

А. Н. ХОДАЛЕВИЧ, А. Ф. ТОРБАКОВА

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

56

X 69



56

x - 69

А. Н. ХОДАЛЕВИЧ
А. Ф. ТОРБАКОВА

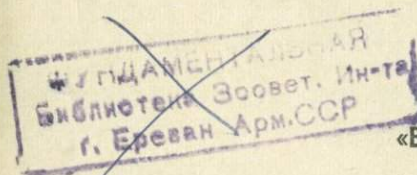
ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Д о п у щ е н о

Министерством высшего и среднего специального
образования СССР в качестве учебного пособия
для студентов горных и нефтяных вузов

5288

97703



ИЗДАТЕЛЬСТВО
«ВЫСШАЯ ШКОЛА»
МОСКВА / 1965



**Палеонтология, ее предмет и значение.
Условия сохранения остатков организмов в ископаемом
состоянии.
Недостатки и достоинства палеонтологической летописи**

Палеонтология — наука историческая, она изучает историю органического мира¹.

Палеонтология разделяется на палеозоологию и палеоботанику. Иногда палеонтология противопоставляют разделы биологии, изучающие современный нам органический мир и называемые неонтологией.

Из наблюдений над современным органическим миром установлено, что остатки организмов — обитателей суши, оставаясь более или менее длительное время на открытом воздухе, очень быстро разрушаются до полного исчезновения. Примером этого может служить исчезновение трупов бизонов в Северной Америке, истребленных человеком за очень короткий срок. От многочисленных их скелетов за 20 с лишком лет ничего не осталось.

Остатки наземных животных сохраняются лишь в благоприятных для захоронения обстановках, например тогда, когда трупы остаются в пещерах и других защищенных местах или заносятся илом, прежде чем произойдет распадение их на части. Близкие условия захоронения возникают при наводнениях и тому подобных случаях. В степях, например, нередко гибнут массы полудиких быков, напуганных чем-либо и с разбегу попавших в воду.

Главным хранилищем остатков прежде живших организмов является морское дно. Трупы животных и растений, обитающих в море или заносимых в него после смерти, отлагаются на дне моря, мягкие части их тел гнивают, а твердые покрываются илом и пес-

¹ Термин «палеонтология» предложен французским ученым Бленвилем в 1825 г. В точном переводе с греческого он означает учение о древних организмах (*palaeos* — древний, *onthos* — существо, *logos* — учение).

ком и сохраняются до тех пор, пока морское дно не станет сушей и слои осадков не выйдут из-под уровня моря. Обнажившись, слои осадков могут быть прорезаны оврагом или рекой, и пласты пород с содержащимися в них окаменелостями становятся доступны наблюдениям.

Окаменелости или ископаемые (*fossila, fossilia* — лат. — ископаемые) — природный материал, исследуемый палеонтологией, представляет собою всевозможные остатки и все следы жизнедеятельности организмов прошлых геологических эпох. К окаменелостям, таким образом, относятся фоссилизованные (т. е. окаменевшие) твердые части тела животных, раковины, скорлупа яиц птиц и пресмыкающихся, остатки экскрементов животных (к о п р о л и т ы), следы ног древних позвоночных и т. д.

После захоронения органические остатки, как правило, подвергаются значительным изменениям, из которых наиболее обычен процесс так называемой ф о с с и л и з а ц и и или окаменения. При этом различные минеральные соединения (карбонаты, кремнезем, сернистое железо и др.), растворенные в воде, пропитывают твердые остатки организмов, заполняют все пустоты или замещают первоначальные вещества органических остатков. Очень часто карбонаты замещаются кремнеземом, а кремнезем скелета губок, например, — кальцитом.

Фоссилизации подвергаются не только остатки животных, но и остатки растений, причем стволы и другие их части могут превратиться в уголь, т. е. обуглиться.

Иногда палеонтолог изучает слабо измененные остатки животных или растений, исчезнувших уже в недавнее время, т. е. по геологическим понятиям в недавнем прошлом. Например мамонты, обнаруженные в вечно мерзлой почве Сибири и др.

Подобные слабо измененные остатки организмов называются с у б ф о с с и л ь н ы м и.

Окаменелости часто сохраняются в виде отпечатков и так называемых я д е р (рис. 1). Отпечатки — это зачастую более или менее плоское образование, передающее особенности какой-либо части поверхности тела. Ядра представляют собою образование, в какой-то степени сохраняющее форму тела того или иного организма (или какой-нибудь его части). Различают в н у т р е н н и е и в н е ш н и е ядра. Внутреннее ядро образуется в том случае, когда внутренняя полость раковины (например, раковина двустворчатого моллюска) заполняется каким-либо минеральным веществом и получается отлив полости раковины или слепок. Нередко затем раковина может раствориться и вместо нее остается лишь отвердевший слепок — внутреннее ядро. В том случае, когда вначале растворяется раковина и минеральное вещество проникает в образовавшуюся в породе пустоту, позднее воспроизводится наружная поверхность раковины и образуется наружное ядро.

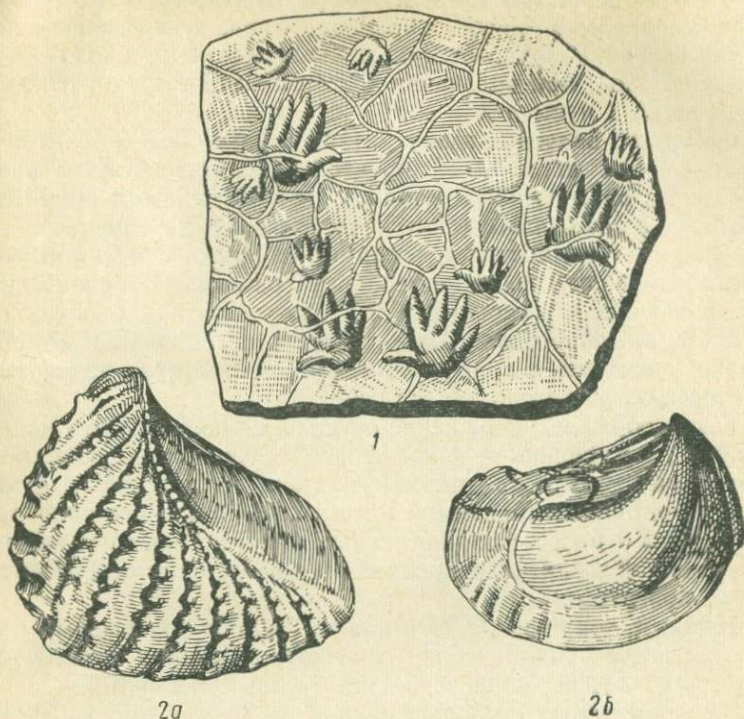


Рис. 1. Формы сохранности окаменелостей:

1 — отпечатки ног динозавра; 2 — раковина и внутреннее ядро *Trigona navis*

Совершенно неправильно было бы думать, что скелеты всех без исключения животных, обитавших когда-то на Земле, должны сохраниться в пластах земной коры по той причине, что известковые образования хорошо противостоят разрушению. В действительности же на Земле все твердые известковые части организмов очень быстро разрушаются в первую очередь под действием гумусовых кислот в почве, а затем — под влиянием различных атмосферных агентов. Неизбежно разрушаются также и твердые известковые части организмов, отмирающих в верхних слоях воды и постепенно опускающихся на большие глубины. Так, глубже 4000 м под влиянием углекислоты (содержание которой возрастает с глубиной) и большого давления раковины и другие скелетные остатки, состоящие из углекислого кальция, растворяются почти нацело.

Кроме химических факторов, влияющих очень энергично на остатки животных и растений, действует механическое разрушение. Так, морской прибой с его колоссальной силой

удара (до 60 т на 1 м²) неминуемо разрушает все, что прибывает к берегу или было занесено временно защищающим слоем песка, ила или гальки. Разрушаются органические остатки и под действием речных потоков, при волочении обломков по дну реки, и под действием ветра в пустынях и в других условиях.

Громадное значение имеет органический фактор разрушения — так называемый процесс гниения, а также процесс разрушения органических остатков другими живыми существами. Некоторые из них, называемые некрофагами (от гр. *nekros* — мертвый, *phagos* — пожиратель), питаются падалью, отмершими частями организмов; другие, например крабы, разламывают своими клешнями раковины двусторчатых и брюхоногих моллюсков и измельчают их. Многочисленные точащие организмы тоже весьма активно участвуют в разрушении. Особенно быстро подвергаются уничтожению растительные остатки.

Таким образом, разрушение организмов после смерти является правилом, сохранение — исключением. Огромное количество вымерших животных подвергалось уничтожению, от них не осталось даже следов. От неисчислимой массы животных и растений до нас дошло очень немного. Сохранились лишь те, которые попали в благоприятные условия захоронения и не были уничтожены последующими процессами.

Наконец, сохранившиеся в пластах земной коры формы иногда остаются недоступными из-за глубокого залегания пластов и могут быть извлечены лишь из керна буровых скважин.

Из приведенных примеров видно, что многие условия мешают получению окаменелостей для их изучения и воссоздание полной геологической летописи является не простой задачей.

Однако, несмотря на все указанные трудности, дело восстановления развития органического мира успешно движется вперед, и наука преодолевает препятствия. Великий ученый Ч. Дарвин в своем знаменитом труде «Происхождение видов» выдвинул положение, что «положительным указаниям палеонтологии можно вполне доверять, тогда как отрицательные указания не имеют цены, как это столь часто подтверждалось фактически». В блестящем анализе причин неполноты геологической летописи Дарвин доказал, что нахождение той или иной формы (группы форм) ниже известного горизонта не позволяет еще утверждать, что эта форма (группа форм) не существовала ранее данного века, равно как и ненахождение этой формы (группы) выше того или иного горизонта не позволяет заключить, что упомянутая форма (группа) прекратила свое существование после данного века.

В процессе развития науки имеется немало трудностей, связанных с неполнотой геологической летописи. Преодолению их способствуют следующие обстоятельства: 1) накопление фактического

материала, помогающего устанавливать общие закономерности развития организмов;

2) непрерывное усовершенствование методик исследования, позволяющее углубленно изучать многие, малоизвестные ранее группы простейших и многоклеточных организмов.

Палеонтология имеет одно огромное преимущество перед наукой о современных организмах — биологией. Будучи исторической дисциплиной, она оперирует фактами, располагающимися в хронологическом порядке, и может изучать непосредственно ход эволюции органического мира.

Значение ископаемых организмов для исторической геологии и палеогеографии.

Палеонтологический метод стратиграфического расчленения и установления относительного возраста осадочных толщ.

Палеонтология и тектоника. Палеонтология и биология

Палеонтология тесно связана с геологическими науками и прежде всего со стратиграфией. Стратиграфия (*stratum* лат. — слой, *grapho* гр.— пишу), или учение о слоях земной коры, является разделом геологии, изучающим последовательность напластования горных пород. С того времени (У. Смит, 1769—1839), когда впервые был применен метод определения относительного возраста горных пород по сохранившимся в них ископаемым органическим остаткам (палеонтологический метод), начинается быстрое параллельное развитие палеонтологии и стратиграфии. Палеонтологический метод становится решающим при определении относительного возраста пород и корреляции (сопоставлении) разрезов как близлежащих, так и отдаленных друг от друга районов.

Использование в стратиграфии ископаемых остатков основывается на том принципе, что породы, занимающие одинаковое стратиграфическое положение, должны содержать одинаковые комплексы фаун и флор. Этот принцип остается в силе и сейчас, но детальное изучение распределения в пространстве современных животных и растений, анализ ископаемых организмов, заключенных в неоднотипных, но несомненно разновозрастных породах, показало, что данный принцип следует применять с некоторой осторожностью.

Стратиграфические исследования позволяют говорить о том, что только те породы, которые сформировались в одинаковых физико-географических условиях, содержат близкие комплексы органических остатков. Если же разновозрастные породы отложились в различных условиях, они будут заключать неоднотипные фауны и флоры. Различия этих комплексов объясняются отличием условий

существования — температурой среды обитания, соленостью воды (для водных форм), глубиной бассейнов, характером грунта и т. д.

Кроме того, необходимо иметь в виду, что не все ископаемые организмы одинаково важны для определения относительного возраста горных пород. Одни из организмов очень мало изменялись на протяжении того или другого отрезка геологического времени, другие, наоборот, испытали быстрое развитие за относительно малый (в геологическом смысле) отрезок времени. Последние имеют большее значение в качестве так называемых «руководящих форм». Впрочем, выделение их в категорию руководящих имеет условный, временный характер, полностью завися от уровня палеонтологических знаний в данный момент.

Яркий пример относительности понятия руководящих и неруководящих ископаемых дает история изучения группы фораминифер. Около 40 лет назад фораминиферы не считались руководящими, пока не была разработана методика их исследования. В настоящее время это одна из тех групп, которые с успехом используются для геологической хронологии. Несмотря на то, что разновозрастные породы, сформировавшиеся в различных физико-географических условиях, содержат различные комплексы органических остатков, палеонтология находит пути для их корреляции. Наибольшую трудность вызывает сопоставление морских и континентальных отложений. Наземная и морская среды тесно связаны между собой. Реки выносят в море большое количество наземных растений и животных — целые деревья, листья, споры, пыльцу, трупы позвоночных, насекомых и т. д. С другой стороны море выбрасывает на берег различные остатки организмов.

В некоторых благоприятных условиях морские организмы сосуществуют некоторое время с пресноводными формами. Примером этому являлись и являются фауна и флора опресненных водоемов, отшнуровавшихся от морских бассейнов или слабо связанных с ними. Отмеченные моменты в конечном итоге дают материал для корреляции морских и континентальных образований.

Задача сопоставления разновозрастных морских отложений, сформировавшихся в одном бассейне, но в различных физико-географических условиях, может решаться при прослеживании постепенных изменений комплексов органических остатков в коррелируемых отложениях. Например, «... в комплексе органических остатков, найденных в толще подстилающей на Западном Урале доманик, в числе других форм входят раковины гониатитов *Timanites acutus* Keys. и брахиопод *Hypothyridina calva* Mark. и *Anatrypa timanica* Mark. На южном Тимане вместе с ними встречены раковины *Ladogia meendorffii* Verp. Западнее из этого комплекса выпадают раковины *Timanites acutus* Keys., еще западнее — в Ленинградской области — в нем отсутствуют раковины *Hypothyridina calva* Mark. и *Anatrypa timanica*, но вместе с тем появляются другие формы.

В частности, в Ленинградской области вместе с остатками *Ladogia meyendorfi* Verp. встречаются раковины *Atrypa tenuisulcata* Wen.; еще западнее, в доломитах Латвии, остатки *Ladogia meyendorfi* Verp. крайне редки, остатки же *Atrypa tenuisulcata* Wen., наоборот, становятся более многочисленными. Таким образом, хотя доломиты Латвии и подстилающая доманик известняковосланцевая толща Западного Урала с остатками *Timanites acutus* Keys. и *Hypothyridina calva* Mark. и не содержат общих форм, тем не менее комплексы их органических остатков связаны постепенными переходами, почему содержащие их толщи, несмотря на их литологические отличия, могут быть отнесены к одной и той же зоне франского яруса.¹

Стратиграфические и палеонтологические исследования в пределах современных континентов привели в конечном итоге к тому, что мощные толщи осадков, слагающие их, были подразделены на ряд стратиграфических единиц. Наиболее крупными из них являются группы. Группы разделяются на системы, системы — на отделы, отделы — на ярусы и ярусы — на зоны. Время, в течение которого сформировались группы осадков, носит название эры, система — периода, отдела — эпохи, яруса — века и зоны — времени.

Каждое из названных подразделений земной коры и соответствующих им единиц времени носит особое название, которые приводятся в нижеследующей таблице геологической хронологии.

Не менее важное значение палеонтология имеет для решения и других вопросов, связанных с выяснением геологического развития Земли. В исторической геологии, науке об истории Земли в целом и развитии жизни на ней, палеонтологические документы позволяют выяснить условия образования осадков, содержащих окаменелости. Так, находки морской фауны укажут на морские осадки, пресноводная фауна — на осадки пресноводного бассейна, а остатки некоторых растений (например, древесных форм однодольных) позволяют предполагать, что в то время существовал теплый климат. Остатки наземных животных несомненно укажут на образование осадков в условиях суши, хотя при этом следует учитывать различные случайности (кости животных могут быть унесены в морские водоемы ручьями и реками и т. п.).

Другими словами, палеонтология играет крупную роль в палеогеографических построениях. Палеогеография синтезирует (обобщает) разнообразные данные геологических исследований, на основе которых строится палеогеографическая реконструкция прошлого, находящая свое выражение в палеогеографических картах.

Основной палеогеографической единицей является ф а ц и я, т. е. с р е д а о т л о ж е н и я о с а д к а, характер которой определяет литологические и палеонтологические особенности породы,

¹ Основы палеонтологии СССР, т. I, АН СССР, 1960 г., стр. 85.

Группа	Система	Отдел	Ярус (и др. подразделения)		
Кайнозой- ская	Четвертичная	Голоцен Плейстоцен			
	Неогеновая	Плиоцен Миоцен			
	Палеогеновая	Олигоцен Эоцен Палеоцен			
Мезозойская	Меловая	Верхний		Датский	
			Сенон	Верхний	Маастрихтский Кампанский
				Нижний	Сантонский Коньякский
				Туронский Сеноманский	
		Нижний		Альбский Аптский	
			Неоком	Барремский Готеривский Валанжинский	
	Титон		Верхний волж- ский Нижний волж- ский		
	Юрская	Верхний, или мальм		Лузитанский	
			Кимериджский Оксфордский Келловейский		
		Средний, или доггер		Батский Байосский Ааленский	
			Верхний	Тоарский	
		Нижний, или лейас	Средний	Домерский Плиенсбахский	
Нижний			Лотарингский Синемюрский Геттангский		

Группа	Система	Отдел	Ярус (и др. подразделения)	
Мезозойская	Триасовая	Верхний		Рэтский Норийский Карнийский
		Средний		Ладинский Анизийский
		Нижний, или скифский		Кампильский Сейсский
Палеозой- ская	Пермская	Верхний		Татарский Казанский
		Нижний		Кунгурский Артинский
			Сакмарский	Сакмарский Ассельский
	Каменноуголь- ная	Верхний	Жигулевский	Оренбургский Гжельский Касимовский
		Средний	Московский Башкирский, или каляльский	
		Нижний	Намюрский Визейский Турнейский	
Девонская	Верхний	Фаменский Франский		
	Средний	Живетский Эйфельский		
	Нижний	Кобленцкий Жединский		
Силурийская	Верхний	Лудловский		
	Нижний	Венлонский Лландоверский		
Ордовикская	Верхний	Ашгильский Карадокский Лландейльский		
	Средний			
	Нижний	Аренгский Тремадокский		

Группа	Система	Отдел	Ярус (и др. подразделения)	
Палеозойская	Кембрийская	Верхний Средний Нижний	Не выделены	
Протерозойская	Верхняя под- группа	Общепринятые подразделения не разработаны		
	Нижняя под- группа			
Архейская				

образовавшейся из этого осадка. Анализируя эти особенности, можно восстановить, таким образом, характер среды осадкообразования (осадконакопления) или среды разрушения и выноса: ведь области накопления осадков тесно связаны с такими участками, где происходит разрушение и вынос. Эти участки весьма широко распространены на материках, где в ископаемом состоянии они обычно фиксируются элювием (корой выветривания) или поверхностью размыва. Имеются они и в море, на участках дна с сильными донными течениями. Последние размывают ранее отложившиеся осадки и выносят их в другие области моря.

Размыв донных образований в современных морях интенсивно происходит, например, в открытых проливах, отличающихся особенно высокими скоростями течений (в несколько раз иногда превосходящими скорости течений в прилегающих участках морей). Проливы можно сопоставить с горными реками. Особенно велика скорость течений в мелководных проливах приливных морей — Охотского, Норвежского и др.

Так, по дну пролива Ла-Манш идет донное течение со скоростью 20 км/час, и это существенно сказывается на рельефе и осадочном покрове дна, которое переуглубляется. Течение выносит при этом все глинистые, алевритовые и даже песчаные частицы в другие участки моря. На дне проливов накапливается галька с некоторой примесью песка и гравия или без них. Мощность осадочного покрова здесь всегда меньше, чем в аналогичных по глубинам и удалению от берегов участках морей, соединяемых проливами. В некоторых проливах вообще не наблюдается современного осадконакопления.

Эродированные течением участки морского дна, уплотненные и лишенные наносов, — обычное место поселения различных сверлящих и прикрепляющихся морских организмов. Остатки прикрепления и следы сверления на поверхности напластования представляют собою материалы для реконструкции фаций прошлого.

По находкам остатков организмов восстанавливаются, например, фации береговой зоны древних морей и этим самым их береговая линия, особенно там, где существовало скалистое побережье. Так, в юго-западной части Кызылкумов у основания гранитного уступа, обнаженного денудацией, были найдены устрицы, прикрепившиеся к уступу, и это позволило рассматривать данное место как скалистый берег моря, существовавшего в меловом периоде.

