстия имеют у них вид щелей, в отличие от круглых жаберных отверстий, которые мы видели у бесчелюстных (например у биркении, рис. 520); эти жаберные щели обычно малочисленны. Далее, рыбы имеют парные плавники — грудные и брюшные.

Рыбы дышат жабрами и являются холоднокровными животными (т. е. не имеют постоянной температуры тела). Поверхность тела у рыб влажная и слизистая; она обычно покрыта чешуями. Размножаются рыбы яйцами, которые обычно мелки и откладываются в большом числе (икра).

Форма тела большею частью приспособлена к нектонному образу жизни. Оно более или менее веретеновидно и сжато с боков; передняя

часть его обычно тупо-коническая, а задняя постепенно выклинивается к заднему концу. Такая каплевидная, или торпедная форма (стр. 290) наиболее приспособлена к быстрому активному плаванию в воде. Органом

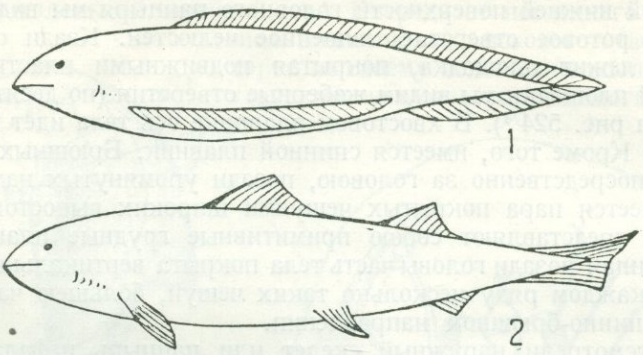


Рис. 525. Схема, поясняющая развитие плавников у рыб. Из книги Бэрри.

движения вперед является хвостовой плавник, имеющий вертикальное положение. Парные плавники служат для поворачивания, а также для замедления движения. Мы увидим, что некоторые позвоночные из других высших классов, приспособившиеся к плаванию, приобрели такую же общую форму тела (например ихтиозавры из пресмыкающихся и дельфины из млекопитающих).

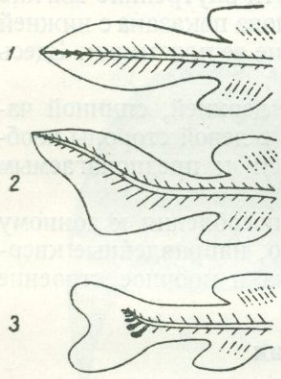


Рис. 526. Схема хвостовых плавников рыб.

1 — равнолопастной (дифицеркальный) плавник; *2* — неравнолопастной (гетероцеркальный); *3* — ложно-равнолопастной (гомоцеркальный). Из книги Ромера.

Но многие рыбы приобрели иную форму тела в связи с переходом к другому образу жизни: например у рыб, приспособившихся к жизни на дне, тело может становиться уплощенным, широким, причем глаза располагаются на верхней, спинной стороне головы.

Плавники у рыб представляют собою складки кожи, поддерживаемые особыми скелетными элементами (рис. 525 [2]). Непарные плавники лежат в срединной плоскости. Индивидуальное развитие их показывает, что на известной стадии существует один непарный плавник, который идет посредине спинной стороны, огибает кончик хвоста и продолжается по брюшной стороне, доходя до туловища (рис. 525 [1]). Здесь он заменяется парой плавников, каждый из которых тянется вдоль одного бока туловища и оканчивается не доходя до головы. Из этих парных плавников затем развиваются две пары плавников: передняя и задняя. Так объясняют многие ученые происхождение парных плавников рыб — конечностей, из которых впоследствии развились конечности наземных позвоночных.

Наиболее примитивный хвостовой плавник делится задним концом позвоночного столба на две почти одинаковые части, или лопасти: верхнюю и нижнюю. Это — р а в н о л о п а с т н о й (дифицеркальный)

плавник (рис. 526 [1]). В плавнике неравнолопастного (гетероцеркального) типа задний конец позвоночного столба отклоняется в верхнюю лопасть; нижняя лопасть обычно короче верхней (рис. 526 [2]). Гетероцеркальный плавник, повидимому, произошел от дифицеркального. Оба эти типа обычны для палеозойских рыб.

Ложно-равнолопастной (гомоцеркальный) плавник (рис. 526 [3]) является характерным для большинства нынешних рыб. В плавнике этого типа верхняя и нижняя лопасти равны, и плавник, видимый сбоку, кажется вполне симметричным, но симметрия эта внешняя, так как задний конец позвоночника здесь отклонен кверху. Рыбы с гомоцеркальным плавником появляются значительно позже, чем рыбы с дифицеркальным и гетероцеркальным плавниками.

Рис. 527. Схематический вертикальный разрез плакоидной чешуи.

Наружный слой (зачерненный) — эмаль; под ним — дентин (затрихование), ниже которого лежит основная пластинка, проболенная отверстием, ведущим в полость зуба. Из Суиннертона.

Большое значение для классификации рыб имеют чешуи, покрывающие обыкновенно тело; поэтому мы рассмотрим основные типы рыбьих чешуй.

Плакоидные чешуи, которые обычны у акул и скатов, имеют строение, очень близкое к строению зубов: каждая такая чешуя имеет костное основание, сквозь которое проходят кровеносные сосуды; она состоит из дентина (ткани, напоминающей во многих отношениях кость) и эмалевидного вещества, образующего тонкий и прочный наружный слой (рис. 527).

Ганоидные чешуи обычно крупнее, чем плакоидные. Типичные ганоидные чешуи имеют ромбическую форму и обычно подвижно сочленены между собою зубовидным отростком верхнего края, входящим в углубление, находящееся на внутренней стороне прилегающей чешуи. Каждая чешуя состоит из костной пластинки, которая покрыта на наружной поверхности слоем особого вещества, близкого к эмали (рис. 528). Иногда чешуи имеют округлую форму и черепитчато налегают одна на другую. Ганоидные чешуи характеризуют так называемых ганоидных рыб, двоякодышащих и некоторых других.

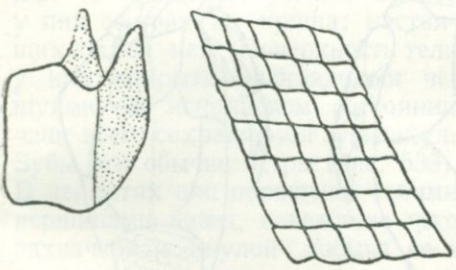


Рис. 528. Ганоидные чешуи.

Слева — ганоидная чешуя одной нижнекаменноугольной рыбы (*Acrolepis*), схематизировано. Справа — ганоидные чешуи одной верхнеюрской рыбы (*Lepidotus*). В естественную величину. Из книги М. Дэвиса.

Циклоидные чешуи тонки, эластичны, округленной, эллиптической или многоугольной формы (рис. 529). Наружная поверхность их обычно покрыта концентрическими линиями. Циклоидные чешуи обычно черепитчато налегают друг на друга.

Ктеноидные чешуи (рис. 530) подобны циклоидным, но отличаются от последних тем, что на одном (заднем) краю у ктеноидных имеется ряд параллельных зубчиков, напоминающих зубчики гребня. Подавляющее большинство ныне живущих рыб имеет циклоидные или

ктеноидные чешуи. К настоящим рыбам следует отнести некоторых девонских «панцырных рыб», которые существенно отличаются от рассмотренных уже нами бесчелюстных «панцырных рыб».

Рис. 529. Циклоидная чешуя одной из ныне живущих костистых рыб(*Naucrates*). Сильно увеличено.

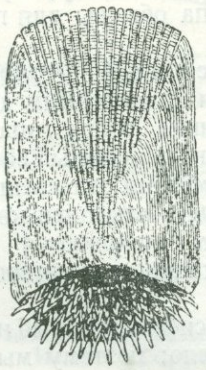


Рис. 530. Ктеноидная чешуя одной из ныне живущих костистых рыб (*Solea*). Сильно увеличено.

Род *Pterichtys* (девон — средний древний красный песчаник Северной Шотландии) принадлежит к особой группе «панцырных рыб» (рис. 531). Общая форма тела у представителей этого рода напоминает эвриптеруса из класса ракоскорпионов (стр. 320). Эти животные имеют пару «боковых органов» — придатков, которыми птерихтис опирался на дно. У птерихтиса можно различать маленький передний головной панцырь и туловищный панцырь; каждый из этих панцырей состоит из многих костных пластинок. Задняя часть тела была покрыта чешуями; кроме хвостового плавника, состоящего из двух неравных лопастей, имеется треугольный спинной плавник. Соответственно бетонному образу жизни, парные глаза сильно сближены друг с другом и находятся

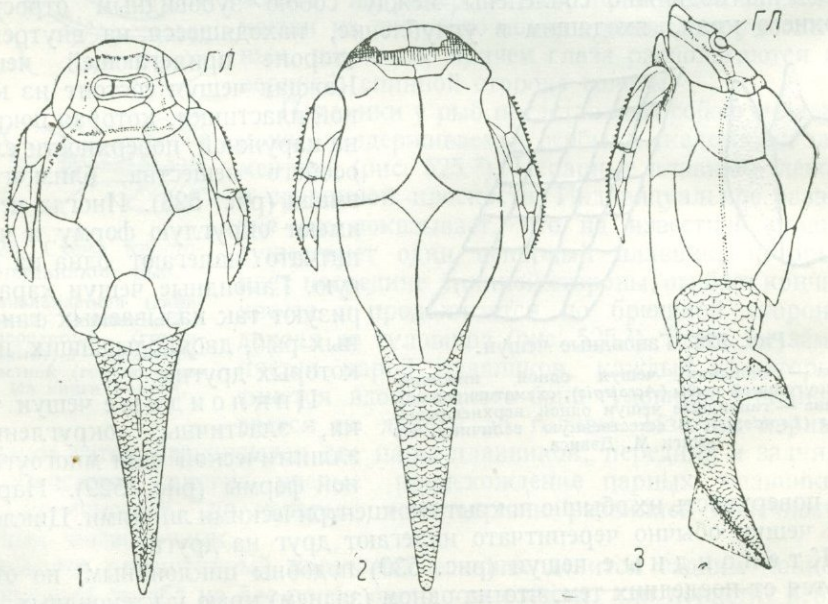


Рис. 531. *Pterichtys*. Нижний девон Шотландии.

1 — сверху; *2* — снизу; *3* — сбоку. *Гл.* — глаза. Около 2/3 ест. величины

на верхней стороне головного щита. Между ними находится непарный теменной глаз. Поперечная ротовая щель расположена на нижней стороне головного панцыря. Имеются челюсти.

Одним из древнейших родов рыб является род *Coccosteus* (средний девон) — представитель своеобразной группы «панцырных рыб», у которых есть сочленение костных пластинок головы с костными пластинками передней части туловища (рис. 532). В отличие от рассмотренных уж нами «панцырных рыб», у коккостеуса окостеневает (правда, лишь отчасти) позвоночный столб. Кроме того, сильно развитый тазовой пояс, повидимому, указывает на присутствие брюшных плавников. В отличие от знакомых уже нам «панцырных рыб», коккостеус имеет челюсти со своеобразными зубами, которые, может быть, не соответствуют зубам остальных рыб.

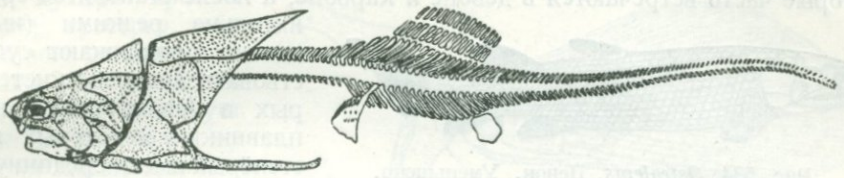


Рис. 532. *Coccosteus decipiens*. Средний девон Шотландии. Уменьшено в 3 раза.

Группа, к которой принадлежит коккостеус, согласно результатам тщательных исследований последних лет, примыкает ближе всего к акулам. Акулы принадлежат к хрящевым рыбам. Скелет у них состоит из хряща; настоящих костей нет. Поверхность тела у них покрыта плакоидными чешуями. В ископаемом состоянии чаще всего сохраняются зубы акул. Зубы эти обычно остры (рис. 533). В челюстях они обращены своими вершинами назад, вследствие чего захваченная акулой добыча не может выскользнуть из пасти. Зубы расположены рядами, причем ряды новых зубов продвигаются вперед по мере выпадения старых зубов.

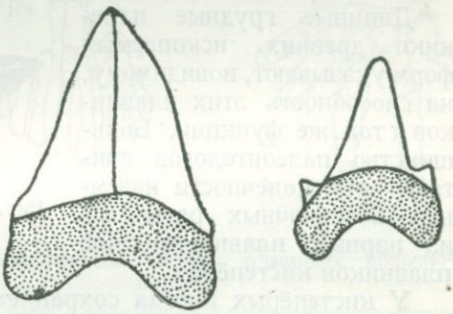


Рис. 533. Зубы акул. Справа — верхнемеловая акула (род *Lamna*, слева — верхнетретичная (род *Carcharodon*). Уменьшено.

Зубы акул состоят, как и у других позвоночных, из к о р н я, помещающегося в мягких тканях, и к о р о н к и, возвышающейся над поверхностью. Коронка зуба состоит, так же как и плакоидная чешуя, из дентина и эмали.

Все остальные рыбы объединяются под названием к о с т н ы х (*O s t e i c h t h y e s*); внутренний скелет у большинства их костный. Тело покрыто чешуями ганоидного или циклоидного и ктеноидного типа. Плакоидных чешуй не бывает.

Более древние и более примитивные из костных рыб покрыты обычно ганоидными чешуями и объединялись раньше под названием г а н о и д-

ных. Теперь это название почти не употребляется для обозначения отряда или какой-либо другой определенной таксономической единицы, хотя им нередко пользуются как общим названием групп рыб, происшедших от акулообразных предков и покрытых ганоидными чешуями, т. е. чешуями, состоящими из внутреннего костного и наружного эмалевидного слоя. Одной из таких групп являются кистепёрые рыбы, которые часто встречаются в девоне и карбоне, а после становятся сравнительно редкими (ныне однако продолжают существовать два рода кистепёрых в Африке). Парные плавники у некоторых кистепёрых имеют срединную, покрытую чешуями ось, от которой расходятся тонкие плавниковые лучи (рис. 535). Но типичные для кистепёрых парные плавники (рис. 534) обнаруживают сходство с конечностями наземных позвоночных. Это видно на рис. 536, где схематически изображены для сравнения передний плавник одной из девонских кистепёрых рыб и правая передняя нога одного из примитивных палеозойских наземных позвоночных.

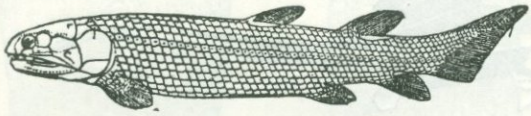


Рис. 534. *Osteolepis*. Девон. Уменьшено.

Ныне живущие кистепёрые часто поддерживают свое тело над поверхностью дна с помощью грудных (передних парных) плавников.

Длинные грудные плавники древних ископаемых форм указывают, повидимому, на способность этих плавников к той же функции. Большинство палеонтологов считает, что конечности наземных позвоночных развились из парных плавников типа плавников кистепёрых.

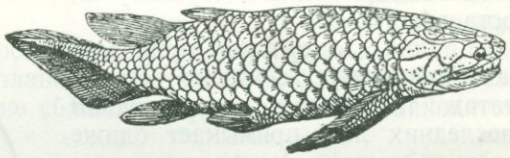


Рис. 535. *Holoptychius*. Девон. Сильно уменьшено.

У кистепёрых иногда сохраняется спинная струна, иногда же позвонки окостеневают. Хвостовой плавник у них дифицеркальный или более или менее гетероцеркальный, но до гомоцеркального типа не развивается.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что у ныне живущих кистепёрых плавательный пузырь служит до известной степени для дыхания, хотя этот пузырь не настолько уподобился легким, как у так называемых легочных рыб.

Двоякодышащие или легочные рыбы (*Dipnoi*) близки во многих отношениях к кистепёрым. Некоторые ученые даже считают легочных ветвью, обособившейся непосредственно от древних кистепёрых; но возможно, что те и другие произошли от более примитивных «ганоидных». Двоякодышащие представляют большой интерес в том отношении, что они иллюстрируют собою переход от водного образа жизни к наземному. Поэтому изучение этих рыб весьма важно для выяснения вопроса о происхождении наземных позвоночных. Легочные рыбы появились очень давно: остатки их известны уже в нижнедевонских осадках. Некоторые из ныне живущих и ископаемых двоякодышащих изображены на рис. 537. Строе-

ние этих рыб характеризуется некоторыми примитивными чертами: так скелет у них окостеневает лишь частично. Парные плавники имеют хрящевую ось и похожи на плавники некоторых кистепёрых. Хвостовой плавник — равнолопастной или неравнолопастной, но не ложно-равнолопастной. Тело покрыто черепитчато налегающими циклоидными чешуями. Плавательный пузырь принял форму простого или двойного удлиненного мешка с ячеистым строением и действует как легкое. В то же время имеются и жабры. Поэтому-то эти рыбы и называются двоякодышащими.

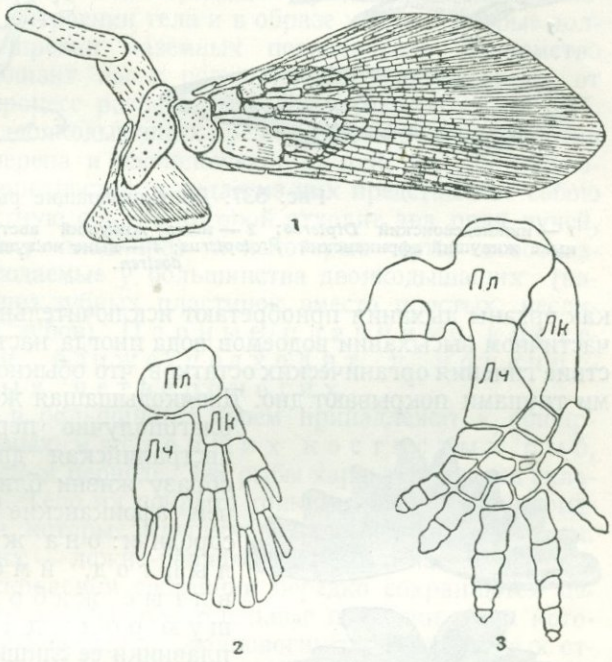


Рис. 536. Происхождение ноги у наземных позвоночных.

1 — грудной плавник и плечевой пояс верхнедевонской кистепёрой рыбы (*Sauripterus*). В пределах плавника внутренняя кривая показывает границу между мясистой, покрытой чешуями частью плавника (заключающей в себе прототип костей: плечевой, лучевой, локтевой, пястных и пальцев) и расположенными кнаружи от нее расходящимися лучами, которые идут к периферии плавника; *2* — кости того же плавника без плечевого пояса; *3* — правая нога одного из пермских стегоцефалов. *Пл* — плечевая кость; *Лч* — лучевая, *Лк* — локтевая. По Грегори.

Для двоякодышащих характерно строение зубов. В верхней и в нижней челюстях здесь, вместо одиночных зубов, имеются гребенчатые зубные пластинки (рис. 538), которые, правда, из ныне живущих родов сохранились лишь у одного (*Neoceratodus*). Изучение развития зубных пластинок у этого рода показало, что они получаются вследствие слияния отдельных зубов. Зубной аппарат приспособлен для раздавливания и растирания мягких растений и живущих между ними животных.

Так как эти рыбы имеют большое значение для вопроса о развитии наземных позвоночных из водных, мы познакомимся немного с нынешними представителями двоякодышащих и с их образом жизни.

Все они живут в настоящее время на южных материках: один род — в Австралии, другой — в Африке, третий — в Южной Америке.

Австралийския двоякодышащая рыба (*Neoceratodus*, рис. 537 [2]) достигает почти 2 *м* в длину. Эта рыба живет в небольших водоемах, в которых стоячая вода обычно сохраняется в течение всего года. В таких водоемах, полных богатой водной растительностью, рыба эта водится в большом количестве. Она ленива и малоподвижна, обычно лежит на дне. Питается она ракообразными, червями, моллюсками, которых она

пожирает вместе с растениями. Плавательный пузырь постоянно функционирует как легкое, совместно с жабрами. Но в жаркое время года, когда гниющие остатки животных и растений заражают воду, дыхание жабрами становится затруднительным или невозможным, и тогда легкие

Рис. 537. Двоякодышащие рыбы.

1 — нижнедевонский *Dipterus*; *2* — ныне живущий австралийский *Neoceratodus*; *3* — ныне живущий африканский *Protopterus*; *4* — ныне живущий южноамериканский *Lepidosiren*.

как органы дыхания приобретают исключительно важное значение. При частичном высыхании водоемов вода иногда настолько заражается вследствие гниения органических остатков, что обыкновенные рыбы мрут и своими трупами покрывают дно. Двоякодышащая же рыба в таких условиях благополучно переживает. В общем же, австралийская двоякодышащая рыба по образу жизни ближе к настоящим рыбам, чем африканские и южноамериканские ее сородичи: она живет в воде круглый год, имеет хорошо развитые жабры, играющие большую роль для дыхания. Парные плавники ее слишком слабы для того, чтобы поддерживать грузное тело и для передвижения по дну служить не могут.

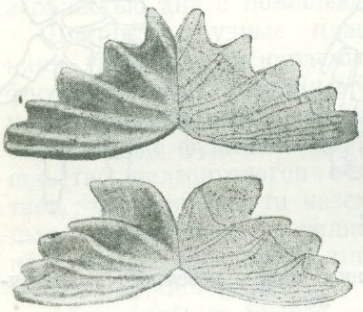


Рис. 538. Зубные пластинки *Ceratodus runciatus*. Верхний триас Вюртемберга (Германия). Наверху — верхняя пластинка (нёбная), внизу — нижняя (нижнечелюстная). Пунктирная линия воспроизводит очертания недостающих частей ископаемого.

Африканская двоякодышащая рыба (*Protopterus*) — хищник (рис. 537 [3]). Живет она в болотах, которые тянутся вдоль берегов рек. Она гораздо более активна, чем австралийская двоякодышащая рыба, подвижна. Главным органом движения у нее, как у всех рыб, является хвост. Длинные парные «плавники» бесполезны для плавания, но ими рыба пользуется для поддержания тела над поверхностью дна и для ползанья. При наступлении сухого времени года рыба зарывается в ил, образует вокруг себя особую капсулу из слизи и ила, и в таком положении переживает до следующего дождливого сезона, дыша исключительно воздухом, который поступает через отверстие в передней части капсулы.

Южноамериканская двоякодышащая рыба (*Lepidosiren*) живет в обширных болотах, расположенных главным образом вдоль больших рек (рис. 537 [4]). Болота эти отличаются пышной растительностью. В сухое время года болота сокращаются в своей площади и даже пересыхают. Рыба имеет червевидное тело; она лениво ползает, извиваясь, по дну,

иногда опираясь на свои задние парные плавники. Питается она и животной и растительной пищей. Сухое время года рыба переживает в трубовидной норе, подобно африканской двоякодышащей рыбе.

Мы рассмотрели двоякодышащих, так как эта древняя и своеобразная группа, характеризующаяся «промежуточным» образом жизни, может помочь нам подойти к важному и нелегкому вопросу о происхождении наземных позвоночных. Эти странные существа служат иллюстрацией тех изменений в строении тела и в образе жизни, которые должны были претерпеть предки наземных позвоночных. Знакомство с двоякодышащими приблизит нас к познанию тех условий среды, от которых зависел этот процесс развития первых четвероногих из рыб. Но мы не можем считать двоякодышащих предками четвероногих: против этого говорят строение черепа и расположение костей, его составляющих, затем устройство конечностей (каждая из них представляет собою длинную, членистую костную ось, от которой отходят два ряда лучей, поддерживающих перепонку плавника) и некоторые черты своеобразной специализации, наблюдаемые у большинства двоякодышащих (например присутствие больших зубных пластинок вместо простых, несливающихся друг с другом зубов). Парные плавники кистепёрых, как мы видели, ближе подходят к конечностям примитивных четвероногих.

Ныне живущие рыбы в большинстве своем принадлежат к обширной группе так называемых настоящих костистых рыб, которые появляются в юрском периоде. Эти рыбы характеризуются сильным окостенением скелета. Тело их покрыто тонкими чешуями циклоидного или ктеноидного типа, которые черепитчато налегают друг на друга. Хвостовой плавник у них — ложно-равнолопастного типа. Благодаря окостенению скелета в ископаемом состоянии нередко сохраняются целые скелеты; однако часто встречаются отдельные позвонки, тела которых имеют цилиндрическую форму и двояковогнуты. В третичных отложениях и в настоящее время виды настоящих костистых рыб чрезвычайно многочисленны. Они приспособились к самым разнообразным условиям существования и живут как в морях, так и в реках и озерах; некоторые населяют даже вечно темные и холодные глубины океанов.

Возникновение наземных позвоночных

Как водные позвоночные — рыбы — могли переселиться на сушу? Этот вопрос пока еще не может считаться вполне изученным. Надо думать, что предки наземных позвоночных были рыбами, жившими приблизительно в таких условиях, как нынешние двоякодышащие рыбы: в условиях жаркого климата, при правильном чередовании сухого и дождливого времени года (вместо последовательной смены четырех времен года, существующей ныне в умеренном поясе). Рыбы, жившие в подобных условиях на материке, могли довольствоваться кислородом, содержащимся в воде, в дождливое время года. Но после того как наступало сухое время, потоки замедляли свое движение, и обильные водами реки сменялись целым рядом небольших и мелких водоемов со стоячей водой, где погибало множество растений и животных.

Процессы гниения остатков этих организмов поглощали запасы содержащегося в воде свободного кислорода, и жизнь обыкновенных рыб, дышащих исключительно жабрами, становилась затруднительной или

даже невозможной. В таких условиях должны были сохраниться и развиваться, в силу естественного отбора, рыбы, которые были способны в той или иной степени использовать кислород воздуха, — рыбы и с легочным и с жаберным дыханием. Так должны были возникнуть предки наземных позвоночных, подобные двоякодышащим рыбам.

Таким образом этими животными уже был сделан значительный шаг в сторону приспособления к жизни на суше. Дальнейшее усиление легочного дыхания и других приспособлений ко все более и более продолжительному пребыванию вне воды привело к развитию первых примитивных наземных позвоночных — первых земноводных.

Земноводные

Выйдя на сушу, предки четвероногих попали в условия, которые во многих отношениях были благоприятны для развития и распространения этих животных: во-первых, здесь они уже не страдали от недостатка кислорода в какое бы то ни было время года; во-вторых, будучи первыми позвоночными суши, они должны были встретить здесь обильные запасы пищи, так как первые растения перешли из воды на сушу значительно раньше, чем первые позвоночные; в-третьих, первые позвоночные, переселившиеся из воды на сушу, не имели здесь таких опасных врагов, какими изобиловали моря. Эти обстоятельства должны были способствовать быстрому распространению первых наземных позвоночных, быстрому освоению ими различных областей и, следовательно, быстрому развитию многочисленных и разнообразных форм.

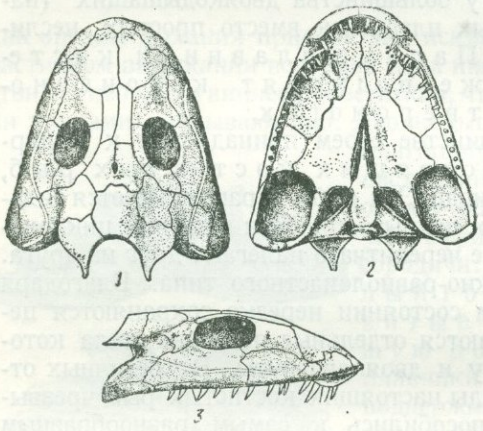


Рис. 539. Верхнедевонское земноводное *Ichtyostega*. Уменьшено. Восстановленный череп сверху (*1*), снизу (*2*) и сбоку (*3*).

Древнейшим и наиболее примитивным классом наземных позвоночных является класс земноводных (*Amphibia*). Древнейшие земноводные известны из верхнего девона Гренландии (рис. 539).

Земноводные имеют, подобно рыбам, влажную и слизистую кожу. Слизь в большом количестве выделяется многочисленными слизевыми железами кожи. Земноводные холоднокровны. Они несут мелкие и многочисленные яйца (икринки), которые, как и у рыб, не защищены снаружи сколько-нибудь прочным покровом от высыхания; поэтому яйца откладываются в воде. Из яйца быстро вылупляется личинка, так как маленькое яйцо содержит слишком малый запас питательных веществ для длительного пребывания зародыша в яйце. Личинка некоторое время живет в воде, где дышит жабрами. Развиваясь, она приобретает форму взрослого земноводного и переходит к легочному дыханию. Таким образом, эти животные проводят часть своей жизни в воде; поэтому они и были названы земноводными. Следовательно, строение яиц и способ индивидуаль-

ного развития ставят земноводных в тесную зависимость от водной среды, без которой они не могут развиваться; они могут жить и размножаться только близ водоемов. Это обстоятельство, конечно, значительно ограничивает возможность распространения земноводных.

Непарные плавники, существующие у рыб, у земноводных отсутствуют, так как они нужны лишь водным животным. Впрочем, некоторые земноводные имеют высокий и сжатый с боков хвост, которым они могут пользоваться для плавания. Парные же плавники рыб, как мы видим, преобразовались у земноводных в ноги — конечности, служащие для поддержания тела на поверхности почвы и для хождения.

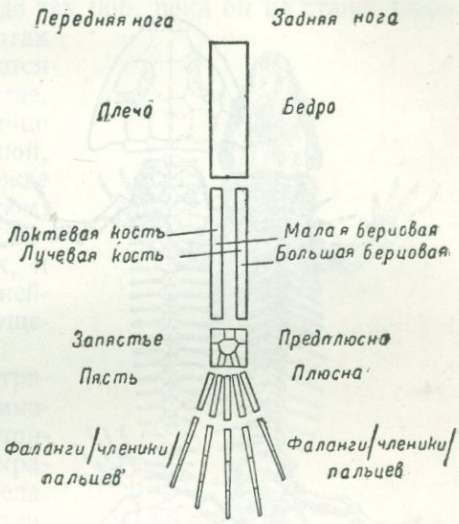


Рис. 540. Схема строения ноги наземного позвоночного.

Скелет ноги у земноводных имеет характерные черты строения скелета конечности наземного позвоночного (рис. 540). Каждая нога (передняя или задняя — безразлично) содержит одну длинную кость, которая сочленяется с поясом конечностей. Ниже идут две длинные кости, лежащие рядом. Еще ниже следует отдел, состоящий из многих небольших костей, за которыми расположены пять костей, служащие основаниями для пяти пальцев. Названия костей конечностей даны на схематическом рис. 540. Конечности всех выше стоящих классов наземных позвоночных — более или менее значительные видоизменения этого основного типа.

Ребра, которые отходят от позвонков, не соединяются на брюшной стороне (рис. 540). Череп сочленяется с позвоночником двумя затылочными мыщелками (так называются бугорки с уплощенными поверхностями, служащими для сочленения костей), так же как у млекопитающих, в то время как у пресмыкающихся и у птиц имеется лишь один затылочный мыщелок.

Нынешние земноводные принадлежат, главным образом, к двум отрядам: к отряду хвостатых (к которому относятся саламандры и тритоны) и к отряду бесхвостых (который включает лягушек и жаб). Они совершенно лишены панцыря и каких бы то ни было твердых образований в коже.

От карбона до триаса включительно существовал своеобразный отряд так называемых покрытоголовых, или стегоцефалов (*Stegocephala*). У этих земноводных (рис. 541) голова имеет сплошной костный панцырь с отверстиями для ноздрей, глаз и одно центральное отвер-

стие для непарного теменного глаза. Нижняя, брюшная сторона туловища и хвоста обычно покрыта панцырем из налегающих друг на друга чешуек. Позвоночный столб развит примитивно; сохраняется спинная струна, которая лишь у более высоко специализированных стегоцефалов заменяется вполне окостеневающими телами позвоночников.

Имеются конические зубы. Тело внешне похоже на крокодила. К этому отряду относятся крупнейшие из всех существовавших когда-либо земноводных.

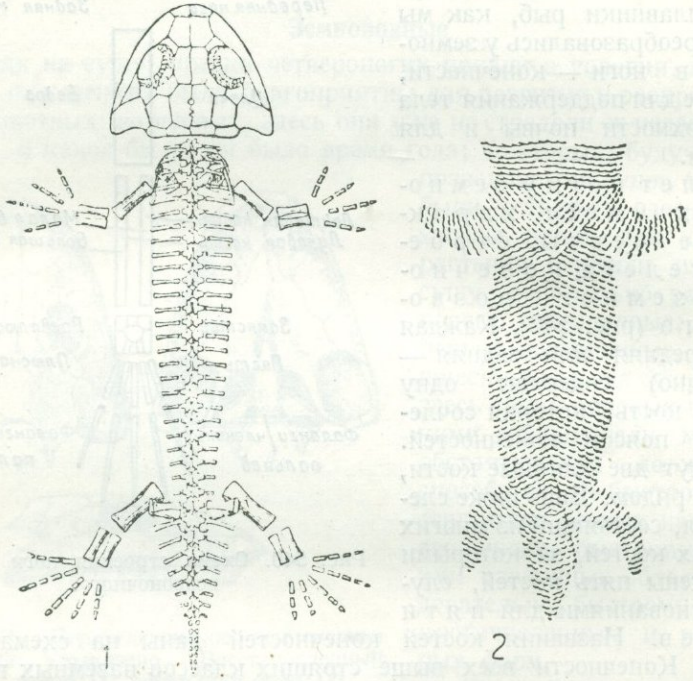


Рис. 541. Стегоцефал (*Branchiosaurus amblystomus*). Реставрация скелета (*1*) и брюшного чешуйчатого покрова (*2*). Нижняя пермь. Саксония (Германия). В естественную величину.