Палеонтологические данные имеют решающее значение в выводах о климатах и климатических поясах прошлых периодов вследствие того, что растения очень быстро реагируют на мельчайшие воздействия атмосферных условий. Годовые кольца древесины ископаемых деревьев, указывающие на сезонные колебания условий жизни, говорят об умеренном климате прошлых геологических эпох. Растения — лучшие термографы — дают возможность судить еще о многих других изменениях климата. Материалы изучения кораллов, плеченогих, пелеципод и др. подтверждают эти выводы и подчеркивают значение палеонтологических исследований в анализе фаций и решении вопросов палеогеографии. Можно сказать, что почти все вопросы палеогеографии могут в той или иной степени быть освещены палеонтологическими данными.

Поэтому необходимо изучать не только стратиграфическое, но и палеогеографическое значение ископаемых остатков различных групп древних организмов. Для выяснения палеогеографического значения той или иной группы животных (растений) совершенно необходимо изучение экологии¹ этих животных (растений). Организм и среда составляют единство.

Мы знаем, что все явления и процессы, происходящие в природе, тесно связаны между собой и зависят друг от друга. Ведущим же процессом, определяющим направленное изменение физико-географических, биологических и других процессов, являются тектонические движения. Последние вызывают иногда изменение условий жизни в очень крупных масштабах, а в связи с этим происходит и изменение органического мира. Поэтому палеонтологические исследования дают материал, позволяющий говорить о проявлении тектонических движений, а также устанавливать их характер и размеры.

Если мы изучаем, например, какой-либо разрез осадочных толщ и наблюдаем вверх по разрезу смену мелководной фауны глубоководной, то это указывает на медленные отрицательные движения в земной коре, совершавшиеся здесь во время захоронения фаун. Обратная смена фаун укажет на положительные движения.

В том случае, если в разрезах отмечается перерыв без углового несогласия, то органические остатки, встреченные в слоях ниже и выше поверхности размыва, дадут представление о возрасте дви-

¹ Экология — наука о взаимоотношении организма и среды (*oikos* гр. — дом, жилище).

жений, вызвавших перерыв, и о его примерной продолжительности. В случае наличия углового несогласия между пачками слоев, сформировавшихся до и после перерыва, фауна и флора, изученные в самых верхних слоях первой и нижних слоях второй пачки, будут свидетельствовать не только о возрастном диапазоне перерыва, но и о времени действия складкообразовательных движений.

На проявление тектонических подвижек указывают присутствие раздавленных раковин, перемещение частей раковин по трещинам и т. п.

В последнее время усиливается, укрепляется старая связь палеонтологии с археологией. Последняя использует для своих целей данные споро-пыльцевого анализа, определения остатков животных, растений и др.

В своем развитии палеонтология все теснее сближается с биологией организмов геологического прошлого, хотя состояние палеонтологического материала ограничивает возможности изучения вымерших существ. Дело в том, что палеонтология помогает решать те вопросы, которые не могут быть разрешены при изучении современных организмов. Такими важнейшими вопросами являются филогенез, его закономерности, причины, условия и т. п.

Связь палеонтологии с биологией неразрывна, и это ярко отразилось в названиях разделов палеонтологии и направлений палеонтологических исследований, образованных приставкой «палео» к соответствующему биологическому термину: палеоэкология, палеофаунистика, палеофлористика и т. д.

Кроме вышеуказанного, материалы палеонтологии имеют большое значение при освещении вопросов философии естествознания, они документально доказывают зависимость эволюции от условий среды, а также показывают несостоятельность идеалистического представления эволюционного развития. Таким образом, палеонтология утверждает материалистическое мировоззрение.

Исторический очерк

Палеонтология как научная дисциплина возникла тогда, когда ископаемые остатки организмов стали использовать для установления геологического возраста и сопоставления пластов горных пород. Но многие мыслители и естествоиспытатели древнего мира еще раньше задумывались о происхождении ископаемых остатков организмов (Ксенофан Колофонский, Геродот, Страбон, Аристотель и др.) и объясняли это периодическими наводнениями на суше, смелой воды и суши на одной и той же площади и т. п.

Ксант из Сарда, а также Геродот (около 500 лет до н. э.) правильно понимали природу окаменелостей, считая, что на месте суши было море. Однако Теофраст (около 500 лет до н. э.) предполагал

наличие некоей пластической силы в природе, вызывающей образование окаменелостей.

Ученые средних веков — эпохи господства средневековой схоластики — также смотрели на окаменелости, как на «игру природы» или как на проявление «пластической силы». Некоторые (Альберт Великий — ум. в 1280 г.) думали, что в земле есть некая «формообразующая сила». Арабская наука толковала происхождение окаменелостей согласно учению Аристотеля о самозарождении низших организмов из сырого прогретого ила.

Одним из наиболее распространенных представлений было то, что окаменелости являются остатками организмов, погибших при всемирном потопе.

Начиная с эпохи Возрождения — эпохи, когда «с чудесной быстротой» (Ф. Энгельс) стали возрождаться и развиваться науки и искусства, правильное понимание ископаемых остатков организмов проявляется все чаще и чаще и вырабатываются более совершенные представления об их происхождении. Так, великий итальянский ученый и художник Леонардо да Винчи (1452—1519) правильно объяснил образование окаменелостей, а итальянец Джироламо Фракасторо (1478—1553) заявил, что ископаемые остатки животных никак не могли быть остатками животных и растений, погибших при потопе, описываемом в Библии, и привел логические доказательства этому.

Знаменитый французский гончар Бернардо де Палисси (1510—1590) также решительно высказался о том, что там, где встречаются ископаемые раковины, было море. Несмотря на прогрессивные мысли упомянутых ученых, правильное понимание природы окаменелостей укоренилось в науке еще очень нескоро, и многие ученые по-прежнему держались взглядов средневековья на происхождение окаменелостей.

Ко второй половине XVII в. возникла довольно обширная литература об ископаемых, содержащая хорошие их изображения. К середине XVIII в. в науке утвердилось положение, что окаменелости представляют собой остатки некогда живших организмов. Число трудов с изображениями и описаниями ископаемых стало быстро увеличиваться.

Особенное значение в истории палеонтологических знаний XVIII в. имеют труды великого русского ученого М. В. Ломоносова, который подверг уничтожающей критике взгляды многих ученых, исповедовавших «идею» о всемирном потопе, вследствие чего, по их мнению, ископаемые остатки морских животных оказались на суше. М. В. Ломоносов в своей работе «О слоях земных» и других («Первые основания металлургии или рудных тел», «Слово о рождении металлов от трясения земли») обосновал правильное понимание общих причин нахождения окаменелостей в различных местах суши и в слоях земной коры, а также выдвинул некоторые

важнейшие проблемы истории органического мира и указал пути их изучения.

Так, М. В. Ломоносов подметил тот факт, что залегающие друг на друге слои часто отличаются один от другого по содержащимся в них ископаемым остаткам.

Он указывал также на связь органических форм с характером осадков, в которых они встречаются и которые указывают на тип среды, где происходило накопление осадков (дно моря, различные участки суши и т. д.). Замечательно то, что М. В. Ломоносов в своих трудах развивал взгляд на историческое определенно направленное изменение среды, в которой жили организмы.

Исследования, производимые в Западной Европе и России в XVIII в., подготовили почву для создания двух наук — палеонтологии и исторической геологии. К третьей четверти XVIII в. был накоплен богатый фактический материал и обширные сведения относительно окаменелостей и пластов земной коры. Однако палеонтология как науки еще не было, она возникла на рубеже XVII и XIX вв. Ее возникновение связано с началом использования окаменелостей для определения возраста горных пород и корреляции различных толщ осадков земной коры.

Замечательны для того времени научные и практические достижения английского землемера У. Смита (1769—1839), который во время своих работ в Южной Англии наблюдал стратиграфические соотношения различных толщ, окаменелости в этих толщах и составил первую стратиграфическую таблицу.

Французский ученый Ж. Кювье (1769—1832), основатель палеонтологии, выдающийся специалист в области позвоночных, показал на изучаемом им материале, что толщ, отличающиеся одни от других по своему относительному возрасту, заключают определенные органические остатки. К сожалению, Кювье сделал из этого ложные выводы о том, что органический мир земного шара неоднократно подвергался внезапным катастрофам, уничтожившим все живое на Земле. Кювье был против учения о развитии органического мира.

Знаменитый естествоиспытатель, французский ученый Ж. Ламарк (1744—1829) — ботаник, зоолог и палеонтолог — был создателем первой теории эволюции.

В описываемый период палеонтология в России сделала также значительные успехи. В развитии палеонтологических знаний большое значение имели труды профессора Московского университета Г. И. Фишера фон Вальдгейма, труды выдающегося исследователя Х. И. Пандера, работы Э. И. Эйхвальда, Г. Е. Щуровского, а позднее — К. Ф. Рулье (1814—1858).

Среди ученых того времени К. Ф. Рулье был наиболее выдающимся и последовательным сторонником взглядов об эволюционном развитии органического мира. На материалах своих зоологи-

ческих, палеонтологических и геологических исследований, подкрепленных глубоким анализом данных биологии и палеонтологии, накопленных ранее, К. Ф. Рулье разработал учение об эволюции органического мира. В основу своего учения он поставил положение о теснейшей взаимосвязи организма и среды и подчеркивал то, что в изменении строения органов ведущее значение имеет функция. Таким образом, К. Ф. Рулье создал и возглавил в России школу ученых-эволюционистов еще в додарвиновское время.

Начиная с 60-х годов прошлого столетия и до настоящего времени развитие палеонтологии идет под знаком победы эволюционного учения, связанного с именем великого натуралиста Ч. Дарвина (1809—1882), теория которого завоевала в России признание всех крупных исследователей. Из них наиболее выдающимся убежденным мыслителем-материалистом был В. О. Ковалевский (1842—1883), создавший эволюционную дарвинистскую палеонтологию и разрабатывавший проблемы дарвинизма. В. О. Ковалевский изучал ископаемых копытных, причины и закономерности их эволюции и установил, что строение тела копытных и функции его органов изменялись согласно изменениям условий среды. Так, распространение лугов и степей в середине третичного периода и приспособление копытных к этим условиям привело к удлинению их конечностей, шеи, головы, увеличению коронки зубов и т. д.

В. О. Ковалевский имел много последователей в разных странах. Среди них были такие выдающиеся палеонтологи, как Л. Долло и О. Абель, Г. Осборн и др. Ковалевский создал метод, ведущий от морфологического изучения к выяснению адаптивных признаков организмов прошлых времен.

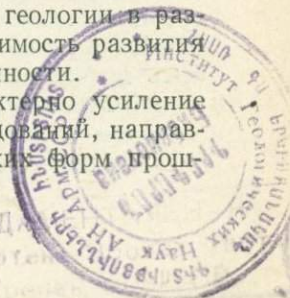
А. П. Карпинский — естествоиспытатель-дарвинист, выдающийся геолог-палеонтолог (1847—1936) — дал блестящие палеонтологические (палеобиологические) исследования палеозойских моллюсков, акулых рыб и девонских водорослей. Его работы — образец подлинно всестороннего исследования ископаемых форм и их развития.

Палеонтологические исследования в период после победы эволюционного учения принимают чрезвычайно широкий размах. Необычайно большое количество палеонтологических работ по разным группам животных от простейших до высших млекопитающих и по всем группам основных растений было создано в это время.

Палеоботанические исследования сыграли очень большую роль в стратиграфическом подразделении вообще и в особенности — толщ угленосных отложений. С ростом значения геологии в различных отраслях народного хозяйства росла зависимость развития палеонтологических знаний от роста промышленности.

В настоящее время для палеонтологии характерно усиление связей с биологией современных организмов, исследований, направленных к расшифровыванию биологии органических форм прош-

5288 94403



лого, причин и закономерностей их эволюции, а также разработки вопросов дарвинизма на ископаемом материале. Одновременно палеонтология все более сближается с геологией, развивается в теснейшем единении с ней.

Организатором палеонтологической службы в СССР в течение десятилетий явился академик А. А. Борисяк (1872—1944), возглавивший Палеонтологический институт Академии наук СССР (ПИН), созданный им для развития палеонтологии как биологической эволюционной науки.

А. А. Борисяк изучал юрских моллюсков и особенно третичных млекопитающих. После Великой Октябрьской социалистической революции он стал руководителем советской школы палеонтологии позвоночных.

А. А. Борисяк является автором известных учебников по палеонтологии и исторической геологии.

Организм и его жизненные отправления

Организм — живое существо, жизнь которого выражается в материальном взаимодействии его с окружающей средой. Взаимодействие это состоит в том, что организм берет из окружающей среды различные вещества, преобразует их и в свою очередь выделяет другие вещества, «... перерабатывает получаемые извне вещества и выделяет из себя другие вещества, одни клетки его организма отмирают, другие нарождаются, так что спустя известный период вещество данного организма вполне обновляется...», «...каждое органическое существо всегда то же, и, однако, не то же»¹.

Организм — сложно организованная система, в которой главная роль принадлежит белкам. Основное свойство живого организма — обмен веществ. Остальные свойства — его производные. Воспроизведение, т. е. явления размножения, роста и развития, — важнейшая характерная черта организма как носителя жизни. Также характерным и важным свойством живого организма является его способность к реакции на внешние воздействия среды, его чувствительность к ним. Последняя проявляется в виде либо возбудимости или раздражимости, либо в виде постепенного изменения свойств организма в соответствии с условиями среды, что носит название приспособляемости — одного из самых ярких отличий живого организма. Живой организм может быть представлен в виде одной клетки (Protozoa), в которой все функции выполняются ею самою, и может быть представлен очень большим количеством клеток (Metazoa), различных по строению и функциям.

¹ Ф. Энгельс «Анти-Дюринг». Госполитиздат, 1957, стр. 22.

Благодаря выполнению различных функций клетки становятся разнородными. При этом процессе дифференциации происходит усложнение организма и образование систем органов (кровеносной, дыхательной, пищеварительной, нервной и др.).

Каждый отдельный организм с определенным строением и способностью выполнять главнейшие жизненные отправления является индивидуумом или особью. Особи, оставшиеся при размножении связанными друг с другом, представляют собою колонию. В наиболее простом случае колония может быть группой отдельных самостоятельных организмов, объединенных общим субстратом. Подобные групповые колонии образуют некоторые простейшие или, например, асцидии из оболочников. Значительно сложнее организованы колонии кишечнорастных, мшанок и некоторых других животных, особи которых несут различные функции (добывающую, защитную, плавательную и др.), как органы в организме. Такая сложная колония является собою единую, целостную систему — единый организм.

Все животные и растения в основе своего строения имеют общую структуру — клетку. Составляющие организмы клетки не существуют независимо друг от друга. Каждая из них — участник жизненного процесса всего организма.

Форма клеток очень разнообразна. Часто они имеют вид многогранников, так как располагаются в организме плотно, сдавливая друг друга. Форма многих клеток находится в тесной зависимости от их функции. Так, мышечные клетки длинные, веретеновидны потому, что их основная функция — сокращаться и сближать удаленные друг от друга участки тела; нервные клетки несут очень длинные и разветвленные отростки, передающие раздражения на очень большие расстояния, и т. д.

Очень разнообразны и размеры клеток, варьирующие от микроскопических (измеряемых всего лишь несколькими микронами) до нескольких сантиметров в диаметре.

В строении клетки выделяют протоплазму, ядро, органоиды и включения.

Живая протоплазма состоит из углерода, водорода, азота, кислорода, фосфора, серы, хлора, натрия, калия, магния, железа, кальция и других элементов, образующих очень сложные органические соединения. Среди них основными являются белки, углеводы и жиры. Больше всего белков: живая клетка содержит их до 60%. Количественно главную часть среди неорганических соединений составляет вода (до 95% у некоторых организмов).

Живая протоплазма представляет собой коллоидный раствор с распределенными в нем комплексами молекул различных веществ. Весьма важными свойствами такого коллоидного раствора являются вязкость и способность превращаться в студни, которые при определенных условиях могут снова

разжижаться. В жидком состоянии коллоидный раствор представляет собою золь, в студнеобразном — гель. Процессы золе- и гелеобразования присущи живой протоплазме; так, например, при делении клетки растворяется и снова образуется оболочка ядра.

Живая клетка имеет способность усваивать воспринятые извне вещества и превращать их в такие же, какие имеются в ее теле. Одновременно она может разрушать химические соединения и освобождать при этом находящуюся в них энергию.

Клетка характеризуется раздражимостью, и все изменения во внешней среде вызывают в протоплазме различные реакции. Раздражители, которыми могут быть механические, тепловые, световые, химические, электрические, осмотические и другие явления, действуя на клетку, могут тормозить или, наоборот, повышать ее жизнедеятельность.

В подавляющем большинстве случаев клетка способна к размножению. У простейших организмов единственная клетка их тела выполняет все жизненные функции, у многоклеточных эти функции выполняются различно устроенными клетками или группами клеток, образующими органы и ткани. Примером одноклеточных организмов служит амеба (рис. 2), ночесветка (рис. 3) и многие другие.

Воспроизведение организмов совершается различно.

Растения размножаются бесполом и половым путем. Для бесполого размножения характерно то, что новый организм возникает из одной или нескольких клеток материнского организма без слияния с какой-нибудь другой клеткой или несколькими клетками. Бесполое размножение подразделяют на вегетативное и собственно бесполое.

Вегетативное размножение представляет собой развитие новых растений из различных органов вегетативной жизни — корней, корневищ, клубней, луковиц, участков грибницы (у грибов) и т. п. При этом новое растение может более или менее продолжительно оставаться в связи с материнским организмом, отделяясь от него лишь впоследствии, в другом случае оно развивается из органов вегетативного размножения, отделившихся ранее.

При собственно бесполом размножении растение образует на поверхности или внутри себя специальные клетки (или значительно реже группы клеток), их называют спорами. После отделения спор от материнского организма большинство их разносится водой, ветром, животными; меньшинство способно активно передвигаться с помощью жгутиков, их называют зооспорами. В благоприятных условиях из каждой споры образуется новое растение.

Половое размножение характеризуется слиянием двух клеток, называемых гаметами, при этом происходит не только слия-

ние протоплазмы клеток, но и слияние ядер. В результате слияния гамет, происходящих из одного или из разных растительных организмов, образуется одна клетка — зигота, которая у большинства растений сразу же начинает делиться и дает новую растительную особь. Новое растение в большинстве случаев способно размножаться вегетативно и, кроме того, образовывать споры бесполого размножения. Последние прорастают в новые растения. В дальнейшем происходит опять половое размножение. У одних растений наблюдается правильное чередование полового и бесполого размножения (так называемая смена генераций), у других эта правильность отсутствует. Половое поколение растений называется гаметофитом, бесполое — спорофитом.

У высших растений со сменой генераций одно из поколений в жизненном цикле обычно доминирует, другое развивается значительно слабее и зачастую не способно вести самостоятельную жизнь. Так, например, папоротник в своем жизненном цикле имеет два резко различных самостоятельных растения, одно из них крупный спорофит, образующий споры, другое — очень

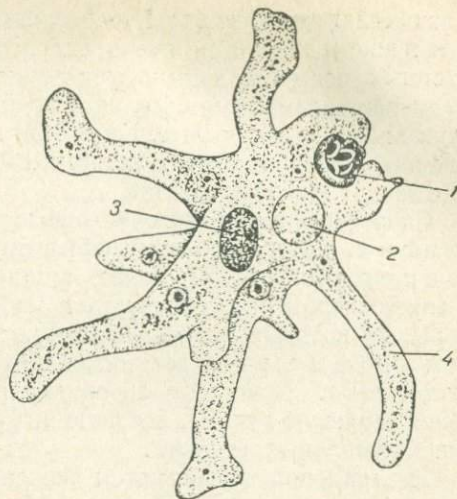


Рис. 2. *Amoeba proteus*:

1 — захваченный пищевой комок, состоящий из водорослей; 2 — сократительная вакуоль; 3 — ядро; 4 — псевдоподии

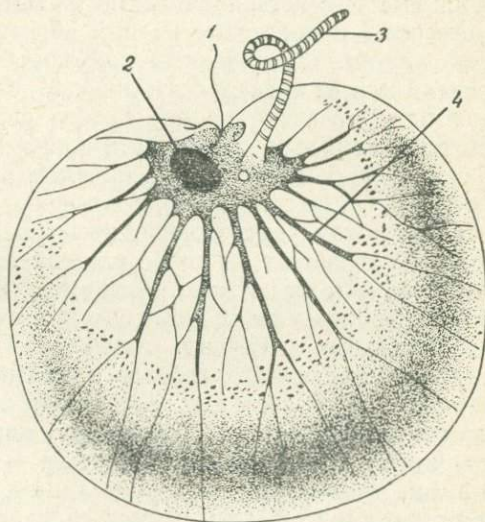


Рис. 3. *Nocticula miliaris*:

1 — жгутик; 2 — ядро; 3 — щупальце; 4 — тяжи плазмы, отходящие от общей плазматической массы

маленький гаметофит (до 1 см в диаметре), тесно прижимающийся к почке и живущий очень недолго. В чередовании поколений семенных растений доминирует также спорофит, представленный самим растением, гаметофит зато крайне редуцирован и паразитически живет на спорофите. Гаметофит занимает доминирующее положение у мхов, спорофит которых имеет вид коробочки со спорангием и живет на гаметофите.