Может возникнуть вопрос: почему стегоцефалы относятся именно к классу земноводных? — В пользу этого совершенно определенно говорит анатомическое строение скелета, а в частности следующие особенности последнего, отличающие его от скелета других наземных позвоночных: 1) ребра не соединяются между собою на брюшной стороне тела; 2) скелет у не достигших зрелости экземпляров имеет жаберные дуги, которые иногда сохраняются и у взрослых животных (в таких случаях эти последние дышали и легкими и жабрами); 3) на костях головы сохраняются отпечатки слизевых каналов. Кроме того, стегоцефалы обнаруживают некоторое сходство с кистепёрыми рыбами по строению зубов, по присутствию теменного глаза, по расположению костей верхней части черепа и по другим признакам.

Пресмыкающиеся

Земноводные, как мы видели, сохранили определенную связь с водной средой, вне которой не могут откладываться яйца и не могут развиваться личинки. Пресмыкающиеся (*Reptilia*), которые произошли от примитивных земноводных, менее зависят от среды: близость водоемов уже не является необходимым условием для развития пресмыкающегося из яйца. Дело в том, что пресмыкающиеся кладут яйца довольно крупные, с большим количеством желтка, и поэтому зародыш может развиваться в яйце до тех пор, пока он не станет похожим на родителей в основных чертах своего строения. Яйца откладываются в сравнительно небольшом количестве, и что особенно важно — каждое яйцо защищено снаружи прочной скорлупой, предохраняющей содержимое прежде всего от высыхания. Таким образом, яйцо пресмыкающихся существенно отличается от «икринки» земноводных, и строение его является одним из важнейших приспособлений к условиям существования на суше.

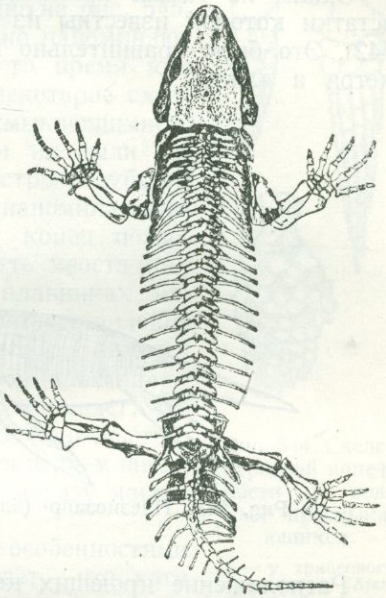


Рис. 542. *Seymouria*. Вид сверху. Естественная величина — около полуметра. Пермь.

Вместе с тем, пресмыкающиеся утратили слизевые железы, которые у земноводных поддерживали влажное состояние кожи, вследствие чего сильно сократилось испарение с поверхности тела. Таким образом, пресмыкающиеся значительно совершеннее приспособлены к жизни на суше, чем амфибии, и могут жить в гораздо более разнообразных условиях, чем земноводные, которые могут существовать лишь близ воды.

Этим и надо объяснить быстрое распространение пресмыкающихся по поверхности древней суши и вытеснение ими земноводных, а также развитие среди пресмыкающихся форм, приспособленных к самым разнообразным условиям существования.

Древнейшие пресмыкающиеся известны из верхнего карбона Северной Америки. В пермском периоде они уже были представлены многочисленными, разнообразными формами, нередко достигавшими крупных размеров. Но настоящим «веком пресмыкающихся» был, как мы скоро увидим, мезозой.

Ныне живущие пресмыкающиеся — ящерицы, змеи, черепахи, крокодилы и другие — не дают представления об истории развития пресмыкающихся на протяжении конца палеозоя и всего мезозоя, когда они переживали время своего расцвета. Всем вымершим и ныне живущим пресмыкающимся можно, однако, дать следующую общую характеристику. Пресмыкающиеся — холоднокровные животные, т. е. у них нет механизма, который регулировал бы теплоту тела, а потому активность животного зависит от температуры среды. Соответственно этому ныне

живущие пресмыкающиеся распространены преимущественно в теплых странах. Тело у них покрыто чешуями. Дышат они легкими. Череп сочленяется у них с позвоночником обычно посредством одного затылочного мыщелка. Они, как земноводные, имеют две пары конечностей, которые, впрочем, могут исчезать (например у змей). Конечности, как и все тело, видоизменяются у разных пресмыкающихся применительно к самым разнообразным способам передвижения: к медленному ползанию, беганию, плаванию, летанию и т. д.

Наиболее примитивные и древние пресмыкающиеся имеют еще много общего со стегоцефалами, от которых они, вероятно, произошли.

Одним из самых примитивных пресмыкающихся была *Seymouria*, остатки которой известны из нижней перми Северной Америки (рис. 542). Это было сравнительно небольшое животное, достигавшее около метра в длину.

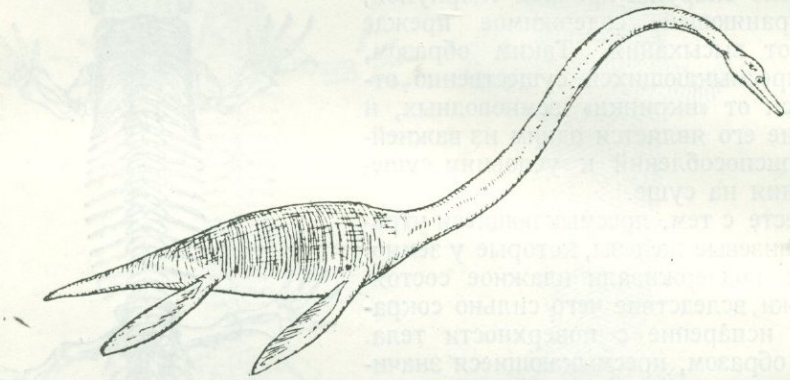


Рис. 543. Плезиозавр (эласмозавр). Верхний мел. Уменьшено в 100 раз.

Расположение кроющих костей черепа вполне соответствует тому, что наблюдается у некоторых примитивных стегоцефалов. Хорошо развит теменной глаз. Остальные части черепа также в общем напоминают анатомическое строение соответствующих частей черепа примитивных земноводных; то же можно сказать и о зубах, а также и о скелете туловища. Конечности — короткие, массивные. Массивный плечевой пояс помещается близ головы. Это было, повидимому, насекомоядное животное.

Возможно, что сеймурия близка к той древнейшей группе пресмыкающихся, от которой произошли остальные группы этого класса.

Проследить дальнейшие пути развития пресмыкающихся невозможно в этом кратком очерке. Чтобы дать некоторое представление о колоссальном разнообразии, мы упомянем лишь немногие из важнейших групп мезозойских пресмыкающихся.

Плезиозавры (рис. 543) были приспособлены к жизни в море. В этом отношении плезиозавры напоминают некоторых высших позвоночных — млекопитающих, которые, покинув сушу, вторично приспособились в водному образу жизни в морях. Тело было покрыто гладкой кожей, которая утратила чешуи (это известно по отпечаткам кожи, иногда сохраняющимся в ископаемом состоянии). Шея обычно длинная,

иногда чрезвычайно длинная. Конечности передние и задние развиты одинаково, ластообразны (подобны веслам) и являются главными органами движения вперед. В связи с приспособлением к водному образу жизни, скелет конечности сильно изменился; в частности, увеличилось число члеников (фаланг) пальцев (рис. 544[3]), и получилось гибкое «весло», состоящее из многочисленных коротких костей.

Другой группой мезозойских пресмыкающихся, приспособившихся к нектонному образу жизни в море, являются ихтиозавры (рис. 545), которые среди пресмыкающихся занимают такое же положение, какое киты и дельфины занимают среди млекопитающих. Ихтиозавры весьма похожи на типичных рыб по форме тела, как это видно на рис. 545. При этом замечательно, что особенно сильно напоминают рыб ихтиозавры более поздних эпох, в то время как древнейшие ихтиозавры сохраняют еще некоторое сходство с обыкновенными наземными пресмыкающимися. Ихтиозавры были хищниками. Челюсти их были вооружены многочисленными коническими острыми зубами. Хвост — сжатый с боков, с плавником, напоминающим хвостовой плавник рыб. Однако задний конец позвоночника отклоняется не в верхнюю лопасть хвоста (как это мы наблюдали в гетероцеркальных плавниках настоящих рыб), а в нижнюю. Рис. 546 дает представление о развитии хвоста у ихтиозавров от триаса до верхней юры. Конечности, или ласты ихтиозавров напоминают рыбьи плавники. Однако строение их показывает, что они происходят от настоящих «наземных» конечностей, существенно отличаясь от последних увеличением числа фаланг в связи с переходом к водному образу жизни (рис. 544[1] и 544[2]).

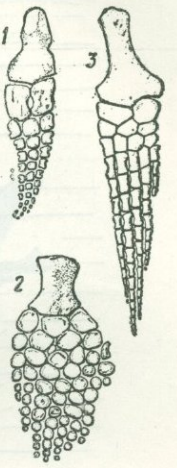


Рис. 544. Скелет передней конечности у водных пресмыкающихся.

1 — у триасового ихтиозавра (*Merriama*); *2* — у юрского ихтиозавра (*Ophthalmosaurus*) и *3* — у мелового плезиозавра (*Elasmosaurus*).

Знакомство с этими и с другими особенностями строения ихтиозавров вполне доказывает, что хотя ихтиозавры очень похожи на своих отдаленных предков — рыб, они, однако, отнюдь не сделались снова рыбами: эволюционный путь, пройденный наземными предками ихтиозавров, отражается на всем строении этих последних и совершенно исключает возможность возврата ихтиозавров к рыбам. В частности, не может быть сомнения в том, что ихтиозавры дышали исключительно легкими.

Одно из интереснейших приспособлений к жизни в море заключается в том, что ихтиозавры (по крайней мере некоторые из них) были живородящими. Этим они были избавлены от необходимости посещать берег для откладывания яиц. В этой особенности ихтиозавров позволяют удостовериться довольно многочисленные находки ископаемых остатков беременных самок с зародышами.

Трудно сказать, когда появились первые ихтиозавры; но это было задолго до среднего триаса, когда существовали уже довольно высоко специализированные формы. Исчезают ихтиозавры, повидимому, в начале верхнемеловой эпохи.

Динозавры представляют собой весьма обширную группу, важнейшую из групп пресмыкающихся мезозоя. Они нередко достигали

значительных, иногда гигантских размеров. Это были обитатели суши, где они в течение мезозоя были «господами положения». Конечности у них были длинные. Задание конечности часто длиннее передних. Каждая нога имела пять пальцев с когтями. Череп был очень мал. По сравнению с млекопитающими — господствующими наземными позвоночными более поздних времен — динозавры были малоподвижны и глупы. Головной мозг их был удивительно мал. Они могли получить столь широкое распространение в мезозойскую эру лишь потому, что

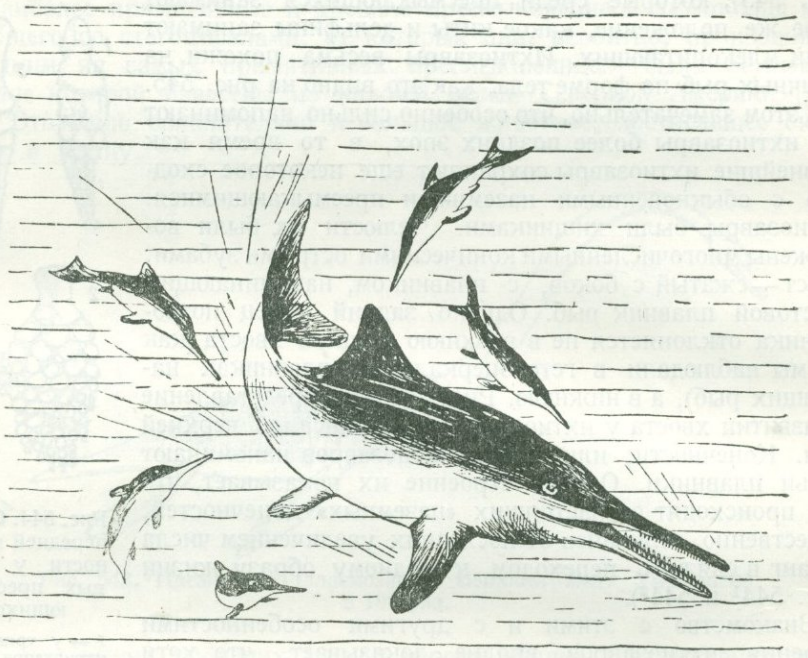


Рис. 545. Реставрация ихтиозавра. Самка с детенышами. По Найту.

до появления пресмыкающихся суша была совершенно свободна от крупных наземных животных, если не считать земноводных, селившихся лишь по берегам различных водоемов. Одни из динозавров были хищниками, другие питались растительной пищей.

Некоторое представление о разнообразии форм, относящихся к группе динозавров, дают рис. 547—550.

На рис. 551 дано изображение одного из верхнемеловых динозавров, скелет которого найден в Дальневосточном крае на р. Амуре и хранится в Центральном геологическом музее в Ленинграде.

Птерозавры были летающими животными. Они имели пару перепончатых крыльев. Для поддержки крыла был сильно удлинен пятый палец передней конечности (рис. 552). Птерозавры известны от верхнего триаса, переживают эпоху своего расцвета и обилия в юре и исчезают в верхнем мелу. Некоторые из них были не больше воробья, другие достигали значительных размеров. Один из птерозавров верхнего мела достигал 8 *м* в размахе крыльев и одним крылом мог бы покрыть любую из крупнейших летающих птиц нашего времени.

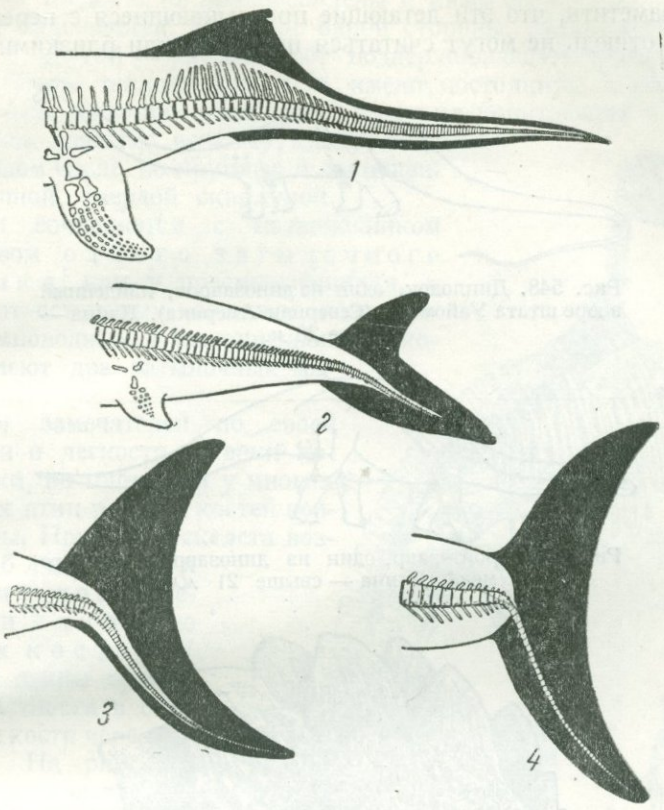


Рис. 546. Хвостовые плавники у различных ихтиозавров.

1 — один из триасовых ихтиозавров (о. Шпицберген); *2* — молодая особь одного из нижнеюрских (верхнелейасовых) ихтиозавров (Вюртемберг); *3* — тот же ихтиозавр, взрослая особь; *4* — один из верхнеюрских ихтиозавров (Золенгофен, Бавария). По Абелю

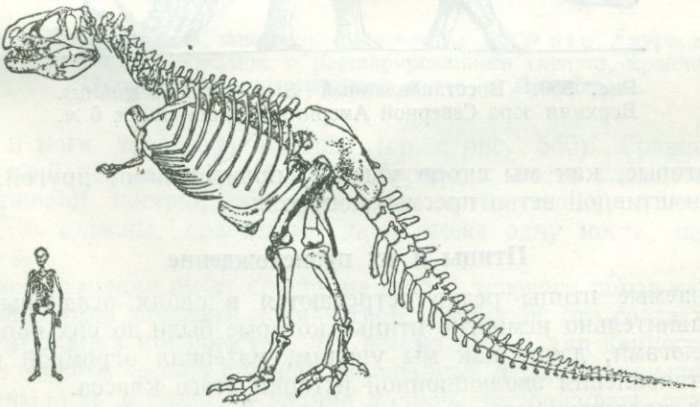


Рис. 547. Восстановленный скелет *Tyrannosaurus rex*. Верхний мел Северной Америки. Для сравнения рядом помещен скелет человека.

Надо заметить, что эти летающие пресмыкающиеся с перепончатыми крыльями отнюдь не могут считаться предками или близкими родичами

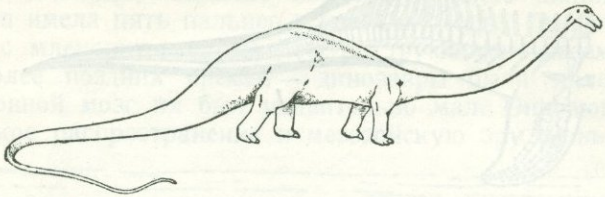


Рис. 548. Диплодок, один из динозавров, найденный в юре штата Уайоминг (Северная Америка). Длина — свыше 26 *м*.

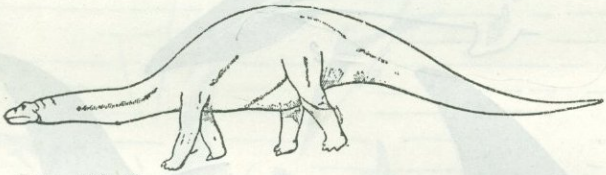


Рис. 549. Бронтозавр, один из динозавров нижнего мела. Длина — свыше 21 *мм*.

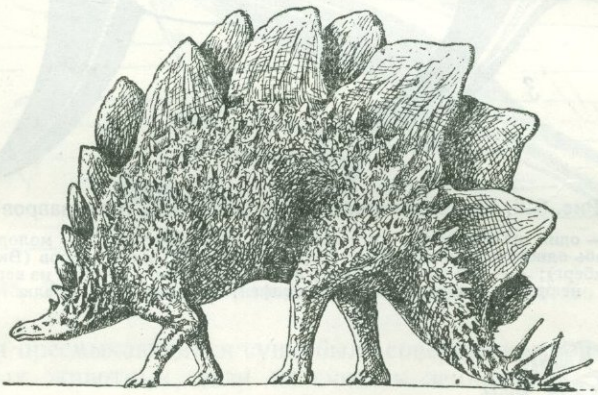


Рис. 550. Восстановленный *Stegosaurus ungulatus*. Верхняя юра Северной Америки. Длина свыше 6 *м*.

птиц, которые, как мы скоро увидим, произошли от другой, гораздо более примитивной ветви пресмыкающихся.

Птицы и их происхождение

Ископаемые птицы редко встречаются в слоях осадочных пород, но те сравнительно немногие птицы, которые были до сих пор изучены палеонтологами, дают, как мы увидим, материал огромной важности для восстановления эволюционной истории этого класса.

Птицы представляют класс, резко отграниченный от других классов наземных позвоночных. Только у птиц тело покрыто перьями; передние конечности птиц превращены в крылья, которые служат для лета-

ния и, как правило, не приспособлены к иным функциям, обычным для передних конечностей. Перья, с одной стороны, защищают тело от холода, а с другой — увеличивают поддерживающую поверхность (при полете). Птицы теплокровны, т. е. имеют постоянную температуру, которая у ныне живущих птиц выше, чем у млекопитающих и у человека. Птицы, как известно всякому, кладут яйца в небольшом числе, но крупные и защищенные прочной, твердой скорлупой.

Череп сочленяется с позвоночником посредством одного затылочного мыщелка, как у пресмыкающихся, в отличие от остальных наземных позвоночных (земноводных и млекопитающих), которые имеют два затылочных мыщелка.

Скелет замечателен по своей прочности и легкости. Стенки костей тонки, но плотны, и у многих летающих птиц полости костей воздухоносны. Прочность скелета возрастает благодаря тесному соединению или слиянию многих костей. У взрослой птицы срастаются в частности в одно целое все кости черепной коробки. На рис. 553 дано схематическое изображение ноги взрослой

Рис. 551. Манджурозавр, динозавр, найденный в СССР на р. Амуре, в верхнемеловых отложениях. Рисунок с реставрированного скелета, хранящегося в Центральном геологическом музее в Ленинграде.

курицы и ноги зародыша курицы (ср. с рис. 540). Сравнение этих изображений показывает, что малая берцовая кость сливается с большой берцовой костью, образуя одну кость голени, а кости предплюсны и плюсны, срастаясь, дают тоже одну кость, называемую цевкой.

Важное значение имеет срастание костей тазового пояса между собой и с большим или меньшим количеством позвонков: это создает прочную опору для задних конечностей, что весьма важно для двуногого животного, у которого сильно специализированные передние конечности приспособлены для летания, а задние должны выдерживать всю тяжесть тела при движении по земле и несут всю работу при плавании, беганию и т. д.

Читатель без сомнения видел скелет таза курицы и, вероятно, узнает его по рис. 554, где этот скелет изображен со спинной стороны. Хвост у птицы сильно укорочен; несколько последних позвонков задней части позвоночника сливаются в одну кость, к которой прикрепляются крупные перья, составляющие веерообразный хвост. Широкая грудная кость, или грудина, имеет (у летающих птиц) высокий киль для прикрепления мощных мускулов, которые совершают главные движения, обусловливающие полет.

Давно было замечено, что птицы по строению скелета близки к пресмы-

Рис. 552. *Rhamphorhynchus*, птерозавр с длинным хвостом. Верхняя юра. Уменьшено в 4 раза.

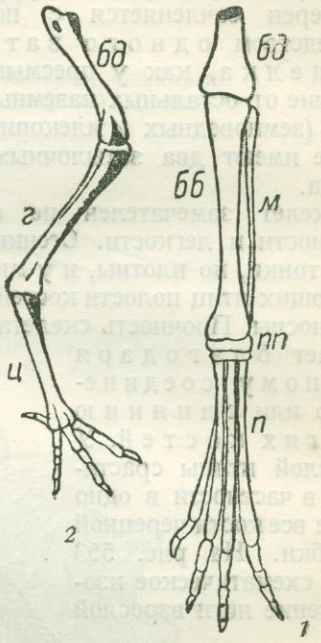


Рис. 553.

1 — нога зародыша курицы, увеличенная; *2* — нога взрослой курицы, уменьшенная; *бд* — бедро (сверху обломлено); *бб* — большая берцовая кость; *м* — малая берцовая; *г* — голень; *пп* — предплюсна; *п* — плюсна; *ц* — цевка.

кающимся, но только благодаря исключительно счастливым находкам двух экземпляров ископаемых птиц удалось установить с полной несомненностью происхождение птиц от пресмыкающихся. Оба экземпляра, имеющие такое важное значение для истории наземных позвоночных, были найдены в верхнеюрских (титонских) отложениях, а именно в так называемых литографских сланцах близ Золенгофена, в Баварии. Ископаемые представляют довольно полные скелеты с отпечатками перьев.

Один из скелетов, менее полный и не имеющий головы, относится к роду *Archaeopteryx*. Он теперь хранится в Британском музее, в Лондоне. Другой экземпляр, лучше сохранившийся, причислялся ранее к тому же роду и к тому же виду, но позднейшие исследования выяснили необходимость отнесения его к другому роду, который был назван *Archaeornis*. Он хранится в Берлинском музее (рис. 555). Однако оба эти

рода очень близки друг к другу. Они отличаются от всех прочих птиц одними и теми же основными чертами своего строения настолько, что эти древние птицы выделяются теперь в особый подкласс «первобытных птиц». И действительно, эти первобытные птицы настолько близки по своему строению к пресмыкающимся, что один ученый, недавно опубликовавший книгу, посвященную вопросу о происхождении птиц, говорит: «Теперь мы должны прекратить толки о недостающем звене между птицами и пресмыкающимися. Археорнис в такой степени является этим звеном, что мы можем назвать его теплокровным пресмыкающимся в птичьем одеянии».

Рассмотрение археорниса убедит читателя в правильности этого вывода.

Археорнис был птицей с хвостом ящерицы, величиной с небольшую курицу. По строению черепа — маленького и плоского (рис. 556) он гораздо ближе к пресмыкающимся, чем к нынешним птицам. Клюва, который характерен для всех этих птиц, у него нет. Челюсти усажены маленькими острыми зубами, вполне похожими на зубы многих пресмыкающихся. Ноздри очень близки к переднему концу «морды», как у пресмыкающихся, в то время как у подавляющего большинства птиц они отстоят значительно дальше от конца клюва. Тело — длинное и узкое. Вместо немногих хвостовых позвонков, слившихся в одну короткую кость, которая поддерживает у птиц веерообразно расходящиеся перья хвоста (рис. 558), археорнис имеет длинный хвост, длиною превосходящий все остальное тело и состоящий не менее чем из двух десятков позвонков. Каждый позвонок поддерживает, повидимому, пару хвостовых перьев. Это отличие в устройстве хвоста видно на схематическом рис. 557 [2] (заметим кстати, что у зародышей некоторых ныне живущих птиц хвостовой отдел позвоночного столба заметно длиннее, чем у взрослых птиц). Передние конечности развиты в виде коротких крыльев, с тремя подвижными пальцами, которые вооружены острыми когтями. Этими пальцами археорнис резко отличается от обыкновенных птиц. Но надо тут же заметить, что «свободные» пальцы с когтями наблюдаются на крыльях неоперившихся птенцов многих птиц, а также, в сравнительно редких случаях, у взрослых птиц. Особенно хорошо это явление наблю-

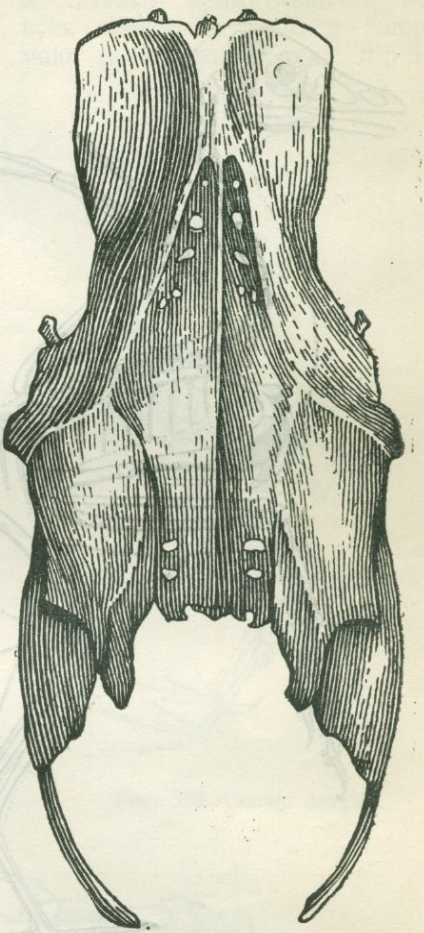


Рис. 554. Таз курицы (со спинной стороны). В естественную величину.

дается у зародыша одной южноамериканской птицы — гоацина (рис. 559). Гоацины гнездятся в кустах, над водой, и только что вылупившиеся птенцы способны карабкаться, пользуясь не только ногами, но и крыльями и являясь на данной стадии индивидуального развития «четвероногими». На рис. 560 и 554 изображены таз археорниса и таз примерно

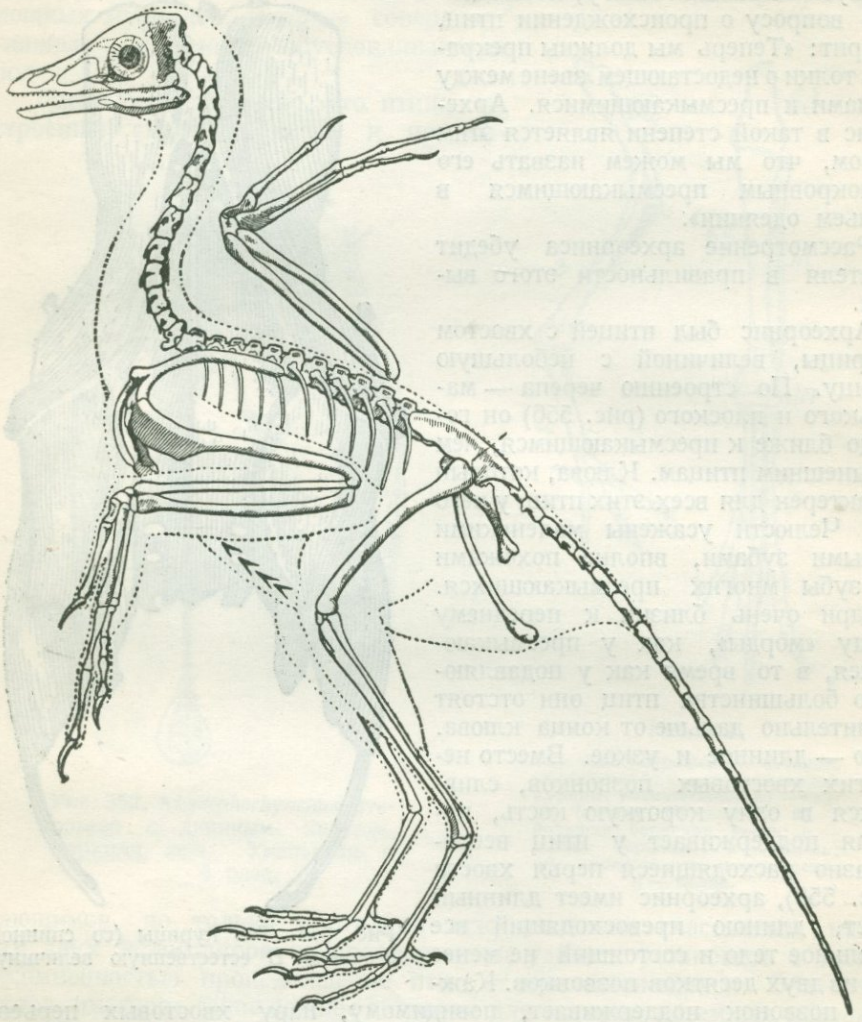


Рис. 555. Скелет *Archaeornis*, реставрация. По Гейльманну.

такой же величины курицы. Мы видим, что таз юрской птицы несравненно меньше и менее прочен, чем таз курицы, а отдельные кости таза археорниса не слились еще в единое прочное компактное образование, какое представляет собою таз нынешних птиц. Интересно, что, исходя из ширины таза, можно определить максимальные размеры яйца археорниса: оно по объему составляет, примерно, четверть яйца курицы, равной археорнису по величине (рис. 561).

Можно было бы рассмотреть ряд других интересных подробностей строения археорниса, но и это краткое, неполное описание с достаточной ясностью показывает, что археорнис и археоптерикс являются не только самыми древними, но и самыми примитивными из всех известных птиц и занимают по строению тела про-

Рис. 556. Голова *Archaeornis*. По Гейльманну.

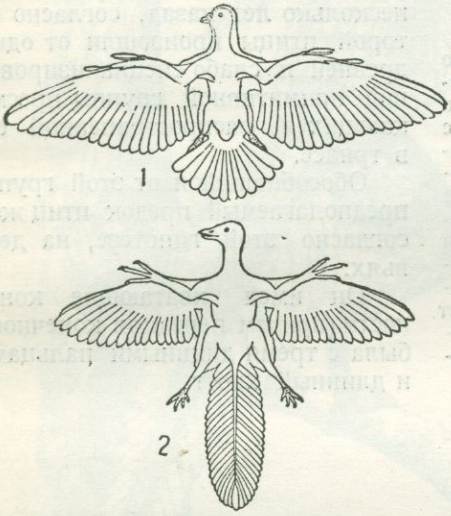


Рис. 557. Голубь (*1*) и археорнис (*2*).

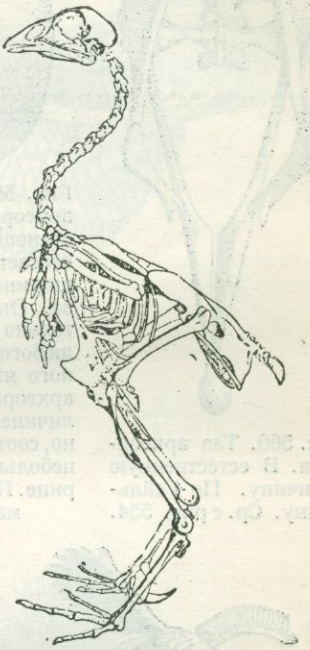


Рис. 558. Скелет петуха.

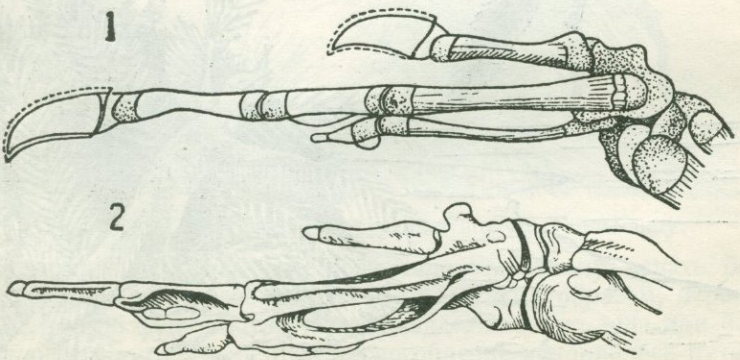


Рис. 559. Скелет крыла невылупившегося птенца гоацина (вверху) и скелет крыла взрослого гоацина. По Гейльманну.

межуточное положение между всеми остальными, «высшими» птицами — с одной стороны, и пресмыкающимися — с другой. Рис. 562 дает реставрацию археорниса в его естественной обстановке. Здесь изображены две птицы: одна сидит на дереве, крепко держась пальцами передних конечностей за листья, другая изображена летящей.