Спорофиты несут многочисленные вместилища для спор — спорангии, которые обычно дифференцируются на мелкие микроспорангии и более крупные мегаспорангии. В микроспорангиях образуются многочисленные мелкие микроспоры, из которых развиваются мужские гаметофиты — микрогаметофиты — с возникающими на них органами — антеридиями. В каждой антеридии развиваются многочисленные мелкие мужские гаметы, несущие жгутики (или без них) и не имеющие питательных веществ.

Из мегаспор развиваются женские гаметофиты — мегагаметофиты, на которых также образуются многоклеточные органы — архегонии с женской гаметой (яйцеклеткой), укрытой в толще ткани архегония (см. рис. 120—б, 7). Листья, производящие микро- и мегаспорангии, называются, соответственно, микро- и мегаспорофиллы.

Половое размножение семенных растений характеризуется тем, что одиночные мегаспоры, развивающиеся в мегаспорангиях, остаются вместе с мегаспорангиями на материнском организме, там же мегаспоры прорастают, из них образуется гаметофит, происходит оплодотворение мужскими гаметами (переносимыми на мегаспорангий или на мегаспорофилл водой, ветром и т. д.), возникновение зиготы и развитие из нее нового растения-спорофита. При этом сохраняющийся и видоизменяющийся мегаспорангий превращается в семя с зародышем в нем и запасами питательных веществ для развития последнего. После некоторого перерыва в развитии, т. е. периода покоя, семя, отделившись перед этим от материнского организма, прорастает в новое растение. Таким образом, у семенных растений для их распространения служат семена, а не споры. Бесполое размножение спорами у них отсутствует и чередование поколений выражено неясно. Спорофиллы семенных растений, плотно скупенные на концах побегов и обычно окруженные измененными верхушечными листьями, все вместе образуют цветок. Части цветка имеют особые названия: микроспорофиллы называются тычинками, микроспорангии — пыльцевыми гнездами, микроспоры — пылинками, мегаспорофиллы — плодolistиками, мегаспорангий — семяпочкой, мегаспора — зародышевым мешком.

Семенные растения делятся на голо- и покрытосеменные. Мегаспорангии голосеменных (и впоследствии семена) располагаются

на мегаспорофиллах открыто (голо), у покрытосеменных мегаспорофилл (иногда их несколько) заворачивается и срастается краями, образуя пестик, вздутая нижняя часть которого, называемая завязью, заключает один или несколько мегаспорангиев — семяпочек.

Процесс оплодотворения цветковых растений заключается в том, что пылинки, попавшие на рыльце пестика, через несколько минут или часов начинают прорастать, образующиеся пыльцевые трубки входят в мякоть рыльца и растут в направлении к завязи и к семяпочке. Наиболее длинная трубочка дорастает, наконец, до семявхода и через него проникает в зародышевый мешок. На конце трубочки расположены две мужские гаметы, проскальзывающие в зародышевый мешок. Одна гамета сливается с яйцевой клеткой, другая направляется к центру зародышевого мешка и сливается со вторичным ядром. Описанный процесс представляет собой двойное оплодотворение, превращающее семяпочку в семя, окруженное (покрытое) со всех сторон сильно разросшейся завязью — плодом. При этом яйцевая клетка, энергично делясь, превращается в зародыш, вторичное ядро — в паренхимную ткань, где накапливаются питательные вещества, т. е. в эндосперм.

Размножение животных происходит также различными путями — бесполом и половым. Тело простейших часто делится на две части.

Образование двух индивидов из одного встречается как у одно-, так и у многоклеточных организмов, также в виде почкования. Это частный случай размножения делением, при котором от материнского организма отделяется небольшой участок тела, вырастающий впоследствии во взрослую особь.

Иногда одноклеточное тело простейших делится сразу на большое количество клеток (фораминиферы).

Чрезвычайно распространенным, почти всеобщим в животном мире, является половое размножение, которое для многих из них оказывается единственным.

Суть способа полового размножения в том, что до образования новой особи две, различные по происхождению клетки — мужская и женская, называемые гаметами, сливаются, взаимно ассимилируются и образуют новую клетку — зиготу, из которой затем и развивается новая особь.

При половом размножении оплодотворенная яйцевая клетка большинства многоклеточных животных обычно делится на две клетки, затем каждая из этих двух в свою очередь делится еще на две, и этот процесс идет дальше так, что последовательно образуется 8, 16 клеток и т. д. Эта стадия развития зародыша, на которой он представляет собою плотную группу клеток, называется морула (лат. *morula* — ягода тутового дерева). После этого развитие

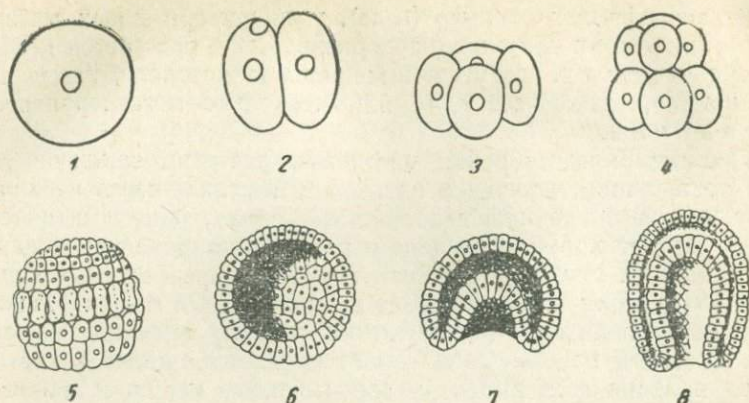


Рис. 4. Стадии развития яйца:

1 — яйцо; 2, 3, 4 — морула; 5, 6 — бластула; 7 — переход к стадии гастролы; 8 — гастрולה

зародыша начинает переходить в другую стадию, когда внутри морулы образуется полость, наполненная жидкостью — **б л а с т о ц е л ь**, или первичная полость зародыша. Бластоцель облекается одним слоем клеток, и, таким образом, зародыш в это время становится **однослойным и полым**, т. е. **бластулой**. Затем в его развитии происходит так называемая **инвагинация**, т. е. впячивание клеточного слоя в полость бластулы. Инвагинация проходит на одном полюсе бластулы и в результате этого получается так называемая **гастрולה**, характеризующаяся уже двумя дифференцированными слоями клеток, из которых внутренний слой будет **энтодермой**, а наружный — **эктодермой** (рис. 4). Энто- и эктодерма представляют собой **зародышевые листки или пласты**.

Производными эктодермы являются **однослойный кожный эпителий** большинства животных, **многослойный эпидермис** высших хордовых, различные **кожные железы**, **перья**, **волосы**, а также **нервная система** и наиболее **важные воспринимающие части органов чувств**.

Энтодерма окружает первичную пищеварительную полость — **гастроцель**, выстилает ее или образует большую часть **кишечной трубки**, так называемую **среднюю кишку**, со всеми ее **придаточными полостями и органами**.

Кроме энто- и эктодермы, большинство животных имеет еще один **средний слой**, или **мезодерму**. Производными мезодермы являются **соединительная ткань**, **мускулатура**, у некоторых групп — **скелет** и **стенки кровеносных сосудов** и во многих группах — **органы выделения**, **части системы органов размножения**.

У низших многоклеточных (губки, кишечнополостные) нет типичной мезодермы. Вместо среднего слоя они имеют лишь прообраз мезодермы в виде своеобразной соединительной ткани, состоящей из студенистого вещества с погруженными в него, не связанными друг с другом клетками. Это студенистое вещество называют мезоглеей. Таким образом, губки и кишечнополостные представляют собой в сущности двухслойных животных, у которых отсутствует целый ряд тканей и органов, происходящих из мезодермы. Как двухслойные, так и низшие трехслойные животные обладают полостью тела, располагающейся между стенкой тела и кишечником и заключающей внутренние органы и кишечный канал. Это первичная полость тела. У высших трехслойных имеется вторичная полость, или целом, возникающий внутри зачатков мезодермы, окруженный со всех сторон производными мезодермы и одетый особым эпителием мезодермического происхождения.

Из сказанного видно, что все многоклеточные разделяются на двухслойных, к которым относятся животные, не имеющие типично развитой мезодермы (губки и кишечнополостные), и трехслойных. К трехслойным, т. е. обладающим типично развитой мезодермой, относятся все остальные типы. В свою очередь трехслойные делятся на две крупные группы: первичноротые (Protostomia) и вторичноротые (Deuterostomia). К первым, у которых рот возникает на месте гастропора (т. е. первичного впячивания гастролы), принадлежат плоские, круглые и кольчатые черви, моллюски и членистоногие. Вторичноротые включают иглокожих полухордовых и хордовых; у них возникновение рта не связано с гастропором.

Скелет беспозвоночных

Скелет, понимаемый в широком смысле, встречается у громадного большинства беспозвоночных и несет следующие главные функции. Во-первых, он защищает организм от различных вредных внешних воздействий, главным образом механических. Во-вторых, определяет постоянную форму тела организма.

Химический состав скелета. Органический скелет беспозвоночных более примитивен, нежели минеральный. Это выражается в следующем:

- 1) минеральный скелет обладает известным более или менее сильно выраженным органическим субстратом;
- 2) эмбриологически минеральный скелет закладывается позже органического (раковина моллюсков, скелет позвоночных и т. д.);
- 3) имеются основания думать, что среди остальных групп жи-

вотных, обладающих скелетом, органический скелет представляет более древний филогенетический признак (например, у Rhizopoda).

Среди животных чрезвычайно распространены хитиновые и хитиновые скелеты. Хитин в тонком слое представляет собой бесцветное, в более толстых слоях — желтоватое или буроватое вещество и является продуктом деятельности эктодермы. Самое яркое химическое свойство хитина — упорная сопротивляемость различным растворителям. Кипячение с едкими щелочами не вызывает в нем изменений, органические кислоты на него не действуют, из минеральных только концентрированная серная и соляная кислоты растворяют хитин на холоду. В составе хитина 47 % углерода, 6,5 % водорода и 6,5 % азота.

Хитиноидный скелет. Под хитиноидным скелетом понимают кутикулярные образования, примыкающие к хитину по физическому строению и происхождению, но более или менее отличающиеся от него отношением к химическим веществам. Такими образованиями являются:

а) псевдохитин — органическое азотное вещество с характерными для белков реакциями;

б) спонгин скелета роговых губок, содержащий 49 % углерода, 6 % водорода, 16 % азота, 28 % кислорода. Для спонгина характерно также содержание йода до 1,5 %. На спонгин оказывают медленное растворяющее действие холодные минеральные кислоты и едкие щелочи;

в) корнеин скелета роговых *Octocoralla* близкий к спонгину по содержанию углерода, азота и водорода, а также по высокому содержанию йода (от 1 % до 7,8 %);

г) конхиолин — органическое вещество белкового характера, встречающееся в раковинах моллюсков. Содержит углерода 50 %, водорода 6,5 %, азота 16,5 %, серы 0,8 %. Хитиноидных кутикулярных образований у иглокожих и низших хордовых не имеется.

Скелет из клетчатки. Среди животных организмов есть такие, у которых скелет состоит из клетчатки (жгутиковые, динофлагеллата, оболочники). Формула клетчатки $C_6H_{10}O_5$. Однако присутствие клетчатки в животном мире — крайне редкий случай.

Соединительнотканый и хрящевой скелеты. В соединительную ткань входят такие разнородные элементы, как связки, сухожилия, рыхлая соединительная ткань, кость и хрящ. Все они имеют общее происхождение (из мезенхимы) и характеризуются большим количеством промежуточного межклеточного вещества, состоящего из отдельных нитей, идущих в разных направлениях. Соединительная ткань наряду с другими несет опорную функцию и очень часто встречается у беспозвоночных. Таковы мезоглея губок и кишечнополостных, соединительнотканые прослойки червей и моллюсков, мощный слой подкожной соедини-

тельной ткани у иглокожих. Значительно реже встречается у беспозвоночных хрящ (головоногие моллюски имеют головную капсулу из хряща). Внутренний скелет низших позвоночных (круглоротых, акул, осетровых), а также эмбрионы позвоночных на определенных стадиях своего развития построены из хряща.

Кремнеземистый (SiO_2) скелет встречается у низших беспозвоночных (радиолярии, губки).

Скелет из целестина (SrSO_4) известен у радиолярий.

Скелет из углекислой извести (CaCO_3). Наиболее распространенный тип скелета. В организме животных встречаются все три разновидности углекислой извести: у ракообразных и многоножек — аморфная, у губок, восьмилучевых кораллов и иглокожих — в виде известкового шпата, шестилучевые кораллы имеют арагонитовый скелет.

Известковый скелет присущ также восьмилучевым кораллам, губкам, брахиоподам и иглокожим. Способ образования этого скелета у всех одинаков. Скелет всегда слагается из отдельных микроскопических телец — и г л (с п и к у л) или с к л е р и т о в. Иглы всегда закладываются внутриклеточно и лишь вторично приобретают межклеточное положение. В частности, спиральный скелет рук *Brachiopoda* является продуктом слияния спикул. Форма спикул беспозвоночных весьма разнообразна. Наиболее распространена форма монаксонного типа (*Silicispongia*, *Calcarea*, *Ostocogalla*, начальные стадии образования игл *Echinodermata* и др.). Триаксонный тип игл характерен для шестилучевых губок. Тетраксонный тип — для губок. Поликсонный тип — для губок и асцидий. Пластинчатый тип — для иглокожих и плеченогих.

Скелеты животных можно разделить на внутренний и наружный. Наружный скелет — производное эктодермы, результат ее секреторной деятельности; внутренний происходит из мезодермы. Наружный скелет встречается в виде трех типов: а) раковины или домика, б) сплошного покрова, в) в виде мелких образований.

1. Скелет из одного куска. Свойственен различным группам животных: саркодовым, жгутиконосцам, многощетинковым червям, некоторым моллюскам, мшанкам, брахиоподам и другим.

а) Чашечковидный скелет. В наиболее простой форме такой скелет представляет собой чашечку или плоское блюдечко и создает лишь частичную защиту животного. Чашечкообразный скелет обычно свойственен ползающим формам, у которых он закрывает верхнюю, противоположную субстрату, сторону тела. Сидячие животные, наоборот, имеют чашечкообразный скелет с нижней стороны

тела, обращенной к субстрату. Таковы, например, кораллы (*Hexacoralla*, *Tetracoralla*).

б) Мешковидный скелет. При этом типе скелетных образований животное может полностью втягиваться в скелет, как это делают саркодовые, некоторые мшанки, кораллы и др.

в) Грубчатый скелет. Встречается у моллюсков, гидроидных, инфузорий и других животных.

г) Планоспиральные раковины образуются у фораминифер (агглютинированные, известковые, перфорированные и известковые неперфорированные), а также у моллюсков брюхоногих и головоногих. Спиральный скелет при своем развитии может переходить в турбоспиральный.

В зависимости от изменения условий жизни организмы с однокусковым скелетом адаптируют (*adaptatio* лат. — приспособление) и в их скелете возникают различные приспособления для замыкания входа в раковину, упрочения и защиты самой раковины, вентилирования ее и т. д.

Так, наиболее простым приспособлением для замыкания входа в раковину служит сужение устья, изменение формы устья, образование крышечек. Упрочение тонких, первоначально гладких, органических раковин обеспечивается инкрустированием такой раковины посторонними твердыми частицами или пропитыванием ее минеральными солями. Иногда прочность раковины увеличивается благодаря изменениям в ее структуре, появлению на ее поверхности разнообразной и весьма сложной скульптуры. Этим достигается большая прочность раковины при экономном расходовании строительного материала.

Приспособлением к сокращению полости чашечковидного или мешковидного скелета являются днища (*tabulae* лат. — днища), встречающиеся преимущественно у сидячих форм, растущих вверх по вертикали (шестилучевых кораллов и др.).

Приспособлениями, содействующими активному плаванию, являются изменения формы раковины в торпедовидную, ракетобразную, удлинение раковины, появление на ней продольных килей, особенно спирально скрученных в одну сторону, и тому подобные образования.

Приспособлениями для лежания на стороне устья обычно являются образующиеся плоскости налегания, шипы и выросты по краю устья (р. *Pterogyra*).

2. Скелет из двух створок встречается у плеченогих, двустворчатых моллюсков, у некоторых низших раков (*Ostracoda*, некоторых *Phyllopora*, *Cirripedia*). Такого рода скелет имеет вторичный характер. У пеллеципод сначала закладывается одна плоская раковинная пластинка, потом она перегибается и образует две створки. У раковинчатых рачков первоначально имеется сплошной, плотно облегающий все тело, хитиновый скелет. Затем в двух

боковых складках тела образуется местное уплотнение, из которого формируется двустворчатая раковина.

Чаще всего створки развиваются по обеим сторонам плоскости двусторонней (билатеральной) симметрии (пелециподы, раки), реже одна из створок образуется на спинной, другая — на брюшной стороне (плеченогие).

Пелециподы развили двустворчатый скелет, не оставляя свободноподвижного образа жизни, при котором брюшная сторона тела должна была быть свободной, чтобы иметь возможность осуществлять движение. Наоборот, у плеченогих скелет развился, вероятно, уже в процессе эволюции при условии прикрепления животного задним концом к субстрату.

Подвижное сочленение створок раковины проще всего устроено у ракообразных и пелеципод. У раковинчатых и листоногих рачков имеется всего один мускул-замыкатель (а д д у к т о р), расположенный близ центра тела. У плеченогих, помимо двух пар мощных аддукторов, здесь имеются две пары д и в а р и к а т о р о в, т. е. раскрывателей раковины, а также особые косые или вращательные мышцы, служащие, по-видимому, для того, чтобы края обеих створок более точно сходились друг с другом.

При замыкании двустворчатого скелета н а б л ю д а ю т с я разнообразные адаптации, делающие это замыкание еще более совершенным. Так, у видов рода *Rhynchonella* поверхность обеих створок принимает причудливую складчатую форму, а линия соприкосновения створок у лобного края делается зигзагообразной. Это помогает более прочному смыканию створок раковины.

Наиболее простым приспособлением для упрочения и защиты раковины служит сильное утолщение раковины. Это наблюдается у родов *Tridacna*, *Chama*, *Spondylus*, рудистов, а среди плеченогих — у *Richthofenia*. Скульптура створок родов *Avicula*, *Cardium*, *Pecten*, *Meekella* и др., имеющая сходство с гофрированной жестью, также служит упрочению раковины.

Приспособлением для лежания на мягком грунте у многих двустворчатых животных является сильное уплощение раковины, приобретающей вид блюдца. При этом раковина округляется так, что спинно-брюшной диаметр ее почти равен передне-заднему; раковина лежит на одной из створок. По краю створок в плоскости лежания раковины развиваются шипы, отростки и т. п.

Частичное погружение раковины в грунт способствует появлению кия.

Приспособления к роющему образу жизни могут выражаться в следующем: нога животного, занимающего вертикальное положение, перемещается вперед и вызывает образование второго постоянного отверстия (роды *Solen*, *Mya*, *Pholas* и др.). Раковина при этом вытягивается в длину, становится цилиндрической.

Приспособлением для прикрепления ко дну обычно служат якорные шипы (*Spondylidae*, *Productidae* и др.).

У прикрепляющихся форм прирастающая створка нередко увеличивается так, что заключает все тело. Свободная створка становится более плоской, крышечкообразной. Это наблюдается у рудистов (род *Hippurites*), среди плеченогих (род *Richthofenia*) и др. У рода *Reguienia* нижняя створка закручивается так, что становится совершенно подобной раковине гастропод. Образование роговых нитей (биссуса) у пелеципод есть также приспособление для прикрепления ко дну или подводным предметам. В тех случаях, когда прикрепленное животное обитает на участке дна с относительно быстрым накоплением осадка, возникает необходимость выработки приспособлений к поднятию над дном. Тогда у одних форм отмечается усиленное нарастание нижней створки (род *Hippuritella* и др.), у других — вытягивание раковин в вертикальном направлении, у третьих образуется стебелек.

3. Скелет из нескольких кусков. Единственный пример — представители класса *Amphineura*, в раковине которых восемь пластинок, расположенных на спине животного (род *Chiton*).

4. Скелет — сплошной покров. К этой категории принадлежит кутикулярный скелет, особенно типично развитый у членистоногих и у большинства оболочников.

* *
*

Приспособлением к планктонному образу жизни является общее уплощение тела, приобретение им игольчатой формы, образование шипов и отростков. Ряд морфологических особенностей планктонных организмов может быть объяснен воздействием физико-химических особенностей среды. Планктонные организмы все время флотируют — парят в морской воде. Условия, необходимые для того, чтобы животное могло находиться во взвешенном состоянии в какой-нибудь жидкости, определяются формулой Хуна (*Chun*).

$$\text{Скорость опускания} = \frac{\text{Перевес}}{\text{Сопротивление формы тела} \times \text{Внутреннее трение жидкости}}$$

Перевес, т. е. разница между удельным весом животного (S) и жидкости (I). Это величина варьирует в зависимости от температуры и содержания солей в воде (S').

Сопротивление формы (F) зависит от объема (V) и наибольшего поперечника его (q). Следовательно, оно возрастает с уменьшением объема (ибо поверхность маленьких форм относительно больше, чем крупных) и с увеличением поперечника:

$$F = \frac{q}{V}.$$

Внутреннее трение, или вязкость жидкости, очень быстро убывает при повышении температуры T и повышается при увеличении солей:

$$R = \frac{S'}{T}.$$

Следовательно, скорость опускания x :

$$x = (S - I) \cdot \frac{V}{q} \cdot \frac{T}{S'}.$$

и тело будет флотировать, если $x=0$. Так как удельный вес протоплазмы, а особенно плазмы со скелетом, больше 1, то для получения $x=0$ надо, чтобы этот перевес над весом воды компенсировался какими-нибудь иными свойствами организма. Таким свойством по формуле может быть сопротивление формы. Последняя увеличивается с увеличением поверхности и уменьшается с увеличением объема. Многие планктонные животные увеличивают поверхность за счет образования отростков, нередко полых внутри. Вторым моментом, оказывающим влияние на скорость опускания (x), является внутреннее трение. Мы видели, что оно быстро убывает при повышении температуры, следовательно, скорость опускания флотирующего организма возрастает. Поэтому приводимая здесь в качестве примера перидинеевая водоросль *Cerathium palmata* в теплых водах Индийского океана имеет очень длинные причудливые отростки, а тот же вид в холодных водах Атлантического океана имеет короткие и простые отростки (рис. 5).

Скелет выполняет также другую важную функцию в организме, охраняя его от резких односторонних толчков и давления воды.

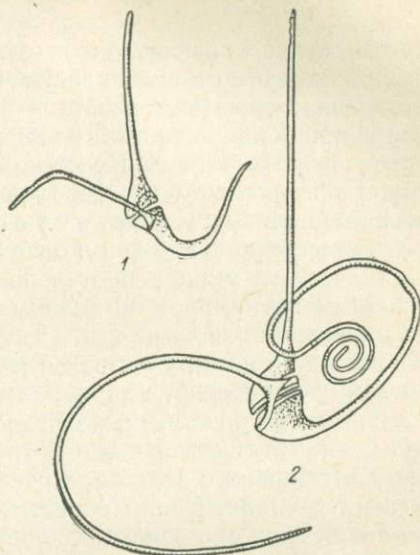


Рис. 5. Перидинеевая водоросль *Cerathium palmata*:

1 — из Атлантического океана; 2 — из Индийского океана

Классификация

В течение последних десятилетий учеными-палеонтологами, палеоботаниками и специалистами по древним одноклеточным была проделана громадная работа в области систематики животных и растений. В процессе этой работы приводились в порядок системы различных животных и растений, классификация многих важных групп организмов была перестроена на филогенетической основе и, следовательно, стала естественной классификацией.

Естественная, или *филогенетическая*, классификация органического мира в противоположность многочисленным искусственным группирует организмы сообразно с их действительными родственными отношениями. Искусственная классификация обычно основывается на присутствии и развитии какого-нибудь произвольно взятого признака или комплекса признаков, рассматриваемых независимо от родственных отношений животных. При этом разные виды могут оказаться в одной группе, несмотря на то, что между ними нет близкого родства, а очень близкие, родственные, — в различных группах. Таким образом, классификация является искусственной, если она основана не на филогенетической основе. Естественная классификация имеет огромное преимущество перед искусственной потому, что она основана на понятии об эволюционном развитии организмов, на признании единства органического мира и общих законов его развития. Ч. Дарвин выразил существо этого в следующих словах: «Всякая правильная классификация есть классификация генеалогическая» и «Общность происхождения есть та скрытая связь, которую бессознательно ищут натуралисты...».

Ископаемые часто встречаются в виде фрагментов (*fragmentum* лат.— осколок), отнесение которых к той или другой систематической категории нередко бывает весьма затруднительно. В связи с этим возникла необходимость искусственных и формальных систем для их классификации. К искусственной систематике прибегают в изучении криноидей, конодонтов и различных проблематических остатков.

К настоящему времени число представителей животного мира настолько велико и многообразно (к тому же количество видов все увеличивается), что ориентироваться в таком количестве форм возможно только при помощи классификации. Животный и растительный мир делится на несколько очень крупных групп или *типов* (*phylum*, мн. число — *phyla*). Типы в свою очередь делятся на *классы* (*classis*, мн. число — *classes*), каждый класс — на *отряды*¹ (*ordo*, мн. число — *ordines*), каждый отряд — на *се-*

¹ В ботанике вместо отряда употребляется термин *порядок*.

м е й с т в а (*familia*, мн. число — *familiae*), семейства — на р о д ы (*genus*, мн. число — *genera*), наконец, роды подразделяются на в и д ы (*species*, мн. число — тоже *species*).

Вид — основная систематическая категория, чрезвычайно важная по своему значению для познания современного и прошлого органического мира. Вид — объективно существующее природное явление, прослеживаемое в течение всей геологической истории Земли. Объективность существования вида и его ограниченность в пространстве и времени обуславливают практическое значение познания видов: применительно к нуждам геологии существование каждого вида является критерием определенного этапа геологического времени.

Для вида характерен следующий комплекс свойств: относительное постоянство морфологического строения, определенный тип обмена веществ, свободная скрещиваемость особей, плодовитость потомства этих особей, приуроченность к определенному ареалу, определенные связи с условиями существования, а также обособленность от других видов. Все эти свойства весьма устойчиво передаются из поколения в поколение в процессе размножения.

Многообразие особей, наблюдающееся в рамках вида, разнообразности, формы и т. п., не нарушает понятия целостности вида, хотя и представляет нечто качественно отличное от междувидовых различий.

Вид не является абсолютно постоянной категорией, природа его изменяется в результате неоднородной наследственности особей вида, которая проявляется во взаимодействии с различными условиями среды. На основе преобразования наследственной структуры одного вида в итоге может возникнуть другой вид, и это возникновение новых видов на основе предшествующих им предковых видов составляет основу эволюционного процесса органического мира. Каждая ветвь органического мира представляет собой по существу как бы цепь видообразований. Прослеживание «смены видов» друг другом во времени лежит в основе биостратиграфии.

Вид может изменяться в пространстве, дифференцируясь на географические расы и другие подчиненные категории, но это не противоречит относительной устойчивости вида. На материалах изучения современных полиморфных видов ясно видно, что вид проявляет относительное постоянство своей природы на значительных пространствах (где вид проявляет свою относительную устойчивую норму варьирования). При этом каждый вид обладает определенной амплитудой изменчивости и определенными нормами реакций на воздействие условий среды.

Преобразование видов происходит неравномерно во времени. На определенном отрезке времени, иногда очень длительном, вид сохраняет свое относительное постоянство. Затем в значительно

более короткий срок вид претерпевает коренные изменения своей природы и происходит становление нового вида.

Ареалы различных видов могут быть весьма различны: одни виды локализованы очень узко, другие охватывают огромные пространства, распространение некоторых близко к космополитическому.

Органический мир, населяющий Землю, подразделяется на царство животных и царство растений, включающих следующие основные систематические категории.

Царство животных

Одноклеточные

Тип простейшие (Protozoa)

Многоклеточные

Низшие многоклеточные

Тип Губки (Porifera)

Тип Археоциаты (Archaeocyatha)

Высшие многоклеточные

Тип Кишечнополостные (Coelenterata)

Тип Черви (Vermes)

Тип Членистоногие (Arthropoda)

Тип Мшанки (Bryozoa)

Тип Плеченогие (Brachiopoda)

Тип Моллюски (Mollusca)

Тип Иголокожие (Echinodermata)

Тип Полу хордовые (Hemichordata)

Тип Хордовые (Chordata)

Царство растений

Низшие растения (Thallophyta)

Водоросли, грибы и лишайники

Высшие растения (Cormophyta)

Тип Псилофитовые (Psilopsida)

Тип Моховидные (Bryopsida)

Тип Плауновидные (Lycopsida)

Тип Членистостебельные (Sphenopsida)

Тип Папоротниковидные (Pteropsida)

Все типы от простейших до полухордовых включительно объединяются в группу беспозвоночных, а представители хордовых — в группу позвоночных.

О некоторых принципах и правилах зоологической номенклатуры

В связи с огромным разнообразием животного и растительного царств и необходимостью их классификации возникли правила зоологической номенклатуры, применение которых является обязательным для всех зоологов и палеонтологов, занимающихся научными исследованиями.

Основателем систематики животных и растений, применяющейся в современной науке, был шведский ученый Карл Линней («Система природы» — 1735 г.). Он предложил каждый из видов именовать латинским или латинизированным названием, которое должно следовать после родового названия, также латинского или латинизированного. Эта система обозначения вида была названа бинаминальной (двухименной). К такому названию вида присоединяется фамилия автора в латинской транскрипции, впервые описавшего этот вид. Например, *Pentamerus oblongus* Sowerby.

После работы К. Линнея в течение длительного времени практикой был выработан ряд правил, применяющихся в систематике, затем рассмотренных и одобренных на международных конгрессах зоологов в 1905 и 1954 гг. С некоторыми из этих правил мы считаем полезным познакомить студентов, так как они необходимы при чтении палеонтологической литературы и при самостоятельной работе в студенческих кружках палеонтологии и исторической геологии.

Зоологическая научная номенклатура не зависит от ботанической, и названия, данные животным, могут быть тождественными с названиями каких-либо растений.¹ Все же систематические категории от рода и выше, а также виды и подвиды в пределах одного рода, не могут иметь одинаковых названий. Исключение составляет типичный подрод, которому обязаны присваивать одинаковое название с его родом. Все названия, начиная с подрода и выше, пишутся с заглавной буквы. Для обозначения степени сохранности палеонтологического материала, достоверности определения той или другой окаменелости и т. п. палеонтологу приходится прибегать к условным обозначениям, которые прочно вошли в практику работ. Вот некоторые из них. *Incertus* (неизвестный) применяется тогда, когда по ряду причин невозможно установить принадлежность исследуемых объектов к семейству или к более высокой систематической категории. Например, *incertae familiae* — не установлено семейство, но подотряд, отряд и т. п. определены; *incerti ordinis* — не установлен отряд, но класс и тип известны; *incertae sedis* (*sedis* — место) — точно не установлены даже класс и тип;

¹ Зоологам и палеонтологам при установлении новых названий следует избегать названий, уже существующих в ботанике или палеоботанике. Этот же момент следует иметь в виду ботаникам и палеоботаникам.

? ? — знак вопроса. Если после родового названия стоит знак вопроса (*Atrypa? lindstromi* Wenjuk), то это указывает на условность отнесения вида к данному роду. Знак вопроса, поставленный после видового названия (*Pentamerus oblongus?* или *Pentamerus oblongus* Sow.?), указывает на условность определения вида;

cf. — *conformis* (сходный) ставится перед названием вида (*Pentamerus* cf. *oblongus* Sow.) в том случае, если вследствие недостатка материала или плохой сохранности исследователь не может с уверенностью отождествить изучаемую форму с данным видом;

aff. — *affinis* (родственный, близкий) помещается перед названием вида (*Pentamerus* aff. *ablongus* Sow.) и указывает на близость данной формы к названному виду, но в то же время свидетельствует о серьезных отличиях сравниваемых форм. Употребляется этот знак тогда, когда автор по каким-либо соображениям (недостаток материала, просмотрено мало литературы и т. п.) не желает выделять нового вида;

ex gr. — *ex grege* (ex — из; grege — стадо) ставится перед видовым названием (*Pentamerus* ex gr. *oblongus* Sow.), если исследуемый вид принадлежит к группе видов, обладающих определенными характерными свойствами. В нашем примере отражено мнение автора о том, что исследуемый им вид относится к группе гладких силурийских пентамерид;

sp. — *species* (вид) пишется после родового названия (*Pentamerus* sp.) и указывает, что материала для установления нового вида мало, а принадлежность к какому-либо известному виду является недоуверенной;

sp. indet. — *species indeterminata* (вид неопределенный) обозначает очень плохую сохранность исследуемого объекта, которая не позволяет произвести определения до вида *Pentamerus* sp. indet.);

emend. — *emendatio* (исправление) употребляется авторами в том случае, если они желают отметить, что диагноз того или иного рода или вида изменен по сравнению с первоначальным. Emend. пишут после имени автора рода или вида, отделяя его запятой. Затем следует фамилия исправившего диагноз и год исправления. Например, *Productus* Sowerby, emend. Muir Mood., 1930;

s. stricto — *sensu stricto* (узкий смысл) ставится после автора вида или рода, отделяясь запятой или скобками. Например, *Pentamerus oblongus* Sowerby (s. stricto) или *Pentamerus* Sowerby, s. stricto. Этим способом подчеркивают, что называемый вид или род принимается в узком смысле, без включения в него подвидов или варьететов и, соответственно, подродов;

s. lato — *sensu lato* (широкий смысл) указывает, что вид или род понимается широко со включением в вид всех разновидностей, а в род — подродов;

sp. nov. — *species nova* (новый вид). Если автор описывает новый вид, то после названия вида им ставится — sp. nov. Напри-

мер, *Chonetipustula arctica* sp. nov. в самых последних работах перед sp. nov. принято помещать после фамилии автора вида *Chonetipustula arctica* Nal. sp. nov.;

gen. nov. — genus novum (новый род) сопровождается названием нового рода после фамилии его автора — *Compressoproductus Sarytscheva* gen. nov.;

(—) — круглые скобки. Если палеонтолог переносит какой-либо вид из одного рода в другой, то он обязан фамилию автора вида заключить в круглые скобки. Например, *Productus striatus* Fischer = *Striatifera striata* (Fischer) Некоторые палеонтологи считают нужным ставить год описания вида, фамилию и год опубликования работы автора, сделавшего исправление, — *Striatifera striata* (Fischer, 1836—37) Chao, 1927. В ранних работах, чтобы отметить проведенное исправление, вместо круглых скобок после фамилии автора вида писали sp. (сокращенное species — вид) — *Striatifera striata* Fischer Sp.;

subsp. (subspecies — подвид) и var. (varietas — варьетет) пишутся после видового названия. Затем следует название подвида или варьетета и фамилия автора, установившего эти систематические категории. Например, *Gigantoproductus giganteus* subsp. *crassa* (Martin). Слово subspecies обычно опускается в подвидовое название, следует сразу же за видовым — *Gigantoproductus giganteus crassa* (Martin). В настоящее время понятие varietas (разновидность) исключается из существующих систематических категорий, причем подавляющее большинство ранее описанных варьететов могут быть приравнены к подвидам.

При описании окаменелостей рекомендуется придерживаться определенного порядка и проводить его во всех своих работах.

Ниже мы считаем необходимым ознакомить с порядком описания вида, которого в настоящее время придерживается большинство палеонтологов: 1) название вида; 2) ссылка на таблицу, фигуру и рисунок, где изображен описываемый вид; 3) синонимика; 4) описание; 5) сравнение; 6) геологическое и географическое распространение; 7) местонахождение.

Название вида ставится перед описанием в виде подзаголовка, ниже которого следует ссылка на рисунки и фотографии, иллюстрирующие это описание:

Gypidula galeata (Dalman)

Табл. V, фиг. 1—3; рис. 4.

Если дается описание вида, уже известного в литературе, то оно обязательно сопровождается синонимикой. В синонимике должны быть включены все те работы, где дается описание и изображение форм, в принадлежности которых к данному виду автор не сомневается. В главу синонимики следует ставить сначала работы, в ко-

торых данный вид описан и изображен впервые, а затем уже другие работы. В случае изменения родового названия вида рекомендуется включить в синонимику работу, где он впервые указан с данным родовым названием. Работы приводятся в хронологическом порядке. Впереди (слева) дается год опубликования работы, затем пишется название формы в той транскрипции, которая приведена автором, фамилия автора этой работы и его инициалы, название работы, место ее опубликования и указание на страницу, таблицу и фигуру. Например:

***Gypidula galeata* (Dalman)**

Табл. V, фиг. 1—3; рис. 4.

1827. *Atrypa galeata* Dalman I. Uppstälning och Beskrifning af. de; Sverige funne. K. Vet. Acad. Handl., p. 130, tab. V, fig. 4.
 1871. *Pentamerus galeatus* Davidson Th. British silurien Brachiopoda, vol. III, pt. VII, p. 145, pl. XV, figs 13—22.
 1899. *Pentamerus sieberi* var. *rectifrons* Венюков П. Н. Фауна силурийских отложений Подольской губернии. Материалы для геологии России, т. XIX, стр. 152, табл. III, фиг. 3.

В работах, печатающихся в издательстве Академии наук СССР, не принято давать название работы, а год ее опубликования ставится после автора, отделяясь запятой. Например,

***Gypidula galeata* (Dalman)**

Табл. V, фиг. 1—3; рис. 4.


Atrypa galeata Dalman, 1827, p. 130, tab. V, fig. 4, et ceterae.

Синонимика может отсутствовать в том случае, если описывается новый вид или вид со знаком aff. После синонимики приводится характеристика каменного материала, по которому делается описание вида, указывается его сохранность, количество имеющихся экземпляров и т. п.

Описание как новых, так и известных видов должно быть сделано как можно подробнее в следующем порядке. Вначале дается краткий диагноз вида, в котором указываются его характерные признаки. За диагнозом вида следует детальная характеристика его внешних признаков и внутреннего строения (общий облик окаменелости, особенности строения, скульптуры и т. п. в зависимости от того, к какому типу принадлежит изучаемый организм). Этот раздел обычно завершается табличкой, где приводятся все необходимые размеры и замечания об изменчивости вида. Здесь же могут быть приведены обоснования, послужившие для отнесения вида

к данному роду; отмечаются его биологические особенности, выделяются часто подвиды и т. п.

Затем идет один из самых трудных разделов описания — сравнение, требующий обстоятельного знания литературы по изучаемому вопросу. В нем автор указывает на сходство и различие описываемого вида с другими близкими видами. В разделе «Геологическое и географическое распространение» дается геологический возраст данного вида и отмечается, в каких географических пунктах он встречен. После этого указывается местонахождение и геологический возраст экземпляров, описываемых в данной работе. Если описываемый новый вид, то перед диагнозом должны быть указаны: 1) место хранения типичного или типового экземпляра (голотипа); 2) номер коллекции и образца и 3) его геологический возраст. Голотип (по-гречески — главный тип) выбирается автором из хорошо сохранившихся экземпляров и должен нести все характерные признаки нового вида. Каждая палеонтологическая работа обычно иллюстрируется рисунками в тексте и таблицами, на которых приводятся изображения описанных видов. Таблицы, пронумерованные по порядку, должны обязательно сопровождаться объяснениями, в которых указываются:

- а) порядковый номер фигуры на таблице;
 - б) название вида;
 - в) страница текста, на которой описан изображенный вид;
 - г) далее следует указание, во сколько раз изменена величина экземпляра, если он увеличен или уменьшен;
 - д) место взятия окаменелости и ее геологический возраст;
 - е) место хранения окаменелости и музейный номер;
 - ж) если изображен новый вид, то необходимо отметить, является ли данный экземпляр голотипом.
- 

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ

Тип простейшие (Protozoa)

Простейшие — элементарные одноклеточные организмы, тело которых состоит из бесцветного студенистого вещества — протоплазмы. Физико-химическая структура и организация протоплазмы весьма изменчивы. В состав протоплазмы входят главным образом белковые вещества.

Важной составной частью тела простейших является ядро — обособленная часть протоплазмы особого строения и свойства. В клетках простейших организмов бывает иногда несколько ядер. Нередко у простейших существует особая оболочка тела — кутикула, выделяемая протоплазмой на ее поверхности и представляющая нечто вроде скорлупы. Кутикула может отставать от поверхности тела и образовывать вокруг него раковину.

Движение примитивных простейших (амеба) осуществляется при помощи так называемых ложноножек, или псевдоподий. Это пальцевидные выросты протоплазмы, которые могут появляться и исчезать в любом месте тела. Передвигаясь, амеба выпускает псевдоподии в определенном направлении, и тело ее постепенно оставляет прежнее место, перемещаясь на новое. При помощи псевдоподий простейшие также захватывают посторонние тела, которые в результате воздействия на них протоплазмы претерпевают химические превращения и усваиваются организмом. Питаясь таким образом, животные восполняют убыль вещества тела, происходящую от окисления вещества кислородом окружающей среды. Жидкие и газообразные продукты окисления организмов выделяются наружу всей поверхностью тела или через особые полости — вakuоли. Последние представляют собой пузырьки водянистой жидкости, периодически нарастающие до определенного объема и затем выделяющие свое содержимое наружу. Вакуоли

могут: подходить к поверхности тела в любой точке, и это обеспечивает принятие пищи и выведение отбросов в любом месте простейшего организма. Есть также пищеварительные вакуоли, содержащие кислоты и пищеварительные ферменты и переводящие пищу в растворимое состояние.

Когда рост животного дойдет до известного предела, наступает размножение.