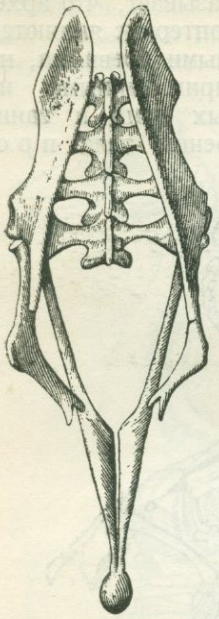


Рис. 560. Таз археорниса. В естественную величину. По Гейльманну. Ср. с рис. 554.

Рис. 561. Яйцо археорниса, восстановленное в соответствии с шириной его таза. Оно значительно меньше любого куриного яйца, хотя археорнис по величине, примерно, соответствует небольшой курице. По Гейльманну.

Большой интерес представляет вопрос о том, как у рептилий возникли основные «птичьи» признаки, в частности способность летания и оперение. Нам кажется наиболее вероятной гипотеза, предложенная несколько лет назад, согласно которой птицы произошли от одной древней и слабо специализированной примитивной группы пресмыкающихся, распространенной еще в триасе.

Обособившийся от этой группы предполагаемый предок птиц жил, согласно этой гипотезе, на деревьях.

Он имел хватающие конечности (причем передняя конечность была с тремя длинными пальцами) и длинный хвост.

Рис. 562. Реставрация археорниса в его естественной обстановке. По Бэрри.

У этого «предка птиц» (рис. 563) начали развиваться из чешуй перья, которые сначала служили для сохранения теплоты тела. Удлинение этих перьев по краям передних конечностей и хвоста было весьма ценным

Рис. 563. Гипотетический «предок птиц». По Гейльманну.

приспособлением, так как оно позволяло животному делать большие прыжки с дерева на дерево или на землю. Таким образом, перья стали выполнять новую функцию: функцию поддерживания тела при больших прыжках. Надо думать, что это приспособление усиливалось путем естественного подбора и развивалось далее в направлении настоящего летания.

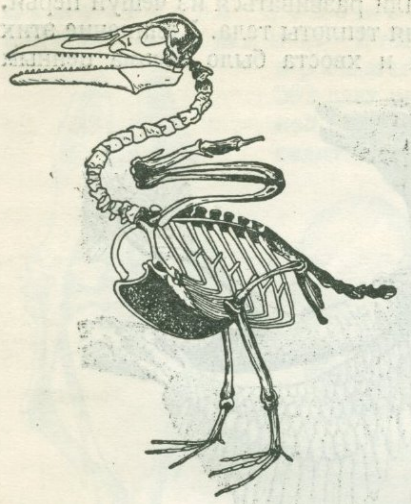


Рис. 564. *Ichtyornis victor*. Верхний мел. Канзас (Северная Америка). Уменьшено в 4 раза.

Рис. 565. *Hesperornis regalis*. Верхний мел. Канзас (Северная Америка). Уменьшено в 8 раз.

История птиц изучена далеко неполно. Собственно говоря, мы знаем лишь некоторые моменты этой истории, отделенные друг от друга, повидимому, многими миллионами лет. Из верхнемеловых отложений Северной Америки особенно хорошо изучены два рода птиц. Оба характеризуются наличием многочисленных мелких зубов, чем они отличаются от всех кайнозойских и ныне живущих птиц (рис. 564 и 565).

Все птицы кайнозоя и нашего времени имеют клюв, лишенный зубов. Огромное большинство их — летающие животные. Некоторые, однако, утратили способность летать. Среди этих нелетающих (бегающих) птиц были формы, достигавшие огромных размеров. Так одна гигантская птица, жившая на Новой Зеландии в недавнее время, достигала роста в $3^1/_2$ *м*. Вымерла она, вероятно, всего несколько столетий назад.

Другая «птица-слон», жившая на Мадагаскаре приблизительно в то же время, любопытна тем, что она несла самые крупные из всех доныне известных яиц: яйцо этой птицы достигало $^1/_3$ *м* в длину и равнялось по объему 150 куриным яйцам.

Млекопитающие

Млекопитающие—теплокровные животные, дышащие легкими и более или менее покрытые волосами (шерстью). Огромное большинство производит на свет живых детенышей, и лишь наиболее примитивные из так называемых однопроходных кладут яйца (см. ниже).

Одним из характерных признаков млекопитающих является присутствие млечных желез, которые у высших млекопитающих приурочены к сосцам. Млечные железы выделяют питательную жидкость — молоко, которым эти животные кормят своих новорожденных детенышей.

У высших млекопитающих образуется так называемая плацента, или послед, т. е. орган, которым зародыш прикрепляется к стенке матки и через который зародыш получает питание. Млекопитающие имеют весьма большой головной мозг, в котором особенно развиты полушария, и являются в настоящее время господствующей группой наземных позвоночных.

Они из всех четвероногих наиболее совершенно приспособлены к жизни на суше.

Полость тела, содержащая внутренности, у млекопитающих разделена мускулистой перегородкой — диафрагмой — на переднюю часть, грудную полость, и заднюю часть — брюшную полость.

Череп у млекопитающих сочленяется с позвоночным столбом двумя затылочными мыщелками, как у амфибий, в отличие от птиц и большинства пресмыкающихся, у которых имеется один затылочный мыщелок.

Нижняя челюсть сочленяется непосредственно с черепом, в то время как у птиц и пресмыкающихся она причленяется к особой, так называемой квадратной кости, которая соединяется с черепом.

Существуют и другие характерные особенности скелета, который у млекопитающих, в отличие от пресмыкающихся, почти полностью окостеневает.

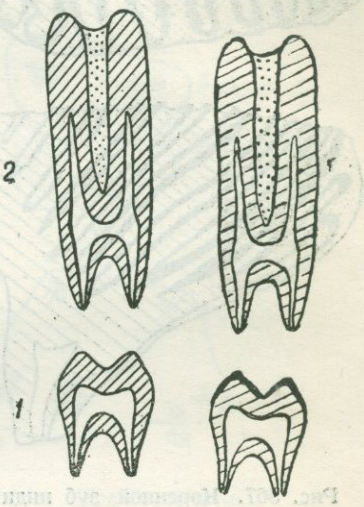


Рис. 566. Схематические вертикальные разрезы: через коренной зуб с низкой коронкой (*1*) и через коренной зуб с высокой коронкой (*2*). Слой эмали зачернен, дентин показан косой штриховкой, а цемент — точками. По Суиннертону.

Зубы у млекопитающих имеются в определенном числе, доходящем до 44 (у человека 32). Зубы детенышей называются молочными. Молочные зубы делятся на резцы, клыки и ложнокоренные. Эти молочные зубы с возрастом сменяются соответственными постоянными; только позади постоянных ложнокоренных зубов появляются еще коренные, которых не было среди молочных.

Постоянное число зубов и их диференцировка на резцы, клыки, ложнокоренные и коренные резко отличают млекопитающих от большинства пресмыкающихся. У большинства других наземных позвоночных зубы более или менее однообразны, и диференцировка зубов, или разнозубость, которую мы наблюдаем у млекопитающих, является очень характерной особенностью этих последних. Однако разнозубость развилась уже у некоторых триасовых и даже пермских пресмыкающихся, а именно у представителей так называемых звероподобных пресмыкающихся.

Для классификации млекопитающих очень большое значение имеют

зубы. Зуб, как нам известно, состоит из дентина, эмали и цемента. Цемент есть особая разновидность костной ткани (рис. 566 и 567). Дентин — необходимая часть зуба, составляющая обычно бо́льшую часть его. Эмаль очень тверда и плотна и обычно покрывает всю коронку зуба. Часть зуба, погруженная в челюсть, называется к о р н е м, а часть, выступающая над последней, — к о р о н к о й.

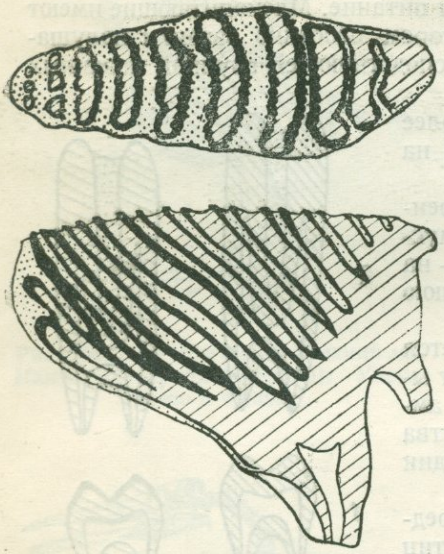


Рис. 567. Коренной зуб индийского слона.

Верхний рисунок — вид со стороны жевательной поверхности. Нижний рисунок — продольный разрез. Слой эмали зачернен, дентин показан косой штриховкой, а цемент — точками. По Леллю.

Зубы служат, во-первых, для захвата и размельчения пищи, а, во-вторых, для защиты и нападения. У различных млекопитающих работа

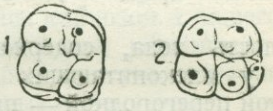


Рис. 568. Верхний (*1*) и нижний (*2*) коренные зубы человека.

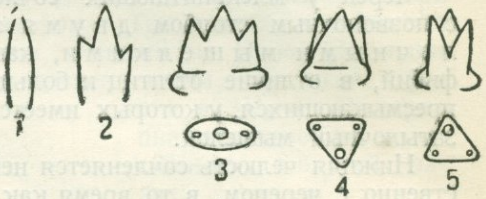


Рис. 569. Схема, поясняющая возможную эволюцию коренных зубов.

1 — зуб пресмыкающегося; *2* — зуб с одним средним и двумя боковыми коническими бугорками; *3*, *4* и *5* — эволюция коренного зуба путем взаимного перемещения бугорков (верхние рисунки — вид сбоку, нижние — вид со стороны жевательной поверхности).

зубов неодинакова. В зависимости от характера работы зубов варьирует и их устройство.

Характерные для млекопитающих зубы могли развиться из зубов, типичных для других наземных позвоночных, например пресмыкающихся, путем усложнения простых конических зубов. Передние зубы млекопитающих (резцы и особенно клыки) не очень сильно отличаются от этих простых зубов, и нетрудно себе представить, что первые развились из вторых. Труднее установить переход от простых конических зубов к ложнокоренным и к коренным, верхняя сторона которых представляет площадку с несколькими бугорками (рис. 568). Как раз ложнокоренные и коренные являются наиболее характерными для млекопитающих зубами. Эволюцию этих зубов мы изложим здесь по Суиннертону. Эти зубы служат не для захватывания пищи, а для размельчения ее. Для такой работы требуется применение значительной силы; поэтому эту функцию выполняют те зубы, которые являются ближайшими к точкам опоры челюстей и к мускулам, т. е. задние зубы. Пища млекопитающих разнообразна: насекомые, черви, моллюски, мясо различных позвоночных, плоды, травы, листья и т. д. Естественно, что у мле-

копитающих, приспособленных к различным видам пищи, зубы эти развиты неодинаково. Простую коническую форму имеют резцы, клыки и даже ложнокоренные некоторых наиболее примитивных млекопитающих (в частности, у триасового рода *Dromatherium*, рис. 569 [1]). Но уже у этих примитивных форм коренные зубы несут по одному бугорку впереди и позади верхушки основного конуса (рис. 569[3]).

У более новых форм эти боковые бугорки усиливаются, и они располагаются в виде треугольника, причем на верхнем вершина этого треугольника обращена крутри, а на нижнем — кнаружи. Это — зубы так

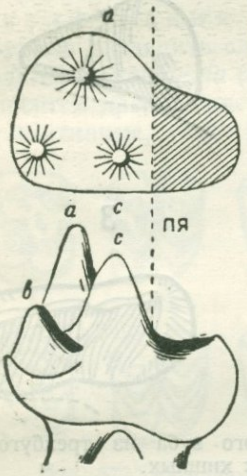


Рис. 570. Схема нижнего коренного зуба у нижнеюрского млекопитающего *Amphitherium*.

a, *b* и *c* — бугорки треугольника; *пя* — пятка. По Суиннертону.

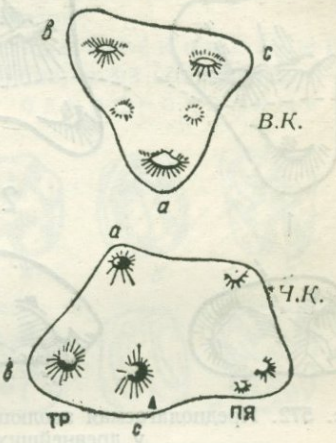


Рис. 571. Трехбугорчато-режущие зубы одного мелового млекопитающего.

В. К. — верхний коренной; *Н. К* — нижний коренной; *тр* — треугольник; *пя* — пятка; *a*, *b*, *c* — бугорки треугольника. Нижние края рисунков соответствуют внутренней стороне зуба.

называемого трехбугорчатого типа (рис. 569 [4] и 569 [5]). У нижнеюрского *Amphitherium* мы видим зубы такого же типа, но, кроме того, на нижнем зубе здесь имеется так называемая пятка, т. е. придаточный уступ, отходящий от основания коронки на ее заднем краю (рис. 570). Эта пятка, упираясь в коронку верхнего зуба, производит раздавливающую работу. Но упомянутый выше «треугольник» (с тремя бугорками по углам) в то же время ударяет между коронками верхних зубов и, таким образом, действует как режущий аппарат.

Такие зубы называются трехбугорчато-режущими; этот тип зубов был наиболее распространенным у млекопитающих верхней юры. Бугорчато-режущий тип зубов был широко распространен и у млекопитающих верхнемелового времени, но бугорки «треугольника» нижнего зуба были у последних тупее и ниже, а пятка расширилась, и на ней появились три маленьких бугорка (рис. 571); на верхних зубах пятки нет, а вершина «треугольника» бугорков обращена кнутри; между внутренним бугорком и двумя внешними имеется два маленьких бугорка. Таким образом, верхний зуб является пятибугорчатым.

Острые бугорки трехбугорчатого зуба мезозойских млекопитающих были приспособлены для разрезывания мелких животных (насекомых, червей и т. д.). В связи с этим зубы этого типа оказались мало измененными у третичных насекомоядных млекопитающих. Но при развитии из зуба трехбугорчатого типа плотоядного зуба, приспособленного к разрезыванию мяса, пятка и часть «треугольника» как верхнего зуба, так и нижнего испытали редукцию и исчезли (рис. 572).

Оставшиеся бугорки увеличились и образовали острые режущие края, подобные лезвиям ножниц.

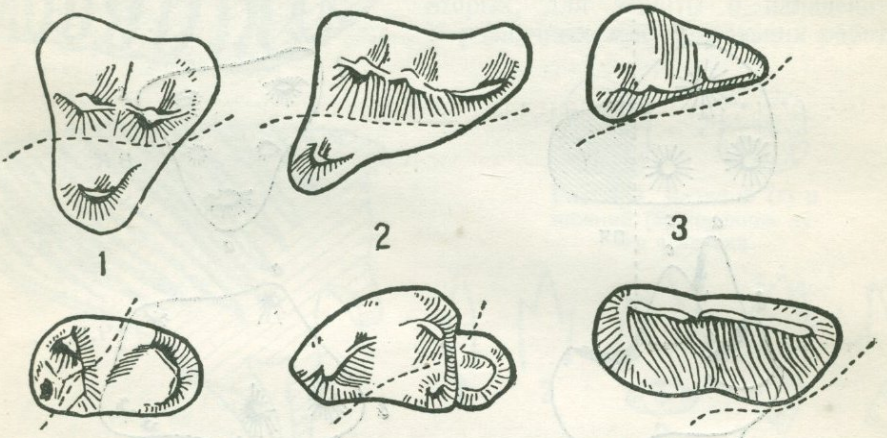


Рис. 572. Предполагаемая эволюция плотоядного зуба из трехбугорчатого у древнейших первобытных хищных.

Верхний ряд — верхние коренные; нижний ряд — нижние коренные.

1 — Triisodon; 2 — Oxyaena; 3 — Hyaenodon. **Пунктирная линия отделяет ту часть зуба, которая сходит на-нет, от той, которая сохраняется и развивается.**

У травоядных млекопитающих трехбугорчатые жевательные зубы получили иное развитие. На пятибугорчатом верхнем зубе развилась маленькая пятка с новым, шестым бугорком; на нижнем же зубе бугорки «треугольника» стали тупыми, а бугорки пятки достигли таких же размеров, как и бугорки «треугольника». Так получились шестибугорчатые зубы. Однако в дальнейшем передний и задний бугорки нередко исчезали, и получались четырехбугорчатые зубы. Далее, коренные зубы травоядных изменялись в следующих направлениях: 1) увеличивалась высота коронки (рис. 566); 2) прибавлялись новые бугорки; 3) изменялась форма бугорков и происходило их слияние. Описанные только что зубы характеризовались присутствием тупоконических бугорков (рис. 573[1]). Из этого основного типа жевательных зубов у разных травоядных выработались зубы, на которых бугорки приняли форму полумесяца (рис. 573[2]) или вытянулись в виде гребней (рис. 573 [3]). Иногда бугорки различных типов наблюдаются на одном и том же зубе (рис. 573 [4], 573 [5] и 573 [6]).

Состав зубной системы млекопитающих выражается так называемой зубной формулой, которая дается в виде дроби. В числителе указываются числа резцов, клыков, ложнокоренных и коренных половины верхней челюсти, а в знаменателе — числа тех же зубов половины нижней челюсти. Таким образом сумма цифр зубной формулы дает число зубов одной стороны пасти: правой или левой.

Так, зубная формула человека будет следующая:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}.$$

Основная схема как передней, так и задней конечности млекопитающего вполне соответствует рис. 540. Но у разных млекопитающих конечности изменены в том или ином направлении, в зависимости от приспособления к различным функциям. Конечности у этих животных могут служить для бегания (лошадь), рытья (крот), плавания (дельфин, кит), прыгания (белка), хватания (обезьяна) и летания (летучая мышь).

Классификация млекопитающих. Класс млекопитающих можно разделить следующим образом:

1. Подкласс *Prototheria* (первобытные млекопитающие). Сюда относятся древнейшие млекопитающие, а из современных — наиболее примитивные, так называемые однопроходные (есть

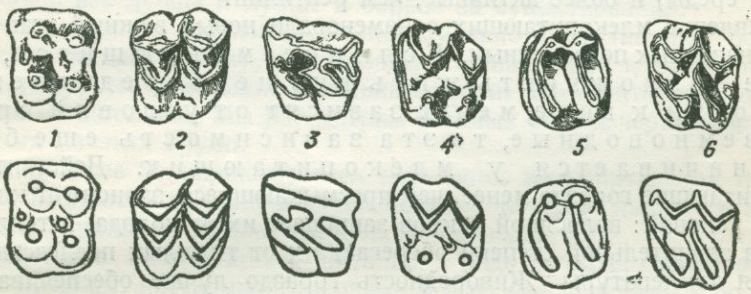


Рис. 573. Различные типы верхних коренных у копытных.

1 — зуб с тупоконическими бугорками; *2* — зуб с бугорками в виде полумесяца; *3* — зуб с бугорками, вытянувшимися в виде длинных гребней; *4*, *5* и *6* — зубы с бугорками двух различных типов.

клоака,—общий выход и для прямой кишки и для мочевых и половых путей), которые кладут яйца. Нынешние представители подкласса, однопроходные, живут в Австралии.

2. Подкласс *Metatheria*, состоящий из сумчатых млекопитающих; имеют сумку, в которой вынашивают детенышей. Последа либо нет вовсе, либо он функционирует в течение короткого периода. Детеныши родятся в недоразвитом виде, очень маленькими (например у ископаемого кенгуру, достигающего почти человеческого роста, новорожденный детеныш бывает всего с наперсток). Ныне живут в Австралии и частью в Америке.

3. Подкласс *Eutheria*, или высшие млекопитающие, куда относится огромное большинство современных. К этому подклассу относятся насекомоядные, летучие мыши, хищные, грызуны, копытные, киты, обезьяны и др. К этому подклассу принадлежат наиболее высокоразвитые млекопитающие. Сумки для вынашивания детенышей нет. Всегда есть послед (плацента); поэтому животные этого класса называются также плацентарными.

Происхождение млекопитающих. По воззрениям большинства современных исследователей, млекопитающие произошли от очень слабо специализированной группы пресмыкающихся. Существовали древние (пермские и триасовые) пресмыкающиеся, схожие с мле-

копитающими по устройству зубной системы. Они принадлежат к группе «звероподобных» пресмыкающихся. Название это указывает на сходство с млекопитающими (слово «зверь» в повседневном обиходе употребляется вместо термина «млекопитающие»). Они имели, как и млекопитающие, диференцированные («гетеродонтные») зубы: резцы, клыки и коренные. Кроме того, у них был двойной затылочный мыщелок. Они приближаются к млекопитающим по многим другим особенностям строения скелета; поэтому эти странные животные, столь непохожие на типичных представителей своего класса, вероятно, принадлежат к той примитивной ветви древних пресмыкающихся, от которой отделились млекопитающие.

Каковы были причины возникновения и, в дальнейшем, широкого распространения млекопитающих?

История животного мира показывает, что они заняли место, до того принадлежавшее рептилиям. Млекопитающие — животные теплокровные (т. е. с более или менее постоянной температурой, не зависящей от температуры среды) и более активные, чем рептилии.

Появление млекопитающих ознаменовало новый важный этап в эволюции наземных позвоночных. Если пресмыкающиеся, имеющие возможность жить вне непосредственной близости к воде, менее зависят от условий среды, чем земноводные, то эта зависимость еще более ограничивается у млекопитающих. Действительно, млекопитающие гораздо менее, чем пресмыкающиеся, зависят от климатических условий: волосяной покров защищает их от холода, и теплокровность в значительной степени оберегает их от тяжелых последствий колебания температуры. Живородность гораздо лучше обеспечивает выживание потомства в весьма неблагоприятных условиях, чем кладка яиц даже при заботе о потомстве со стороны родителей. Кормление молоком есть новое и могучее средство избежать гибели детенышей от недостатка подходящей пищи.

Подвижность, быстрота движений дают млекопитающим весьма важное оружие для борьбы за существование.

Наконец, сравнительно высоко развитый головной мозг дает им решающее преимущество перед пресмыкающимися мезозоя, у которых этот мозг удивительно мал.

Главные из признаков, которые отличают млекопитающих от пресмыкающихся — волосяной покров, теплокровность, живородность, подвижность — особенно ценны в условиях резко континентальных. Так как древнейшие остатки млекопитающих встречены в триасовых отложениях, можно думать, что первые представители этого класса возникли в пермское время. Но, как известно, в пермском периоде значительная часть суши имела сухой, континентальный климат и была занята пустынями и полупустынями. Именно животные полупустынь отличаются большой подвижностью и быстротой движений. Это понятно уже потому, что им приходится пробегать сравнительно большие расстояния в поисках пищи и воды. Поэтому вполне возможно, что млекопитающие возникли в полупустынях пермской суши, где не только активность, но и другие упомянутые нами важнейшие признаки млекопитающих имеют колоссальное значение в борьбе за жизнь.

Далее известно, что в пермском периоде обширные пространства в южном полушарии были заняты ледниковым покровом. Эти суровые

климатические условия могли способствовать отбору тех, которые приобрели теплую кровь и волосяной покров, сохраняющий теплоту тела.

Итак, в триасе мы имеем уже остатки примитивных млекопитающих. Но почему же следующие периоды — юрский и меловой —были временем господства рептилий, млекопитающие же оставались в тени, были мелки, а виды их были относительно малочисленны? — Повидимому, это можно объяснить именно тем, что пресмыкающиеся, ранее овладевшие сушей, были ее господами. Среди рептилий мезозоя было много страшных хищников, чудовищные зубы которых иногда встречаются в юрских и меловых отложениях. При обилии таких чудовищ молодому племени млекопитающих трудно было выработать крупные размеры, трудно было достигнуть процветания. Они оставались мелкими и благодаря этому могли прятаться в норах, в кустах, на деревьях или как-нибудь иначе от хищных пресмыкающихся. Таким образом, они сохранились во время господства пресмыкающихся, совершенствуясь, развиваясь и вооружаясь все лучше и лучше в борьбе за существование.

С точки зрения эволюции млекопитающие представляют большой интерес не только потому, что человек принадлежит к этому классу, но и потому, что эволюция отдельных групп млекопитающих изучена подробно и тщательно. Мы рассмотрим в самых общих чертах эволюцию некоторых из этих групп.

Подавляющее большинство всех нынешних млекопитающих принадлежит к подклассу высших млекопитающих, которые являются господствующей группой с начала третичного периода.

Древнейшие плацентарные питались, надо думать, подобно своим юрским предкам, насекомыми, червями и другими мелкими беспозвоночными и принадлежали к отряду насекомоядных, к которому относятся также многие ныне живущие звери: кроты, ежи и др.

Различные группы млекопитающих. От древнейших млекопитающих, питавшихся насекомыми, произошел, несомненно, отряд хищных.

Вполне естественно, что некоторые насекомоядные млекопитающие стали употреблять в пищу, кроме насекомых, и других более крупных животных, и затем сделались плотоядными хищниками. Развитию хищных должно было благоприятствовать появление травоядных млекопитающих.

При развитии хищников зубы насекомоядного типа должны были претерпеть изменения. Имевшиеся уже у насекомоядных резцы, приспособленные для откусывания, и два клыка, прокалывающие добычу, сохранились при этом без значительных изменений. Но ложнокоренные и коренные, снабженные острыми бугорками, должны были некоторым образом измениться. Питающемуся мясом животному нужен какой-то режущий аппарат для разрезания мяса и перерезывания жестких жил. Поэтому у хищников и развиваются своеобразно специализированные режущие зубы, которые носят название плотоядных. Плотоядные зубы становятся высокими, узкими и удлиненными (рис. 572). У ныне живущих хищников плотоядными зубами бывают последний (спереди) верхний ложнокоренной и первый нижний коренной. Зубы, лежащие позади плотоядных, отстают в развитии, а у некоторых хищников вовсе исчезают. У хищных сохраняются когти, необходимые для схватывания добычи.

Все хищные делятся на две больших группы: группу более древних,

примитивных и группу более новых, «настоящих» хищных. Первые известны с палеоцена и были очень многочисленны в эоцене, но после того как исчезли древние копытные, которые служили добычей этим хищникам, последние начали уступать свое место «настоящим хищным». Настоящие хищные известны с верхнего эоцена.

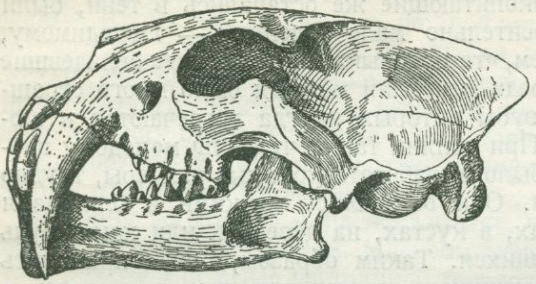


Рис. 574. *Machairodus cultridens*. Плиоцен Европы. Уменьшено.

Чем различаются между собою эти две группы? — У древних хищных зубы менее совершенно приспособлены к мясной пище и не всегда есть плотоядные зубы; место и число плотоядных зубов не у всех древних хищных одни и те же. У настоящих хищных имеется пара плотоядных зубов, причем один из них — последний верхний ложнокоренной, а другой — первый нижний коренной. Полушария головного мозга у древних хищных обычно малы, у настоящих — довольно велики, хорошо развиты. Возможно, что это и послужило одной из главных причин вымирания древних хищников: им, вероятно, стало трудно добывать себе пищу, когда и довольно медленно двигавшиеся древние травоядные уступили место более быстрым копытным.

Из ископаемых настоящих хищных упомянем саблезубого тигра *Machairodus* (миоцен — плейстоцен), имевшего необыкновенно большие и длинные клыки верхней челюсти (рис. 574). Полагают, что саблезубые тигры охотились, главным образом, на животных с толстой кожей, которых они кололи и резали своими чрезвычайно длинными саблевидными клыками, после чего жертва истекала кровью и умирала.

Наиболее полно изучена эволюционная история разных групп травоядных животных.

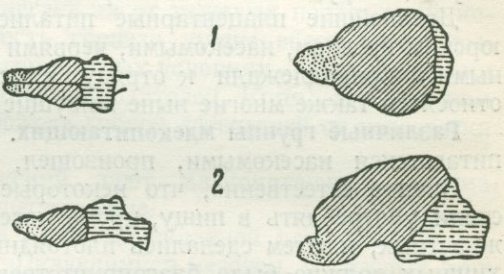


Рис. 575. Схема, показывающая разницу в объеме головного мозга у древних первобытных млекопитающих (слева) и у более новых млекопитающих (справа) при одинаковой величине тела тех и других.

1 — Arctocyon и *Canis* (собака); *2 — Phenacodus* и *Sus* (свинья).

Древнейшие и наиболее примитивные из известных до ныне к о п ы т н ы х очень близки к примитивным хищным, которые жили одновременно с ними. Эти примитивные копытные отличаются от более новых значительно меньшей величиной полушарий головного мозга (рис. 575) и примитивным состоянием пятипалой конечности. Рассмотрим одного из представителей этих древних копытных, род *Phenacodus* (нижний эоцен Северной Америки и Европы). Этот род (рис. 576) принадлежит к очень древней группе первичных копытных. Это было небольшое животное, величиной с овцу. По общему облику это животное похоже

скорее на хищника, чем на копытное; оно имело длинный хвост и короткие конечности, в которых лучевая кость была почти равна по длине плечевой, а большая берцовая — бедренной. Каждая конечность имела все пять пальцев (рис. 577). Из этих пальцев три средние были крупнее двух боковых и имели расширенные конечные членики, на которых были копыта; средний из этих пальцев был длиннее двух остальных. Два боковых пальца были тоньше, короче и, повидимому, несли когти. Животное опиралось о почву, главным образом, тремя средними пальцами.

Череп фенакодуса очень похож на череп первичных хищных: он длинен и низок (рис. 578).

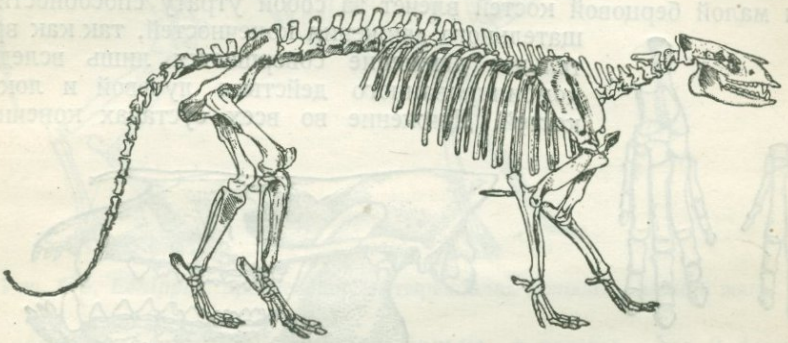


Рис. 576. *Phenacodus*, первобытное копытное.

Зубы еще мало изменились в направлении приспособления к растительной пище. В отличие от более новых копытных, довольно сильно развиты клыки. Но ложнокоренные и коренные здесь все же обнаруживают некоторое приспособление к травоядному образу жизни. На коренных, верхних и нижних, имеется по шести бугорков; таким образом, фенакодус является примером млекопитающих с шестибугорчатым типом коренных зубов (см. стр. 364). Большинство ложнокоренных имеет не более трех бугорков (т. е. принадлежит к трехбугорчатому типу).

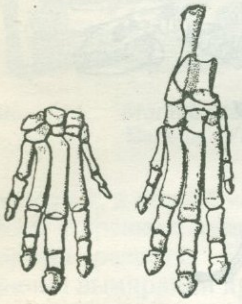
Прежде некоторые ученые думали, что фенакодус является предком более новых копытных, но это мнение не подтвердилось: против этого говорят некоторые особенности строения этого животного и его позднее появление (в нижнем эоцене). Вполне возможно, что некоторые более примитивные члены той же группы первичных копытных, к которой принадлежит фенакодус, очень близки к предкам более новых копытных. При этом копытные не представляют собой единой естественной таксономической единицы: отдельные отряды копытных происходят от различных предков.

Эволюционная история некоторых групп копытных была изучена довольно подробно. Много труда было положено палеонтологами для изучения истории семейства л о ш а д и н ы х. Полученные при этом результаты имеют выдающееся значение для эволюционного учения и для разработки методов палеонтологических исследований. Поэтому читателю следует познакомиться с эволюционным развитием лошадиных.

Строение лошади приспособлено, с одной стороны, к бегу и, с другой — к травоядному питанию. Конечности у нее длинные и тонкие, на конце третьего пальца имеется копыто (рис. 584). Таким образом с почвой со-

прикасается лишь конец единственного пальца, одетый в копыто, которое представляет собой видоизмененный коготь. Мускулы, приводящие в движение конечности, сосредоточены в значительной степени в верхних частях конечностей, причем тонкие сухожилия передают движения крайним (дистальным) частям конечностей, благодаря чему увеличивается быстрота движения без укорочения шага.

В передней конечности локтевая кость сильно редуцирована и срастается с увеличившейся лучевой костью, которая и несет всю тяжесть; подобным же образом в задней конечности малая берцовая кость почти исчезла, а большая берцовая несет всю тяжесть тела. Редукция локтевой и малой берцовой костей влечет за собой утрату способности вращательного движения конечностей, так как вращательное движение совершается лишь вследствие комбинированного действия лучевой и локтевой костей. Движение во всех суставах конечностей



1 *2*

Рис. 577. Передняя (*1*) и задняя (*2*) нога *Phenacodus*.

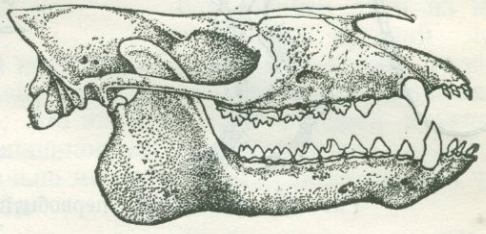


Рис. 578. Череп *Phenacodus*.

происходит лишь в одной передне-задней плоскости (за исключением плеча и бедра); нога приспособлена специально для бега.