Распространенным способом размножения является бесполое, при котором одна особь делится надвое. Это деление напоминает деление многоклеточных организмов, однако у простейших дочерние клетки в дальнейшем не имеют связи друг с другом и ведут самостоятельный образ жизни.

При размножении почкованием от материнского организма отпочковывается небольшая его часть и начинает расти до размеров взрослой особи, при этом материнский организм продолжает свое индивидуальное существование.

Кроме указанных способов размножения есть и половое воспроизведение, например у фораминифер (рис. 6).

Развитие простейших сопровождается развитием внутриклеточных протоплазматических структур — органоидов, нередко имеющих более высокую степень дифференцировки, нежели у многоклеточных. Органоиды выполняют различные физиологические функции, их работу координирует протоплазма.

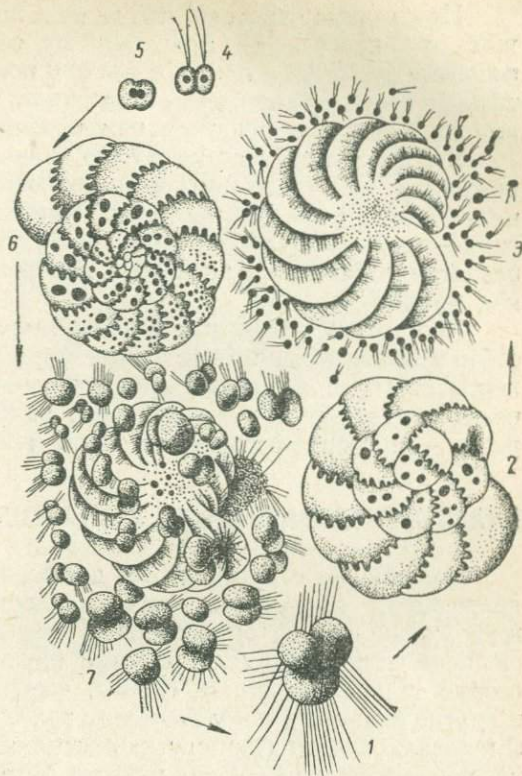


Рис. 6. Чередование поколений в размножении фораминиферы *Polystomella crista*:

1 — молодой макросферический индивидуум; 2 — взрослый макросферический индивидуум; 3 — макросферический индивидуум с выходящими гаметами; 4 — жгутиковые гаметы; 5 — зигота, получившаяся от копуляции двух гамет; 6 — микросферический индивидуум; 7 — микросферический индивидуум с выходящими эмбрионами

Необходимо отметить, что даже самые примитивные из известных нам простейших представляют собою чрезвычайно высоко развитые существа и прежде, чем они появились, должны были длительное время существовать и развиваться более примитивные живые организмы, оставшиеся нам практически неизвестными.

К Protozoa относят не только типичных представителей животного мира, но и организмы со способностью к фотосинтезу. Ботаники включают их в мир растений. Возможно поэтому, что простейшие — сборная группа с общими особенностями филогенетического развития и сходными внешними признаками на некоторых отрезках цикла.

Простейшие, известные в ископаемом состоянии, представляют собой в подавляющем большинстве формы со скелетом из минеральных солей или скелетом, пропитанным ими. Иногда сохраняются псевдохитиновые (ложнохитиновые) раковины простейших и очень редко — протоплазматические части тела.

КЛАСС ЖГУТИКОНОСЦЫ (FLAGELLATA)¹

Простейшие с органоидами движения в виде жгутиков, являющихся постоянной принадлежностью животного в течение всей жизни или на определенных стадиях развития. Форма тела овальная или вытянутая. Многие имеют хроматофоры — особые тельца различной формы, содержащие в себе хлорофилл и другие близкие к нему пигменты золотистого и буроватого цвета. С помощью хроматофор жгутиконосцы питаются, разлагая на свету углекислый газ и потребляя углерод. Этот способ питания, называемый голофитным (*holos* — гр. — цельный, *phyton* гр. — растение), дающий организму возможность существования за счет одних неорганических соединений, — наиболее древний и основной способ питания.

Большинство жгутиконосцев размножается делением, происходящим всегда в направлении, совпадающем с продольной осью тела. Лишь у немногих известен половой процесс. Жгутиконосцы широко распространены в морях и пресных водах.

В ископаемом состоянии сохраняются формы с кремневым или известковым скелетом, например кокколитофоры. Это планктонные организмы морских водоемов. Размеры их зачастую менее 0,01 мм в диаметре, клетка содержит ядро и особые тельца — пластиды — с красящими пигментами, хлорофиллом и другими. Пигменты разлагают углекислоту и строят органические вещества из неорганических, высвобождая кислород. У кокколитофор имеется панцирь из многочисленных известковых пластинок, обычно многоугольных, называемых кокколитами. Поверхность кокколитов несет

¹ *flagellum* лат. — бич, кнут.

выросты различной формы: бокаловидные, палочкоподобные, в виде шипов и др., они являются приспособлениями к пассивному плаванию, к существованию во взвешенном состоянии в воде (рис. 7). Кокколитофоры обитают в освещенных слоях воды теплых и тропических морей на различных глубинах и чаще от поверхности воды до 200 м. На глубине 400 м они редки, ниже изобаты 600 м их нет. Остатки кокколитофор встречаются в различных морских отложениях и, в частности, в глобигериновых илах, отлагающихся на дне современных океанов. Известны в породах различных геологических горизонтов, начиная с кембрийской эпохи.

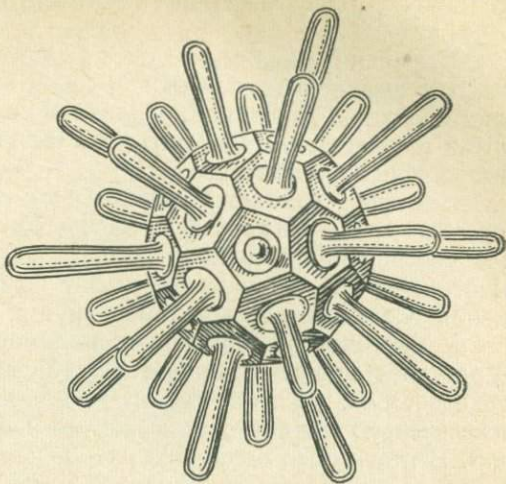


Рис. 7. Современные представители Cocolitophoraceae. Род *Rhabdosphaera* (увелич.).

Современные жгутиковые — это хризомонады, входящие в состав карликового планктона, многочисленные перидиней (см. рис. 5), которым принадлежит важная роль в планктоне морей, особенно антарктических. Некоторые (р. *Nocticula*, см. рис. 3) обуславливают свечение морской воды преимущественно в теплых морях. К жгутиковым относятся также пресноводные эвгленовые и многие паразитические формы.

Современные жгутиковые — это хризомонады, входящие в состав карликового планктона, многочисленные перидиней (см. рис. 5), которым принадлежит важная роль в планктоне морей, особенно антарктических. Некоторые (р. *Nocticula*, см. рис. 3) обуславливают свечение морской воды преимущественно в теплых морях. К жгутиковым относятся также пресноводные эвгленовые и многие паразитические формы.

КЛАСС САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

Разнообразные по форме и строению простейшие с органоидами и псевдоподиями, служащими для движения, захвата пищи, газообмена и выделения. Тело саркодовых нередко выделяет скелет разной формы, играющий роль опоры и защиты. В подавляющем большинстве морские животные, а также обитатели пресноводных водоемов, ползающие или прикрепленные, а также пассивно плавающие. Очень немногие — паразитические формы.

В составе класса выделяют четыре подкласса: корненожки (*Rhizopoda*), фораминиферы (*Foraminifera*), радиолярии (*Radio-laria*) и солнечники (*Heliozoa*). Из них фораминиферы и радиолярии весьма важны для стратиграфии; корненожки и солнечники почти неизвестны в ископаемом состоянии.

1. Подкласс фораминиферы (Foraminifera)

Большая группа саркодовых с длинными, тонкими, разветвленными и соединяющимися между собой псевдоподиями, с одно- или многокамерной раковиной, различной по составу и строению. В развитии раковины для каждого рода и вида наблюдаются определенные закономерности.

В стенке раковины имеется устье (или апертура) (*apertus* — лат. — открытый) в виде одного или нескольких отверстий для сообщения внутренней полости раковины с внешней средой. Многокамерные корненожки имеют подобные отверстия для сообщения последовательных камер друг с другом.

У фораминифер наблюдается диморфизм и смена поколений. В результате полового процесса размножения образуется микросферическая (*mikros* — гр. — малый, *sphaera* — гр. — шар) особь относительно крупного размера, но с маленькой начальной камерой. В результате бесполого размножения образуется форма сравнительно малого размера, но с большой начальной камерой — мегасферическая (*megas* — гр. — большой, вместительный) особь. Обе формы встречаются среди особей одного и того же вида. Отмечается, что у видов, представители которых проходят различные стадии онтогенеза (отличающиеся одна от другой способом роста раковин), эти стадии выражены полнее у микросферических особей. Мегасферические особи нередко развиваются так, что некоторые стадии онтогенеза выпадают (см. рис. 6).

Жизненный цикл фораминифер проходит два основных этапа: 1) бесполое воспроизведение, заканчивающееся образованием мегасферических материнских особей, и 2) половое, заканчивающееся образованием микросферических особей. На втором этапе происходит образование многочисленных половых элементов — гамет (*gamete* — гр. — супруги) и их попарное слияние в свободной воде, вне материнской раковинки.

У многокамерных фораминифер от слияния гамет образуется зигота (*zygon* — гр. — ярмо для пары валов) шаровидной формы, зигота разрастается, на ее поверхности появляется оболочка первой камеры микросферической особи.

Раковины фораминифер бывают секреторными (*secretio* — лат. — отделение) и агглютинированными (*agglutinare* — лат. — склеивать). Первые образуются благодаря выделению протоплазмой органических веществ или минеральных солей. Вторые состоят из различных посторонних частей, склеенных веществами, выделенными протоплазмой.

Для всех фораминифер характерно наличие хитиноидной или псевдохитиновой основы раковины, которая в ископаемом состоянии не сохраняется. Псевдохитиновую основу пропитывают неорганические вещества: углекислая известь (обычно в форме кальцита),

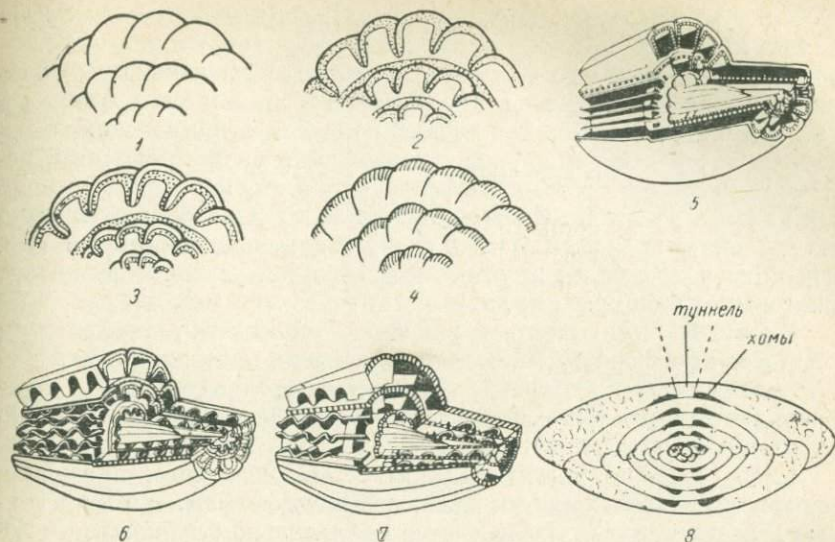


Рис. 8. Схемы раковинок фузулинид (1—4 — типы строения стенки раковинок):

1 — однослойная стенка; 2 — трехслойная стенка (тектум, наружный текториум, внутренний текториум); 3 — четырехслойная стенка (тектум, диафанотека, наружный и внутренний текториумы); 4 — двухслойная стенка (тектум и кериотека); 5 — схема раковины *Fusulinella*; 6 — схема раковины *Fusulina*; 7 — схема раковины *Triticitis*; 8 — схема продольного сечения раковины, проведенного по ее оси

кремнезем (реже) и некоторые другие. При переходе раковины в ископаемое состояние минеральные составные части скелета часто перекристаллизовываются и замещаются.

Агглютированные раковины формируются из самых разнообразных материалов: зерен кварца, полевых шпатов, кусочков слюды, игол губок, обломков раковин и других фораминифер и т. п. Количество агглютированных частиц и связующего их цемента у различных видов различно и может варьировать в зависимости от изменения условий.

Стенки известковых раковин могут быть или зернистыми, или тонкослоистыми, волокнистыми, или лучистыми по своему строению, или, наконец, бесструктурными. Некоторые фораминиферы, например из отряда *Fusulinida*, обладают сложной микроструктурной стенкой, обнаруживающей при изучении ее в прозрачных шлифах высокую степень дифференциации (рис. 8). Многие фораминиферы имеют пористую стенку с многочисленными поровыми каналами, расположенными более или менее перпендикулярно к поверхности раковин. Зернистая структура стенки (или какого-нибудь из слоев ее) объясняется тем, что мельчайшие (до 3 мк) кристаллы кальцита не имеют определенной ориентировки и распола-

гаются в тесном беспорядке. В радиально-лучистых стенках кристаллы кальцита ориентированы в определенном направлении.

Одним из наиболее важных систематических признаков фораминифер является наличие пористой или непористой раковины. Наличие поровых каналов, открывающихся порами на внутренней и наружной поверхности стенки раковины, показывает высокую степень дифференциации стенки. Диаметр поровых каналов различен. Очень тонкие каналы (с диаметром от десятых долей микрона до 6 мк) свойственны представителям сем. *Lagenidae* и др., более крупные наблюдаются у многих роталиид, некоторых глобигерин и др.

Внешний вид пористых раковин стекловатый, прозрачный; непористые фарфоровидны, стенка их раковин матовая. Поры могут быть различными по диаметру в разных частях раковины. На перегородках раковин фораминифер имеются более крупные септальные поры.

Среди раковин *Foraminifera* известны одноосные, присущие, в основном, донным лежачим или ползающим формам, спиральные, среди которых наблюдаются неправильно клубковидные раковины, спирально-конические, спирально-плоскостные, правильно клубковидные (сем. *Miliolidae*) и циклические (*cyclos* гр.— круг) с камерами, располагающимися по концентрическим окружностям в одной плоскости или по некоторой воображаемой конической поверхности. Циклические раковины относительно редки, а начальный отдел у большинства имеет спиральное строение. (Возможно, что циклический тип строения раковины является видоизменением спирального.) Циклическим строением обладают представители семейства *Orbitoididae*, раковина их дисковидна или чечевицеобразна и заключает в центре начальную камеру сложного строения, делящуюся на несколько вторичных камерок.

Одноосные раковины в большинстве случаев разнополюсны, начальный конец их называется апикальным (*apex* гр.— макушка), противоположный носит название устьевого.

Раковины одноосных фораминифер могут быть одно- и многокамерными. В последнем случае между последовательными камерами различают перегородки или септы (*saepia* лат.— забор, ограда), выраженные снаружи септальными швами. Если раковина фораминифер закручена по спирали, то между последовательными оборотами располагается спиральный шов, а между устьевой поверхностью последней камеры и предшествующим оборотом спирали — базальный шов. Камеры соответствуют стадии роста. У одно- и двукамерных (у последних за начальной камерой следует еще одна) рост непрерывный, а многокамерные (за начальной камерой которых следуют многочисленные камеры) имеют прерывистый рост.

На начальном конце раковины располагается зародышевая, или эмбриональная камера.

В одноосных раковинах различают длину, измеряемую по их оси или в направлении роста, ширину, перпендикулярную длине, и толщину. Последняя перпендикулярна ширине.

Любое сечение, ориентированное в направлении оси раковины, будет продольным. Если сечение сделано строго по оси раковины, оно называется осевым, или аксиальным (*ахон* гр.— ось). Продольное сечение, близкое к поверхности раковины, будет тангенциальным. Сечение, перпендикулярное оси раковины, называется поперечным. Сечение раковины под любым углом, не равным 0° или 90° , носит название косо́го.

Среди спиральных раковин неправильно-клубковидные наиболее просты по строению и образуются, по-видимому, в результате беспорядочного навивания одноосных образований в нескольких плоскостях. Этот тип раковин очень характерен для сем. *Endothyridae*.

Спирально-плоскостные раковины имеют двустороннюю симметрию; спиральная ось раковины лежит в одной плоскости, являющейся одновременно плоскостью симметрии раковин и называемой срединной, или экваториальной, плоскостью. Перпендикуляр к экваториальной плоскости, проходящий через центр спирали, носит название оси навивания.

Форма спирально-плоскостных раковин весьма изменчива: дисковидная, линзовидная, чечевицеобразная, шаровидная, веретенообразная, цилиндрическая (сем. *Fusulinidae*).

Степень удлиненности раковины в направлении оси — важный систематический признак представителей фузулинид и определяется отношением длины раковины к ее диаметру.

Спирально-коническая раковина имеет спиральную ось, расположенную не в одной плоскости, а на некоторой воображаемой конической поверхности. Раковины эти несимметричны, стороны их обычно разновыпуклы. У ползающих по дну фораминифер брюшная сторона раковины (на которой виден лишь последний оборот) становится плоской. У представителей планктонных форм имеются своеобразные особенности строения в виде шаровидных или килеватых камер, облегченных стенок с ячеистой поверхностью и т. п., как это наблюдается у семейства *Globigerinidae*.

Правильно клубковидные раковины наблюдаются у представителей семейства *Miliolidae*. Камеры в раковинах этих фораминифер расположены в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, и каждая камера занимает половину оборота.

Последовательные камеры раковин (у многокамерных форм) отделяются одна от другой септальными швами, которые отвечают линиям сочленения септ с наружной стенкой раковины. По своим очертаниям септальные швы могут быть прямыми, дуговидно или

сигмоидально изогнутыми и т. п. У Nummulitidae септальные швы — в данном случае так называемые «следы перегородок» — могут быть радиальными и при этом прямыми или дуговидно изогнутыми, волнистыми, вихреобразно закрученными, меандрирующими и, наконец, сетчатыми (благодаря слиянию окончаний смежных септ).

Характер швов имеет, как правило, значение видового или родового признака.

Кроме основного скелета, у фораминифер имеются дополнительные скелетные образования, формирующиеся несколько позже. Это **хоматы** и **парахоматы** (осевые уплотнения и т. п.) у фузулинид, а также **ребра**, **шипы**, **иглы** и т. п.

ОТРЯД ASTRORHIZIDA

Раковина у свободных форм шарообразная, эллипсоидальная или близкая к цилиндрической. Прикрепленные формы имеют плоско-или выгнуто-выпуклые, извилистые, древовидные, звездчатые и другие раковины.

Многокамерность намечается пережимами. Обычно обособляется начальная камера или раздутая центральная часть раковины. Устье одно или много.

Стенка раковины агглютинированная с хитиноидным или минеральным цементом или секреторная известковая. Кембрий — ныне.

Род *Astrorhiza* Sandahl, 1858 (рис. 9—1)

(*astro* — гр. — звезда, *rhiza* — гр. — корень)

Цилиндрическая или звездчатая раковина. Выросты ветвящиеся или трубчатые. Палеозой — ныне.

ОТРЯД ENDOTHYRIDA

Свободная, многокамерная раковина, обычно спирально-плоскостная, с простым или ситовидным устьем, с добавочными устьями по септальным швам. Стенка раковины секреторная, известковая, зернистая пористая или непористая с простыми или сложными порами. Девон — ранний мел.

Род *Globoendothya* Reitlinger, 1959 (рис. 9—2)

(*globus* — лат. — шар, *endos* — гр. — внутренний, *thyra* — гр. — дверь)

Инволютная раковина, во взрослой стадии почти спирально-плоскостная. Септы наклонные, устье полулунной формы. Стенка раковин неоднородно зернистая, как правило, многослойная. Визе, изредка — турне.