В связи с удлинением конечностей удлиняется и шея, так как травоядное животное должно легко дотягиваться мордой до почвы. По той же причине и череп лошади вытягивается в длину. Удлинение головы имеет существенное значение, во-первых, потому, что для травоядного животного важно быть в состоянии охватывать взглядом возможно большую часть пространства в то время, когда оно, наклонив голову, пасется; во-вторых, потому, что лишь при удлиненной голове может быть достаточно места для развития высоких жевательных зубов, характерных для травоядного, питающегося жесткой пищей. Благодаря удлинению челюстей передние зубы, служащие для захвата пищи (резцы), значительно отдалены от прочих, служащих для пережевывания пищи (ложнокоренных и коренных).

Зубы имеют очень высокую коронку. Клыки, не играющие у лошадей большой роли, значительно редуцируются. Коренные зубы (а также большинство ложнокоренных, которые приобретают строение коренных) имеют на жевательной поверхности эмалевые гребни и площадки дентина и цемента; так как эмаль — самая прочная твердая часть зуба, то она при снашивании зуба всегда выдается гребнями на жевательной поверхности, что является существенным приспособлением для перетирания пищи.

Посмотрим теперь, как изменялось строение лошадиных на протяжении геологической истории.

Древнейшие представители, известные из нижнего эоцена (род *Eohippus*), были маленькие животные, не больше фокс-терьера, а то и с кошку (рис. 579 и 580). Они имели 4 пальца на каждой ноге. Шея у них была коротка, конечности тоже коротки. Передние ноги имели по 4 хо-

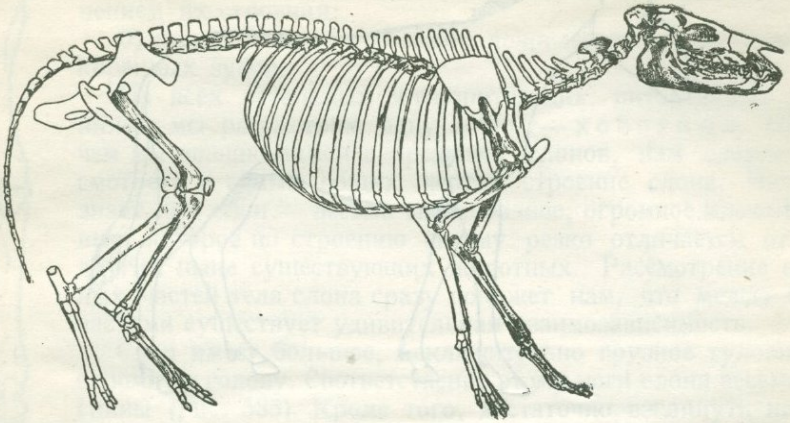


Рис. 579. *Eohippus*, древнейшая, четырехпалая лощадь. Нижний эоцен.

рошо развитых, функционирующих пальца, а задние — по 3 функционирующих пальца. Лучевая и локтевая кости, а также большая и малая берцовые развиты хорошо. Коренные зубы имели низкие коронки.

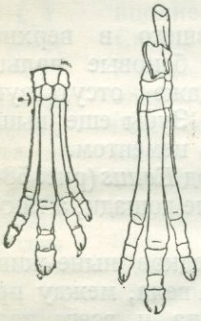


Рис. 580. Ноги эогиппуса; передняя (слева) и задняя (справа). В естественную величину.

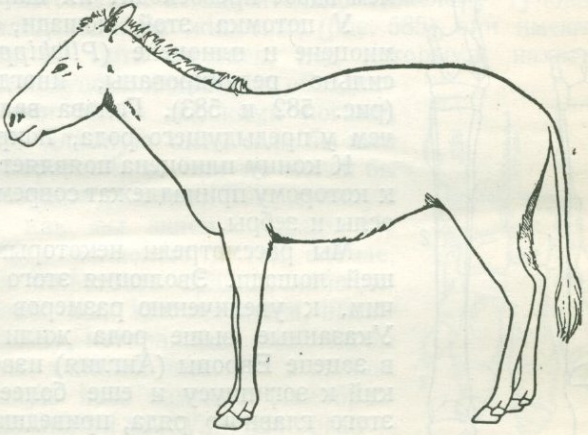


Рис. 581. Меригиппус (миоцен).

Возьмем теперь другого представителя лошадиных, жившего позже только что описанного — в нижнем и среднем олигоцене. Этот представитель (*Mesohippus*) достигал уже размеров овцы. Локтевая кость стала уже очень тонкой, а малая берцовая значительно редуцирована и частично срослась с большой берцовой. На всех ногах было по 3 пальца, из которых средний был гораздо больше остальных. Коренные зубы имели еще довольно низкую коронку.

Позже, в среднем миоцене, появляется род *Meryhippus*, продолжавший существовать до нижнего плиоцена (рис. 581). У представителей

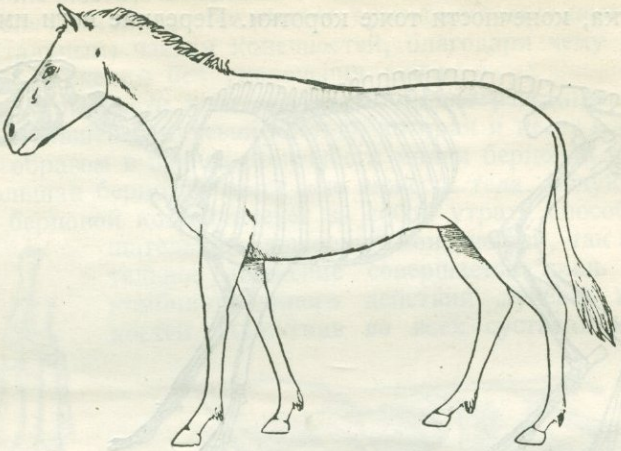


Рис. 582. Плиогиппус, древнейшая однопалая лошадь (плиоцен).

этого рода ноги уже довольно длинные. Боковые пальцы еще не утрачены, но они не достигают уже почвы. Локтевая кость срастается с лучевой. Высота зубов довольно значительна: она более чем вдвое превосходит их ширину.

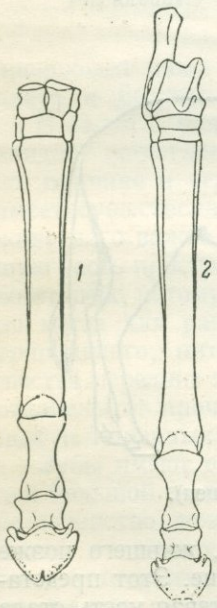


Рис. 583. Ноги плиогиппуса: передняя (слева) и задняя (справа). Уменьшено в 4 раза.

У потомка этой лошади, жившего в верхнем миоцене и плиоцене (*Pliohippus*), боковые пальцы сильно редуцированы, иногда даже отсутствуют (рис. 582 и 583). Голова велика. Зубы еще выше, чем у предыдущего рода, покрыты цементом.

К концу плиоцена появляется род *Equus* (рис. 584), к которому принадлежат современные лошади, а также ослы и зебры.

Мы рассмотрели некоторых предков ныне живущей лошади. Эволюция этого ряда вела, между прочим, к увеличению размеров черепа и всего тела. Указанные выше рода жили в Америке. Впрочем, в эоцене Европы (Англия) известен род, очень близкий к эогиппусу и еще более примитивный. Кроме этого главного ряда, приведшего к роду *Equus*, были еще и боковые ряды, представители которых совершенно вымерли.

В итоге мы видим, что при эволюции семейства лошадиных происходят следующие изменения:

1) увеличение абсолютных размеров;

2) удлинение конечностей;

3) редукция локтевой и малой берцовой костей и связанная с этой редукцией утрата способности к вращательному движению;

4) отставание развития и затем исчезновение всех пальцев кроме одного; при этом строение последней фаланги этого пальца достигает значительной степени совершенства;

5) усовершенствование зубов, с удлинением их и с усложнением их строения;

6) приближение строения ложнокоренных к строению коренных зубов.

Рис. 584. Задняя нога лошади (*Equus caballus*). Видны блоковидные сочленения, делающие возможным движение только в одной плоскости. Из книги Лелля.

Из всех остальных млекопитающих, питающихся растениями, мы рассмотрим одну группу— х о б о т н ы х. Прежде чем мы познакомимся с предками слонов, нам следует рассмотреть в самых общих чертах строение слона. Читатель знает, что слон — весьма своеобразное, огромное млекопитающее, которое по строению своему резко отличается от всех других ныне существующих животных. Рассмотрение основных частей тела слона сразу покажет нам, что между этими частями существует удивительная взаимозависимость.

Слон имеет большое, исключительно грузное туловище и огромную голову. Соответственно этому ноги слона весьма массивны (рис. 585). Кроме того, достаточно взглянуть на спокойно стоящего слона, чтобы заметить еще одну особенность: в отличие от большинства млекопитающих, ноги слона напоминают четыре толстых и довольно высоких столба, потому что они имеют сверху до низу вертикальное положение, причем мы не видим угла ни в локтевом, ни в коленном сочленении. Такие столбовидные, или колонновидные массивные ноги вполне соответствуют исключительно тяжелому туловищу. Слоны — пальцеходящие животные (рис. 585), они имеют на каждой ноге по пяти пальцев, под которыми находится эластическая подушка. Животные, обладающие более или менее высокими ногами, имеют обычно длинную шею; если бы шея у них была короткой, то они не могли бы дотянуться мордою до почвы. Так, длинную шею имеет, как мы знаем, лошадь. Но удлинение шеи возможно в том случае, когда голова животного сравнительно невелика. Слоны же, как мы знаем, имеют огромную голову, которая едва ли могла бы держаться на длинной шее. Но в данном случае длинную шею заменяет своеобразный длинный гибкий мускулистый орган — хобот. Хоботом животное может брать предметы даже очень маленькие, а также набирать воду для питья.

Рис. 585. Передняя нога индийского слона, вид спереди.

В связи со значительным увеличением головы шея слона очень укорочена. Укорочение шеи переносит центр тяжести головы кзади, т. е. ближе к той части туловища, которая находится как раз над передними ногами. Сильное развитие хобота, а также бивней значительно увеличивают вес головы. В связи с развитием этих двух характерных для слона органов (хобота и бивней) голова заметно укорочена в передне-

заднем направлении, а высота ее (измеряемая по вертикальной линии) значительно увеличена. Укорочение головы приближает ее центр тяжести к точке опоры (т. е. к затылочным мыщелкам, которыми голова сочленяется с позвоночником). Череп слона можно рассматривать как рычаг, точкой опоры которого является место его сочленения с позвоночником, длинным плечом — длинная ось черепа, а коротким плечом — затылочная поверхность, которая расположена под прямым углом к длинной оси. Поэтому сокращением длинной оси достигается заметное сокращение длинного плеча, а увеличение высоты черепа, особенно в области затылка, удлиняет короткое плечо и в то же время увеличивает поверхность, к которой прикрепляются мощные шейные мускулы и большой эластический тяж, который тянется от головы к отросткам позвонков (отметим, что эти отростки, идущие от позвонков вверх, достигают значительной длины непосредственно за шеей).

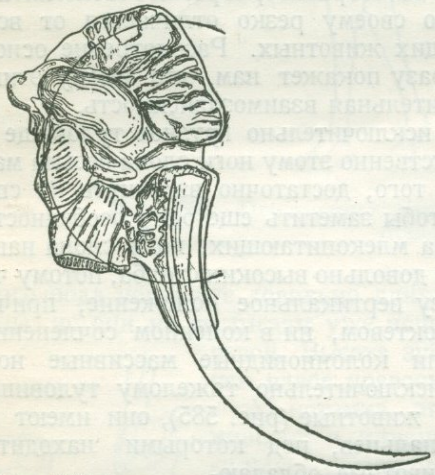


Рис. 586. Разрез черепа индийского слона. Видны: ячеистая стенка черепа (справа вверху), кзади и книзу от нее — мозговая полость, а также 3 коренных зуба, из которых один — работающий.

Огромная величина черепа в значительной степени объясняется утолщением его стенок. На разрезе черепа, проведенном по плоскости симметрии, мы видим, что кости его чрезвычайно утолщены; здесь особенно бросается в глаза огромная толщина верхней стенки мозговой полости. Но массивная голова слона была бы еще тяжелее, если бы стенки его черепа не имели бы ячеистого строения. На рис. 586 мы видим, что эти необыкновенно толстые кости содержат крупные ячеи; эти последние воздухоносны, мозговая же полость сравнительно с огромными размерами черепа невелика. Обратимся теперь к зубам слона. Прежде всего бросаются в глаза огромные, более или менее загнутые бивни, каждый из которых является вторым спереди верхним резцом. Роль бивней ясна: огромное травоядное животное не может не привлекать внимания опасных хищников. И если лишь у хищников вырабатываются органы, служащие для н а п а д е н и я на других животных, являющихся их добычей, то травоядное животное не в меньшей степени нуждается в вооружении для борьбы с хищниками. Таким оружием, исключительно важным для животных, передвигающихся сравнительно медленно, у слонов служат своеобразно развившиеся вторые верхние резцы. Кроме бивней, слон имеет по одному коренному зубу с каждой стороны черепа, а всего, следовательно, четыре коренных зуба. Это — огромные зубы, служащие для перетирания пищи. Столь резкое сокращение числа коренных зубов стоит в связи со значительным укорочением челюстей. Но вот какова зубная формула:

$$\frac{1 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 3}{0 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 3}.$$

Это значит, что слон имеет следующие постоянные зубы с каждой стороны: лишь один резец в верхней челюсти (бивень), и по три коренных в верхней и нижней челюсти; клыков и ложнокоренных среди постоянных зубов нет (имеются у слона молочные ложнокоренные, которые выпадают в раннем возрасте). Но что означает указание в зубной формуле на три коренных зуба, в то время как в каждый данный момент слон имеет лишь один зуб? — Дело в том, что эти три зуба появляются у слона не сразу, а один за другим; каждый последующий зуб выдвигается сзади на место износившегося уже зуба. Рис. 586 показывает расположение трех коренных верхней челюсти. «Работает», главным образом, только один зуб (рис. 567). Но впереди него виден еще корень истершегося первого коренного (рис. 586), а позади «работающего» зуба мы видим третий зуб, который постепенно развивается в десне и через некоторое число лет заменит второй зуб.

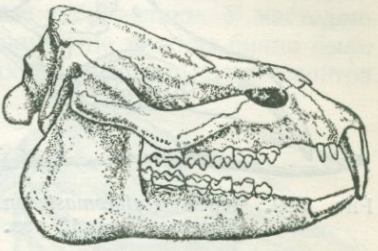


Рис. 587. Череп древнейшего известного в науке хоботного *Maeritherium* (верхний эоцен — нижний олигоцен).

Познакомимся теперь ближе со строением коренного зуба слона. Оно показано на рис. 567, где изображен продольный разрез этого зуба (внизу) и вид сверху. Этот огромный зуб состоит из многочисленных пластинок дентина (заштриховано), покрытых эмалью (зачернено); эти пластинки отделены одна от другой слоями цемента. Так как эмаль прочнее дентина и цемента, то слои эмали выступают в виде гребней на изнашивающейся поверхности зуба; поэтому последняя всегда несет чередующиеся гребни и желобки, что очень важно для перетирания пищи.

Рис. 588. Голова меритерия. Из книги Лелля.

Перейдем теперь к ознакомлению с некоторыми древнейшими слоновыми, которое позволит нам получить представление об эволюционной истории всего отряда хоботных.

Древнейший известный палеонтологам представитель этого отряда *Moeritherium* (верхний эоцен и нижний олигоцен Египта) —самый маленький представитель отряда: он был величиной со свинью или несколько больше (рис. 587). *Moeritherium* очень мало похож на слона. Череп довольно длинный; глаза расположены довольно близко к его переднему концу (рис. 588). Хобота это животное не имело, но носовые отверстия велики и отступили уже несколько назад, а это, повидимому, указывает на то, что область носа приобрела значительную гибкость и подвижность.

Шея достаточно длинная, для того чтобы голова могла дотягиваться до почвы. Особенно замечательны зубы, соответствующие следующей формуле:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}.$$

Второй верхний и второй нижний резцы уже сильно увеличились; эти необыкновенно большие резцы до некоторой степени уже похожи на бивни более новых представителей отряда. Остальные резцы, а также клыки, наоборот, уменьшились. Ложнокоренные и коренные сохранили форму, обычную для примитивных млекопитающих, и имеют по четыре бугорка на жевательной поверхности.

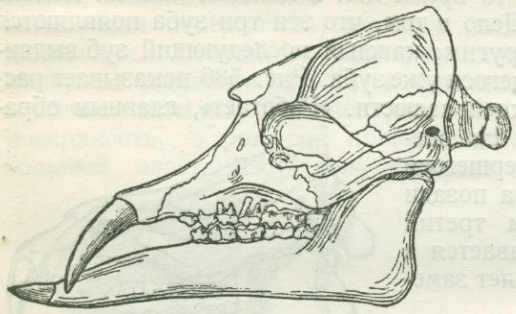


Рис. 589. Череп *Palaeomastodon*. Олигоцен. Уменьшено в 12 раз.

Род *Paleomastodon* (нижний олигоцен Египта) иллюстрирует одну из следующих стадий эволюции хоботных (рис. 589).

Палеомастодонты были значительно крупнее представителей только что рассмотренного более древнего рода и иногда достигали размеров нынешних слонов. Шея у палеомастодонтов была еще довольно длинной, хотя задние шейные позвонки уже начали укорачиваться. Верхняя челюсть и передняя часть нижней челюсти вытянуты больше, чем у меритерия; высота черепа заметно возросла, а носовые отверстия отступили назад, повидимому, в связи с тем, что животное уже имело маленький короткий хобот (рис. 590).

Замечательные изменения произошли с зубами. Исчезли все резцы, кроме одной пары верхних и одной пары нижних,

Рис. 590. Голова *Palaeomastodon*. По Леллю.

Рис. 591. Правые верхние коренные зубы *Palaeomastodon*. Из книги Ромера.

причем эти резцы представлены уже довольно большими бивнями. Исчезли также и клыки, которые оставались у меритерия в верхней челюсти; что касается ложнокоренных, то у палеомастодонта их в нижней челюсти одной парой меньше, чем у меритерия. Коренные зубы имеют по шести бугорков (рис. 591), т. е. на два бугорка больше, чем зубы меритерия.

Дальнейшая история хоботных представляется весьма сложной. В неогене было много самых разнообразных хоботных, причем некоторые из них сильно отличались от слонов и не могут считаться предками последних. К таким родам, сильно уклоняющимся от настоящих слонов, принадлежит *Dinotherium* (миоцен и плиоцен Европы и Индии), у ко-

торого большие нижние бивни отгибаются круто вниз, а верхние бивни исчезли (рис. 592).

Миоценовые хоботные, которые называются обычно мастодонтами, продолжали существовать в плиоцене и даже в четвертичной породе. В отношении систематики этих мастодонтов среди палеонтологов наблюдаются значительные разногласия; поэтому мы не будем подробно разбирать представителей этой группы, которая представляет собой искусственное объединение форм, происходящих от различных более древних хоботных. Для мастодонтов в широком смысле характерно слияние бугорков коренных зубов, ведущее к образованию поперечных гребней (3—4 гребня на каждом зубе). Коренные зубы велики. У мастодонтов было две пары бивней — верхняя и нижняя, но нижние бивни были развиты обычно значительно слабее верхних и у некоторых мастодонтов отсутствовали (рис. 605).

Мастодонты имели сильно развитый хобот; они нередко достигали таких же размеров, как и слоны.

Слоны (прежний род *Elephas*, ныне разбитый на много новых родов) отличаются от мастодонтов прежде всего строением своих высоких зубов, с которыми мы уже познакомились довольно подробно. У настоящих слонов гребни на коренных зубах становятся значительно выше и уже, а число этих гребней сильно возрастает; пространства между гребнями заполняются цементом. Верхушки гребней при работе зуба быстро снашиваются, и вместо таких гребней появляются узкие гребни эмали, разделенные желобками. Появились слоны в плиоцене. Они продолжают существовать до сих пор в Африке и в Азии. Из тех слонов, которые вымерли в геологически недавнее время, надо отметить мамонта (*Elephas primigenius*), который был современником доисторического человека и жил в четвертичном периоде (рис. 615). Область его распространения тянулась от Западной Европы через Сибирь в Северную Америку. Этот мамонт был приспособлен к холодному климату. Он был покрыт шерстью. Это вымершее животное известно нам не только по остаткам скелетов, но и по рисункам, которые были сделаны доисторическим человеком на стенах пещер. Кроме того, во льдах севера Сибири находили целые трупы, сохранившиеся с волосами. В зоологическом музее Академии наук СССР хранятся скелет мамонта (с остатками кожи на черепе и ногах), вывезенный с устья р. Лены в 1806 г., а также чучело и некоторые мягкие части мамонта, привезенного с Березовки (Северо-восточная Сибирь) в 1901 г.

Рис. 592. Череп *Dinotherium*. Миоцен. Сильно уменьшено.

Китообразные. Отряд китообразных представляет весьма своеобразную ветвь млекопитающих. Это — животные, перешедшие к водному образу жизни и приспособившиеся к ней лучше, чем какие-либо другие представители данного класса. Специализация в направлении приспособления к водному образу жизни продвинулась так

далеко, что китовые никогда не выходят на сушу, где они были бы совершенно беспомощны.

Нынешние китообразные имеют тело, подобное телу нектонных рыб, обтекаемой формы, лишенное каких-либо выступающих частей, которые могли бы мешать быстрому плаванию (например наружных ушей). У них, как и у рыб, нет шеи. Черепная коробка обычно укорочена, но широка, лицевая же часть черепа более или менее вытягивается в длину.

У большинства китообразных имеются зубы, но они сильно упрощены, имеют обычно уплощенно-коническую или крючковидную форму; число же их значительно возрастает против предельного для подавляющего большинства млекопитающих числа (44); у нынешнего дельфина, например, оно достигает 250. Такое изменение зубов связано, очевидно, с тем, что они перестали выполнять функцию жевания и служат лишь для захватывания скользкой добычи. У других китообразных зубы, как мы увидим, вовсе исчезли.

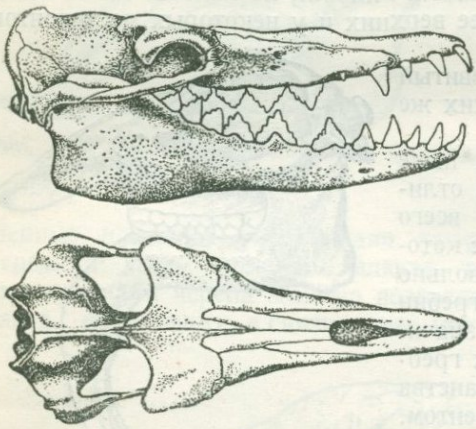


Рис. 593. Череп. *Prozeuglodon atrox*, древнего кита из эоцена, сбоку (*1*) и сверху (*2*).

Главный орган движения вперед — мускулистый хвост, преобразовавшийся в широкий горизонтальный плавник. Обычно имеется и спинной плавник. Передние конечности преобразованы в плавники, которые служат для управления движением, задние же конечности исчезли; впрочем, в некоторых случаях внутри тела сохраняются остатки этих конечностей, совершенно невидимые снаружи (рис. 594). Иногда значительно увеличивается число члеников пальцев (явление, которое мы уже наблюдали у водных пресмыкающихся мезозоя: плезиозавров и ихтиозавров). Шерсть отсутствует, так как для нектонного животного, живущего исключительно в воде, она бесполезна, потому что здесь она утрачивает свое свойство — способность служить покровом, сохраняющим тепло. Функцию эту выполняет слой подкожного жира. Эти водные животные дышат воздухом, и в связи с этим у них наблюдается своеобразное приспособление: носовые отверстия отодвинулись назад, и у ныне живущих китообразных они помещаются обычно на наиболее возвышенной части верхней стороны головы. Такое положение носовых отверстий, служащих для дыхания, особенно важно для млекопитающих, лишенных подвижной шеи.

Китообразные произошли, несомненно, от каких-то наземных млекопитающих в результате процесса приспособления к водной жизни. В пользу этого говорят, между прочим, остатки задних конечностей у некоторых китообразных, а также существование волосяного покрова у нерожденных еще детенышей большинства ныне живущих представителей рассматриваемого отряда.

Отряд китообразных может быть разделен на три большие группы. Первую группу образуют так называемые д р е в н и е к и т ы, вто-

рую — зубастые киты, а третью — беззубые киты. Первая из этих групп — самая древняя, и содержит наиболее примитивные формы. Самые древние представители этой группы были найдены в среднем эоцене Северной Америки. Многие признаки древних китов указывают на их происхождение от первобытных хищников. На рис. 593 изображен череп одного из наиболее примитивных древних китов. Передняя часть черепа вытянута, а носовые отверстия уже заметно отодвинулись назад. Эти черты указывают на приспособление к жизни в воде. Но по другим признакам это животное еще довольно близко к первобытным хищным. Так, черепная коробка у него низкая и длинная. Зубы, в общем, имеют примитивный характер. Только передние из них приобрели форму крючка, задние же, сохраняя близкое сходство с первобытными хищными, зазубрены и имеют по два корня.

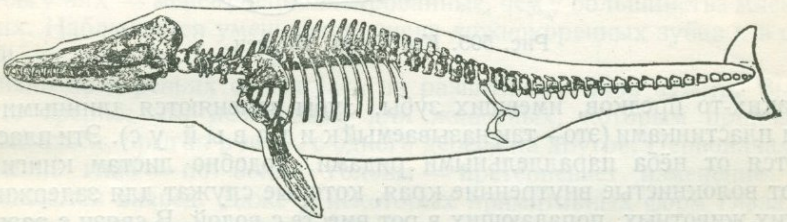


Рис. 594. *Zeuglodon*. Верхний эоцен. Уменьшено в 16 раз. По Абелю.

Скелет остальной части тела обнаруживает весьма значительную специализацию в смысле приспособления к водному образу жизни, причем остатки задних конечностей уже не выступают на поверхности тела. У других представителей древних китов мы видим признаки еще более продвинувшейся специализации в указанном направлении: число зубов уже стало увеличиваться, а задние зубы, сильно сжатые с боков и зазубренные, уже значительно отличаются от типа зубов первобытных хищных (рис. 594).

Зубастые киты, к которым относятся нынешние кашалоты и дельфины, произошли, повидимому, от каких-то наиболее примитивных древних китов. Зубастые киты имеют простые, крючковидные или клиновидные зубы; эти зубы однообразны и уже не могут быть подразделены на резцы, клыки, ложнокоренные и коренные; число их обычно значительно больше первоначального числа зубов у высших млекопитающих (рис. 595).

Носовые отверстия отступили далеко назад на верхней стороне черепа, при этом некоторые передние кости черепа вытянулись назад, надвинувшись на имевшиеся там кости. Черепная коробка стала высокой и короткой.

К беззубым китам относятся самые крупные киты (рис. 596). Некоторые из них достигают длины до 30 *м* (ныне живущий кит-полосатик). Это — крупнейшие из всех позвоночных как современных, так и вымерших. У этих животных так же, как и у зубастых китов, наблюдается укорочение черепной коробки, но по строению черепа беззубые значительно отличаются от зубастых.

Древнейшие беззубые киты известны из олигоцена. Произошли они, очевидно, подобно зубастым, от каких-то примитивных представителей

древних китов. Эти огромные животные питаются лишь мелкими планктонными беспозвоночными и мелкими рыбками, т. е. пищей, не требующей пережевывания; поэтому эти китообразные утратили зубы. Впрочем, у зародышей беззубых китов бывают многочисленные зубы, которые затем исчезают. Это указывает на происхождение беззубых китов

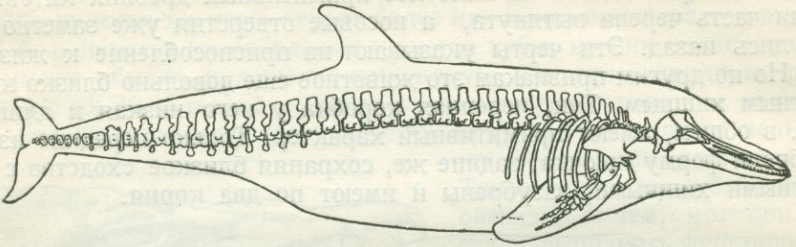


Рис. 595. *Kentriodon*. Миоцен.

от каких-то предков, имевших зубы. Зубы заменяются длинными роговыми пластинками (это—так называемый к и т о в ы й у с). Эти пластинки тянутся от нёба параллельными рядами, подобно листам книги. Они имеют волокнистые внутренние края, которые служат для задерживания мелких животных, попадающих в рот вместе с водой. В связи с развитием такого своеобразного аппарата рот принял огромные размеры. Сильно увеличилась вместе с тем и голова.

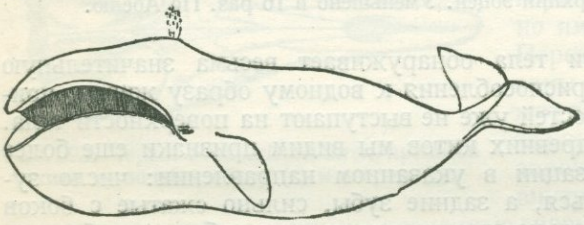


Рис. 596. Гренландский кит (*Balena mysticetus*).

Приматы; происхождение человека. Из всех остальных отрядов класса млекопитающих мы остановимся лишь на одном — на отряде так называемых приматов, к которому относятся полуобезьяны, обезьяны и человек. Знакомство с этим отрядом представляет исключительный интерес для каждого из нас, так как оно необходимо для изучения вопроса о происхождении человека. Этому вопросу мы можем уделить здесь лишь очень небольшое место, но мы не можем не отметить, что каждому из наших читателей следует изучить (если он не сделал еще этого) статью Э н г е л ь с а — «Роль труда в процессе очеловечения обезьяны», — гениальное произведение, основательное знание которого необходимо для правильного понимания проблемы происхождения человека. Кроме того, читатель должен ближе познакомиться с современным состоянием этой проблемы (по этому вопросу существует довольно обширная литература и на русском языке).

Приматы — животные, живущие на деревьях (за исключением очень немногих форм, в том числе человека). Есть основания думать, что примитивные плацентарные млекопитающие жили на деревьях, и некоторые исследователи предполагают, что древние приматы, произойдя от этих примитивных плацентарных, попросту продолжали вести «древесный» образ жизни.

Полуобезьяны и обезьяны — лазающие животные, причем они держатся на деревьях, схватывая ветви своими руками. У них сохраняется по пяти пальцев на конечностях обеих пар, или исчезает один из пальцев (большой). Только некоторые из высших приматов ходят на задних ногах, как человек, но делают это неловко. В то же время передние руки вполне приспособлены к хватанию и бросанию различных предметов: руками обезьяны берут пищу, ловят назойливых насекомых и т. д. Даже полуобезьяны нередко садятся в такой позе, при которой у них освобождаются руки. Это замечательное и совершенно исключительное явление имело, как мы увидим, большое значение в дальнейшей эволюционной истории приматов.

Низшие приматы имеют обычно длинный хвост, причем некоторые хватаются им за ветви так же, как руками. Приматы питаются плодами или всеядны.

Зубы у них — менее специализированные, чем у большинства млекопитающих. Наблюдается уменьшение числа ложнокоренных зубов и в связи с этим укорочение зубного ряда.

Жизнь на деревьях отразилась на развитии органов чувств. Высоко развито зрение; это необходимо для животных, которым приходится передвигаться, прыгая в лесу, с одного дерева на другое. Первоначальное положение глаз — по бокам головы — претерпевает изменение: они перемещаются вперед. Даже у некоторых примитивных форм глаза располагаются так; поля зрения обоих глаз тождественны. У обезьян глаза обращены прямо вперед, и зрение у них, как у человека — стереоскопическое, т. е. они воспринимают предметы в трех измерениях. Слух у приматов хорошо развит. Обоняние, наоборот, слабее, чем у животных, живущих на земле, а не на деревьях.

Высокоразвитое зрение, необыкновенный для млекопитающих способ передвижения (прыгание с дерева на дерево), требующий исключительной четкости движений (при малейшей неточности прыжка животное может упасть и погибнуть), усложнение психики, связанное с усовершенствованием зрения и слуха и особенно с необыкновенными для млекопитающих функциями передних конечностей — рук, все это связано с усложнением строения и увеличением головного мозга. Полушария головного мозга у высших человекоподобных обезьян достигают исключительно значительной величины.

В черепе мы наблюдаем следующие изменения. В связи с ослаблением обоняния и с укорочением зубного ряда заметно укорачивается морда, которая у ископаемых полуобезьян имеет еще значительную длину. Орбиты глаз сближаются одна с другой. Увеличение мозга связано с увеличением черепной коробки.

Полуобезьяны — более примитивная группа приматов. В настоящее время они живут, главным образом, на о. Мадагаскаре; небольшое число видов живет в тропической Африке и Южной Азии. Это — животные небольшие или средней величины; от обезьян они отличаются более вытянутой лицевой частью черепа и менее объемистой черепной коробкой. Глаза обращены скорее в стороны, чем вперед. Древнейшие полуобезьяны известны из среднего палеоцена.