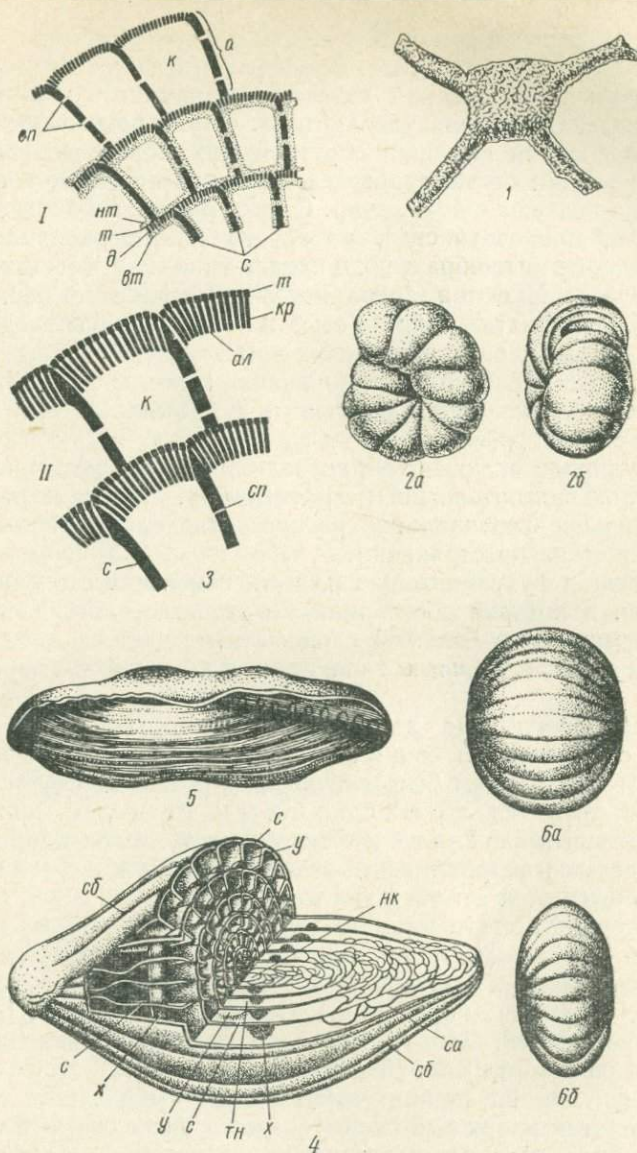


Рис. 9. Фораминиферы:

1 — *Astorhiza erratica*; 2 — *Globoendothyra pseudoglobulus*; 3 — строение стенки представителей родов *Fusulina* (1) и *Schwagerina* (II) (д — диафанотека, сп — септальные поры, нт — наружный текториум, т — тектум, вт — внутренний текториум, с — септы, к — камера, кр — кериотека, а — альвеолы); 4 — схема строения представителей рода *Fusulinella* (нк — начальная камера, са — септальные арки, с — септы, сб — септальные борозды, х — хоматы, у — устье, тн — туннель); 5 — род *Fusulina*; 6 — род *Staffella* (различные виды)

Спирально-плоскостная двусторонне симметричная раковина, обычно инволютная (реже эволютная). Форма раковины от сжатой по оси навивания или шарообразной до веретенообразной или цилиндрической. Септы подразделяют многочисленные обороты раковины на большое число камер. Стенка раковин известковая, секретионная, микрозернистая, из одного или нескольких слоев. Поры в стенке раковины в виде параллельных трубочек или сложных альвеол. Имеются дополнительные скелетные образования: хоматы, парахоматы и др. Устья в основании септ единичные, срединные или в виде ряда отверстий.

Наиболее характерными признаками отряда Fusulinida являются структура стенок раковины, складчатость септ и другие отличительные особенности.

Фузулиниды включают верхнепалеозойские формы, чрезвычайно важные для палеонтологии и стратиграфии. Многие из них имеют незначительное вертикальное распространение при большом географическом распространении.

Эволюция фузулинид шла по пути изменения строения стенки раковины, в которой обособлялись отдельные слои, достигающие у некоторых родов большей сложности.

Различают 4 главных типа строения стенки раковины Fusulinidae.

Для первого типа характерно однородное строение стенки, состоящей из одного слоя. При этом наружная часть этого слоя может быть плотнее внутреннего. Второй тип стенки характеризуется трехслойным строением, при котором средний темный слой — тектум — тонок, а два покрывающих, более светлых и широких, называются наружным и внутренним текториумами.

В стенке третьего типа четыре слоя, строение ее несколько сходно со строением стенки второго типа, но отличается тем, что между тектумом и внутренним текториумом имеется более светлый, прозрачный слой — диафанотека (*diaphanus* лат. — прозрачный, *theca* гр. — футляр, чехол). (Стенка такого рода присуща родам *Fusulina*, *Fusulinella*, *Staffella*).

Четвертый тип стенки имеет двуслойное строение: тонкий темный наружный слой (тектум) и более светлый и толстый внутренний слой с ясным ячеистым строением — керриотека (*kerion* гр. — пчелиные соты). Описываемое строение свойственно родам *Schwagerina*, *Fusulina* и др. (рис. 9—3).

Наружная поверхность раковинок фузулинид покрыта бороздками, протягивающимися от одного полюса раковины к другому. Бороздки соответствуют линиям, от которых внутрь отходят септы, разделяющие каждый оборот раковины на многочисленные камеры.

Бороздки носят название септальных (или перегородочных). Непосредственно у бороздки, т. е. у своего основания, септы прямые, но ближе к центру раковины они в большинстве случаев становятся складчатыми. В том случае, когда септы сильно и правильно складчаты, у них наблюдается сращение соприкасающихся между собою выпуклостей складок и получается картина, видимая на рис. 8—6.

Подобное сращение складок септ имеется лишь в тех частях перегорода, которые располагаются вблизи оси раковины. Периферические части септ обычно остаются прямыми.

Конечная (последняя) септа, называемая антетекой (ante лат.— перед), образует переднюю стенку последней камеры и позволяет судить о степени складчатости септ.

Некоторые относительно мало специализированные фузулиниды обладают одним устьем (апертурой), расположенным в срединной (медиадной) плоскости там, где септа, не доходя до основания камеры, оставляет отверстие. В предыдущих септах также располагаются апертуры, образуя ряд отверстий в медианной плоскости. Септальный проход через отверстия называется туннелем. Туннель некоторых фузулинид протягивается среди парных спиральных валиков, находящихся на дне (в основании) камер, подобно обручам. Валики называются хоматы (*choma* гр.— вал, мн. число — *chomata*). Фузулиниды с многими апертурами имеют много валиков, подобных хомам.

Род *Fusulinella* Moeller, 1887 (рис. 9—4)

Раковина вздутая или веретенообразная. Стенка раковины четырехслойная. Септы в срединной части раковины плоские, прямые, к полюсам более или менее складчатые. Хомы широкие, массивные, хорошо развитые. Средний карбон — ранняя пермь.

Род *Fusulina* Fischer de Waldheim, 1829 (рис. 9—5) (*fusus* — лат.— веретено)

Сходен с р. *Fusulinella*, но имеет весьма складчатые септы и в связи с этим округло-ромбические камеры. Стенка трех- или четырехслойная, с относительно широкой диафанотеккой, хорошо развит внутренний текториум. Средний и реже поздний карбон.

Род *Staffella* Ozawa, 1925 (рис. 9—6)

Довольно крупная раковина почти шарообразной формы. Число оборотов 12 и более. Очень широкая диафанотека в пористой стенке. Хоматы хорошо развиты. Пермь.

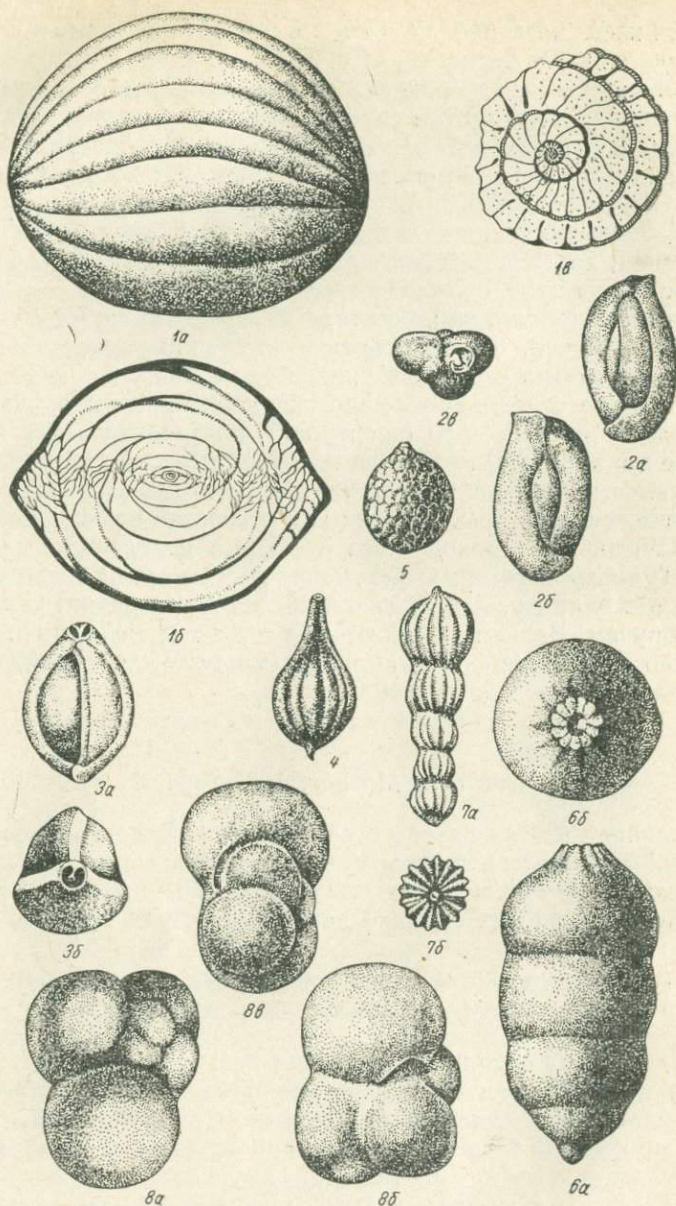


Рис. 10. Фораминиферы:

1 — род *Schwagerina*; 2 — *Quinqueloculina gracilis*; 3 — *Triloculina trigonula*; 4 — *Lagena costata*; 5 — *Lagena hexagona*; 6 — *Nodosaria radicularia*; 7 — род *Globigerina triloculoides*; а — общий вид, б — продольный разрез, в — поперечный разрез;

Род *Schwagerina* Moeller, 1877 (рис. 10—1)
(по имени ученого — Швагер)

Раковина вздуто-веретенообразная до шаровидной. Внутренние молодые («юношеские») обороты имеют более удлиненную форму и тесное навивание, после которого наблюдается скачкообразное расширение. Септы почти прямые, но могут быть и волнистыми. Стенка тонкая во внутренних оборотах, в наружных — толстая. Начальная камера маленькая. Во внутренних оборотах хоматы слабые, в остальной части раковины непостоянные. Ранняя пермь (швагериновый горизонт), а иногда выше.

ОТРЯД MIIOLIDA

У самых простых двукамерная раковина с округлой начальной камерой. Вторая камера трубчатая, у более сложных раковин — из многих трубчатых камер. Каждый оборот спирали содержит по две камеры. Обороты раковины навиваются или в одной плоскости клубкообразно, или в нескольких пересекающихся друг с другом плоскостях. Устье конечное, простое в виде щели или округленное, иногда сложное, ситовидное или разветвленное. Стенка раковины кальцитовая непористая, фарфоровидная с органическим хитиноидным материалом. Девон — ныне.

Род *Quinqueloculina* Orbigny, 1826 (рис. 10—2)
(*quinque* — лат.— пять, *loculum* лат.— ящичек)

Раковина с клубкообразным расположением камер, по две в каждом обороте. Нарастание камер происходит в пяти взаимно пересекающихся плоскостях под углом в 72° .

С внешней стороны наблюдается пять или четыре камеры, иногда три. Последние две-три камеры сильно объемлющие. Устье простое, овальное или щелевидное, обычно с зубом. Карбон — ныне.

Род *Triloculina* Orbigny, 1826 (рис. 10—3)
(*tri* — гр.— три)

Клубкообразно свернутые камеры по две в каждом обороте, нарастающие у взрослых форм в трех пересекающихся друг с другом плоскостях под углом 120° . Устье простое, с зубом. Снаружи видны три камеры. Юра — ныне.

ОТРЯД LAGENIDA

Обычно многокамерная раковина. Тип строения раковины одноосный, спирально-плоскостной. Конечный отдел нередко рас-

прямяющийся. Устье, не встречающееся ни у каких других форм, лучистое, в виде круглого отверстия, с отходящими от него радиальными лучами. Стенка стекловидная, пористая. Девон — ныне.

Род *Lagena* Walker et Boys., 1784 (рис. 10—4, 5)
(*lagena* — лат. — бутылъ, фляжка)

Однокамерная, эллипсоидальная или яйцевидная раковина с округлым нелучистым устьем, располагающимся иногда на выступающем горлышке.

Поверхность раковины гладкая или продольно-бороздчатая, ячеистая или шиповатая. Юра — ныне.

Род *Nodosaria* Lamarck, 1812 (рис. 10—6, 7)
(*nodosus* — лат. — узловатый)

Прямая одноосная раковина с однорядным расположением камер, возрастающих к устьевому концу или не изменяющих свои размеры. Форма камер вздутая, четковидная, камеры могут примыкать друг к другу вплотную или быть слегка объемлющими. Перпендикулярно продольной оси раковины располагаются отчетливые, более или менее углубленные швы. Устье простое, конечное, круглое или лучистое. Иногда имеется наружная шейка или небольшое, ввернутое внутрь горлышко. Стенка раковины может быть гладкой или продольно-ребристой, реже она бывает бугорчатая или шиповатая. Под микроскопом, в шлифе, раковина стекловидно-прозрачная, лучисто-исчерченная. Палеозойские формы имеют внутренний темный зернистый слой. Девон — ныне.

ОТРЯД ROTALIDA

Известковая секреторная раковина, спирально-коническая на ранних стадиях развития и спирально-плоскостная на поздних. Иногда может быть ветвящейся, с циклическим расположением камер. Последние многочисленны, септы в них сплошные. Высокоорганизованные формы обладают внутренними скелетными элементами, образующими камеры. Форма камер пелагических роталид обычно шаровидная, у некоторых последняя камера охватывает все предыдущие. Септы обычно простые, но могут быть двойными. Швы обычно тоже простые. На последней камере располагается устье, форма и положение которого различны. Иногда устья нет.

Стенка раковины пористая, лучистая или зернистая и у многих состоит из нескольких слоев. Поверхность покрыта ребрами, бугорками, шипами, киями. Мезозой — ныне.

Род *Globigerina* Orbigny, 1826 (рис. 10—8)
(*globus* — лат. — шар, *gero* — лат. — рождаю, произвожу)

Раковина спирально- и низкоконическая. Камеры на ранних стадиях развития уплощены и плотно примыкают друг к другу, поздние камеры шаровидны и соединяются свободно. Устье обычно краевое.

Стенка раковины наиболее простых форм, гладкая, мелкопористая, все остальные образуются шиповатой, крупнопористой стенкой. Юра — ныне.

ОТРЯД NUMMULITIDA

Крупная (до 160 мм) дисковидная или чечевицеобразная раковина обычно округлого очертания или звездчатая. Поверхность раковины гладкая или гранулированная. Тип строения раковины спирально-плоскостной, расположение камер на ранних стадиях развития иногда спирально-коническое или концентрическое — на поздних стадиях.

Раковина пронизана порами. Обычно есть вторичные скелетные образования (спиральные валики, столбики и др.) и сложная система каналов. Поздний мел — ныне.

Род *Nummulites* Lamarck, 1801 (рис. 11—1, 2)
(*nummulus* — лат. — монетка)

Крупная (от 1 до 160 мм) дисковидная (или мелкая чечевицеобразная) раковина, в той или иной степени вздутая в центре. Полости камер и многочисленные обороты объемлющие. Дугообразные (редко прямые) септы делят спиральные обороты на простые камеры. Поверхность оборотов несет прямые или извилистые линии, располагающиеся в местах прикрепления септ и называющиеся следами септ. Следы септ имеют вид швов или ребер, могут быть радиальными, меандровидными и сетчатыми. Некоторые формы обладают промежуточным скелетом в виде столбиков. Столбики выходят на поверхность раковины бугорками или зернышками, расположение которых беспорядочно или спирально. Поздний мел — олигоцен, особенно эоцен.

Экология и тафономия. Фораминиферы — существенная часть фауны современных морей, особенно планктона тропиков и субтропиков. Планктонные формы обитают главным образом в верхней части пелагической зоны (0—100 м), но могут быть и на глубине до 1000 м. Раковины планктонных фораминифер, падая на дно, образуют глобигериновые и другие илы.

Попадая в осадок, раковины фораминифер приносят в него вещества, являющиеся продуктом их жизнедеятельности: углекислый кальций, отчасти магний, окись железа и др.

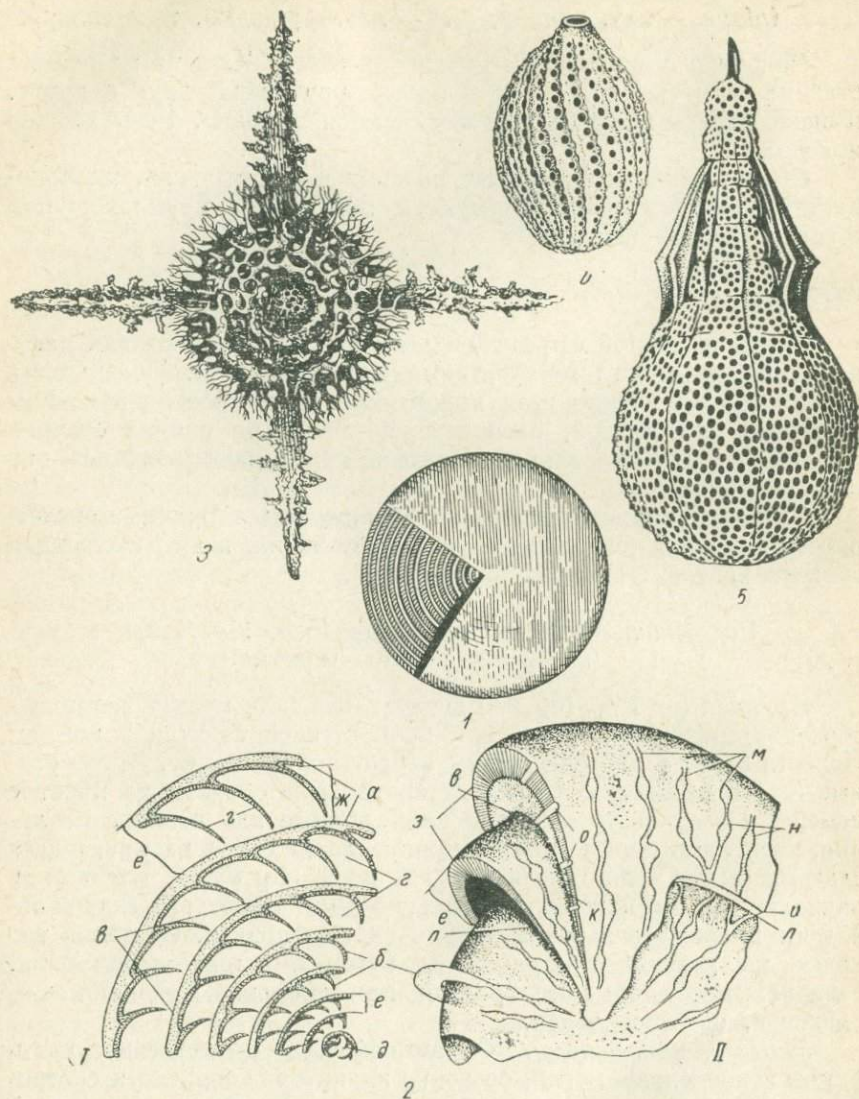


Рис. 11. Фораминиферы и радиоларии:

1 — род *Nummulites*; 2 — схема строения раковины *Nummulites*; 3 — спумеллярия; 4, 5 — насселарии (I — экваториальное сечение; II — вид сбоку) а — спиральная полоса, б — септа, в — устье, г — камеры, д — начальная камера, е — высота оборота или шаг спирали, ж — высота канала, з — спиральный валик, и — боковые стенки оборотов, к — боковые продолжения септ, л — боковые продолжения камер, м — следы септ, н — гранулы, о — столбик гранул

Большое значение имеют фораминиферы и в составе бентоса. Многие бентосные фораминиферы предпочитают песчаное дно, но могут прекрасно существовать на илистом и известковом грунте.

Наблюдения над современными фораминиферами показывают, что они почти не переносят изменения солености, и только отдельные виды встречаются в водоемах с пресной водой и в бассейнах с пониженной соленостью.

В прошлые геологические эпохи (так же, как и в настоящее время) фораминиферы принимали участие в образовании горных пород. Так, например, многие каменноугольные и пермские рифовые известняки, формировавшиеся в мелководных теплых морях, сложены или исключительно фузулинидами, или водорослями, мшанками, фузулинидами и др. В составе верхнемелового белого пясчег мела крупную роль играют роталииды, а многие толщи палеогеновых известняков сложены нуммулитами и т. п.

Геологическое распространение. Фораминиферы имеют важное биостратиграфическое значение. Микроскопические размеры раковин фораминифер, быстрая эволюция отдельных групп и частая встречаемость в разнообразных по петрографическому составу горных породах делают их незаменимыми в практике геологоразведочного дела и главным образом при бурении глубоких скважин.

Древнейшие остатки фораминифер известны из кембрийских отложений (*Lagenida*). В ордовике, силуре и девоне их количество значительно увеличивается, а в каменноугольном и пермском периодах фораминиферы достигают первого максимального расцвета. Особенно широко распространяются фузулиниды.

Второй максимум расцвета фораминифер отмечается в верхнем меле и палеогене, когда развиваются орбитоиды и нуммулиты.

Методика изучения ископаемых фораминифер. Изучение фораминифер включает следующие этапы:

1) сбор материалов (образцов горных пород) из естественных обнажений или керна буровых скважин;

2) препарировку, которая состоит в разрыхлении пород и выделении из нее раковин фораминифер. Из плотных, не поддающихся разрыхлению пород изготавливают плоскопараллельные шлифы и в них рассматривают строение раковин;

3) изучение фораминифер в шлифах или в выделенном виде под бинокулярным, или минералогическим микроскопом;

4) измерение, зарисовывание и фотографирование раковин и их сечений;

5) определение родового и видового названия по специальным монографиям и картотекам.

При сборе образцов горных пород необходимо, во-первых, охарактеризовать каждое отдельное стратиграфическое подразделе-

ние разреза (желательно до самых дробных — зон, подзон) и, если возможно, определить их стратиграфические границы.

Во-вторых, следует производить сбор образцов из всех слоев, охарактеризованных ископаемыми остатками крупных организмов («макрофауной»). Это позволит уточнить стратиграфическое значение фораминифер.

В-третьих, надо отбирать образцы из всех литологических разностей пород.

Если мощность слоя достигает приблизительно 3 м, следует брать образцы не только из подошвы и кровли, но и из средней части слоя, причем особое внимание должно быть обращено на сбор образцов у контактов.

Если слои ритмично перемежаются, необходимо брать образцы из каждого отличающегося по литологическому составу прослоя. Если литологически сходные слои повторяются в разрезе много раз, образцы отбираются с пропусками слоев так, чтобы между образцами был интервал 2—5 м в платформенных областях или 10—15 м — в предгорных прогибах и геосинклинальных областях.

При отборе образцов следует помнить, что фораминиферы чаще и обильней встречаются в карбонатных породах (известняках, мергелях, карбонатных глинах), реже они встречаются в глинах, глинистых и известковистых алевролитах. Крайне редко попадают фораминиферы в песках, песчаниках и гравелитах.

В случае отбора образцов из керна буровых скважин следует брать срединную часть. Вес образцов должен быть до 200 г, объем их — 50—100 см³.

Выделение фораминифер из породы в условиях лаборатории производится так: породу разбивают на мелкие куски, не растирая, чтобы не разрушить раковины. Затем обломки породы размачивают или кипятят в воде, иногда подвергают обработке спиртом, раствором глауберовой соли и другими веществами.

Отмучивание породы осуществляется путем периодического (через 1—2 мин) сливания воды с устоявшегося осадка разрыхленного образца, помещенного в цилиндрический двухлитровый сосуд с водой. Отмучивание делается до тех пор, пока вода над осадком не станет прозрачной. Хорошо отмытый и высушенный осадок без глинистых частиц становится рассыпчатым, его упаковывают в стеклянные пробирки или бумажные пакеты с этикеткой, где указывается местонахождение, геологический возраст, номер обнажения или скважины с указанием глубины.

Из отмытого, высушенного осадка раковины фораминифер привлекают под бинокулярным микроскопом, выбирая их вручную с помощью слегка смоченной в воде акварельной кисточки (лучше колонковая № 1).

Затем раковины (или шлифы) фораминифер изучаются с помощью биологического (или минералогического) микроскопа, при

этом необходимо сделать ряд измерений (длины, диаметра раковины и др.). Изучая фораминиферы, следует их зарисовывать или фотографировать.

Общие приемы определения фораминифер те же, что и для других групп ископаемых, с обязательным использованием всей специальной литературы по данной группе.

Подкласс радиолярии или лучевики (Radiolaria)

Лучевики — в подавляющем большинстве одиночные микроскопические животные. Колониальные формы очень редки, зачастую лишены скелета и относительно крупны, достигая величины 6 см.

В теле лучевиков имеется центральная пористая капсула из органического вещества, разделяющая протоплазму тела на два главных слоя.

Протоплазма, располагающаяся снаружи центральной капсулы, имеет ячеистую поверхность и радиальные, ветвящиеся, нитевидные псевдоподии, лучисто расходящиеся во все стороны.

Лучевики обладают сложным по строению минеральным скелетом — решетчатым, губчатым, игольчатым, — придающим телу постоянную форму.

Размножаются лучевики делением, а также половым путем, образуя гаметы. Питаются микроскопическими водорослями, инфузориями и т. п.

По образу жизни лучевики — исключительно морские пелагические, планктонные животные, весьма разнообразные, особенно в теплых морях. Кембрий — ныне.

В подклассе Radiolaria выделяют пять отрядов: Acantharia, Spumellaria, Nassellaria, Phaeodaria и Sticholonchea¹.

Для тела радиолярий типично присутствие радиально выступающих во все стороны псевдоподий и скелетных игл. Псевдоподии захватывают различные мелкие планктонные организмы, а иглы, лежащие в теле свободно или способные соединяться различным образом (в виде пучков, перекладин, сетей), служат опорой тела животных.

Характернейшей особенностью радиолярий является центральная капсула, оболочка которой у акантарий химически не отличается от остальной протоплазмы, представляя собой ее уплотненный непористый слой, у других состоит из хитиноидного вещества. Форма центральной капсулы различна и приблизительно соответствует форме тела. Различны размеры и количество капсул, которых у оди-

¹ *radius* лат.— луч; *acantha* гр.— колючка; *spuma* лат.— пена; *nassa* лат.— сеть, петля.

ночных форм может быть несколько. Стенка капсулы пронизана порами.

Обычно центральная капсула включает одно ядро, но у всех акантарий наблюдается многоядерность.

Химический состав скелета радиолярий различен и поэтому их остатки неодинаково сохраняются в ископаемом состоянии. У представителей отрядов *Spumellaria* и *Nassellaria* скелет кремнистый, и это обуславливает их сохранность в ископаемом состоянии; радиолярии из других групп не сохраняются.

Наиболее характерной для радиолярий формой тела является шаровидная в сочетании с многоосной симметрией скелета. Многоосный скелет обнаруживает модификацию, примером которой может служить частое преобладание одной из осей, вдоль которой тело радиолярии вытягивается или уплощается, или делается радиально-симметричным благодаря расположению частей скелета по радиусам вокруг оси. Радиально-симметричный скелет наблюдается у представителей отряда *Acantharia*, у которых иглы скелета звездообразно расходятся от центра тела.

Преимущественно шаровидным скелетом обладают спумеллярии, у которых часто развиты сплошные радиальные иглы, не сходящиеся в центре тела, а начинающиеся от внутреннего скелетного шара. Для строения спумеллярий очень характерно концентрическое вложение нескольких шаров один в другой (рис. 11—3).

Насселляриям присущ башенкообразный, шлемовидный, сигаровидный или колоколообразный скелет, открытый с одной стороны (рис. 11—4, 5).

Своеобразный и (столь разнообразный по форме) скелет радиолярий является опорой их протоплазматического тела. Часто образуя сетку или панцирь вокруг тела радиолярии, скелет защищает его от механических повреждений. Но главное значение скелета в том, что благодаря ему радиолярии приспособились к планктонному образу жизни в пелагической зоне моря. Многочисленные иглы скелета, торчащие в разные стороны, вместе с псевдоподиями увеличивают общую поверхность тела радиолярий и обеспечивают им плавучесть, способность «парить» в толще воды. Этому также способствует наличие жировых включений в протоплазме, играющих роль поплавков.

Экология. Радиолярии — исключительно морские животные, живущие в водах, обладающих нормальной соленостью (32—38‰). Они ведут планктонный образ жизни во всей толще вод океанов, начиная от поверхностных слоев и кончая глубинами свыше 8000 м. Большая часть радиолярий была встречена в открытых местах морей и океанов, и лишь немногие формы обнаружены в прибрежных районах. Почти все современные радиолярии населяют теплые воды. В умеренных и бореальных широтах число радиолярий резко сокращается.

Географическое распространение радиолярий как животных планктонных связано исключительно с системой течений, господствующих в мировом океане.

В современных океанах скелеты радиолярий образуют радиоляриевые илы, развитые в глубоких участках морского дна, где остатки планктонных известковых раковин растворяются, не дойдя до дна. Глобигериновые и другие известковистые илы на глубинах, близких к 4000 м, обычно сменяются радиоляриевым илом, который покрывает обширные пространства морских глубин (до 8000 м).

Геологическое распространение и методика изучения ископаемых радиолярий. В прошлые геологические эпохи радиолярии принимали участие в формировании яшм, радиоляритов, трепелов, опок и др. Древнейшие остатки радиолярий были описаны из верхнепротерозойских образований. В палеозойских отложениях радиолярии встречаются в массовых количествах, и большинство из них принадлежит к *Spumellaria*; реже встречаются *Nassellaria*. В мезозойских образованиях представители этих отрядов достигают пышного расцвета и встречаются примерно в одинаковых количествах. В палеогеновых, неогеновых и четвертичных породах отмечается родовой состав радиолярий, близкий к современному.

Радиолярии пока имеют слабое биостратиграфическое значение.

Изучение ископаемых остатков микроскопических организмов связано с большими трудностями, причем методика изучения радиолярий, содержащихся в рыхлых и твердых породах, различна.

Из рыхлой породы скелеты радиолярий добываются с помощью ее дробления и последующей отмывки, отмучивания и просушивания осадка. Затем под биноклем при помощи кисточки скелеты радиолярий отбираются в пробирку или фарфоровый тигелек и для полной очистки от породы кипятятся в слабой соляной, серной или азотной кислоте. После этой процедуры скелеты погружаются в спирт и просушиваются. Очищенные от породы остатки радиолярий изучаются под лупой и разбираются по группам и семействам.

Родовые и видовые определения производятся после тщательного изучения отобранных объектов под микроскопом в специально приготовленных препаратах или шлифах и с привлечением специальной монографической литературы по этой группе ископаемых организмов.

Изучение радиолярий, заключенных в яшмах, кремнистых сланцах и других твердых породах, производится в петрографических шлифах при увеличении в 80—300 раз.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Многочелюстные делятся на две группы: низшие многочелюстные (Parazoa) и высшие многочелюстные (Eumetazoa). К первым из современных животных относятся археозоиаты и губки (*Spongia*). У губок нет дифференцированных тканей, нет настоящей нервной системы, слабо выражена индивидуальность особей в колониях и хорошо — способность разных типов клеток превращаться друг в друга. Перечисленные признаки говорят о крайней примитивности организации губок, которые лишь немногим отличаются от колоний простейших.

Высшие многочелюстные (*Eumetazoa*) включают остальных многочелюстных и характеризуются дифференцированными тканями, присутствием настоящей нервной системы и ясно выраженной индивидуальностью особей. Высшие многочелюстные в свою очередь делятся на два раздела — двуслойных, или лучистых, и трехслойных, или билатеральных.

Характерными признаками лучистых являются наличие нескольких плоскостей симметрии и радиальное расположение органов вокруг главной оси. Кроме того, в индивидуальном развитии у них образуются только два зародышевых пласта — эктодерма и энтодерма, а мезодерма находится в зачаточном состоянии. К лучистым принадлежат кишечнополостные (*Coelenterata*).

Трехслойные имеют одну плоскость симметрии и расположение различных органов в парном числе по обе стороны этой плоскости. Иногда билатеральная симметрия нарушается, и у животных наступает асимметричность (брюхоногие моллюски) или они становятся радиальными, как это наблюдается у иглокожих. Впрочем, эти изменения — явления вторичные и происходят на основе билатеральной симметрии.

Кроме экто- и энтодермы, у трехслойных животных развивается третий зародышевый пласт — мезодерма. За счет последней идет развитие значительной части органов.

По особенностям эмбрионального развития трехслойные делятся на первично- и вторичноротых.

Низшие многочелюстные

Тип губки (*Spongia*, или *Porifera*)

Водные, в подавляющем большинстве морские, прикрепляющиеся ко дну или различным подводным предметам животные. В схеме строения губки представляют собой мешок или глубокий

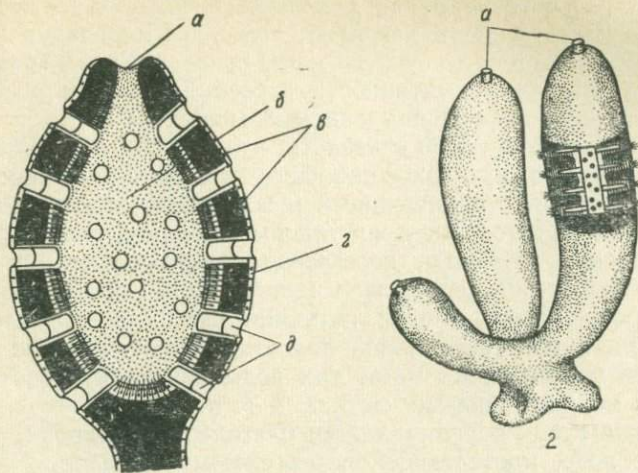


Рис. 12. Строение губок типа Ascon (1) и Sycon (2):

а — рот, б — центральная полость, в — спикулы, г — эктодерма, д — поры

бокал, обращенный отверстием кверху. Стенки мешковидного тела губок пронизаны тончайшими порами, ведущими снаружи во внутреннюю полость губок, называемую парагастральной.

Тело губок слагают два слоя клеток: наружный — эктодерма и внутренний, выстилающий парагастральную полость, — энтодерма. Между экто- и энтодермой залегает слой особого бесструктурного вещества с отдельными разбросанными в нем клетками — мезоглея — основы тела губок. У большинства губок мезоглея сильно утолщена, и в ней формируются скелетные элементы.

Одним из признаков, характеризующих тип губок, является наличие особых воротничковых клеток (хоаноцитов) (*choanos* гр.— углубление). Хоаноциты имеют цилиндрическую форму, из центра свободного конца клетки, выступающего в парагастральную полость, выступает длинный изгибающийся жгутик, окруженный у основания протоплазматическим воротничком. Описанная простая форма строения губок (тип аскон) присуща относительно немногим. Большинство губок имеет такое строение лишь на молодых стадиях роста, а затем оно усложняется и переходит в состояние сикона (рис. 12). Наибольшего усложнения достигают губки в состоянии лейкона. При этом усложнение выражается в том, что мезоглея очень сильно утолщается, в ней (у сиконоидных губок) образуются каналы, выстланные жгутиковыми клетками, или небольшие круглые, овальные камеры (у лейконов). Чрезвычайно интересно то, что в этом процессе одни

клетки превращаются в другие: хоаноциты энтодермы теряют воротнички и жгуты и уходят в мезоглею, становясь амебоидными клетками, а последние в свою очередь могут превращаться в хоаноциты. Это доказательство примитивности строения губок и отсутствия у них настоящих дифференцированных тканей.

До последнего времени считалось, что у губок нет нервной системы. Но теперь это утверждение находится под сомнением: особые звездчатые клетки, соединяющиеся между собой отростками и дающие отростки к эктодерме и жгутиковым камерам, рассматриваются как нервные элементы, передающие раздражение.

Через тело губок непрерывно идет ток воды, вызываемый действием воротничковых клеток (жгутики клеток всегда хлещут в направлении к парагастральной полости). Воротничковые клетки хватают из протекающей мимо них воды бактерий, простейших, различные мелкие пищевые частицы и т. п.

Дыхание губок осуществляется благодаря кислороду, растворенному в воде, протекающей через систему каналов.

Немногие губки имеют совершенно мягкое тело, у подавляющего большинства есть твердый опорный скелет, состоящий или из минерального вещества (кремнезем, углекислая известь), или из органического вещества — спонгина, близкого по своим свойствам к роговому.

Скелетные элементы губок всегда располагаются в мезоглее. Минеральный скелет губок обычно состоит из микроскопических иголок — *спикул*, которые производятся особыми клетками — скелетообразователями (*склеробластами*). Спикулы чрезвычайно разнообразны и обычно правильной геометрической формы: *одноосные* — в виде слабо изогнутой или прямой палочки; *трехосные* — в виде трех пересекающихся под прямым углом лучей, и *четыреосные* — с четырьмя лучами, сходящимися в центре так, что между каждыми двумя соседними лучами образуется угол в 120° . Четвертый тип скелетных элементов губок — *многоосные*, в виде звездочек или шариков. В каждом типе спикул имеется много разновидностей (рис. 13).

В самом простом случае строения скелета губок спикулы лежат в мезоглее разобщенно друг от друга. Другие губки имеют спикулы, сросшиеся друг с другом своими концами и образующие *решетку*.

Спонгиновый скелет представляет собой ветвящуюся внутри мезоглеи роговую сетку из роговых волокон, которые образуются межклеточно (в то время как иглы формируются внутри клеток).

Размножение губок происходит бесполом (почкование) и половым путем.

Современных губок насчитывается около 5000 видов. По составу скелета их разделяют на два класса.

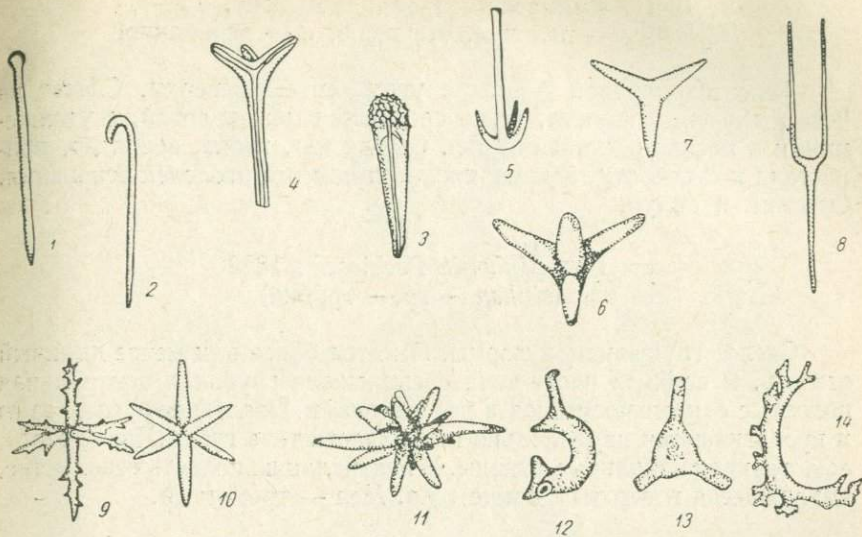


Рис. 13. Типы спикул губок:

1—3 — одноосные; 4—6 — четырехосные; 7—10 — трехосные; 11—14 — многоосные

КЛАСС ИЗВЕСТКОВЫЕ ГУБКИ (CALCAREA)¹

Исключительно морские, небольшие формы, обитающие преимущественно на мелководье. У большинства представителей этого класса иглы связаны лишь с мягкими тканями тела и распадаются после смерти животного. Лишь немногие обладают скелетом из связанных между собой спикул. В ископаемом состоянии сохраняются плохо. Известны с кембрия до ныне.

КЛАСС НЕИЗВЕСТКОВЫЕ ГУБКИ (INCALCAREA)

Губки со скелетом из кремнезема, который в различных пропорциях комбинируется со спонгиновыми волокнами. У некоторых скелет состоит из переплетающихся волокон спонгина с вкрапленными в них кремнезёмными спикулами. Другие лишены твердого скелета и содержат лишь волокна спонгина (так называемые роговые губки — обыкновенная или греческая туалетная губка). С палеонтологической точки зрения особенно важна принадлежащая к рассматриваемому классу группа каменных губок (*Lithistida*). Представители ее встречаются в ископаемом состоянии с кембрия до ныне чаще других.

¹ *calcarum* лат. — известь.

Род *Astylospongia* Keys, 1860 (рис. 14—1)
(*stylos* гр.— палочка, стержень, *a* — отрицание)

Тело шаровидной формы с углублением наверху. Скелет из четырехлучевых спикул, тесно сросшихся между собой, с утолщениями в местах соединения игл. Стебля нет, губка, вероятно, прирастала к субстрату, закрепляясь при помощи иголок основания. Ордовик и силур.

Род *Siphonia* Parkinson, 1822
(*siphon* — гр.— трубка)

Скелет грушевидной формы. Имеется более или менее длинный стебель. В верхней части тела расположена глубокая центральная полость с открывающимися в нее каналами. Последние дугообразны и протягиваются параллельно поверхности тела губки. Кроме этого, есть тонкие радиальные каналы. В центральную полость ведет устье, находящееся в верхнем конце тела. Мел — третичный.

КЛАСС ШЕСТИЛУЧЕВЫЕ ГУБКИ (HEXACTINELLIDA)¹

Скелеты из трехосных кремнеземных спикул. Хорошо представлен в современных морях глубоководными (стеклянными) губками, приуроченными главным образом к тропикам, а также другими формами. В ископаемом состоянии известны с кембрия.

Род *Ventriculites* Mantel, 1822 (рис. 14—2)
(*venter* — лат.— брюхо)

Скелет конусовидный или в виде чаши. Имеется обширная центральная полость. Стенка складчатая, гофрированная, складки вертикальные, тесно сближенные друг с другом. Губка прикреплялась «корневыми» выростами нижней части скелета. Мел.