Всех остальных приматов — обезьян и человека — можно объединить в подотряд *Anthropoidea* (человекообразные). Глаза у этих животных крупны и обращены вперед; зрение, как мы уже отметили,

настоящее стереоскопическое; лицо значительно укорочено. Ходят обезьяны обычно на четвереньках. Нередко многие из них садятся так,

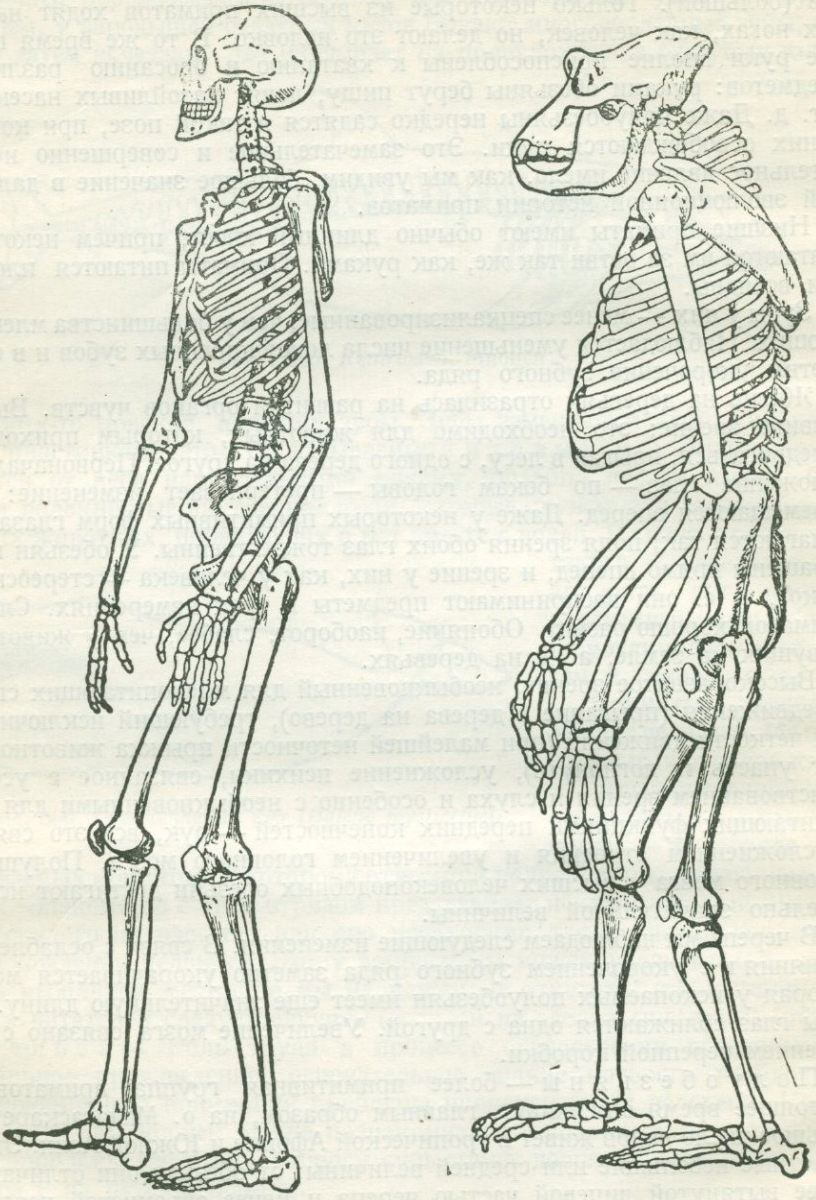


Рис. 597. Скелет человека (слева) и гориллы (справа).

что туловище принимает вертикальное положение, а руки освобождаются для других функций (прежде всего — для взятия пищи).

Хвост у некоторых развит в качестве хватательного органа (и слу-

жит как бы пятой рукой), у других он не имеет этой функции; наконец, у некоторых высших форм он недоразвивается.

Черепная коробка обычно велика. Ископаемые обезьяны известны с олигоцена. Мы не будем рассматривать классификацию обезьян и сразу перейдем к тому семейству, которое наиболее близко к человеку,— это человекообразные обезьяны в узком смысле. Эти большие обезьяны по строению тела сравнительно мало отличаются от человека (рис. 597). Передние руки у них длиннее, а ноги короче, чем у человека. В отличие от человека, большой палец ноги противополагается у них остальным (отодвигается в сторону). Некоторые из них ведут уже «полудревесный» или даже «наземный» образ жизни. Древнейшие остатки человекообразных обезьян были найдены в миоцене. Некоторые ученые относят к этому семейству и человека, другие же выделяют человека в особое семейство.

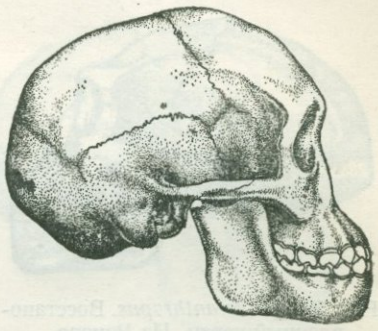


Рис. 598. Восстановленный череп *Australopithecus*, молодой особи вымершей человекообразной обезьяны из Южной Африки.

Из человекообразных обезьян мы рассмотрим только один вымерший род *Australopithecus* (рис. 598). В 1924 г. был найден неполный череп этого замечательного животного в Южной Африке. Геологический возраст этого ископаемого, к сожалению, не мог быть точно определен. Предполагают, что отложения, в которых он найден, — четвертичного возраста. Череп принадлежал юной особи; поэтому его нельзя сравнивать непосредственно с черепами взрослых человекообразных обезьян, но совершенно ясно, что австралопитекус не может быть отнесен к какому-либо роду современных человекообразных обезьян. Контуры черепа указывают на то, что взрослое животное имело более короткое лицо и более высокий лоб, чем нынешние человекообразные обезьяны. Отсутствие точных данных о геологическом возрасте затрудняет, к сожалению, решение вопроса о том, мог ли быть австралопитекус предком человека. Но если даже он и не был непосредственным предком, т. е. не принадлежал к тому виду обезьян, от которых произошли люди, то он был очень близок к этому предку. Поэтому находка этого черепа имеет очень крупное значение для истории обезьяньих предков человека.

Мы уже видели, чт функции передних конечностей у обезьян значительно отличаются от функций задних. Но это различие функций «рук» и «ног» усиливается у человекообразных обезьян. Нет никакого сомнения в том, что человек произошел от какого-то вида человекоподобных обезьян.

«Первым следствием обусловленного их образом жизни обычного для них способа передвижения (лазать, карабкаться), при котором руки выполняют совсем другие функции, чем ноги, было то, что эти обезьяны постепенно перестали пользоваться руками при передвижении по поверхности земли, стали усваивать прямую походку. Этим был сделан решительный шаг для перехода от обезьяны к человеку...» «В общем, мы и теперь еще можем наблюдать у обезьян все переходные ступени от хождения на четвереньках до хож-

дения на двух ногах. Но ни у одной из них последнее не стало нормальной формой передвижения». «Чтобы прямая походка могла стать у наших волосатых предков сначала правилом, а потом и необходимостью, нужно было, чтобы руки уже раньше специализировались на других функциях» (Энгельс).

Мы уже знаем, что у «обезьян существует известное разделение функций между ногами и руками». «При помощи рук, — говорит далее Энгельс, — они выполняют в плену целый ряд простых операций, подражая соответствующим действиям людей. Но именно тут-то и обнаруживается, как велико расстояние между неразвитой рукой даже наиболее подобных человеку обезьян и усовершенствованной трудом сотен тысячелетий человеческой рукой». «Ни одна обезьянья рука не изготовила когда-либо хоть бы самого грубого каменного ножа».

Рис. 599. *Pithecanthropus*. Восстановленный череп. Из Ромера.

Но «рука стала свободной и могла совершенствоваться в ловкости и мастерстве». «Рука, таким образом, является не только органом труда, она также его продукт».

С этим изумительным изменением руки и необычайным усложнением ее функций были, конечно, связаны изменения и в других частях тела, так как изменения формы одних частей тела влекут за собой изменения формы других частей тела. Энгельс считает особенно важным «прямое, поддающееся учету воздействие развития руки на остальной организм. Наши предки-обезьяны, как уж сказано, были общественными животными; вполне очевидно, что нельзя выводить происхождение человека, этого наиболее общественного из всех животных, от необщественных ближайших предков. Начавшееся вместе с развитием руки и труда господство над природой расширяло с каждым новым шагом кругозор человека. В предметах природы он постоянно открывал новые, до того неизвестные свойства. С другой стороны, развитие труда по необходимости способствовало более тесному сплочению членов общества, так как благодаря ему стали более часты случаи взаимной поддержки, совместной деятельности и стала ясней польза этой совместной деятельности для каждого отдельного члена. Коротко говоря, формировавшиеся люди пришли к тому, что у них явилась потребность что-то сказать друг другу. Потребность создала себе орган: неразвитая глотка обезьян преобразовывалась медленно, но неуклонно путем постепенно усиливаемых модуляций, и органы рта постепенно научились произносить один членораздельный звук за другим».

В настоящее время известно немало остатков скелета древнейших человеческих рас, которые отличаются от нынешнего вида (носящего латинское название *Homo sapiens*). Эти древнейшие люди заслуживают нашего внимания.

Наиболее примитивным из всех известных науке древнейших людей является так называемый обезьяночеловек, *Pithecanthropus* (рис. 599), остатки которого были найдены в 1892 г. на о. Яве (геологический возраст, вероятно, — начало плейстоцена). Черепная коробка низкая,

особенно в передней своей части. Имеются выдающиеся надбровные дуги. Объем головного мозга был меньше минимального для нынешнего человека, но больше, чем у каких бы то ни было высших человекообразных обезьян. Строение мозга, судя по слепкам полости черепа, было в основном человеческое, но чрезвычайно примитивное. Зубы, повидимому, в общем, человеческого типа. Бедро — прямое, как у человека, а это указывает, что питекантропус уже достиг выпрямленного положения. Исследователь, открывший кости этого интересного ископаемого, считает его предком позднейших людей, в том числе и нынешнего человека. Во всяком случае, несомненно, что *Pithecanthropus* стоит по своим важнейшим признакам между нашими обезьяньими предками и «настоящими» людьми.

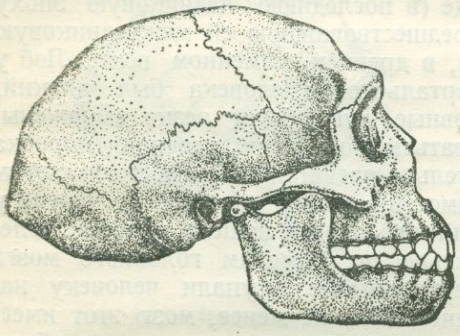


Рис. 600. *Sinanthropus*. Восстановленный череп. Из Ромера.

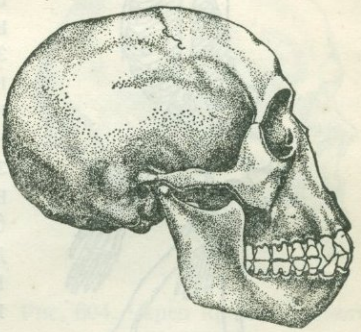


Рис. 601. *Eoantropus*. Восстановленный череп. Из Ромера.

Совсем недавно, всего несколько лет назад, были найдены в Китае, близ Бейпина, остатки другого представителя примитивных древнейших людей, который был назван *Sinanthropus* (рис. 600). Череп синантропуса очень похож на череп питекантропуса, но свод черепа немного выше, чем у последнего. Надбровные дуги хорошо развиты. Вместимость черепной коробки, а следовательно, и объем мозга, больше, чем у питекантропуса. В одних слоях с остатками скелета синантропуса найдены остатки его культуры: каменные орудия весьма грубой выделки, а также костяные орудия. Весьма замечательно, что синантропус пользовался огнем, о чем свидетельствуют найденные вместе с остатками синантропуса обожженные кости и камни, остатки золы и т. д.

Остатки так называемого пилтдаунского человека, который получил название *Eoanthropus*, были найдены около четверти века назад в Южной Англии, в Пилтдауне (рис. 601). Геологический возраст не установлен с точностью; некоторые ученые определяют его как нижнечетвертичный. Череп с высоким сводом, толстостенный. Надбровные дуги почти столь же слабо выражены, как у нынешнего человека. Вместимость мозгового отдела черепа не выходит за пределы, наблюдаемые у людей нашего времени, но в то же время нижняя челюсть очень похожа на обезьянью, с отступающим назад подбородком и с большим клыком, который выступает над другими зубами. Такой контраст между черепом человеческого типа и «обезьяньей» челюстью вызывает некоторое подозрение, что челюсть принадлежала не человеку, а обезьяне, близкой к современной человекообразной обезьяне шимпанзе; поэтому мы не

можем быть уверены в правильности реконструкции черепа, данной на рис. 601.

Кремневые орудия, найденные поблизости от черепа, очень грубой обработки.

Лучше изучен так называемый неандертальский человек, остатки которого найдены в довольно большом количестве в разных местах Европы (рис. 602). Название этого древнего человека происходит от названия долины Неандерталь, близ Дюссельдорфа, в Германии, где в 1856 г. были найдены остатки неандертальского человека. Жил этот последний в четвертичном периоде (в последнюю ледниковую эпоху и в предшествовавшую ей межледниковую эпоху), в древнем каменном веке. Лоб у неандертальского человека был низкий, надбровные дуги были резко выражены, но в затылочной части черепная коробка значительно расширялась, и в связи с этим вместимость ее равна вместимости черепа у большинства людей нашего времени. Следовательно, по размерам головного мозга неандертальцы не уступали человеку наших дней. Тем не менее, мозг этот имеет сходство с головным мозгом человекообразных обезьян. Лицо было более удлиненное, чем у нынешнего человека, что вместе с надбровными дугами и низким лбом обусловливало обезьяноподобный облик. Тело было слегка наклоненным, колени были всегда немного согнуты. Руки были длиннее, а ноги несколько короче, чем у нынешнего человека. Этими признаками неандерталец тоже несколько напоминал обезьян (рис. 602 и 603)

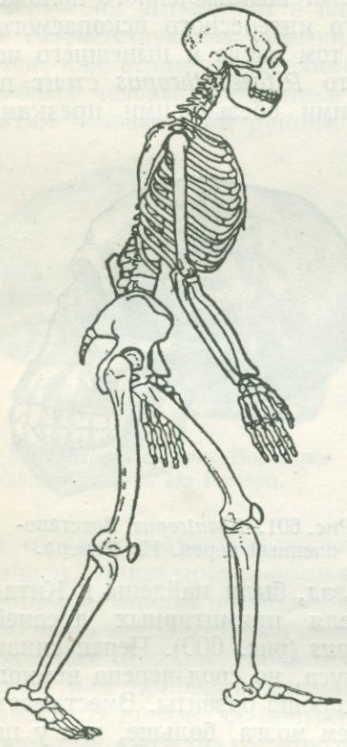


Рис. 602. Неандертальский человек. По Вейнерту.

Вместе со скелетными остатками неандертальцев были находимы кремневые орудия довольно тонкой выделки. Неандертальцы были людьми древней части древнего каменного века.

Концу последней ледниковой эпохи и времени, следовавшему непосредственно после нее, соответствует более поздняя часть древнего каменного века. Тогда существовал человек, который принадлежал уже несомненно к тому же виду, к которому относимся мы, т. е. *Homo sapiens*. Это был кроманьонский человек, названный так потому, что скелетные остатки его были найдены в Кроманьоне, во Франции (рис. 604). У кроманьонцев лоб был высокий, надбровных дуг не было. Вместимость черепной коробки была не меньше, чем у нынешнего человека. Лицо было короткое. Подбородок выдавался вперед, как у нынешнего человека. Это были люди высокого роста. Они произошли, по всей вероятности, от неандертальцев. От кроманьонцев сохранились не только кремневые и костяные орудия тонкой выделки, но и произве-

дения искусства: многочисленные изображения на стенах пещер и на костяных орудиях. Художники этой расы обнаружили замечательные способности и изумительное мастерство. На этом основании один из крупных американских палеонтологов высказал мнение, что кроманьонцы превосходили нынешние расы по художественным дарованиям.

На этом мы закончим обзор древних людей. Как мы видим, уже в древнем каменном веке был человек, принадлежавший к тому же виду, что и мы (кроманьонцы). Этого человека уже нельзя считать одной из низших рас. Низшими расами можно назвать тех наших предков и родичей, которые жили в более древние времена, до кроманьонцев.

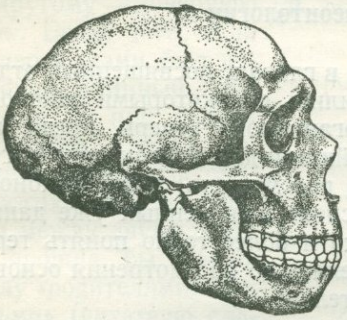


Рис. 603. Череп неандертальского человека. Из Ромера.

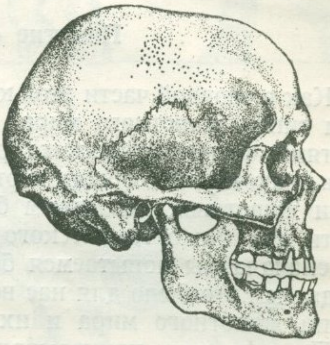


Рис. 604. Череп кроманьонского человека.

Сюда можно отнести рассмотренных нами неандертальцев, пилтдаунского человека, синантропуса и питекантропуса. Отсюда ясно, что ныне нет никаких низших рас; их не было вовсе на протяжении всего исторического времени. Человеческие расы отличаются, конечно, одна от другой, по морфологическим признакам и по цвету кожи, но все они одинаково высоки, все расы и все народы в одинаковой мере способны создавать культурные ценности. Но в большинстве стран не все расы, не все народы и не все классы народов имеют одинаковую возможность создавать эти культурные ценности, так как существуют угнетаемые народы и эксплоатируемые классы. Когда все угнетаемые и эксплоатируемые завоюют себе возможность строить культурную жизнь, человек подымется еще выше над своими звериными предками, и настанет эпоха, когда эксплоатация человека человеком и кровавые ужасы войны отойдут в область мрачного прошлого.

ГЛАВА XIV

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ИСТОРИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Понятие «вид» в палеонтологии

Как в вводной части этой книги, так и в главах, посвященных отдельным типам животного мира, мы знакомились с некоторыми закономерностями филогенетического развития организмов. Теперь, когда читатель знаком уже в общих чертах с важнейшими для палеонтологии группами животных, мы можем более полно рассмотреть общие закономерности истории органического мира на основе изложенных уже данных. Но сначала мы попытаемся более глубоко и более точно понять термин «вид», чем это было для нас возможно сделать до рассмотрения основных групп животного мира и их представителей.

Понятие «вид» приковывало и приковывает внимание многих исследователей. О нем много спорят, различные исследователи посвящают ему многочисленные страницы, целые главы своих трудов, даже отдельные книги. Но при всем этом ученые еще далеки от общепринятого определения этого понятия, и нужна еще большая работа на методологически правильной основе для того, чтобы вопрос о виде получил более или менее удовлетворительное разрешение.

Здесь мы не будем пытаться дать более правильное определение вида, чем те определения, которые были приведены нами раньше (стр. 11 и 291); мы только отметим один момент, важный для правильного понимания этого термина, а именно непосредственную связь каждого вида с другими видами. Дело в том, что в тех случаях, когда палеонтолог имеет перед собой достаточно обильный материал, происходящий из нескольких непосредственно следующих друг за другом слоев, часто бывает невозможно провести резкую границу между родственными видами. В этом убеждался всякий, кому удавалось прослеживать ход филогенетического развития на протяжении сколько-нибудь значительного отрезка времени. Примером такого положения могут быть хотя бы вивипарусы плиоцена Славонии, о которых мы упоминали на стр. 234. Палеонтологам иногда удается устанавливать ряды форм, из которых крайние резко отличаются друг от друга, но связываются между собою «переходными» формами настолько, что бывает трудно провести границу между родственными видами. Если мы имеем ряд предков, т. е. такой ряд, в котором каждая последующая форма является потомком каждой предыдущей, непосредственно связана с последней, то, строго говоря, все эти формы нельзя резко разделить на виды даже в случае, если начальная и конечная формы ряда сильно отличаются друг от друга. Действительно, к чему бы привело проведение рез-

ких граней между членами определенного непрерывного ряда предков, если бы мы имели все без исключения звенья цепи, составленной формами, из которых каждая последующая является бесспорным потомком каждой предыдущей? — Это привело бы к тому, что мы отнесли бы в некоторых случаях к двум разным видам два смежных поколения: к одному виду материнскую особь, а к другому — дочернюю особь. Более того, если бы перед нами был достаточно длинный ряд предков, то при резком разделении родов (и более крупных таксономических единиц) граница между двумя родами прошла бы также между «родителями» и их «детьми» (читателю следует серьезно продумать этот момент, весьма важный для уяснения понятия «вид»). На это можно было бы возразить, что практически такие полные ряды предков установить трудно, и что отдельные звенья родословной цепи почти всегда остаются неизвестными. При таких обстоятельствах разграничение таксономических единиц, казалось бы, не встречает больших затруднений. Но это «преимущество», вытекающее из несовершенства, скудости наших теперешних познаний, конечно не может быть положено в основу определения границ вида. Число установленных «цепей», или рядов предков все более и более увеличивается. Мы могли бы привести много таких рядов, например, из брюхоногих и пластинчатожаберных третичных отложений. Достаточно показательными примерами располагает и история позвоночных. К тем

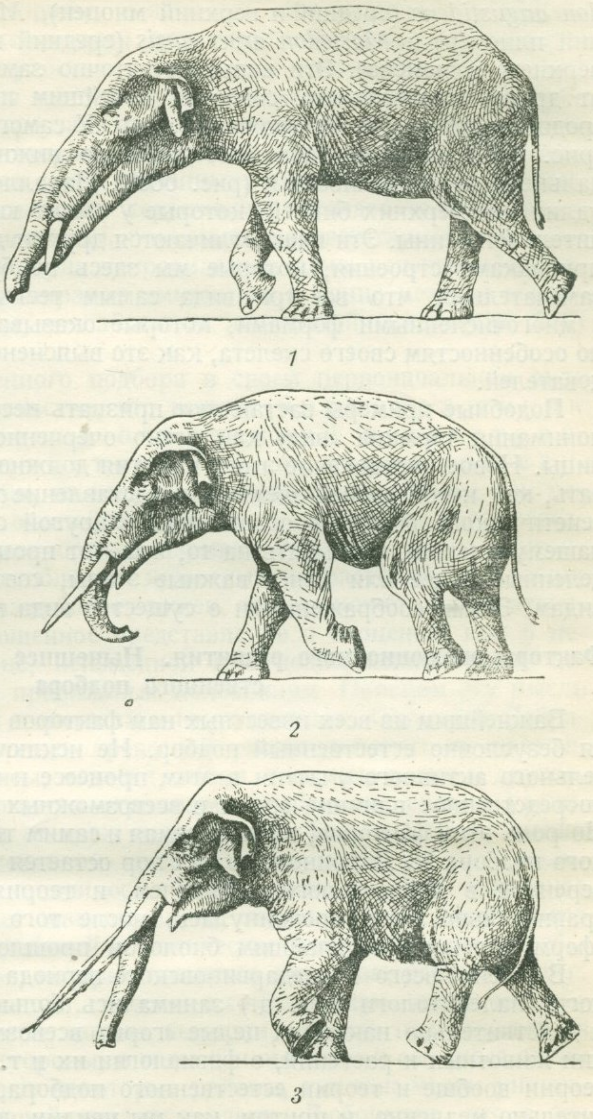


Рис. 605. Мастодонты европейского неогена, связанные между собой переходными формами.

1 — Mastodon angustidens. Средний и верхний миоцен; *2 — Mastodon longirostris.* Нижний плиоцен; *3 — Mastodon arvernensis.* Средний плиоцен и низы верхнего плиоцена.

примерам, которые даны в начале этой книги (рис. 15—17), здесь мы прибавим еще лишь один. На рис. 605 изображены три вида мастодонтов (представителей семейства слоновых) из неогена Европы: *Mastodon angustidens* (средний и верхний миоцен), *Mastodon longirostris* (нижний плиоцен) и *Mastodon arvernensis* (средний плиоцен и нижняя часть верхнего плиоцена). Эти виды, достаточно заметно отличающиеся друг от друга, принадлежат, согласно новейшим исследованиям, к одному «родословному» или «предковому» ряду. У самого древнего из этих видов (рис. 605[1]) мы видим довольно длинную нижнюю челюсть, которая в дальнейшем укорачивается (рис. 605[2]). Параллельно с этим происходит удлинение верхних бивней, которые у самого юного вида достигают значительной длины. Эти виды отличаются друг от друга и многими другими признаками строения, которые мы здесь не будем рассматривать. Но замечательно, что все три вида самым тесным образом связываются с многочисленными формами, которые оказываются «промежуточными» по особенностям своего скелета, как это выяснено работами многих исследователей.

Подобные примеры заставляют признать несостоятельность прежнего понимания термина «вид» как резко очерченной таксономической единицы. Новое определение этого понятия должно, с одной стороны, включать, как необходимый элемент, представление о единстве процесса филогенетического развития организмов; с другой стороны, оно должно, по нашему мнению, указывать на то, что этот процесс разделяется на определенные более или менее важные этапы, соответствующие отдельным видам. Этими соображениями о существе вида мы здесь и ограничимся.

Факторы эволюционного развития. Нынешнее состояние теории естественного подбора

Важнейшим из всех известных нам факторов видообразования является безусловно естественный подбор. Не исключена возможность значительного активного участия в этом процессе и таких факторов, как непосредственное влияние среды и всевозможных изменений в этой среде. Но роль этих факторов, признаваемая и самим творцом теории естественного подбора Ч. Дарвином, до сих пор остается мало изученной и непроверенной в палеонтологии. Впрочем, и теория естественного подбора сравнительно мало продвинулась, после того как она была впервые сформулирована величайшим биологом прошлого столетия.

В течение всего последарвиновского периода биологи (ботаники, зоологи, палеонтологи и т. д.) занимались больше накоплением фактов, и действительно накопили целые «горы» всевозможных данных о строении животных и растений, о физиологии их и т. д., работы же в области теории вообще и теории естественного подбора, в частности, шли относительно медленно, и притом, как мы увидим далее — далеко не всегда правильными путями. Поэтому-то в теории естественного подбора оказываются до сих пор слабо освещенными важнейшие моменты.

Некоторые из этих моментов мы отметим здесь для пояснения этого отставания теории от процесса накопления фактического материала. Так, известно, что Дарвин ввел понятие о «неполноте геологической летописи», резко подчеркивая скудость наших палеонтологических сведений об истории филогенетического развития организмов. Но после выхода в свет гениального произведения Дарвина до наших дней история

организмов обогатилась колоссальными запасами фактов. С одной стороны, удалось установить с изумительной точностью историю отдельных веточек органического мира (мы уже знакомы с подобными «предковыми» рядами). С другой стороны, выяснилось, что отсутствие «незаметных переходов» между сменявшими друг друга фаунами объясняется не только злополучной скудостью, неполнотой «летописи», но и тем, что в определенные моменты многие группы животных быстро вымирали, и их «место» столь же быстро захватывалось другими группами. Вместо того чтобы развить дело, которому положил начало великий «отец эволюции» и изучить сущность этих внезапных, революционных перемен, которые теперь признаются всеми серьезными исследователями, палеонтологи зачастую ограничивались описанием соответствующих фактов или давали этим фактам в корне неправильные, даже нелепые объяснения — вроде объяснения вымирания аммонитов в конце мезозоя общим «одряхлением» этой группы, «ослаблением жизненной силы» (стр. 282) и т. д.

Далее, теория естественного подбора в своем первоначальном виде не учитывает того обстоятельства, что всякий биоценоз никак нельзя считать резко очерченной в пространстве и во времени, постоянной, неизменной единицей, так как он всегда, из года в год, подвергается более или менее значительным, иногда очень резким изменениям; кроме того, соседние биоценозы непосредственно и неразрывно связаны друг с другом. Поэтому вопрос о приспособлении животных и растений, входящих в данное «сообщество», гораздо более сложен, чем это может нам казаться, если мы будем иметь упрощенное представление о биоценозе как о некоторой замкнутой единице, неизменной или подверженной лишь небольшим, более или менее правильным колебаниям. Поясним эту мысль одним примером из жизни нынешних млекопитающих. Северный Лабрадор (Северная Америка) лишен древесной растительности; он населен такими животными, как лисы, медведи, мыши, северные олени и другие. Количество мышей подвергается огромным колебаниям, сильно увеличиваясь через промежутки от трех до пяти лет. Так, в 1905 г. мыши распространились в колоссальном числе. В следующем же году количество их довольно резко снизилось. Через несколько лет «мышиное население» опять достигает максимума, и, таким образом, один цикл следует за другим. От колебаний в количестве мышей зависят колебания в количестве хищников, которые питаются ими. Так, осенью 1926 г. в некоторых частях Лабрадора, в связи с сокращением числа мышей, совы были очень редки: они частью вымерли, частью переселились в другие области. С другой стороны, в годы обилия мышей северные олени иногда совершенно покидают некоторые районы, так как мыши уничтожают растительность, которой питаются олени. Любопытно, что в эти годы увеличивается и количество белых куропаток, так как сильно расплодившиеся мыши привлекают внимание хищников, обычно питающихся куропатками.

Можно было бы привести еще много таких примеров, иллюстрирующих то положение, что биоценозы не неподвижны: они подвергаются большим колебаниям, состав их заметно меняется из года в год; следовательно, заметно меняются и условия существования каждого вида. Как же в таком случае действует естественный подбор, благодаря кото-

рому, по учению Дарвина, выживают и размножаются животные, наиболее приспособленные к данным условиям? Дарвин не осветил этой стороны проблемы естественного подбора; при построении своей теории он исходил из более или менее упрощенного случая относительно неизменных условий среды. Эта сторона до сих пор остается неисследованной. Ее изучение должно стать задачей сегодняшнего дня.

Мы не будем здесь рассматривать всех слабых, недостаточно разработанных сторон теории Дарвина. Эта теория требует значительной дальнейшей разработки, усовершенствования и дополнения.

Связь между эволюцией животных и эволюцией растений

Растения производят синтез неорганических веществ в органические. Животные, так же как и некоторые группы растений (например грибы), не способны вырабатывать органические вещества, а потому питаются готовыми органическими веществами, являясь либо растениеядными, либо плотоядными. Это отличие животных от растений заставляет нас признать, что история органического мира должна была начаться появлением растений; животные же, которые питаются за счет вырабатываемых растениями органических веществ, появились позже. Палеонтология, однако, не дает подтверждения этого положения: и растения и животные появились в те отдаленные докембрийские времена, органический мир которых нам очень плохо известен по чрезвычайно скудным окаменелым остаткам обычно очень плохой сохранности. Но палеонтология располагает некоторыми фактами, которые иллюстрируют зависимость эволюции животных от эволюции растений. Один из примеров этой зависимости относится к моменту появления первых наземных позвоночных. Мы уже знаем, что древнейшее из всех известных нам наземных позвоночных происходит из верхне-

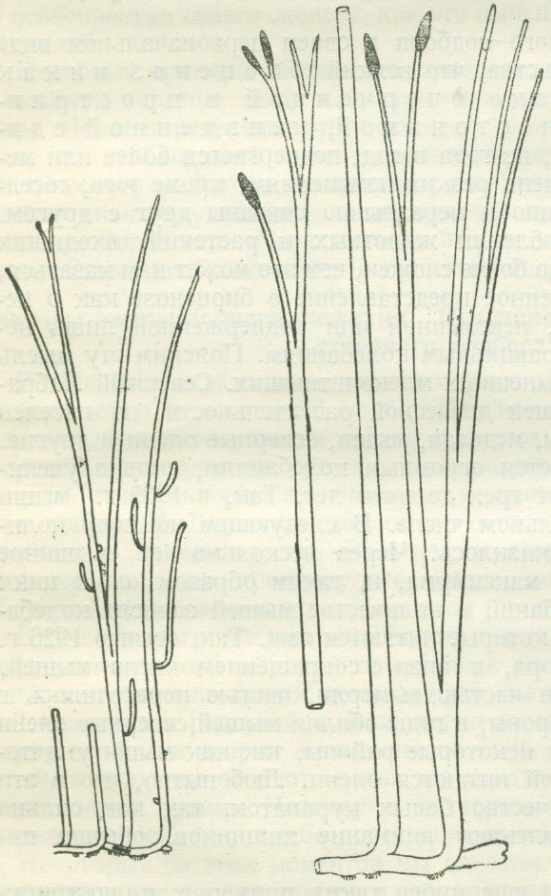


Рис. 606. *Rhynia*. Девонские наземные растения.

девонских отложений (рис. 539). Естественно думать, что ко времени появления первых наземных позвоночных, т. е. земноводных, на суше уже существовала какая-то флора: в противном случае животным пришлось бы искать пищи исключительно в воде, т. е. им пришлось бы возвратиться к воде немедленно по их выходе из воды, что едва ли способствовало бы развитию жизни животных на суше. И действительно, древнейшие наземные растения найдены в более глубоких горизонтах палеозоя — в средней части верхнего силура. Но нет оснований думать, что в более древние времена наземных растений не было вовсе: они, вероятно, существовали даже в нижнем силуре. Древнейшие из известных доныне растений суши образуют п с и л о ф и т о н о в у ю флору, называемую так потому, что типичным представителем ее является род *Psilophyton*. Растения эти (рис. 606) еще очень примитивно устроены, близки к водорослям, но уже приспособлены к существованию на суше. Многие из них так просты по своему строению, что могут быть предками всех позднее появившихся наземных растений.

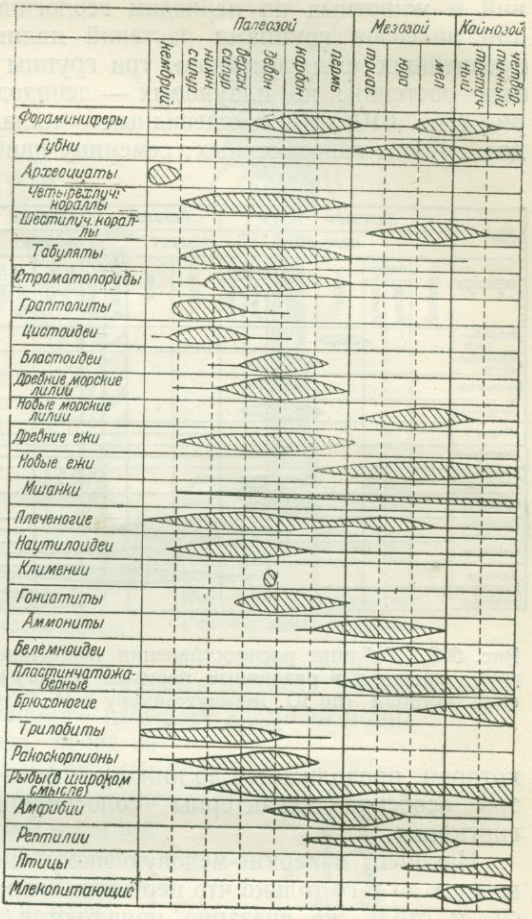


Рис. 607. Таблица распространения важнейших групп животных в различные периоды геологической истории (по Ю. Жемчужникову и Н. Страхову).

Но если мы проследим всю историю н а з е м н ы х растений и параллельно с нею историю н а з е м н ы х позвоночных от древнейших времен до наших дней, то нам бросится в глаза замечательная закономерность: эволюция растений как бы упреждает эволюцию позвоночных; иначе говоря, г л а в н ы е э т а п ы э в о л ю ц и и р а с т е н и й з а в е р ш а ю т с я н е с к о л ь к о р а н е е с о о т в е т с т в у ю щ и х г л а в н ы х э т а п о в э в о л ю ц и и п о з в о н о ч н ы х. Обе эти группы организмов развивались в общем по пути приспособления ко вневодному образу жизни. Главные этапы, пройденные по этому пути основными группами наземных позвоночных, нам уже знакомы (см. предыдущую главу). Эти этапы отмечены возникновением и распространением по земному шару основных групп

наземных позвоночных: 1) земноводных, 2) пресмыкающихся и 3) млекопитающих. Для того чтобы сравнить эти этапы с главными этапами развития наземных растений, мы воспользуемся таблицами (рис. 607 и 608). Эти таблицы показывают распределение различных групп растений и животных по периодам геологической истории. Характерными для палеозоя группами растений являются, кроме упомянутых уже древнейших «псилофитонов», три группы вымерших споровых древовидных растений: из плауновых — лепидодендроны (рис. 609), сигиллярии (рис. 610) и из хвощевидных — каламиты (рис. 611 и 612), а также две группы голосеменных: семенные папоротники (рис. 613) и кордаиты (рис. 614). Эти растения образуют главную часть богатой каменноугольной флоры.

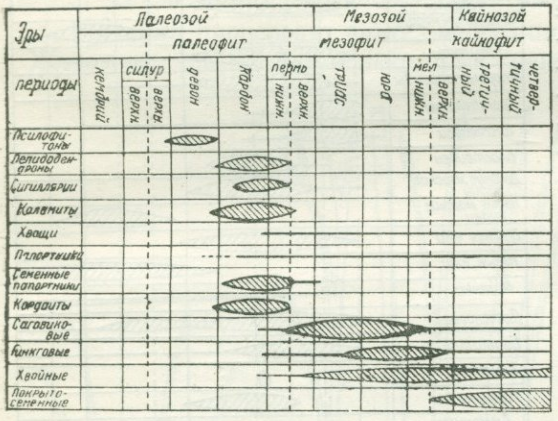


Рис. 608. Таблица распространения важнейших групп растений в различные периоды геологической истории (по Ю. Жемчужникову и Н. Страхову).

Замечательно, что все эти группы существуют до конца нижней перми: в более поздних эпохах мы встречаем лишь крайне малочисленных представителей некоторых из этих групп (например семенные папоротники). Следовательно, на границе нижней и верхней перми происходит резкая перемена флоры. С верхнепермской эпохой начинается эра преобладания голосеменных растений, которая продолжается до нижнего мела включительно. Для всей этой эры особенно характерны голосеменные: саговиковые, хвойные и гингковые.

Наконец, в верхне-меловую эпоху число представителей господствовавших до того только что перечисленных групп сразу сильно сокращается, и столь же внезапно появляются настоящие покрытосеменные растения. Мы здесь находим флору, очень близкую к нынешней: среди первых же меловых покрытосеменных мы встречаем представителей современных родов, каковы магнолии, платаны и другие.

Если бы мы делили геологическую историю на эры, пользуясь главным образом характеристикой флоры, а не характеристикой фауны, то вместо палеозоя мы должны были бы принять «палеофит» (phyton — растение), верхняя граница которого проходила бы между нижней и верхней пермью. Следующая эра — «мезофит» — начиналась бы верхней пермью и кончалась бы нижним мелом. Наконец третья эра в истории растений начинается верхним мелом и может быть названа «кайнофитом».

Теперь мы можем сравнить главные этапы истории наземных растений с главными этапами истории наземных позвоночных.

«Палеофит», характеризующийся богатой флорой высоко развитых, достигающих огромных размеров плауновых, хвощевидных, семенных

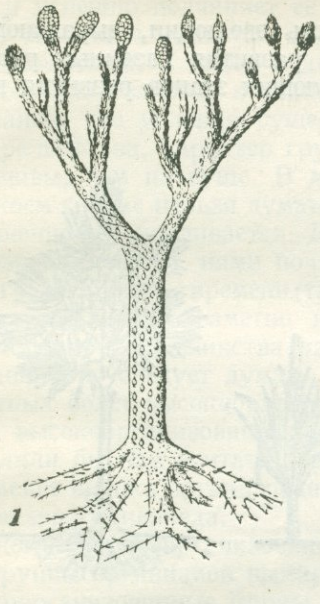


Рис. 609. Лепидодендрон.
1 — реставрация растения; *2* — часть стебля.

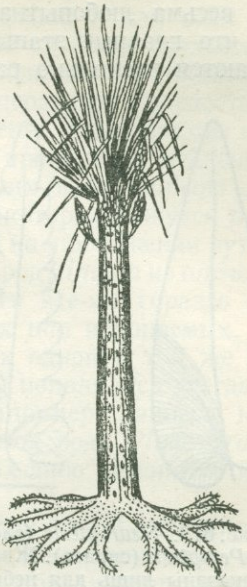


Рис. 610. Сигиллярия.
Реставрация растения.

папоротников и кордаитов, заканчивается нижней пермью. За это время из наземных позвоночных значительного развития достигли лишь земноводные, которые появились вслед за развитием псилофитоновой флоры и которые, подобно последней, представляют собою лишь первый этап приспособления к наземному образу жизни. Пресмыкающиеся, правда, уже существовали, но играли пока еще незначительную роль.

Следующий этап развития наземной флоры, характеризующийся расцветом различных групп голосеменных («мезофит»), лишь отчасти совпадает по времени с тем этапом истории позвоночных, который характеризуется господством пресмыкающихся. «Эра» пресмыкающихся начинается с триаса и заканчивается лишь в самом конце меловой эпохи. В верхнем мелу существовали во множестве мезозойские пресмы-

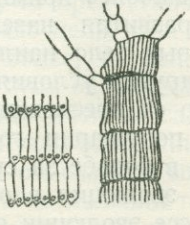


Рис. 611. Каламит
(куски стебля).

Рис. 612. *Calamites*.
Группа деревьев.

кающиеся, нередко достигавшие колоссальных размеров; в то же самое время наземная флора, как мы уже видели, приняла вполне новый, «третичный» характер.

Эта весьма любопытная закономерность эволюции, выражающаяся в том, что главные этапы исторического развития наземных растений завершаются несколько ранее соответствующих этапов развития наземных позвоночных, не получила еще достаточного освещения и объяснения. Надо, однако, думать, что эволюция наземных позвоночных в значительной степени зависит от эволюции растений, которые в конечном счете являются единственными «поставщиками» питательных веществ для всех животных.

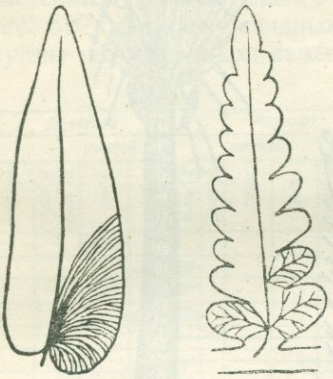


Рис. 613. *Neuropteris* (слева) и *Pecopteris* (справа). Жилки показаны лишь для небольшой части листа.

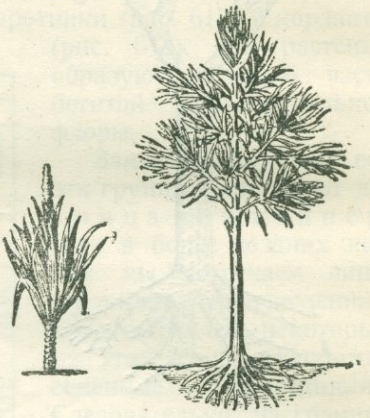


Рис. 614. *Cordaites*.

Эволюция и прогресс

На примере истории позвоночных мы видели, что каждый этап их развития означает приобретение новых признаков, которые делают этих животных все более и более приспособленными к жизни на суше. Поэтому мы и можем говорить, например, о том, что пресмыкающиеся более высоко организованы, чем земноводные, которые являются самыми несовершенными из наземных позвоночных, наименее изменившимися после перехода к жизни на суше в направлении приспособления к этой жизни, а следовательно, наиболее примитивными. Знакомые уже нам последовательные этапы развития наземных позвоночных приводят к млекопитающим, у которых тело наилучше приспособлено к самым трудным климатическим и другим условиям существования. Кроме того, у них, в отличие например от пресмыкающихся мезозоя, весьма высокого развития достигают полушария головного мозга, что является особенно важным оружием в борьбе за существование в самых разнообразных условиях. Итак, эволюция в общем является прогрессивной в том смысле, что в процессе эволюции организмы все лучше и лучше вооружаются для борьбы за жизнь и становятся все менее и менее зависящими от окружающих условий.

Человек как наиболее совершенный продукт эволюции достиг весьма высокой степени относительной независимости от окружающей его природы и успешно подчиняет ее себе.

Но эволюция является в общем прогрессивной и для всех других типов животных, а также и для растений. Это свойство эволюционного процесса мало заметно и слабо изучено в отношении организмов морей и океанов, где условия существования (температура, соленость воды, свет, рельеф дна, характер грунта и т. д.) менее разнообразны и менее изменчивы, чем на суше. В море эволюция происходит медленнее, но ни в коем случае нельзя думать, что она в каких бы то ни было случаях совершенно останавливается. Даже те формы, которые кажутся при первом ознакомлении с ними почти неизменными на протяжении чуть ли не всего геологического времени (таков, например, род *Lingula* из плеченогих), в действительности заметно изменялись, хотя все-же гораздо меньше подавляющего большинства изученных до сих пор ископаемых.

Однако не следует думать, что в пределах одной и той же группы животных более высокоорганизованные формы появлялись всегда позже менее высокоорганизованных. У нас нет, например, данных, которые позволяли бы нам считать триасовых аммонитов рода *Pinacoceras* (рис. 423) менее высоко организованными, чем каких-либо аммонитов юрского или мелового периода.

Иногда высокоорганизованные представители какой-либо определенной группы организмов вымирают по тем или иным причинам, а менее высокоорганизованные формы той же группы продолжают жить и давать начало новым филогенетическим ветвям. При этом вполне возможно, что некоторые ранние члены этих последних будут менее высокоорганизованы, чем упомянутые вымершие высокоорганизованные представители той же группы.

Здесь, однако, надо заметить, что общий прогрессивный характер эволюции отнюдь не исключает возможности в отдельных случаях регресса, который ведет от сложного к простому. Регресс совершается, например, у паразитов, для которых оказываются лишним бременем многие органы, имевшиеся у них до перехода к паразитическому образу жизни. У сидячих животных (у мшанок, у плеченогих, у усоногих раков) исчезают, например, органы чувств. У животных, приспособившихся к жизни в темноте, редуцируются глаза (например у некоторых трилобитов).

Адаптивная радиация

Общий прогрессивный характер эволюции отнюдь не указывает на то, что она идет по какому-то предустановленному пути, что она направлена к какой бы то ни было цели. Она является непрерывным процессом приспособления к то более, то менее изменяющимся условиям среды. Замечательно, что при этом эволюция в пределах одной и той же таксономической единицы может итти по самым разнообразным направлениям. Такое расхождение путей эволюции в связи с приспособлением к различным условиям жизни отмечалось еще предшественниками Дарвина. Сам Дарвин говорит об этом явлении так: «Изменившиеся потомки всех господствующих и распространяющихся форм стремятся приспособиться к многочисленным и весьма разнообразным местам в экономике природы». Позже одним из крупных современных палеонтологов, Г.

Осборном, был сформулирован закон адаптивной радиации (по-латыни adapto значит приспособляюсь). «Согласно этому закону, — говорит Осборн, — каждая обособленная область, если она велика и представляет достаточное разнообразие в отношении топографии, почвы, климата и растительности, дает начало разнообразной фауне млекопитающих. От примитивных центральных типов отходят по всем направлениям ветви, у которых зубы и хватающие органы видоизменены таким образом, чтобы была использована всякая возможность добывания пищи и приспособления тела, членов и ног ко всевозможным условиям среды. Чем обширнее область и чем разнообразнее условия существования, тем большего разнообразия достигает в результате фауна млекопитающих». «Наиболее примитивные из млекопитающих были, вероятно, мелкими насекомоядными или всеядными формами и поэтому имели зубы с низкими коронками, двигались медленно и жили либо на поверхности земли, либо на деревьях; ноги у них были короткие, снабженные когтями». «В поисках пищи и скрываясь от врагов, животные селятся в разнообразных местах, и конечности их претерпевают изменения в четырех различных направлениях: они становятся либо р о ю щ и м и, либо п л а в а т е л ь н ы м и, т. е. приспособленными к «земноводному», а далее — к водному образу жизни, либо б е г а ю щ и м и, т. е. приспособленными к бегу, к быстрому передвижению по поверхности суши, либо л а з а ю щ и м и — приспособленными к жизни на деревьях. Жизнь на деревьях приводит как к конечной стадии к «парашютовому» типу летающей белки и некоторых летающих сумчатых или к настоящему летающему типу летучих мышей».

Эта выписка из книги Осборна дает, надеемся, вполне ясное представление о законе адаптивной радиации в понимании этого автора.

Надо сказать, что адаптивная радиация наблюдается отнюдь не только у млекопитающих: она происходит у всех решительно типов организмов. В частности, ее можно заметить и при изучении морских беспозвоночных животных. Только, к сожалению, этот вопрос мало исследован до настоящего времени. Мы можем все-же привести примеры адаптивной радиации у морских моллюсков. Один из таких примеров — сарматские кардиумы. В обособившемся от океана сарматском (верхнемиоценовом) бассейне мы можем проследить историю кардиумов. В нижнем сармате мы встречаем лишь единицы видов этого рода. Из среднего же сармата нам известны многие десятки форм, которые развились из малочисленных нижнесарматских. Другой пример — кардиумы солоноватоводного плиоцена Черноморско-Каспийской области: из сравнительно ограниченного числа исходных миоценовых форм в плиоцене развивается огромное количество чрезвычайно разнообразных видов, относимых к многочисленным подродам и группам. Эти группы, как мы видели в главе о методах изучения образа жизни (стр. 328), иногда тесно связаны с определенными фациями, приспособлены к определенным условиям солености, грунта и т. д. (рис. 474 и 475). Возьмем третий пример. В низах нижнего сармата (миоцен) мы встречаем довольно однообразную фауну мактр (стр. 215). В среднем сармате мактры достигают большого разнообразия, причем отдельные виды явно приспособлены к различным специфическим условиям жизни. Так, тонкостенные, хрупкие формы, встречающиеся в глинах и мергелях, приспособлены к жизни в сравнительно глубоких зонах моря, на мягком, тонкозернистом грунте.

Толстостенные, очень массивные раковины представителей группы *Mactra vitaliana* (рис. 333), наоборот, являются чисто прибрежными формами; они погибли бы в тех условиях мягкого грунта, при которых процветали тонкостенные мактры.

Корреляция

Великий основатель сравнительной анатомии и палеонтологии, Кювье, установил так называемый закон корреляции или взаимозависимости различных органов, в силу которого определенное морфологическое строение отдельных частей организма всегда связано с определенным морфологическим строением других частей.

В предыдущих частях нашей книги читатель может найти немало примеров такой корреляции. Так, у многих водных членистоногих, живущих на илистом дне, глаза находятся на верхней стороне головы и приближены к средней линии, а хвост при этом имеет форму шипа (примеры: оленеллус, эвриптерус, лимулус); у слонов, животных с массивной головой и тяжелым туловищем, неразрывно связаны между собой такие признаки, как форма (и величина) головы, форма (и величина) бивней и коренных зубов, строение шеи, строение конечностей и т. д. и т. д.

То же самое мы наблюдали и в отношении других групп млекопитающих (например, наиболее высокие коронки зубов наблюдаются у тех представителей семейства лошадей, которые имеют лишь по одному пальцу на каждой ноге).

Далеко не всегда понятна наблюдаемая фактически корреляция органов. Например, у кальцеолы (стр. 92) мы наблюдаем два необыкновенных для четырехлучевых кораллов признака: существование крышечки и уплощение одной стороны стенки коралла. Любопытно, что и у других четырехлучевых кораллов, имеющих крышечку, есть уплощенная сторона стенки. Эта корреляция оставалась долго без всякого объяснения (правда, недавно была сделана попытка разгадать причину этой связи).

Кювье, а вслед за ним и палеонтологи последующих поколений пытались восстанавливать скелет животного на основании изучения некоторой, относительно небольшой ч а с т и этого скелета. Надо сказать, что палеонтолог, который таким образом восстанавливает скелет животного, должен быть чрезвычайно осторожен, так как «корреляция» может оказаться несуществующей.

Приведем пример ошибки при подобном восстановлении скелета на основании корреляции. Когда в третичных отложениях Монголии был найден череп гигантского носорога (белуджитерия), была произведена попытка восстановить по этому черепу весь скелет животного. Однако после этого был найден полный скелет очень близкого к этому животному индрикотерия. Этот скелет, изученный академиком А. А. Борисяком, показал, что восстановление белуджитерия было сделано крайне неудачно.

Факторы, которые ограничивают возможные пути эволюции

У животных и растений могут вырабатываться самые разнообразные приспособления; эволюция каждого организма может итти, как мы только что отметили, во многих разнообразных направлениях; но все же способность организма видоизменяться не безгранична. Какими же фактора-

ми ограничивается эта способность? — Пределы этой способности зависят, вообще говоря, от строения данного организма и от филогении, которою определяется это строение.

Здесь следует упомянуть о законе необратимости эволюции, который обычно называется законом Долло. Долло формулировал этот закон следующими словами: «Организм не может вернуться, хотя бы частично, к прежнему состоянию, которое уже пройдено рядом его предков». Мы уже говорили, что наземные позвоночные, перешедшие к водному образу жизни, не могли вновь стать рыбами, какими были их отдаленные предки (стр. 349); эти наземные позвоночные не могли в процессе приспособления к водной среде вновь приобрести утраченные их отдаленными предками «рыбьи» органы, например жабры. Поэтому вполне приспособившись к водному образу жизни, ихтиозавры остались пресмыкающимися, а киты и дельфины — млекопитающими. Некоторые ученые придают «необратимости» эволюции характер какого-то мистического начала, в силу которого организм стремится во что бы то ни стало избегнуть повторения уже пройденного его предками отрезка эволюционного пути. В действительности же эта закономерность, подмеченная Долло, имеет вполне естественные причины. Невозможно представить себе, чтобы строение организма, выработанное в длительном и сложном процессе эволюции, являющееся как бы «наследием» этой эволюции и выражающееся комплексом многочисленных признаков, утратило бы все следы определенного, хотя бы и небольшого отрезка пройденного пути и вернулось бы к первоначальному состоянию. Филогенетическая история отражается и в индивидуальном развитии, и в строении взрослого животного: она не исчезает бесследно. Так, дельфин, наземные предки которого прошли длинный и сложный путь эволюции на протяжении сотен миллионов лет, является продуктом этой эволюции. Переход млекопитающего к водному образу жизни не может «вычеркнуть» всю эту продолжительную историю, и дельфин остается поэтому млекопитающим.

Еще труднее представить себе возвращение утраченных органов. Предки ихтиозавра на одном из ранних этапов филогенетического развития наземных позвоночных совершенно утратили хвостовой плавник. У пресмыкающихся предков ихтиозавра этого плавника не было и в помине, а когда он понадобился, то он возник, конечно, не путем «восстановления» давным-давно утраченного органа, что было бы необъяснимым и таинственным процессом, а путем развития нового аналогичного органа. Поэтому хвостовой плавник у ихтиозавров имеет совершенно иное строение, чем у рыб (стр. 349).

Возможности эволюции в значительной степени определяются высотой организации животного на данном этапе филогенетического развития. Так, в силуре, когда из рыб, вероятно близких к кистепёрым, развились первые наземные позвоночные, эти последние не могли сразу приобрести признаки пресмыкающегося, минуя этап, характеризуемый классом земноводных. Еще менее возможно было бы развитие из рыб сразу млекопитающих (теплокровных, покрытых шерстью животных) даже в том случае, если бы млекопитающие были гораздо лучше приспособлены к природе силурийской суши, чем земноводные. Таким образом, эволюция организмов проходит один этап за другим: из рыб развиваются земноводные, из земноводных — пресмыкающиеся и т. д.

Специализация

Специализацией мы называем более или менее высокую степень приспособления к определенным конкретным условиям существования. Так, лошадь является хорошим примером специализации, потому что она удивительно хорошо приспособлена к бегу и к травоядному питанию.

Древнейшие же из известных нам пресмыкающихся были неспециализированными формами: мы не видим в них резких признаков приспособления к строго определенным условиям жизни, к определенному роду пищи и т. д. Затем примитивные пресмыкающиеся претерпевают «адаптивную радиацию»: расширяют свои владения, селятся везде, где только возможна жизнь, и приспособляются к специфическим условиям каждого участка, каждого уголка. Происходит специализация, которая наблюдается у господствующих групп пресмыкающихся, особенно в юрском и в меловом периодах.

Много примеров узкой специализации можно указать среди динозавров и других пресмыкающихся мелового периода, каковы знакомые нам морские «гады» — ихтиозавры и плезиозавры, а также летающие «драконы» — птерозавры.

Специализация конечно дает виду большие преимущества в борьбе за существование. Но эти преимущества имеют силу лишь в узких рамках строго определенных условий существования. Поэтому узко специализованный вид находится в полной зависимости от наличия этих условий: при этих условиях он успешно борется за жизнь, достигает «расцвета» успешно оттесняя конкурентов; но малейшее изменение в окружающей обстановке, в частности в биоценозе, грозит этому виду крупными бедствиями и нередко немедленной гибелью. Таким образом в специализации — и сила и ничтожество этого животного.

Смена фаун и флор; революции органического мира

При рассмотрении различных классов организмов, нам не раз приходилось констатировать быстрое исчезновение и быстрое появление тех или иных групп. Так, к концу палеозоя сразу исчезают четырехлучевые кораллы, которые широко распространены начиная от силура (и богато представлены в пермских отложениях не только одиночными, но и колониальными формами). В мезозое с самого начала существуют лишь шестилучевые кораллы. В верхнем палеозое из морских ежей имеются почти исключительно «древние»; к концу же палеозоя почти все они исчезают, и, начиная от триаса, этот класс представлен, за чрезвычайно редкими исключениями, «новыми» ежами. Замечательно также внезапное исчезновение в конце меловой эпохи аммоноидей, которые на протяжении мезозоя представлены огромным количеством форм. Резкие перемены флоры были отмечены нами на грани нижней и верхней перми и на грани нижнего и верхнего мела. Быстрый, революционный характер этих перемен в органическом мире теперь можно считать общепризнанным; в настоящее время совершенно прочно установлено, что считать внезапность этих событий кажущейся, зависящей лишь от неполноты наших знаний, никак нельзя.

Чем же объясняются эти революции органического мира? — Они находятся в причинной связи с великими революциями, которые совер-

шались в земной коре и быстро меняли лик земли. И надо надеяться, что геологи-палеонтологи сумеют проследить связи каждой из революций земной коры с изменениями, происходившими в органическом мире. Пока в этом направлении сделано сравнительно мало.

Чтобы подойти к пониманию непосредственных причин великих переворотов в органическом мире, возьмем знакомый уже нам пример исчезновения мезозойских групп пресмыкающихся и распространение млекопитающих на грани мелового и третичного периодов.

К концу мелового периода многочисленные группы пресмыкающихся достигли, как мы уже видели, высокой степени специализации. А специализация делает существование возможным лишь в более или менее узких рамках определенных условий живой и неживой природы. Узко специализированные виды животных могут жить, благоденствовать и даже господствовать при данной конкретной обстановке. Малейшее изменение этой обстановки грозит этим видам не только лишением господства, но и гибелью. Далее, специализация связана с успешным развитием одних органов при значительном отставании развития других. Это значительно ограничивает возможные пути эволюции. Относительно неспециализированный, более или менее примитивный вид может жить в разнообразных условиях; мало того, он может развиваться в самых разнообразных направлениях, так как у такого вида различные органы и части тела развиты более или менее равномерно. У специализированного же вида пути возможной эволюции резко ограничиваются. Так, древние всеядные или насекомоядные млекопитающие могли путем адаптивной радиации развиться в плавающих, роющих, бегающих, лазающих, даже в летающих животных. Лошадь же с ее высоко специализированным строением, конечно, не может приспособиться к жизни на деревьях; ее конечности не могут стать пятипалыми руками, и у нее не могут развиться крылья.

Таким образом, господство динозавров и других пресмыкающихся конца меловой эпохи было во всяком случае далеко не прочным.

Далее мы видели, что путем длительной эволюции в относительно благоприятных условиях вырабатывались многочисленные крупные, нередко огромные формы как хищных, так и растениеядных пресмыкающихся. Эти значительные или огромные размеры были в свое время полезны: они помогали колоссам мезозойской фауны занимать господствующее положение, так как мелкому животному трудно вступать в борьбу или в соперничество с могучим гигантом. Но в то же время значительная величина может оказаться крайне невыгодной при некотором изменении внешних условий, может превратиться из приспособления в помеху. Так, чем больше животное, тем труднее ему спрятаться от опасных хищников, тем труднее ему найти достаточное количество пищи и т. д.

Надо также учесть и то обстоятельство, что господствующее положение вида животных, живущих в весьма благоприятных для них условиях, при отсутствии сильных врагов и конкурентов должно вести к некоторому ослаблению борьбы за жизнь, или к своеобразному „извращению“ этой борьбы, а следовательно, к ослаблению и извращению естественного отбора. В результате слабые особи, которые в обычных условиях уничтожались бы, при «господстве» и «благоденствии» могут выживать и давать потомство, тем самым понижая общий уровень сопротивляемости вида.

Как мы видим, благоприятные условия существования приносят расе не только «пользу», но и «вред».

Все эти соображения приводят нас к выводу, что господство мезозойских высоко специализированных пресмыкающихся таило в себе зародыш их гибели.

Какие же события внешнего мира были в конце мелового периода ближайшими причинами крушения этого господства?—Из того, что господство это стало в верхнемеловую эпоху очень непрочным, мы можем заключить, что события, погубившие многочисленных властелинов мезозоя, могли не иметь характера крупных революций в земной коре и всеобщей катастрофической перемены лика земли. Зависимость исчезновения господствующих пресмыкающихся мезозоя от тех или иных конкретных геологических событий пока нельзя, повидимому, считать прослеженной достаточно точно. Из явлений, имевших место в жизни органического мира, гибели пресмыкающихся очевидно способствовало развитие млекопитающих.

Млекопитающие «третичного» типа, как группа, обладающая всеми основными чертами нынешних и третичных представителей класса, исключительно хорошо вооруженная для борьбы за власть на суше, развились конечно не сразу на всех материках. Они выдвинулись из среды примитивных мезозойских форм этого класса первоначально в какой-нибудь определенной области. Там они из ничтожных мелких зверьков, вынужденных скрываться от грозных хищников-пресмыкающихся, стали серьезными соперниками этих последних, а затем и одержали над ними победу. Далее они стали уже расселяться по всей суше земного шара, всюду быстро побеждая пресмыкающихся. Превосходство организации настоящего млекопитающего над типичным пресмыкающимся конца мела так велико, что распространение млекопитающих имело, можно думать, характер «триумфального шествия». Таким образом, млекопитающие были, надо полагать, не только наследниками «гадов» мезозоя, но и их «могильщиками». После этого события сохранились лишь относительно малочисленные группы пресмыкающихся, живущие и доныне, в том числе и некоторые весьма примитивные формы.

Рассмотренный пример показывает нам, что специализация ведет к ограничению эволюционных возможностей. Она дает организмам значительные выгоды и может вести к их господствующему положению в биоценозах. Но при перемене условий окружающего мира сильно специализированные формы гибнут первыми. Их место занимают представители относительно примитивных групп, которые в высокой степени способны к эволюционным изменениям, к адаптивной радиации и к специализации.

Среди рассмотренных в предыдущей главе групп мы можем найти много примеров гибели специализированных. Из брюхоногих можно назвать хотя бы меловых нериней или плиоценовых валенсиеннезий; из пластинчатожаберных любопытны рудисты (рис. 253) — группа меловых форм, живших и процветавших в мезозойском средиземном океане Тетисе. Эти двустворки обнаруживают своеобразную и резко выраженную специализацию, связанную с прикрепленным образом жизни, и внешне похожи скорее на одиночный коралл, чем на пластинчатожаберных. Они прирастали нижней конической створкой, а верхняя створка имела вид крышечки, и на внутренней ее поверхности были отростки,

служившие для прикрепления мускулов. Замечательно, что в нижней конической створке были поперечные днища, аналогично четырехлучевым кораллам. Группа эта, широко распространенная в мелу, совершенно вымерла к концу этого периода.

Специализированной группой являются аммониты юры и мела, характеризующиеся сложно рассеченной перегородочной линией и нередко имеющие сложную скульптуру. Эта чрезвычайно богатая видами группа вымирает в конце мезозоя. В гибели их сыграли, повидимому, крупную роль настоящие костистые рыбы, наиболее высоко организованные из рыб по устройству скелета, отличные пловцы. Настоящие костистые рыбы известны уже из верхней юры, но расцвета достигают в начале третичного времени.

Из древних специализированных групп заслуживают особого внимания четырехлучевые кораллы, исчезновение которых к концу палеозоя до сих пор не находит удовлетворительного объяснения. Можно думать, что заменившие их в мезозое шестилучевые кораллы существовали в виде примитивных форм, лишенных прочного скелета в палеозое. Такие примитивные «кораллы», обладая значительной способностью изменяться в различных направлениях, могли быть предками настоящих шестилучевых кораллов.

Так называемые «законы» эволюции

Для объяснения различных фактов (нередко мнимых фактов) эволюционной истории организмов сплошь да рядом предлагаются принципиально недопустимые, противонаучные гипотезы и теории. Некоторые ученые с полной откровенностью дают виталистические объяснения эволюционного процесса, т. е. предлагают признать в этом процессе вмешательство сверхъестественных сил. Но большинство биологов считает невозможным принятие откровенно виталистических теорий и даже негодует против тех натуралистов, которые, пытаясь объяснить явления природы, говорят о белой и черной магии, о демонах и серафимах (заметим кстати, что такие откровенные любители сверхъестественного до сих пор существуют и среди крупных палеонтологов).

Гораздо чаще мы встречаем виталистические по существу «законы» и теории, авторы которых не называют себя виталистами, или даже объявляют себя противниками витализма. При рассмотрении систематики ископаемых животных мы познакомились со взглядами некоторых ученых относительно дегенерации различных групп животных, а также относительно «расовой старости» (стр. 282) и отмечали, что эти воззрения являются по существу признанием сверхъестественного начала.

Так называемый *закон неспециализации* был предложен известным американским палеонтологом Копом. По этому закону к эволюционному развитию способны только организмы, не обладающие специализацией. Мы уже видели, что известная степень специализации некоторым образом ограничивает возможность приспособляться к изменяющимся условиям существования. Но даже самая крайняя специализация отнюдь не лишает организмы *способности изменяться* и даже не уменьшает этой способности. Поэтому и специализованные формы могут претерпевать эволюцию, и они претерпевают ее до тех пор, пока не возникают такие новые условия существования, к которым эти животные не успевают приспособиться из-за того, что вся их орга-

низация слишком узко специализировалась к совершенно определенным прежним условиям. В то же время те животные, которые были в меньшей степени приспособлены к какой-либо определенной конкретной обстановке, которые по своей организации вообще могут существовать в весьма разнообразных условиях, выживают и успевают приспособиться к изменившейся обстановке.

Таково, по нашему мнению, правильное понимание значения специализации. Но мы должны совершенно отвергнуть телеологическое понимание «закона неспециализации», поддерживаемое некоторыми палеонтологами Запада, которые игнорируют значение изменений среды и думают, что специализированные организмы утрачивают способность изменяться и «попадают в тупик»; при этом, по мнению этих ученых, специализация ведет к выработке явно невыгодных для животного особенностей строения. Ясно, что развитие последних мыслимо лишь при допущении каких-то внутренних причин эволюционного развития, совершенно не зависящих от среды и от естественного отбора.

Подобное толкование значения специализации мы находим у известного французского палеонтолога Депере, который говорит: «Основной закон, направляющий филогенетические ветви ко все большей и большей специализации некоторых, по крайней мере, сторон их строения, не всегда находится в очевидном соответствии с простым удовлетворением функциональных потребностей и с наилучшим приспособлением к среде. Рассмотрим, например, особенности эволюции бесчисленных ветвей аммонитов. Одним из наиболее обычных признаков этой эволюции является постепенное и все увеличивающееся усложнение рисунка перегородочной линии, т. е. линии пересечения перегородок, отделяющих жилые камеры, с внешней стенкой раковины. Эти последовательные перегородки выделяются мантией животного, более или менее рассеченный и вырезной край которой воспроизводится перегородочной линией раковины. Такое сложное очертание края мантии представляет, надо думать, м а л о в а ж н ы й зоологический признак; в нем трудно видеть какой-нибудь прогресс для данной ветви или наилучшее приспособление к физиологическим потребностям. И тем не менее постепенное усложнение лопастей и седел перегородочной линии является общим правилом во всех ветвях аммонитов настолько, что признаки, связанные с формой перегородок, были взяты палеонтологами как наиболее существенные для установления родов и семейств. Итак, усложнение перегородок представляется нам нормальной, прогрессивной, или, если угодно, высоко-специализированной фазой развития каждой ветви аммонитов». «Филогенетические ветви подчинены общему закону, который более или менее быстро и часто, без видимой механической или функциональной причины, направляет их по пути все более и более выраженной специализации». Но как мы уже знаем, у нас нет никаких оснований соглашаться с Депере в том, что сложно рассеченная перегородочная линия — «маловажный зоологический признак»; этот признак имел весьма большое экологическое значение (стр. 283).

Итальянский ученый Роза является автором «закона», согласно которому филогенетические ветви обнаруживают п р о г р е с с и в н о е у м е н ь ш е н и е и з м е н ч и в о с т и. Это значит, что более поздние члены филогенетических ветвей менее изменчивы, дают меньше разновидностей, чем более ранние. Способность к изменчивости, по Роза,

постепенно ослабевает и в конце концов у сильно специализированных форм совершенно иссякает; поэтому эти формы и вымирают. Таким образом, филогенетические ветви уже в самом начале обречены на вымирание вследствие истощения способности изменяться. Этот виталистический «закон» должен быть полностью отвергнут нами.

Отметим еще один «закон» палеонтологии, который иногда называется законом Депере. Это — «закон» *увеличения роста в филогенетических ветвях*. Согласно этому закону размеры членов одной и той же филогенетической ветви, одной и той же «предковой линии» увеличиваются по мере того как мы поднимаемся от самых древних форм к более новым. Надо заметить, что тщательное изучение некоторых филогенетических ветвей показывает, что развитие происходило именно от форм более мелких к более крупным. Но мы не имеем никаких оснований обобщать это явление, возводить его в степень всеобщего закона. Между тем, Депере считает этот закон одним из самых важных законов, установленных работами современных палеонтологов. Какая же причина может побуждать организмы развиваться обязательно в сторону увеличения размеров? — Нетрудно видеть, что эта «всеобщая причина» какого-то таинственного, виталистического характера. Это не означает того, что в определенных случаях развитие не может вести именно от маленького к крупному. Это происходит, как мы уже отмечали, в эволюции семейства лошадей и многих других групп млекопитающих. Но в таких случаях мы должны искать причину этого явления, а не ссылаться на всеобщий закон.

Величина тела для нас есть прежде всего приспособление. Известно, например, что у организмов, приспособившихся к псевдопланктонному образу жизни, тело принимает маленькие размеры: это есть следствие приспособления к прикреплению к пловучим предметам. В одних случаях более выгодны крупные размеры, а в других — небольшие. Могут быть и другие причины изменения величины, а «всеобщий закон» ничего не объясняет.

Имеются и такие «законы», которые формулируются их авторами в решительно «материалистических» выражениях, но по существу приемлемы лишь для виталистов.

Весьма любопытен в этом отношении так называемый «закон» инерции органического развития, или «*биологический закон инерции*», энергично пропагандируемый известным палеонтологом О. Абелем. Ссылаясь на Галилея, установившего закон «силы инерции», позднее разработанный Ньютоном, Абель утверждает, что биологический закон инерции выражается как в сохранении однажды достигнутого состояния специализации, так и в прямолинейно восходящей специализации, которая проявляется в ходе ортогенетического развития. В первом случае сохраняется состояние покоя, а во втором — однажды взятое направление движения. Абель приводит ряд примеров такого «прямолинейного» ортогенетического развития. Один из этих примеров доведенного до крайности ортогенетического развития — развитие огромных бивней мамонта, которые, по словам Абеля, лишены функционального значения (рис. 615).

Крайне любопытно при этом рассуждение Абеля о необходимости применения законов механики к органической жизни. «В настоящее время — говорит он, — не остается уже никаких сомнений в том, что процессы, совершающиеся внутри живой материи, подчинены как

химическим, так и физическим законам. Прежде мы не умели понимать жизненные процессы в такой мере, как теперь. Теперь мы знаем, что в каждом организме, при совершении каких-либо функций, отдельные части его и даже протоплазма находятся в состоянии движения, так как функция есть деятельность и, следовательно, движение. Но раз это так, то законы физики, а следовательно, и механики имеют силу в отношении всех частей организма. К таким законам относится в первую очередь закон инерции»....

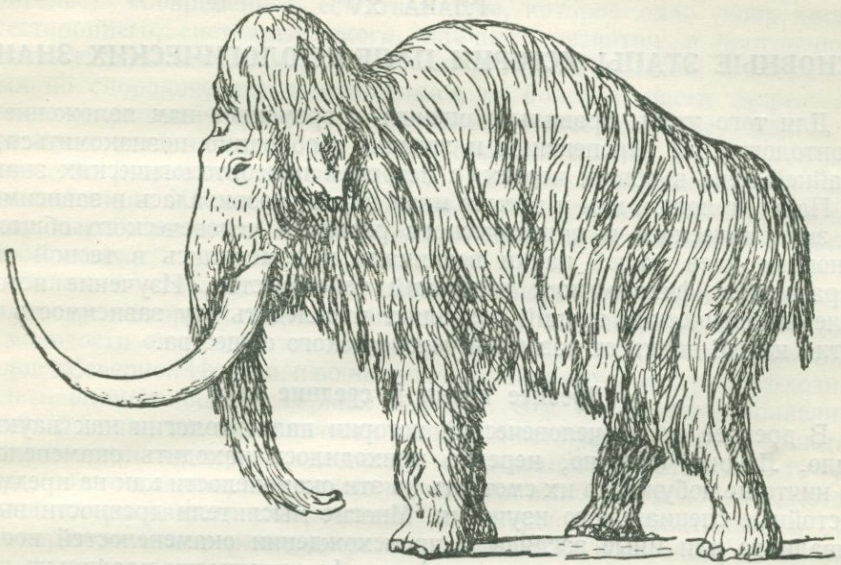


Рис. 615. Мамонт (*Elephas primogenius*). Четвертичный период.

«Биологический закон инерции» является одним из весьма показательных примеров убожества, до которого может дойти биологическая мысль, не руководимая правильным методом. Философски наивные, безграмотные в смысле метода естествоиспытатели часто совершают ошибки, подобные ошибке автора «биологической инерции», пытающегося перенести закономерности неорганической природы в область биологии. Упорное продолжение филогенетическими ветвями раз начатого эволюционного пути, наперекор естественному отбору, без всякой причины кроме «инерции», гораздо лучше согласуется с виталистическим пониманием эволюции, чем с естественно-научным материализмом Абеля, и, таким образом, этот крупный ученый оказывается,—повидимому, против своей воли — защитником сверхъестественного начала.

ГЛАВА XV

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИСТОРИИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ

Для того чтобы правильно оценить современное нам положение палеонтологии, ее перспективы и задачи, необходимо познакомиться, по крайней мере в общих чертах, с историей палеонтологических знаний.

Палеонтология, как и всякая иная наука, развивалась в зависимости от экономического и политического развития человеческого общества; основные идеи нашей науки возникали и изменялись в тесной связи с развитием философских воззрений человечества. Изучение истории палеонтологических знаний позволяет проследить эту зависимость развития нашей науки от развития человеческого общества.

Древнее время и средние века

В древнее время человеческой истории палеонтологии как науки не было. Людям, конечно, нередко приходилось находить окаменелости, но ничто не побуждало их смотреть на эти окаменелости как на предметы, достойные специального изучения. Многие мыслители древности высказывали те или иные взгляды о происхождении окаменелостей вообще. Надо заметить, что некоторые из философов древности правильно понимали природу окаменелостей, как остатков живших некогда организмов. Но подобные удачные догадки не подымались тогда до состояния научно установленного положения, и потому в то же самое время широкое распространение имели представления других мыслителей, которые считали, что окаменелости н е и м е ю т никакого отношения к жившим когда-либо существам.

Так, Ксенафон Колофонский, приблизительно за 600 лет до нашей эры, заметил морские раковины на холмах о. Мальты; это он объяснял периодическими наводнениями суши. Ксант Сардский (около 500 лет до нашей эры) обратил внимание на окаменелые раковины, которые были встречены им в Армении, Фригии и Лидии далеко от моря; из этого факта он заключил, что те места, где встречаются подобные остатки, были некогда дном океана.

Геродот (500 лет до нашей эры) отметил присутствие морских раковин в горах Египта, и это подало ему мысль, что некогда Египет был покрыт морем.

Но Теофраст (около 300 лет до нашей эры) высказал совершенно иной взгляд на природу ископаемых: он думал, что в горных породах есть так называемая пластическая сила, которая и вызывает образование окаменелостей. Этот взгляд имел довольно широкое распространение в «темную ночь средневековья»: правильные представления об окаменелостях, которые высказывались философами древности, не могли получить раз-

вития в эту эпоху господства схоластики, и ученые мужи смотрели на окаменелости как на проявления «пластической силы», или как на «игру природы», или считали их возникшими под влиянием звезд.

Эпоха Возрождения

После средних веков наступает эпоха Возрождения. «После темной ночи средневековья наново вдруг возрождаются с неожиданной силой науки, начинающие развиваться с чудесной быстротой»... (Энгельс). «Современное естествознание, которое одно лишь достигло всестороннего, систематического, научного развития, в противоположность гениальным натурфилософским догадкам древних и весьма важным но спорадическим и оставшимся по большей части безрезультатными открытиям арабов, — современное естествознание, как и вся новейшая история, датирует от той знаменательной эпохи, которую... французы [называют] ренессансом... Это—эпоха, начинающаяся со второй половины XV столетия». (Энгельс). В эту эпоху, эпоху Возрождения, вырабатываются более совершенные представления о природе ископаемых.

Великий итальянский художник Леонардо да-Винчи (1452—1519) был в то же время великим математиком, инженером и архитектором. В молодости он в качестве инженера принимал участие в прорытии каналов в Северной Италии, и во время этих работ ему много раз приходилось видеть окаменелости в горных породах. Эти наблюдения привели его к заключению, что окаменелости являются остатками морских животных, которые жили на местах, где теперь встречаются эти остатки. В то время море, по его мнению, покрывало горы; реки выносили в море ил, который заполнял раковины; впоследствии дно морское превратилось в сушу. Леонардо да-Винчи резко возражал против того воззрения, по которому окаменелости возникали в земле под влиянием звезд; это воззрение великий художник и ученый называл глупым и ненаучным.

Того же взгляда на природу ископаемых придерживался итальянец Фракасторо (1483—1553), профессор философии, врач и поэт. В 1517 г. ему показали окаменелые раковины, которые были найдены при постройке одной цитадели, и спросили, какого он мнения об этих вещах. Фракасторо отверг объяснение происхождения окаменелостей «пластической силой» как совершенно несостоятельное. Он заявил, что эти ископаемые не могут быть остатками потопа, о котором рассказывается в библии, так как в таком случае раковины могли бы быть лишь пресноводными, а не морскими; кроме того, они были бы рассеяны по поверхности, а не лежали бы погребенными глубоко в земле.

Нетрудно видеть, что правильное понимание природы ископаемых, к которому пришли Леонардо да-Винчи и Фракасторо, связано с развитием строительства в наиболее передовой стране эпохи Возрождения — Италии, где к тому же широко распространены осадочные породы, которые содержат ископаемые раковины и другие окаменелости, весьма близкие к современным морским организмам.

Несколько позже, в 1580 г., появилась в Париже книга знаменитого французского гончара Бернара Палисси — «Удивительные рассуждения о природе вод и фонтанов, металлов, солей, камней, земель, огня и эмалей». Палисси был известным гончаром. По своему ремеслу он неизбежно имел дело с горными породами. В книге своей он дает объ-

яснение происхождению ископаемого дерева, ископаемых рыб и раковин. Он указывает на то, что некоторые из последних вполне схожи с живущими ныне и появились, несомненно, на тех местах нынешней суши, которые были некогда покрыты морем или пресной водой. Взгляды Палисси были объявлены еретическими, и ему было предъявлено требование отречься от них.

XVII и XVIII вв.

Надо сказать, что потребовалось много времени, для того чтобы взгляды Леонардо да-Винчи и Фракасторо укоренились в науке. Целых три столетия вопрос о природе окаменелостей был предметом спора: многие ученые продолжали считать их «игрою природы», или думали, что окаменелости были образованы «окаменяющими соками» или какими-то «бурными движениями земных выдыханий». А те ученые, которые признавали органическое происхождение окаменелостей, обычно думали, что эти последние остались на земле после всемирного потопа, о котором говорится в известной библейской сказке.

Не только в XVII в., но и в XVIII, до середины его, многие ученые, которые описывали окаменелости и давали их изображения, иногда довольно хорошие, все еще не могли притти к правильному пониманию сущности окаменелостей и считали их либо «игрою природы», либо образованиями, возникшими в земле под влиянием каких-то сил, которым давались различные названия (пластическая сила, окаменяющий или «архитектонический» сок и т. д.). Были и такие ученые, которые, описывая окаменелости и сравнивая их со схожими ныне живущими организмами, просто оставляли вопрос о происхождении окаменелостей без рассмотрения. Так, английский ученый М. Листер (1638—1712), очень хороший знаток раковин ныне живущих моллюсков, «конхилиолог», [1] решительно высказывался против того, что окаменелости могут быть остатками каких-то животных. Окаменелости для Листера — только п о х о ж и е на раковины «к а м н и своего рода», образовавшиеся в горных породах, и «никогда не бывшие частью какого-либо животного». Любопытно, что Листер изображает ископаемые раковины рядом с похожими на них раковинами живущих ныне моллюсков для сравнения и показания сходства.

Так объясняли происхождение не только ископаемых раковин, но и костей ископаемых млекопитающих, например слонов.

Только при таком положении вещей было возможно такое анекдотическое, на первый взгляд, событие, как опубликование труда профессора И. Б. Беринтера «Lithographia Wärceburgensis» (1726 г.). В этой книге, наряду с несомненными ископаемыми из раковинного известняка Вюрцбурга, изображаются и описываются «ископаемые», изготовленные студентами, которые дурачили своего легковерного профессора. На больших, в целый лист, таблицах красуются изображения лишенных раковин «ископаемых» слизней, насекомых, саламандр, лягушек, а кроме того — солнца, луны, звезд и т. д. (рис. 616). Обман обнаружился лишь тогда, когда почтенный ученый открыл «ископаемое», на котором была написана его собственная фамилия: «Беринтер». Беринтер постарался

[1] Конхилиология — отрасль зоологии (и палеозоологии), изучающая животных, обладающих раковиной (моллюсков, а прежде, кроме того, и плеченогих).

скупить свое опубликованное уже произведение, но этот библиографический курьез сохранился в виде более позднего издания (1767 г.).

Так или иначе, к середине XVIII в. в науке передовых стран укрепляется то положение, что окаменелости являются остатками живших когда-то организмов, а не «фигурными камнями». Как ни скромно, на первый взгляд, это достижение, но несомненно то, что оно отмечает собою важный этап в развитии знаний об окаменелостях.

После того как было покончено с идеей о возникновении ископаемых в пластах горных пород, продолжало еще довольно долго держаться другое большое заблуждение, нелепость которого была понята еще Фракасторо: мы имеем в виду веру в то, что ископаемые остатки морских организмов оказались на суше лишь вследствие всемирного потопа, описываемого в библейской сказке о потопе и о ноевом ковчеге.

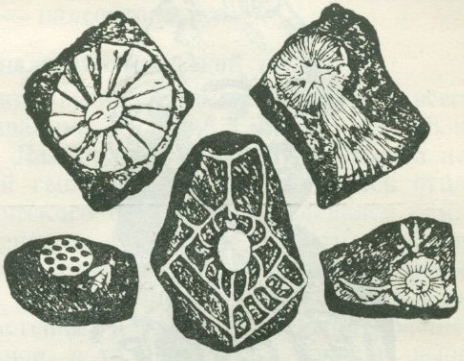


Рис. 616. Мнимые «ископаемые» Берингера.

Совершенно естественно, что как ни нелепа эта сказка и как ни убедительны доводы против нее, которые вытекают из знакомства с пластами горных пород, содержащих окаменелости, все-таки господствующие классы и церковь должны были тщательно оберегать эту «доктрину» от всяких покушений со стороны науки. Уже в конце XVII в. некоторые из «ученых» богословов изучают историю земли со специальной целью найти в ней доказательства пресловутого моисеева потопа. Так, английский поп, преподобный Т. Бернет, опубликовал «Теорию земли» в 1684 г., и «Священную теорию» в 1681—1689 гг., а другой поп В. Уистон, капеллан норвичского епископа, выпустил в 1696 г. «Новую теорию земли». Впрочем, Уистон был достаточно предусмотрительным защитником библейского «учения» о потопе: он и был одним из первых авторов, отважившимся заявить, что текст моисеева «Бытия» должен быть понимаем в смысле отличном от буквального: «Учение о том, что земля существовала задолго до создания человека, — говорит Уистон, — не должно считаться неортодоксальным». Уистон, очевидно, хорошо понимал, что без такой поправки абсурдность библейской сказки скоро станет слишком очевидной.

Но и далее, на протяжении всего XVIII в. «ученый мир» тщательно оберегал «библейское учение» от всякого намека на вольнодумство. Это испытал на себе один из первых ученых XVIII в., признавших изменчивость видов, Бюффон (1707—1788), который в 1749 г. опубликовал первый том своей «Естественной истории» («Теория земли»). По настоянию богословского факультета Сорбонны (в Париже), ему пришлось сделать заявление, в котором он отрекался от всего, что в его книге противоречит повествованию Моисея (рис. 617).

Однако к концу XVIII в. среди ученых, изучавших окаменелости и историю земной коры, число сторонников ноева потопа становилось

все меньше и меньше. Надо, впрочем, отметить, что некоторые видные ученые поддерживали это учение и в первой четверти XIX в. Так, известный английский ученый, священник В. Бекланд (1784—1856) в 1823 г. опубликовал свои «Наблюдения над органическими остатками, содержащимися в пещерах, трещинах и дилювиальном гравии, и другие геологические явления, свидетельствующие о действии всемирного потопа», где он пытается геологическими данными обосновать моисееву легенду о потопе. Доказательство всемирного потопа он—как и Седжвик, один из крупнейших английских геологов первой половины XVIII в., тоже священник—усматривал в огромных скоплениях «дилювиальных» галечников

Рис. 617. Бюффон (1707—1788).

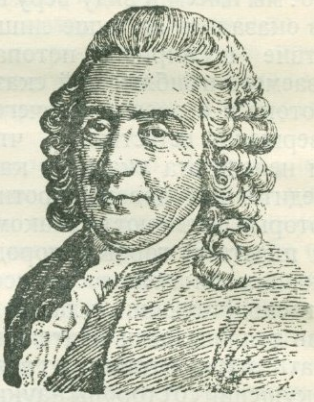


Рис. 618. К. Линней (1707—1778).

и других поверхностных отложений. Впоследствии Бекланд и Седжвик перестали считать эти образования доказательством моисеева потопа.

В общем, можно признать, что в начале прошлого века в науке передовых капиталистических стран уже прочно установилось то положение, что происхождение осадочных пород земной коры, с содержащимися в них органическими остатками, нельзя объяснить одним только всемирным потопом, единовременно охватившим сушу; история этих пород слишком сложна, для того чтобы можно было бы принять такое объяснение.

Мы только что рассмотрели один из моментов, характеризующих состояние знаний об ископаемых организмах во второй половине XVIII в. и в самом начале XIX в. Следует отметить, что за этот период происходило довольно заметное, по сравнению с предыдущим периодом, накопление данных о различных ископаемых животных. В этот период начала строиться современная систематика ископаемых организмов. Выдающаяся роль в этом отношении принадлежит великому шведскому натуралисту К. Линнею (1707—1778), который создал хорошо знакомую уже нам двойную номенклатуру. Эта номенклатура была введена Линнеем, как мы уже знаем, в десятом издании его знаменитой «Системы природы» (1758 г.); соответственно этому все названия, которые были введены кем бы то ни было до 1758 г., считаются, как мы уже знаем, недействительными (рис. 618).

Линней считал виды животных и растений неизменными, и этот взгляд господствовал, как это нам уже известно, не только до конца XVIII в., но и в течение шести десятилетий XIX в.

Весь рассмотренный нами период развития палеонтологических знаний может быть назван «доисторическим» в том смысле, что тогда не было еще палеонтологии как оформившейся научной дисциплины.

В этот «доисторический» период накоплялись отдельные палеонтологические факты, но не было палеонтологической науки. Не было еще известно, какое значение имеют окаменелости для геологической истории; а следовательно, они были для изучавших их лиц прежде всего «диковинками», любопытными предметами, которые могли привлекать коллекционеров.

Но уже в начале прошлого столетия положение существенно изменяется: нарождается новая наука — палеонтология.

Первый этап истории палеонтологической науки

Возникновение этой новой науки связано с именами прежде всего трех великих натуралистов: англичанина Уильяма Смита (1769—1839) и французов Кювье (1769—1832) и Ламарка (1744—1829). У. Смита нередко называют «отцом английской геологии». Рано лишившись отца-фермера, Смит, не имея систематического образования, сделался самоучкой-землемером, а потом и инженером. Работая в области развития угленосных отложений восточного Сомерсета, он наблюдал стратиграфические отношения различных толщ. Он заметил, что угленосные пласты содержат остатки своеобразных растений, а так называемый «красный грунт» лишен ископаемых организмов, в то время как лежащие выше пласты содержат многочисленные, свойственные им только раковины. В дальнейшем он собирал послойно окаменелости, изучал их и в 1796 г. и пришел к заключению, что каждый пласт содержит свои «органические ископаемые», которыми он отличается от других. В 1799 г. Смит дал первую рукописную стратиграфическую таблицу, которая циркулировала во многих экземплярах не только в Англии, но и за границей.

Но великое открытие Смита получило всеобщее признание лишь спустя несколько лет. Историк Лондонского геологического общество Г. Вудвард с некоторой досадою отмечает, что серьезным недостатком списка «почетных членов» этого общества, основанного в 1807 г., было отсутствие среди последних великого ученого, которого впоследствии английская наука объявила «отцом английской геологии». Весьма характерно и то, что в число почетных членов этого общества попал поп Джозеф Таунсенд, заслуга которого перед геологией состояла в том, что он был з н а к о м с открытием Смита и понял значение этого открытия: когда Смит сообщил ему о своем методе распознавания пластов, Таунсенд с изумлением заявил, что «это факт совершенно неизвестен ни ему, ни кому бы то ни было из его знакомых». В 1815 г. Смит публикует «Геологическую карту Англии, Уэлса и части Шотландии», а в 1816 г. начинает выходить его знаменитый труд «Пласты, определяемые по их органическим ископаемым». «Органические ископаемые, — говорит Смит в предисловии к этому труду, — а также их местонахождения могут быть распознаваемы всеми, даже самыми неграмотными людьми: они дают лучшие из всех нитей к познанию почвы и подпочвенных слоев». Легко понять, насколько велико было значение этого открытия как для истори-

ческой геологии, так и для палеонтологии. Слава Смита не помешала ему умереть в нужде и бедности в 1839 г.

«Основателем» палеонтологии позвоночных считается обычно Кювье, о котором мы уже говорили в начале этой книги (стр. 26). Он был профессором сравнительной анатомии в Париже. Его главный труд «Исследования ископаемых костей четвероногих» был издан в 1812 г. При изучении ископаемых костей, преимущественно млекопитающих, Кювье всегда сравнивал их с близкими к этим животным современными формами, скелет которых он хорошо знал. Сравнивая, например, кости ископаемых слоновых со скелетом ныне живущих слонов, Кювье установил, что ископаемые формы отличаются от современных. При этом он проявлял

Рис. 619. Кювье (1769—1832).

Рис. 620. Ламарк (1744—1829).

изумительную наблюдательность и поразительную способность синтеза добытых фактов. Он много времени уделил изучению костей нижнетретичных млекопитающих, которые он получал из гипсовых каменоломень Монмартра, близ Парижа. По отдельным костям Кювье пытался восстановить весь скелет ископаемого животного, руководствуясь им же установленным «законом» корреляции, т. е. взаимозависимости в строении различных частей скелета животного (стр. 399). Упомянутый нами главный труд Кювье является одним из лучших классических образцов морфологического исследования скелета. Кювье дал новую классификацию всего животного мира.

С реакционным учением Кювье о «революциях поверхности земного шара» мы уже знакомы. Кювье был решительным противником эволюционного учения, которое выдвигалось французскими эволюционистами додарвиновского периода.

Известный нам уже Ламарк, который был ботаником и зоологом, считается обычно основателем палеонтологии беспозвоночных (точнее — научной конхилиологии). В 1801 г. вышла в свет его «Система беспозвоночных животных», а в 1815—1822 г. — его главный труд «Естественная история беспозвоночных животных». Изучение вымерших форм он связывал с исследованием ныне живущих; следовательно, метод его по сути своей был тот же, каким пользовался Кювье. Он выяснил, что многие

ископаемые раковины из окрестностей Парижа — вымершие виды, и что раковины из разных слоев отличаются друг от друга.

С эволюционным учением этого великого естествоиспытателя мы уже познакомились в гл. I этой книги.

Отрасль палеонтологии, изучающая ископаемые растения, палеоботаника, возникла несколько позже, чем палеонтология животных, или палеозоология. Первые капитальные труды по палеоботанике принадлежат таким ученым, как Штернберг (1761—1838) — в Германии, Адольф Броньяр (1801—1876) — во Франции и Джон Линдлей и Уильям Геттон — в Англии. В своих главных работах Штернберг («Опыт геогностически-ботанического описания флоры прошлого», 1820—1832) и Адольф Броньяр («История ископаемых растений», 1828—1844) подходят к ископаемым растениям не как к своеобразным «камням», а как к представителям мира растений; они всегда сравнивают ископаемые формы с живущими ныне растениями. Ад. Броньяр, как и Кювье, считал виды организмов неизменяемыми, но он все же признавал последовательное совершенствование флор на протяжении геологической истории.

На примере основоположников научной палеонтологии мы видим, что эта отрасль знания развивалась в непрерывной связи с развитием изучения пластов горных пород, стратиграфии; эта последняя в свою очередь развивалась в зависимости от развития различных отраслей народного хозяйства (прежде всего — горного дела). Таким образом, палеонтология развивалась как часть геологии. Это соотношение сохраняется на протяжении всей остальной истории до наших дней. Отсюда нельзя сделать вывода, что палеонтология — не биологическая дисциплина; палеонтология, конечно, есть наука биологическая, неразрывно связанная с наукой о ныне живущих организмах. Развитие биологии этих последних и совершенствование ее методов влекут за собою совершенствование методов палеонтологии. Приведем лишь один пример, иллюстрирующий это положение. Мы уже знаем, какое важное значение для палеонтологии имеет биогенетический закон. Но установление и разработка этого последнего, последовательное применение его к палеонтологическим фактам связаны с успехами эмбриологии.

Первый этап развития палеонтологической науки характеризуется прежде всего тем, что в передовых странах Европы и в США происходит, в зависимости от развития промышленности (прежде всего — горной), небывало быстрое накопление материала фактических наблюдений из области морфологии и систематики различных групп ископаемых животных и растений. Появляется большое количество больших трудов, содержащих хорошие описания и изображения ископаемых. Мы не делаем попытки перечислить хотя бы некоторые из важнейших трудов, так как при этом пришлось бы дать длинный список авторов и написанных ими монографий.

Для рассматриваемого этапа развития палеонтологии характерно, далее, господство уверенности в неизменяемости видов животных и растений. Это этап продолжался до того исторического момента, когда после появления в 1859 г. книги Дарвина — «Происхождение видов» восторжествовало эволюционное учение. Победа этого последнего была обусловлена в значительной степени накоплением чудовищного количества материала из области ботаники и зоологии, и возникновением и развитием двух новых наук, которые для обоснования эволюционного

учения имеют огромное значение: эмбриологии и палеонтологии. К концу этого первого этапа палеонтологической науки были описаны десятки тысяч видов вымерших организмов.

Кроме того, к концу додарвиновского этапа было прочно установлено, что поверхность суши многократно покрывалась морем. Было выяснено, что на протяжении истории земли происходила определенная последовательная смена фаун и флор, и что в пределах типа позвоночных более низко организованные классы сменялись более высоко организованными.

Было уже известно, что ископаемые более древних осадочных образований — все вымершие.

Наконец, в результате работ Ляйэлля и других геологов было признано, что большие изменения, которым в прошлом подвергалась земля, были постепенными и ничем существенно не отличались от тех явлений, которые совершаются ныне. Воззрения Ляйэлля, заменившего внезапные, вызванные капризом творца революции, постепенными, медленными преобразованиями земли, было, конечно, очень трудно примирить с верой в постоянство видов животных и растений. Но наука этого периода не сумела все же сделать решительный шаг в сторону теории эволюции

Второй этап развития палеонтологической науки

Только что рассмотренные обстоятельства подготовили почву для победы дарвинова учения вскоре после опубликования главного труда гениальнейшего биолога XIX в. Но победа эта все же не была молниеносной и одновременной во всех передовых странах. Так или иначе, к началу 70-х годов эволюционное учение сделалось общепринятым в науке, и американский палеонтолог Марш в 1879 г. был вправе заявить, что «ныне среди активных работников науки считается потерей времени дискутировать о правильности эволюции: по этому пункту бой кончился и притом — победой». «Дарвин положил конец воззрению на виды животных и растений как на ничем не связанные, случайные, «богом созданные» и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменяемость видов и преемственность между ними». (Ленин). Революция, произведенная Дарвином, затронула палеонтологию не в меньшей мере, чем любую другую отрасль биологии: закончился метафизический период в палеонтологии и начался новый период. Палеонтология этого нового периода характеризуется прежде всего тем, что она устанавливает то с большей, то с меньшей достоверностью связи между различными группами и формами ископаемых животных и растений. Палеонтология стремится выяснить законы эволюционного развития, о котором мы уже имели случай говорить. Под знаком эволюции происходит все дальнейшее развитие палеонтологии. Все многообразие организмов, живших на протяжении геологической истории и живущих ныне, рассматривается как одно великое целое. Идея исторического развития органического мира лежит в основе палеонтологической теории во всех почти работах этого второго этапа развития палеонтологической науки. Это, конечно, не означает того, что не было реакционных ученых, продолжавших отстаивать веру в постоянство видов. Такие реакционеры, неспособные воспринять эволюционное учение, были и среди крупных ученых.

Против учения Дарвина боролась, как только могла, церковь и «верные сыны» ее во всех странах, с момента опубликования Дарвином его учения. Это тем более естественно и понятно, что, согласно воззрениям последовательных эволюционистов, и человек возник так же, как и другие виды животных, т. е. произошел от каких-то других животных и, следовательно, неразрывно связан посредством своих предков со всем остальным миром животных. Но мракобесы, враги эволюционного учения, были бессильны сколько-нибудь ослабить победу этого последнего. В культурно отсталой царской России они выступали более прямолинейно и смело, причем они выставляли против Дарвина даже такой «убедительный» аргумент, что его учение противоречит христианскому вероучению. Все подобные вылазки врагов эволюционного учения были просто смешны, и весь этап развития палеонтологии после переворота, произведенного Дарвином, хорошо характеризуется приведенными выше словами Марша о том, что «активные работники науки», т. е. все серьезные ученые, не сомневались в правильности эволюционного учения.

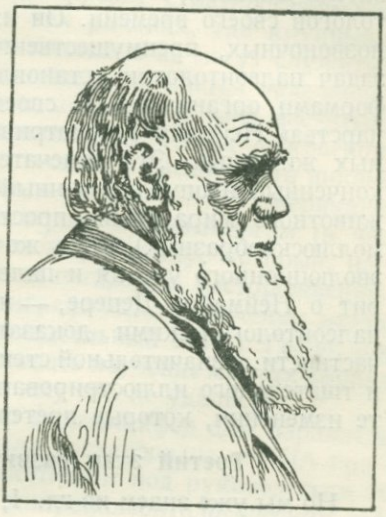


Рис. 621. Ч. Дарвин (1809—1882).

Характерно, что среди попов и богословов, с ненавистью встретивших учение Дарвина, были и такие, которые пытались найти компромисс между эволюционной теорией и священным писанием. Один из таких «просвещенных» богословов, Гладстон, писал, что «эволюция в ее наиболее высокой форме» принималась апостолом Павлом, а также святым Евсевием и блаженным Августином!

В течение рассматриваемого этапа продолжается в связи с развитием геолого-разведочного дела, а следовательно, промышленности, быстрое накопление палеонтологических фактов, которые изучаются на основе материалов, собранных не только в передовых странах Европы и Америки, но отчасти и в полуколониальных и колониальных странах. Быстро растет и развивается систематика ископаемых организмов. Печатается множество монографий, посвященных определенным группам животных и растений, фаунам различных толщ отложений. Изучаются филогенетические отношения различных животных и растений, происхождение различных групп, что, однако, заметим кстати, оказывается весьма нелегким делом.

Одной из самых замечательных фигур среди палеонтологов этого времени является В. О. Ковалевский (1842—1883), который в своих работах дал метод изучения филогенетических отношений животных в связи с приспособлением их к окружающей среде. Он был последовательным эволюционистом и убежденным сторонником учения Дарвина о естественном отборе. Вопросам филогении он придавал больше значения, чем установлению новых таксономических единиц. Тщательно изучая кости третичных млекопитающих, он стремился установить филогенетические отноше-

ния между отдельными родами, т. е. филогенетические ряды, которые он, кстати сказать, считал одним из лучших доказательств эволюции. Замечательно при этом, что Ковалевский рассматривал каждую отдельную кость как часть ж и в ш е г о когда-то организма, выявлял функции каждого скелетного элемента ископаемых животных и зависимость строения скелета и его частей (зубов, конечностей) от образа жизни этих животных.

Другой особенно яркой фигурой начала эволюционной эпохи палеонтологии был М. Неймайр (1845—1890), геолог и палеонтолог, первый профессор палеонтологии Венского университета. Убежденный последователь Дарвина, Неймайр был одним из крупнейших геологов и палеонтологов своего времени. Он изучал, главным образом, ископаемых беспозвоночных, преимущественно моллюсков, считая одной из главных задач палеонтологии установление филогенетических отношений между формами организмов. В своем классическом труде «Корни животного царства» Неймайр рассматривает филогенетические отношения ископаемых животных. Эта замечательная работа осталась неоконченной. Законченный и опубликованный Неймайром том охватывает низшие типы животного мира (типы простейших, кишечнополостных, иглокожих и моллюскообразных), здесь же рассматриваются многие основные вопросы эволюционного учения и палеонтологии. «Мы обязаны ему тем, — говорит о Неймайре Депере, — что он подкрепил эволюционную гипотезу палеонтологическими доказательствами фактического характера... В частности, в значительной степени ему принадлежит заслуга установления и тщательного иллюстрирования примерами рядов форм, показывающих те изменения, которые претерпевают виды во времени».

Третий этап развития палеонтологической науки

Но мы уже знаем из гл. I, что в дальнейшем положение существенно изменилось. Примерно в первой половине первого десятилетия текущего столетия, или несколько ранее, наблюдаются признаки кризиса нашей науки, о социальной обусловленности которого мы уже говорили (стр. 34). Таким образом, первое десятилетие нашего века может быть принято за начало уже нового этапа в развитии нашей науки, характеризующегося, прежде всего, возникновением и нарастанием кризиса биологии вообще и палеонтологии — в частности.

В чем же заключаются основные черты этого нового, продолжающегося ныне этапа палеонтологии? — Прежде всего, накопление палеонтологических фактов продолжается весьма интенсивно. В связи с растущей «заинтересованностью» капитала в колониальных и полуколониальных странах более энергично, чем прежде, изучается палеонтология этих стран, в особенности же ископаемые тех отложений, которые представляют особенный интерес в отношении полезных ископаемых.

Далее, по мере того как растет значение геологии для различных отраслей промышленности, становится более т е с н о й зависимость от этих последних развития палеонтологических знаний. В этом отношении интересными примерами являются палеонтологическое изучение голландскими учеными ископаемых корреножек островов Зондского архипелага, принадлежащих Голландии, а особенно история так называемой «микропалеонтологии» (изучение микроскопических ископаемых) в США, в связи с развитием нефтяной промышленности. Из-

вестно, что «микропалеонтология» усиленно развивалась в США в годы «процветания». Нефтяные компании создавали микропалеонтологические лаборатории, в которых изучались фораминиферы и другие мелкие ископаемые для определения стратиграфического положения пластов в нефтяных районах, преимущественно по образцам из буровых скважин. На примере быстрого развития микропалеонтологии в Северной Америке мы видим, до какой степени развитие палеонтологических знаний и их успехи зависят от промышленности. Еще до империалистической войны руководящие геологи некоторых нефтяных компаний пришли к заключению о необходимости использования, для стратиграфических целей, микроскопических фораминифер в тех районах, где крупные, хорошо видимые невооруженным глазом ископаемые не могут служить для параллелизации пластов, а литология тоже не является надежной основой их параллелизации. Палеонтологическая наука в лице маститых специалистов, особенно европейских, заявляла, что виды микроскопических фораминифер столь «долговечны», что они не имеют почти никакого значения для определения геологического возраста. Но американские деловые люди не поверили авторитетным палеонтологам (в частности, и крупному американскому палеонтологу Вогану, который, на запрос начальника отдела геологии нефтяных и газовых месторождений Геологического управления США о стратиграфическом значении микроскопических фораминифер, дал в общем отрицательный ответ). Геолог-нефтяник Дамбл еще в 1913 г. пытался организовать изучение мелких фораминифер для параллелизации слоев, но тогда ему это не удалось.

Первая лаборатория по изучению фораминифер для параллелизации пластов нефтяных месторождений была организована в США при нефтяной компании «Рио-Браво», по инициативе и под руководством того же Дамбла в 1920 г. После этого число микропалеонтологических лабораторий в Америке стало быстро расти. Вскоре выяснилось, что микроскопические фораминиферы могут быть с большим успехом использованы для параллелизации пластов. Когда «процветание» сменилось глубоким экономическим кризисом, то деятельность микропалеонтологических лабораторий сократилась: их стали закрывать.

Для палеонтологии последнего этапа характерно с и л ь н о е с т р е м л е н и е в ы й т и з а п р е д е л ы ч и с т о м о р ф о л о г и ч е с к о г о и з у ч е н и я и с к о п а е м ы х, имеющего целью, главным образом, определение их места в системе органического мира. Палеонтологи осознали, что стоящие перед наукой проблемы не могут разрешаться изучением лишь систематики, разработкой классификации животных и растений.

Совершенно ясно, что история жизни геологического прошлого не может быть понята без изучения той обстановки, в которой эта жизнь развивалась. В связи с этим возникает необходимость изучать приспособления животных и растений к окружающей их среде неорганической и органической, т. е. экологию организмов. Элементы экологии были, конечно, и в палеонтологических работах предыдущих двух этапов, особенно в трудах ученых предшествующего этапа (В. О. Ковалевский); но п а л е о э к о л о г и я как отрасль палеонтологии возникла лишь в текущем столетии. Основателем этого раздела палеонтологической науки справедливо считается упоминавшийся уже нами (стр. 400) бельгийский палеонтолог Л. Долло. Этот ученый опубликовал в 1909 г. небольшую,

но чрезвычайно богатую по содержанию классическую работу «Этологическая палеонтология» (этологию Долло понимает как изучение организмов в их отношениях к окружающей среде, к условиям существования, т. е. почти в том смысле, в каком ныне употребляется слово «экология»). В этой работе Долло рассматривает приспособления к различным условиям жизни некоторых «панцырных рыб», скатов, рако-скорпионов и трилобитов и дает метод изучения приспособлений тела и различных частей его к различным условиям жизни в водной среде. Примененный Долло метод был в дальнейшем использован и другими исследователями в отношении самых разнообразных групп водных животных. В последние годы палеоэкологические исследования велись многими учеными, которые достигли значительных успехов, и в настоящее время палеоэкология — быстро растущая отрасль палеонтологии.

Широкая постановка палеоэкологических исследований невозможна без изучения условий погребения органических остатков в осадочных отложениях и условий образования осадков. Вообще говоря, современная палеонтология может успешно разрешать стоящие перед нею задачи лишь в связи с изучением осадков; иначе говоря, палеонтология вплотную приблизилась к литологии. Для изучения экологии ископаемых организмов и эволюции их в определенных условиях водной среды необходимо знание гидрологических условий бассейнов, в которых жили эти организмы, а это значит, что нынешний палеонтолог должен уметь пользоваться данными гидрологии. Для той же самой цели палеонтолог должен знать палеогеографию бассейнов и историю их изменений.

Таким образом, мы видим, что палеонтология наших дней предъявляет к исследователю весьма серьезные требования: она требует всестороннего изучения организмов геологического прошлого земли. В своем развитии наша наука так тесно подошла ко многим смежным дисциплинам, что между ними и палеонтологией исчезли грани. В 1933 г. известный американский палеонтолог Басслер справедливо заявил, что если несколько десятилетий назад палеонтолог был по преимуществу «делателем видов», т. е. работал лишь в области разработки палеонтологической систематики, то «теперь он должен быть геологом, изучившим многие разнообразные отрасли этой науки, если только он развивался параллельно с прогрессом палеонтологии». К этому замечанию Басслера, однако, следует прибавить, что в рассматриваемый этап растет и усиливается связь палеонтологии с различными дисциплинами биологии в широком смысле слова: в сознании работников палеонтологии растет уверенность в том, что правильное развитие палеонтологии невозможно без живой связи с этими дисциплинами.

Относительно возрастающего значения знания экологии современных организмов для палеонтологических исследований не может быть никаких сомнений. Что касается связи палеонтологии с биологией современных животных и растений по линии разработки эволюционного учения и изучения закономерностей эволюционного развития органического мира, то эта связь достаточно ясно чувствовалась уже в предшествующий этап и осуществлялась в значительной мере в работах как самого Дарвина, так и некоторых последователей его из числа биологов и палеонтологов.

Палеонтологи нынешнего столетия не могли бы двигать свою

науку вперед, не следя за работой зоологов и ботаников по этим основным вопросам биологии.

Кроме того, нельзя упускать из виду, что развитие биологии выдвинуло, на грани прошлого и текущего века, новую науку — науку об изменчивости и наследственности, — генетику, которая за три с половиной десятка лет своего существования накопила уже огромный материал. Палеонтологи рассматриваемого этапа не могут проходить мимо фактов и выводов, накопляемых генетикой, тем более что эти факты и выводы касаются основных понятий, с которыми оперирует палеонтология: понятий о виде и еще более мелких таксономических единицах, об изменчивости организмов наследственной и ненаследственной, о причинах изменчивости, о гибридах и т. д. Вопросы, которыми занимается генетика, несомненно, не могут не волновать палеонтологов. Соответственно этому делались уже и делаются попытки применить к вымершим организмам закономерности, изучаемые генетикой. Вполне понятно, что для понимания многих явлений жизни и развития ископаемых животных и растений палеонтолог должен использовать успехи генетики.

Таким образом, для палеонтологии последнего периода характерно громадное осложнение задач и методов палеонтологического исследования.

Расширение поля исследования и утончение и усовершенствование методов последнего способствовали энергичному росту науки, ускоряли процесс накопления научных открытий и достижений как в области палеонтологии, так и в области тех отраслей знания, с которыми палеонтология наиболее тесно связана. Такой рост науки требовал пересмотра, ломки основных понятий. Поскольку этот процесс происходил и происходит в конкретных условиях загнивания капиталистического строя, в период империализма, то совершенно неизбежны попытки реакционно настроенных ученых использовать этот момент для того, чтобы из новых достижений и открытий в области биологических наук сделать идеалистические выводы. Представители образованной буржуазии всячески стараются «искусственно сохранить или отыскать местечко для фидеизма». Мы видели уже, что возникший таким образом кризис биологии выразился в усиленных стараниях многочисленных ученых в той или иной форме восстановить витализм и метафизику в биологии вообще и в палеонтологии — в частности. Широко распространяется среди палеонтологов последнего периода идея «предопределенности» эволюционного развития; многие высказываются в пользу того, что эволюцией руководят какие-то непонятные силы или тенденции развития. С некоторыми подобными теорийками и «законами» виталистического характера мы уже познакомились в предыдущих главах этой книги. Это реакционное движение в биологии капиталистических стран ныне усиливается. Кроме более или менее скрытых под покровом мнимой объективности реакционных и идеалистических теорий очень многих биологов, в частности палеонтологов, в последнее время появляется большое количество «трудов», откровенно направленных против материалистических основ эволюционного учения. Даже заглавия этих почтенных трудов нередко говорят сами за себя.

Приведем примеры таких названий книг, вышедших в самое недавнее время: «В чем ошибался Дарвин», «Трудности эволюционной теории», «Границы органической эволюции», «Эволюция или творение»,

«Библия и эволюция», «Теология эволюции», «Эволюция и искупление», «Дарвинизм обманул человечество».

Каковы же задачи советской палеонтологии, вытекающие из сделанного нами краткого обзора исторического развития нашей науки и состояния ее в капиталистических странах?

Наша страна — единственная в мире страна, где нет социальных основ для кризиса естествознания, где наука может развиваться свободно. Мы имеем все, что необходимо для преодоления кризиса в палеонтологии. Для этого мы должны владеть методом диалектического материализма — наиболее совершенным оружием в борьбе за разрешения труднейших задач, стоящих перед нашей наукой.

Мы должны постоянно иметь в виду, что совершенно недопустимо такое разделение труда, при котором каждый ученый ограничивается областью своей узкой специальности и отгораживается от смежных областей знания и от философии, потому что палеонтология может продолжать развиваться лишь как часть единого естествознания, единой науки о природе. Мы должны помнить твердо, что западная наука отнюдь не умерла, но продолжает делать открытия, накоплять новые факты, устанавливать закономерности жизни прошедших геологических периодов. Мы должны изучать эти достижения науки капиталистических стран и критически осваивать все лучшее, что добыто и добывается там биологами и палеонтологами. Мы должны не только накоплять и систематизировать великое множество палеонтологических фактов, собираемых исследователями нашей великой страны, но и делать обобщения, строить теории, сознательно пользуясь методом диалектического материализма. Советская палеонтология должна выполнить лежащую на ее ответственности огромную, исторической важности работу, и, несомненно, выполнит ее.

РУССКИЙ АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Абиссальная область 19
Авикулярии 141
Адаптивная радиация 397
Амбулякр 102
Амбулякральная система 102
Амбулякральные поля 106
Аммонитовая перегородочная линия 260
Ампула 103
Амфидетная связка 176
Анальная трубка 118
Антенны 306
Ареа 147
Аристотелев фонарь 126

Б

Батиальная область 19
Беззамковые плеченогие 153
Белемноидеи 285
Бентос 19
» блуждающий 19
» прикрепленный 19
» сидячий 19
Бесхвостые земноводные 345
Бесчелюстные неправильные ежи 132
Бесчерепные 330
Биогенетический закон 30
Биоценоз 21, 391
Биссус 181
Бластула 10
Боковая стенка коралла 84
Боковая сторона оборота 257
Боковое почкование 86
Боковые лопасти 260
Боковые седла 260
Брюхоногие 168, 222
Брюшная створка 145

В

Верхушечное или внутреннее почкование 86
Вершинный щиток 125
Вид 11, 388
Внутреннее седло 260
Внутреннее ядро 8
Внутреннераковинные 285
Внутренний сифон 255
Внутренностный мешок 223
Внутренняя губа 227
Внутренняя лопасть 260
Внутренняя связка 176
Внутренняя сторона оборота 257
Воздушная камера 251
Воронка 252
Восьмилучевые коралловые полипы 79

Г

Ганоидные рыбы 339
Ганоидные чешуи 337
Гаструла 10
Гетеродонтный замок 174
Гетероцеркальный плавник 337
Гибкие морские лилии 119
Глабель 303
Глазной бугорок 318
Глазные пластинки 125
Глоточная трубка 77
Головной щит 302
Головогрудь 302
Головоногие 168, 251
Голосеменные растения 394
Гомеоморфия 297
Гомоцеркальный плавник 337
Гониатитовая линия 259
Граптолиты 72
Губоротые мшанки 142

Д

Двоякодышащие рыбы 340
Двумускульные двустворки 182
Двупоясковые лилии 112
Двустворчатые моллюски 168
Двусторонняя связка 176
Деление 9
Дельтириум 147
Дельтидиальные пластинки 147, 187
Дельтидиум 157
Дентин 337
Диморфизм 55
Динозавры 349
Дициклические лилии 112
Дифицеркальный плавник 336
Днище 81

Ж

Жгутиковые воротничковые клетки 61
» камеры 62
Жилая камера 251

З

Завиток 226
Заднежаберные брюхоногие 225, 230
Заднещечные 307
Задний пояс 331
Задняя связка 176
Закон Долло 400

Замковые плеченогие 153
Замок у двустворок 171
» у плеченогих 149
Замочный отросток 149
Затылочный мыщелок 348
Звероподобные пресмыкающиеся 361
Земноводные 344
Змеехвостки 139
Зубные пластинки (у плеченогих) 149
Зубы (у плеченогих) 149

И

Иглокожие 99
Инволютность 48
Инволютные формы 258
Инфрабазальные пластинки 112
Ископаемые 5
Ихтиозавры 349

К

Кайнофит 394
Каменистый канал 103
Капюшон 252
Кардинальные зубы 174
Кистепёрые рыбы 340
Кишечнополостные 67
Класс 11
Клыки 361
Кольца нарастания 171
Кольцевой канал 103
Конвергенция 181, 300
Кораллит 82
Кораллы четырехлучевые 87
Кораллы шестилучевые 93
Коренные зубы 361
Корненожки 41
Коробка 111
Корона (у морских ежей) 126
Костные рыбы 339
Краевая зона 84
Крона 111
Круглоротые (позвоночные) 331
Круглоротые мшанки 142
Крылоногие (брюхоногие) 293
Крышечка (у брюхоногих) 229
Крышка (у лилий) 111
Ктеноидные чешуи 337
Кустистая колония 86

Л

Ладьеногие 168, 250
Легочные брюхоногие 230
» рыбы 340
Линии нарастания 146, 171
Линька 301
Листочки (у кораллов) 85
Литоральная зона 18
Лицевой шов 303
Личинкообразные лилии 116
Лобный край раковины (у плеченогих) 146
Ложнокоренные зубы 361
Ложно-равнолопастной плавник 337
Ложный дельтидиум 157
Ложный планктон 76
Лопасти (у аммоноидей) 259
Лунка 173
Люциноидный замок 175

М

Мадрепоровая пластинка 103
Макушка 146, 170
Мантийная бухта 179
Мантийная линия 171
Мантийная полость плеченогих 148
Мантийный синус 179
Мантия плеченогих 147
Массивные кораллы 96
Мегалосферическая форма 56
Медуза 69
Мезодерма 12
Мезофит 394
Мертвый планктон 285
Микросферическая форма 56
Многоклеточные 41
Моллюски 167
Моноциклические лилии 112
Морские бутоны 108
Морские ежи 125
Морские звезды 139
Морские лилии 111
Морские пузыри 105
Морула 9
Мшанки 140
Мягкотелые 167

Н

Надсемейство 11
Наружная губа 227
Наружная лопасть 260
Наружная связка 176
Наружная сторона оборота 257
Наружное седло 260
Наружное ядро 8
Наружнораковинные 253
Настоящие морские звезды 139
Некропланктон 285
Нектон 20
Необъемлющий оборот 258
Непарный глаз 346
Неподвижная щека 303
Неправильные ежи 130
Неравнолопастной плавник 337
Неравномускульные двустворки 182
Неравносторонняя створка 173
Неритовая область 17
Нижне-основные пластинки 112
Новые ежи 128
Номогенез 33
Нуммулиты 47

О

Обезьяны 381
Обороты 226
Объемлющие формы 258
Одномускульные двустворки 182
Однопоясковые лилии 112
Окаменелость 5

Околоанальное поле 125
Околоротовое поле 125
Околоустье 227
Онтогения 30
Опистодетная связка 176
Орбитоиды 47
Ортогенез
Основная пластинка (коралл) 84
Отпечатки замыкающих мускулов 171
Отпечаток 8
Отряд 11

П

Палеофит 394
Палингенез 30
Панцырные рыбы 331
Парнопоровые 108
Паукообразные 320
Пелагическая область 19
Пентакринусовая стадия 115
Первичная раковина (у плеченогих) 152
Перегородка главная 88
Перегородка противоположная 88
Перегородки боковые 88
» дополнительные боковые 88
Перегородки у головоногих 251
Перегородки у кишечнополостных 77
Перегородки у плеченогих 150
Перегородочные линии 255
Перегородочная ямка 89
Переднежаберные брюхоногие 230
Передний пояс 331
Пережим (у аммоноидей) 261
Перемычки 85
Периферическая сторона оборота 257
Петалоидные амбулякры 132
Пиннула 114
Пищевые желобки 105
Плакоидные чешуи 337
Планктон 20
Пластинки базальные 111
Пластинки лучевые 109
Пластинки основные 109, 111
Пластинки радиальные 111
Пластинчатожаберные 168
Пластинчатый слой 170
Плезиозавры 348
Плечевой пояс 331
Плеченогие 145
Подвид 11
Подвижные щеки 303
Подотряд 11
Подрод 11
Подсемейство 11
Позвонки 330
Позвоночный столб 330
Покрытосеменные растения 394
Полип 69
Половые пластинки 125
Полость тела 13
Полупластинки 130
Помолодение 86
Последний оборот 226
Почкование 9, 86
Правильные ежи 129
Пресмыкающиеся 347
Прогрессивная эволюция 34
Проостракум 286
Прутья (у мшанок) 142
Псевдодельтидиум 157
Псевдопланктон 76
Псевдоцератиты 275
Псилофитоновая флора 393
Птерозавры 350
Птероподовый ил 243
Птицы 352
Пупковая сторона оборота 257
Пупковая щель 328
Пупок (у брюхоногих) 226
» (у головоногих) 256
» ложный (у брюхоногих) 228
» настоящий (у брюхоногих) 228

Р

Равнолопастной плавник 336
Равномускульные двустворки 182
Радиальные перегородки (у кишечнополостных) 81
Радиолярии 59
Разновидность 11
Разнозубые двустворки 199
Разнобузый замок 199
Раковинчатые 317
Ракообразные 302
Ракоскорпионы 320
Ребристая поверхность раковины 228
Регрессивная эволюция 34
Резцы 361
Роговой слой 170
Род 11
Рост 286
Ротовая поверхность тела 101
Ротовые пластинки 112
Рудисты 181
Руки (у головоногих) 252
Руки (у иглокожих) 111
Руки (у плеченогих) 148
Ручной аппарат 150
Ручные крючки 150
Рыбы 335
Рядозубый замок 183

С

Свободная щека 303
Связка 170, 176
Связкозубые двустворки 217
Связочные подпорки 177
Связочные ямки 177
Седла (у аммоноидей) 259
Седло (у плеченогих) 162
Семейство 11
Синонимика 294
Синус (у плеченогих) 162
Сифон 227, 252
Сифонная дудка 252
Следы нарастания 171, 228
Скрыторотые мшанки 142
Смена поколений 55, 68

Специализация 401
Спикулы 63
» одноосные 63
» трехосные 63
» четырехосные 63
Спинная створка 145
Спиральные ребра 229
Спонгин 63
Спондилиум 160
Спорообразование 9
Срединное возвышение (у плеченогих) 163
Срединное углубление (у плеченогих) 163
Срединная перегородка (у плеченогих) 150, 161
Стебель (у иглокожих) 106
Стегоцефалы 345
Стенка коралла 84
Стеногалинные организмы 16
Стенопические организмы 79
Стенотермные организмы 16
Столбик (у брюхоногих) 228
» (у кишечнополостных) 83
Стрекательные клетки 67
Струйки нарастания 146
Субанальная фасциола 132
Сумчатые млекопитающие 365
Сяжки 306

Т

Тазовой пояс 331
Таксодонтный замок 173
Таксономические единицы 11
Танатоценоз 21
Терка 167
Тип 11
Толщина
Трилобиты 302
Триморфизм 56
Туловищный щит 302
Тыловая поверхность (у иглокожих) 101

У

Усики 114
Усоногие 319
Устье 227

Ф

Фасциола 137
Фация 24
Филогения 30
Фораминиферы 41
» известковые 41
» многокамерные 42
Фораминиферы однокамерные 42
» песчаные 41
» стекловидные 42
» фарфоровые 42
Фрагмокон 286

Х

Хвостатые земноводные 345
Хвостовой плавник 336
» щит 302
Хордовые 330

Ц

Целом 13
Цельное устье 227
Ценогенез 30
Цератитовая линия 259
Циклоидные чешуи 337
Цирреоидный замок 175

Ч

Чашечка 111
Чашечка тыловая 111
Человек 381
Челюстные неправильные ежи 132
Червеобразные 222
Чернильный мешок 285
Чехол 84
Членистоногие 301

Ш

Шов
Шовная линия 226, 256
Шовная лопасть 260

Щ

Щеки 303
Щечный угол 303
Щиток (у пластинчатожаберных) 173
Щупальца 252

Э

Эволютные обороты 258
Эволюция 26
Эвригалинные организмы 16
Эвриопические организмы 79
Эвритермные организмы 16
Экология 5
Эктодерма 10
Эмаль 376
Эндодерма 10

Я

Ячейка (у граптолитов) 73
Ячейка (у мшанок) 140

ЛАТИНСКИЙ АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

A

Acidaspis 316
Actinocamax 289
Adacna 207
Aeglina 315
affinis 295
Agnatha 331
Agnostus 312
Alcyonaria 79
ambulacrum 102
Ammonites 260
Ammonoidea 254, 258
Amphibia 344
Amphineura 167, 222
Amphitherium 363
Ampyx 316
Amplexus 89
Amussium 190
Annelida 97
Anodonta 199
Anomia 181, 189
Antedon 114
Anthozoa 76
Anthropoidea 381
Aporrhais 240
Arachnomorpha 320
Arca 178, 183
Archaeocidaris 128
Archaeocyathida 96
Archaeopteryx 354
Archaeornis 354
Arietites 268
Aristocystites 104
Arthropoda 301
Articulata 154, 157
Asaphus 309
Assilina 49
Asterozoa 139
Astylospongia 64
Athyris 164
Atrypa 164
Aucella 191
Australopithecus 383
Avicula 190

B

Baculites 267
Balanus 319
Belemnitella 289
Belemnites 286
Belemnoidea 285
Bellerophon 227, 230
Bigenerina 43
Biloculina 46
Birkenia 332
Blastoidea 108
Bothriocidaris 127
Brachiopoda 145
Bryozoa 140
Buccinum 226, 241

C

Cadoceras 271
Calceola 92
Camerata 119
Caninia 90
Canis 11
Cardioceras 272
Cardium 16, 172, 203, 209
Carnivora 11
Cephalaspis 333
Cephalopoda 251
Ceralites 259, 264
Cerithium 239
Chaetetes 82
Chama 173, 200
Cheilostomata 142
Cheirurus 311
Chiton 222
Chlamys 190
Chonetes 158
chorda dorsalis 330
Chordata 330
Cidaris 129, 137
Cirripedia 319
Clymenia 261, 262
Coccosteus 339
Coelenterata 67
Coeloptychium 65
Collyrites 135
conformis 295
Congeria 192, 194
Conoclypeus 134
Conularia 244
Conulus 133
Corbicula 175, 209
Corbula 218
Cosmoceras 273
Crania 156
Craspedites 273
Crinoidea 111
Cristellaria 43
crura 150
Crustacea 302
Cryptostomata 142
Cupressocrinus 121

Cylindroteuthis 287
Cyathophyllum 90
Cyclostomata 142
Cystiphillum 92
Cystoidea 105
Cystosoma 316

D

Dalmanites 311
Deiphon 316
Dentalium 251
Desmodonta 217
Dictyonema 73
Didacna 30, 203
Dinotherium 376
Diplochaetetes longitubus 83
Diplograptus 73, 74
Diploporita 106
Dipnoi 340
Discina 156
Discocyclina 51
Donax 212
Dosinia 210
Dreissensia 194
Dreissensiomya 180, 194
Duvalia 298
Dysodonta 184

E

Echinocorys 134
Echinodermata 99
Echinoidea 125
Echinosphaerites 107
Ectocochlia 253
Elephas 377
Eleutherozoa 101
Encrinus 123
Endoceras 255
Endocochlia 285
Entomostraca 317
Ensis 180
Eoanthropus 385
Eohippus 371
epitheca 84
Equus 11, 372
Ervilia 217
Euomphalus 226, 232
Eurypterida 321
Eurypterus 320
Eutheria 365
Exogyra 187

F

Favosites 82
Fenestella 142
Fissurella 227, 282
Flexibilia 119
Foraminifera 41
Frondicularia 42
Fusulina
Fusulinidae 52

G

Garnieria 268
Gastrioceras 263
Gastropoda 222
Gigantostraca 320
Globigerina 44
Glyptosphaerites 108
Gomphoceras 281
Goniatites 259
Graptolithida 72
Gryphaea 187

H

Halysites 82
Heliopora 81
Helix 247
Heterodonta 199
Hexacoralla 92
Hildoceras 268
Hippurites 201
Homo 384
Homo sapiens 384
Hoplites 274
Hydrozoa 69

I

Illaenus 309
Inarticulata 154
Inoceramus 191

K

Kaladacna 300

L

Lagena 42
Lamellibranchiata 168, 169
Leda 183
Leperditia 318
Lepidosiren 342
Limnaea 244
Limnocardium 204, 206
Limulus 308
Lingula 155
Linthia 137
Lithostrotin 90
Lituites 281
Lonsdaleia 92
Lucina 200
Lytoceras 266

M

Machairodus 368
Macrocephalites 270
Macroscaphites 281
Mactra 176, 215
Madrepora 93
Malacostraca 317
Manticoceras 263
Mastodon 390
Medlicottia 263
Melanopsis 238
Membranipora 143
Merostomata 320
Meryhippus 372
Mesohippus 371
Metatheria 365

Metazoa 12, 41
Micraster 135
Miliolidae 45, 54
Modiola 192
Moeritherium 375
Mollusca 167
Monodacna 204, 206
Monograptus 74
Monophyllites 265
Murex 241
Mya 177, 179
Mytilus 178, 181, 192

N

Nassa 242
Nasselaria 59
Natica 241
Nautiloidea 254
Nautilus 251, 253, 255
Neoceratodus 341
Nerinea 239
Neritina 234
Nipponites 280
Nodosaria 42
Nucula 178, 183
Nummulites 48
Nummulitidae 48

O

Obolus 154
Olenellus 308
Olenus 309
Operculina 48
Opistobranchiata 242
Opisthoparia 307
Orbitoides 50
Orbulina 45
Orthis 159
Orthoceras 255
Osculum
Ostracoda 317
Ostrea 184, 187
Oxynoticeras 268

P

Pachyteuthis 287
Paleomastodon 376
Paleosmilia
Paradoxides 308
Parkinsonia 273
Patella 232
Pecten 189
Pectunculus 184
Pentacrinus 123
Phenacodus 368
Pholas 180, 218
Phyllocardium
Phylloceras 265
Pelecypoda 168
Pelmatozoa 101
Pentacrinus 115
Pentameracea 160
Pentamerus 160, 162
Pentremites 108
Perisphinctes 272
Perna
Pinacoceras 265
Pithecanthropus 384
Planorbis 227, 246
Pleurotomaria 227, 231
Pliohippus 372
Pomatias 238
Porifera 61
Potamides 239
Productus 158
Proparia 307
Prosobranchiata 230
Prosodacna 204, 206
Protopterus 242
Prototheria 365
Protozoa 11, 41
Psiloceras 267
Psilophyton
Pteraspis 332
Pterichthys 338
Pteropoda 243
Pterygotus 323
Pulmonata 244
Pygaster 132

Q

Quinqueloculina 46

R

Radiolaria 41, 59
Radula
Rastrites 74
Rhizopoda 41
Rhombifera 106
Rhynchonella 148, 152a, 162
Rhynchonellacea 162
Richthofenia 159
Rotalia 44
rugae 86
Rugosa 86

S

Scaphites 275
Scaphopoda 168, 250
Schizodonta 195
Schizodus 197
Schizotreta
Schoenbachia 275
Schwagerina 53
Serpula 98
Seymouria 348
sicula 72
Sinanthropus 385
Siphonia 64
Solen 180, 214
Solenogastres 168
Spaniodontella 200
Spirialis 22, 243
Spirifer 163, 164
Spiriferacea 163
Spirobis 98
Spirula 285
Spondylus 190
Spumellaria 59

Stegocephala 345
Stephanoceras 270
Stringocephalus 163
Stromatoporoidea 70
Strophalosia 159
Strophomenacea 157, 159
Strophomena 157
Syndesmia 212
Syringopora 82

T

tabula
Tabulata 81, 95
Tapes 209
Taxodonta 183
Tellina 211
Tentaculites 243
Terebratula 145, 152, 163
Terebratulacea 163
Tetracoralla 87
Textularia 43
theca 73
Timanites 263
Tissotia 275
Tornatina 242
Tornoceras 262
Triarthrus 302, 308
Trigonia 195
Trilobitae 302
Triloculina 46
Trinucleus 310
Trochus 229, 232
Turbo 229
Turrilites 267
Turritela 238

U

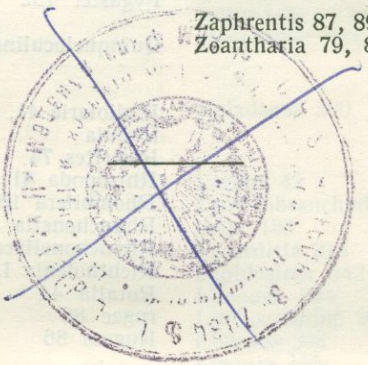
Unio 197, 199

V

Valenciennesia 245
varietas 291
Ventriculites 65
Venus 180, 210
Vermetus 249
Vermes 97
Vertebrata 11, 331
Virgatites 272
Virgula 73
Viviparus 30, 234

Z

Zaphrentis 87, 89
Zoantharia 79, 83



ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие ко второму изданию	3
Из предисловия к первому изданию	4
Глава I. Введение	5
Глава II. Тип *Protozoa* (простейшие)	41
Глава III. Тип *Porifera* (губки)	61
Глава IV. Тип *Coelenterata* (кишечнополостные)	67
Глава V. Черви	97
Глава VI. Тип *Echinodermata* (иглокожие)	99
Глава VII. Тип *Bryozoa* (мшанки)	140
Глава VIII. Тип *Brachiopoda* (плеченогие)	145
Глава IX. Тип *Mollusca* (моллюски или мягкотелые)	167
Глава X. Определение окаменелостей	291
Глава XI. Тип *Arthropoda* (членистоногие)	301
Глава XII. Способы выяснения образа жизни вымерших организмов	325
Глава XIII. Краткий очерк истории позвоночных	330
Глава XIV. Закономерности в истории органического мира	388
Глава XV. Основные этапы истории палеонтологических знаний	408
Русский алфавитный указатель	423
Латинский алфавитный указатель	427

Редактор И. П. Федоров. Технич. редактор Е. Левитан.

Сдано в набор 13 декабря 1935 г. Подписано к печати 3 июня 1936 г.
Формат бумаги 62 × 94. Тираж 2500 экз.
Учетно-авторских листов 32,3. Зак. № 3228.
Количество бум. листов 13,5 Изд. № 209.
Колич. печ. знак. в 1 бум. листе 99552. Учетный № 1534. ТКК № 1.
Уполном. Главлита № В—35081.

4-я тип. ОНТИ НКТП СССР «Кр. Печатник», Ленинград, Международный пр., 75а.

Опечатки

Стр.	*Строка*	*Напечатано*	*Следует читать*
151	Рис. 202, стр. 2 и 3 св.	зубные	ручные
158	Рис. 221	*Stophalosia*	*Strophalosia*
165	Рис. 232, подпись	*4*—с правой стороны	*4*—с левой стороны
269	Рис. 434	*Stephanocreas*	*Stephanoceras*

ак 3228 — Л. Ш. Давиташвили

617