Род *Coeloptychium* Goldfuss, 1826 (рис. 14—3)
(*coelon* — гр.— впалый, *ptychium* — гр.— складка)

Тело губки зонтикообразно или грибовидно, всегда имеется стебель. На поверхности тела сверху имеются поры, через которые шел ток воды. Нижняя поверхность покрыта радиально расходящимися складками, на выпуклых частях которых располагались выводные отверстия — устья. Поздний мел.

¹ *hexa* гр.— шесть; *actinos* гр.— луч.

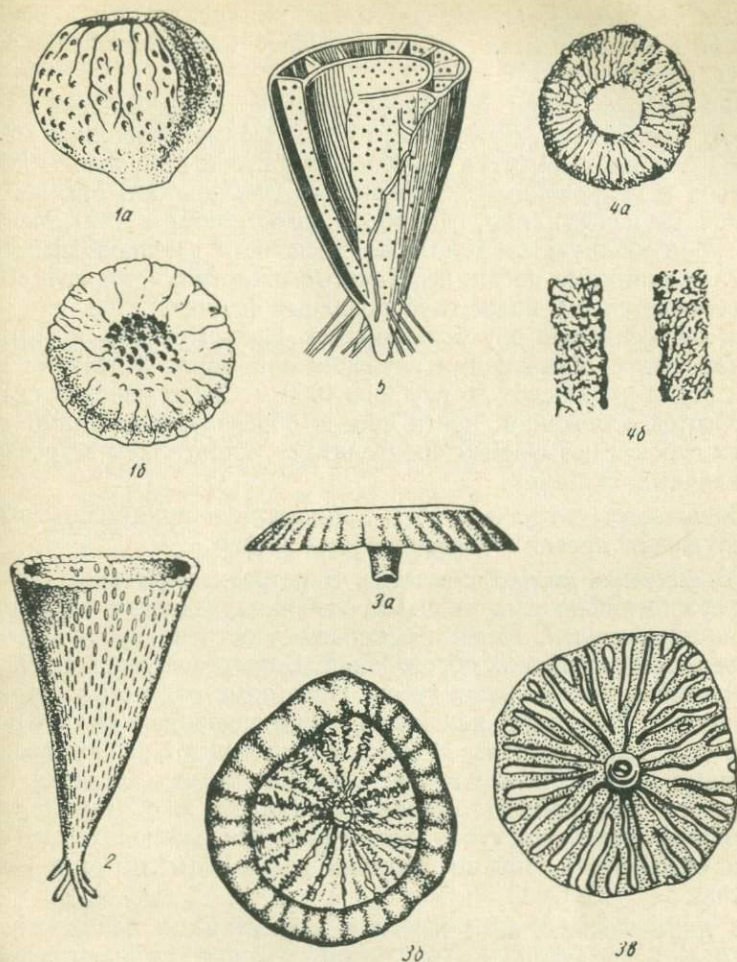


Рис. 14. Губки и археоциаты:

1 — род *Astylospongia*; 2 — род *Ventriculites*; 3 — род *Coeloptychium*; 4 — род *Archaeocyathus*; 5 — *Coscinoscyathus*; а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу

Экология и тафономия. Большинство современных губок живет в теплых морях, и только небольшая группа приспособилась к жизни в пресных водоемах. Губки являются космополитами и встречаются в различных широтах.

На твердом дне, на камнях и скалах прибрежной зоны моря расселяются губки, прирастающие к субстрату. В области господства

рыхлых осадков (илов, песков) губки прикрепляются корневыми пучками длинных игл или лежат свободно. Чаще всего губки встречаются на глубине 150—300 м.

Ископаемые губки обнаруживаются в разнообразных горных породах (известняки, песчаники, глины), формировавшихся на различных глубинах. Остатки палеозойских губок приурочены исключительно к мелководным образованиям (песчаникам, органогенно-обломочным известнякам, глинистым известнякам и т. д.). Мезозойские губки обнаруживаются также, в основном, в мелководных породах (глауконитовые пески, песчаные известняки, мергели и др.), но встречаются и в более глубоководных фациях.

В кайнозойскую эру большинство *Nehactinellida* и *Lithistida* становятся обитателями глубоких зон моря. Животные некоторых родов проникают до глубины 4000 м. Среди морских осадков встречаются отложения, почти нацело образованные иглами кремнистых губок и называемые спонголитами. Спонголиты встречаются в различных системах.

Общеизвестно то, что губки принимали и принимают участие в сооружении древних и современных рифов.

Геологическое распространение. Биостратиграфическое значение губок сравнительно невелико из-за слабой изученности их ископаемых представителей. Первые ископаемые остатки губок известны из позднепротерозойских образований. В палеозое уже встречаются представители всех отрядов губок. Некоторые роды становятся руководящими. Например, исключительно в ордовике и силуре встречается род *Astylospongia*. В мезозое испытывают период расцвета кремневые и известковые губки. Особенно богатые остатки губок встречаются в меловых отложениях, где скелеты их образуют отдельные слои. Из скелетов губок, встречающихся исключительно в меловых отложениях, можно отметить роды *Ventriculites* и *Coeloptychium*.

В палеогеновых, неогеновых и четвертичных осадках встречаются остатки губок тех же родов, которые распространены в современных морях.

Методика изучения ископаемых губок. Изучение внутреннего строения ископаемых губок ведется при помощи обычных палеонтологических шлифов. Продольные и поперечные шлифы дают возможность установить расположение и размеры каналов, расположение и форму спикул и т. д. Если спикулы почему-либо разрушены и изготовление шлифов бессмысленно, то прибегают к пришлифовке штуфа. На пришлифованной поверхности часто удается изучить систему каналов.

В процессе обработки каменного материала иногда удается путем растворения отделить от породы как скелет губки, так и отдельные спикулы. Это возможно в том случае, когда кремневые

спикулы не подвергались замещению легкорастворимым веществом, например кальцитом. Для выделения спикул губка разбивается на мелкие куски, которые кипятятся в продолжение длительного времени в щелочи или в царской водке. Полученный нерастворимый остаток, в котором находятся спикулы, неоднократно промывается. После высушивания остатка из спикул приготавливают прозрачные шлифы с применением канадского бальзама или глицерина.

Скелет губки изучается под микроскопом при увеличении от 70 до 250 раз, причем полезно просматривать шлифы в поляризованном свете для установления характера замещения первичного скелетного вещества.

Тип археоциаты (*Archaeocyatha*)

Многочисленные вымершие, главным образом кембрийские, одинокочленные и колониальные животные, имеющие известковый скелет. В скелете одиночных особей имеются две концентрические стенки в форме конусов наружного и внутреннего. Один конус (внутренняя стенка) вложен в другой (наружная стенка). Конусы не соприкасаются между собой.

Стенки скелета археоциат пронизаны порами, располагающимися правильными вертикальными рядами. Поры на внутренней стенке крупнее пор наружной стенки. Пространство между двумя стенками называется междустенным и разделено вертикальными радиальными перегородками (септами) на ряд узких длинных камер. Перегородки в свою очередь тоже прободены порами, расположенными реже, чем поры наружной стенки. Вместо вертикальных перегородок иногда могут быть палочковидные перемычки (синаптикулы).

В междустенном пространстве некоторых форм бывают горизонтальные пластинки — днища, которые пронизаны крупными, не одинаковыми по диаметру порами. Там же, в междустенном пространстве, могут быть особые скелетные образования в виде маленьких листочков — пузырчатой ткани. Опорные элементы скелета — септы, днища, пузырчатая ткань и перемычки — у разных родов присутствуют в различных сочетаниях. Наличие или отсутствие того или иного элемента служит характерным признаком рода.

Строение скелета археоциатов сильно варьирует, и форма его разнообразна. Некоторые археоциаты утрачивают правильную форму, а также испытывают редукцию некоторых элементов скелета.

Археоциаты, по-видимому, могут быть сближены с губками прежде всего из-за наличия пор в стенках. Их центральная полость, возможно, соответствует центральной полости типичных губок.

Среди археоциат некоторыми исследователями выделяются две группы (класса) — правильных (*Regularia*) и неправильных (*Irregularia*). К первой группе принадлежат одиночные, реже колониальные, формы с кубкообразным скелетом. Скелет сложен двумя пористыми стенками, между которыми находилось тело животного. По-видимому, тело могло находиться и во внутренней полости кубка. Об этом свидетельствует наличие скелетных элементов в центральной полости — кайма радиально-лучистого кальцита на внутренней и наружной стенках скелета и др.

Пространство между двумя стенками кубка (*intervallum*) заполнено септами и другими скелетными образованиями.

Ко второй группе относятся археоциаты, в скелете которых междустенное пространство включает радиально расположенные пористые трубочки округлого или многоугольного сечения. Трубочки наклонены от наружной стенки к центральной полости и типично выражены у рода *Archaeocyathus*.

Необходимо отметить, что у многих представителей второй группы археоциат (*Irregularia*) настоящие стенки в скелете отсутствуют.

В геологическом отношении наиболее важны правильные археоциаты (*Regularia*).

Представителями археоциат являются роды *Archaeocyathus* и *Coscynocyathus*.

Род *Archaeocyathus* Billings, 1861 (рис. 14—4)
(*archaeos* — гр.— древнейший, *cyathos* — гр.— бокал)

Бокаловидная, воронковидная или цилиндрическая форма скелета. Поры внутренней стенки крупнее пор наружной. В интерваллиуме правильно расположенные септы, делящие междустенное пространство на ряд узких длинных камер. Днищ нет.

Род *Coscynocyathus* Vogemann, 1884 (рис. 14—5)
(*coscynos* — гр.— возвышение, гребень горы)

Имеет ряд сходных признаков с предыдущим родом (форма скелета, характер пористости стенок, наличие септ). Отличается от рода *Archaeocyathus* присутствием днищ.

Археоциаты появились в низах нижнего кембрия и к концу нижнекембрийской эпохи достигли пышного расцвета. В среднем и верхнем кембрии сокращаются, находки их относительно редки. Недавно археоциаты были встречены в силурийских отложениях. Археоциаты были древнейшими рифообразующими животными.

ВЫСШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Тип кишечноролостные (Coelenterata)

Исключительно водные, в подавляющем большинстве морские животные, ведущие свободноплавающий и прикрепленный образ жизни (рис. 15). В пресных водах встречаются лишь единичные представители кишечноролостных. В современной фауне к Coelenterata относится около 9000 видов.

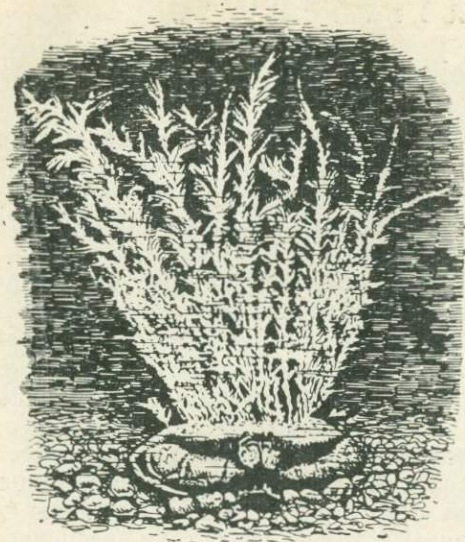
Для строения кишечноролостных характерна лучистая или радиальная симметрия. Всякая плоскость, проведенная через главную продольную ось, разделяет тело на две половины, зеркально отображающие одна другую. Этим кишечноролостные резко отличаются от билатеральных или двустороннесимметричных животных с одной плоскостью симметрии.

Тело Coelenterata в основе строения представляет двуслойный мешок с одной внутренней полостью (coelenteron), выполняющей роль кишечника и называемой гастральной. С наружной средой полость сообщается одним ротовым отверстием, расположенным вверху и окруженным одним или несколькими венчиками щупалец — подвижных, полых, бичевидных отростков, захватывающих пищу.

Стенка тела кишечноролостных состоит из двух слоев клеток — эктодермы и энтодермы, между которыми залегает опорная студенистая масса — мезоглея. Последняя представляет собой особое бесструктурное вещество с отдельными разбросанными в нем клетками. Мезоглея достигает значительной толщины у медуз, у полипов она присутствует в виде тонкой кутикулярной пластинки.

Характерной чертой подавляющего большинства кишечноролостных является присутствие особых стрекательных клеток — **книдобластов**, развивающихся в эктодерме. Книдобласты содержат овальную плотную капсулу, наполненную ядовитой внутрикапсулярной жидкостью. Стенка капсулы наружного конца впячивается внутрь полым, очень тонким и спирально закрученным отростком — **стрекательной нитью**. При раздражении, передаваемом через так называемый **книдоциль** — осязательный волосок снаружи клетки — капсула выбрасывает выворачивающуюся с силой и распрямляющуюся стрекательную нить, кончик которой снабжен обращенными назад шипами наподобие гарпуна. Жгучая жидкость, просачиваясь через тончайшие поры в стенках стрекательной нити, вызывает паралич у разных мелких животных, соприкоснувшихся с полипом, медузой или другим представителем стрекательных кишечноролостных (рис. 16).

Книдобласты особенно многочисленны на щупальцах, где число их, постоянно восполняемое после каждой «разрядки», чрезвычай-



15. Морской мох (*Thuiaria argentea*) на рабе

но велико. (Так, у современной красной актинии количество стрекательных клеток на одном из щупалец превышает 4 млн., а на всех — более 500 млн.).

Для большинства кишечнополостных характерно также наличие эпителиально-мышечных клеток, отличающихся от обыкновенных цилиндрических или кубических эпителиальных клеток длинными отростками, располагающимися параллельно поверхности тела. Эти отростки имеют значение мускульных вследствие того, что их плазма дифференцируется в виде тончайших сократительных волоконцев. Послед-

ние образуют в своей совокупности слой мускульных волокон, совпадающий с продольной осью тела животного и позволяющий телу при расслаблении волоконцев вытягиваться, а при сокращении — укорачиваться.

Под эпителием кишечнополостных находится нервная система примитивного строения. Она состоит из рассеянных по всему телу звездчатых нервных клеток с длинными отростками, которые, сообщаясь между собой, образуют субэпителиальное нервное сплетение со сгущениями вокруг рта и на подошве.

Кишечнополостные размножаются половым или бесполом (почкование) путями, а также комбинацией обоих способов, т. е. сменой поколений.

Тип Coelenterata распадается на два подтипа: Cnidaria и Ascidaria, из них первые делятся на три класса — Hydrozoa, Scyphozoa, Anthozoa, а ко вторым относится четвертый класс — гребневика, не известные в ископаемом состоянии.

Подтип стрекающие (Cnidaria)

Характерным признаком стрекающих являются книдобласты. Эктодерма и энтодерма развиты сильно, мезодерма зачастую отсутствует. Эктодерма выделяет известь и роговое вещество для образо-

вания скелета. Вместе с энтодермой она образует стрекательные клетки, мускулы, нервную систему, органы чувств и систему размножения.

КЛАСС ГИДРОИДНЫЕ ПОЛИПЫ (HYDROZOA)

Наиболее простые по своему строению и обычно мелкие кишечнополостные, представленные как полипами, так и медузами.

Основная форма тела гидроидных — полип, или гидрант. Полип — сидячая форма кишечнополостных — имеет очень сократимое, легко изменяющееся по форме тело в виде мешка с ротовым отверстием на верхнем его конце.

Рот, окруженный полыми пальцевидными щупальцами, служит одновременно анальным отверстием и ведет в простую гастральную полость, лишенную радиальных перегородок. Вся гастральная полость выстлана энтодермой до краев рта.

Мезоглея у гидроидных полипов развита слабо и у большей части имеет вид тонкой опорной перепонки между экто- и энтодермой.

Большинство животных класса Hydrozoa образует колонии, включающие тысячи особей. Формирование колоний происходит в процессе почкования — бесполого размножения, не дошедшего до конца, так как почки, образовавшиеся на теле гидранта, не отделяются от материнского организма и затем в свою очередь начинают почковаться, также не отделяя выросших на них дочерних полипов. В результате возникает комплекс особей гидрантов, сидящих как бы на общем стволе и его ветвях, — ветвистая колония в форме дерева или куста. У основания колонии образуются стелющиеся по субстрату корневидные отростки, служащие для прикрепления ее. Гастральные полости всех гидрантов сообщаются между собой через сеть трубок в общую полость или канал, прони-

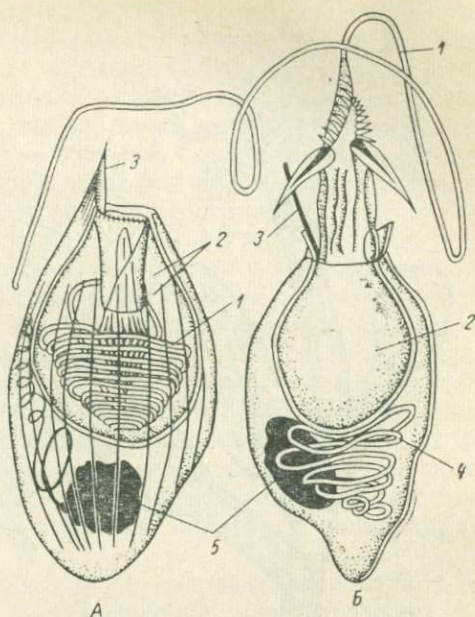


Рис. 16. Стрекательная клетка (книдобласт) в покое (А) и в выстреленном (Б) состоянии:

1 — стрекательная нить; 2 — стрекательная капсула; 3 — книдоциль; 4 — опорное волокно внутри клетки; 5 — ядро

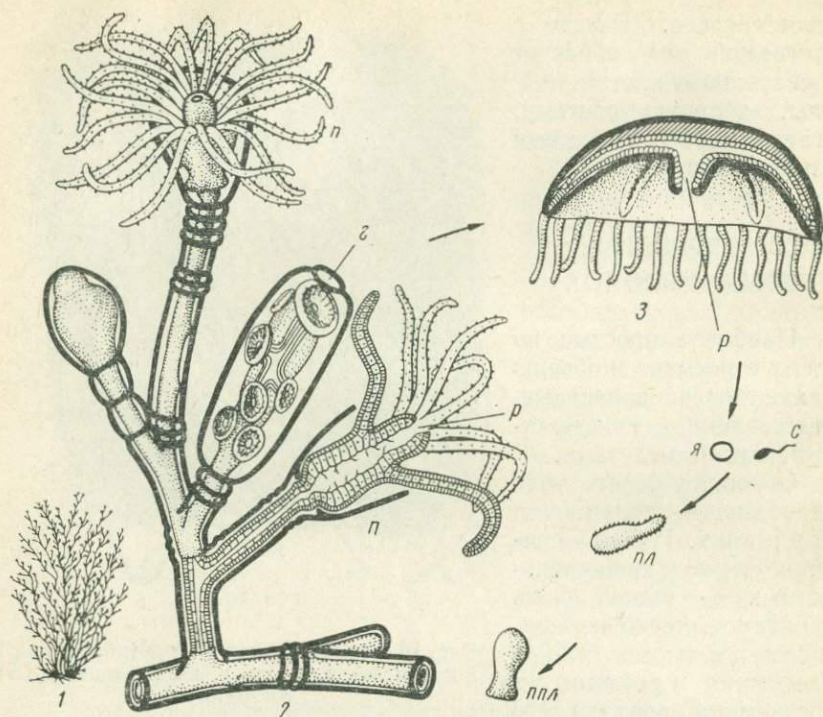


Рис. 17. Колония гидроидных полипов. Схема, показывающая бесполое (2) и половое (3) развитие гидроидных:

1 — общий вид колонии (уменьш.); 2 — часть колонии (сильно увелич.), показывающая бесполое воспроизведение; 3 — медуза (п — полипы, р — рот, г — гонангий с почкующимися медузами, я — яйцо, с — сперматозоид, лп — планула, ппл — прикрепленная планула)

зывают ствол и ветви колонии. Благодаря такому соединению пища, добытая отдельными особями и затем переработанная, делается достоянием всех полипов.

Для колониальных гидроидных полипов обычно характерен диморфизм или полиморфизм различных индивидуумов — зооидов, при котором зооиды несут различные функции (ловли, питания, защиты от врагов, размножения) и потому имеют различную форму.

Кроме полипоидных особей или гидрантов, колонии гидроидных содержат еще так называемых медузоидов. (Такое название дано в отличие от свободноживущих полипов и медуз классов Scyphozoa и Anthozoa.) Медузоид представляет собой специальную половую особь, возникающую на колонии тоже путем почкования и развивающую в себе половые железы — гонады. Появление и развитие медузок (медузоидов) идет следующим обра-

зом (рис. 17). На стволе колонии образуется вырост в виде столбика, с боков которого выпочковываются зачатки медуз. Со временем эти зачатки становятся молодыми медузами, которые отрываются от столбика и переходят к свободноплавающему образу жизни. В этом периоде медузы образуют гонады, производящие у одних особей яйца, у других — спермии. Созревшие половые клетки выходят в воду через разрывающуюся стенку гонады. Оплодотворение происходит вне материнского организма.

Оплодотворенное яйцо, пройдя стадии бластулы и гаструлы, превращается в личинку — планулу, чрезвычайно характерную для кишечнополостных и сплошь покрытую ресничками. С помощью ресничек личинка плавает некоторое время среди других представителей планктона, затем ей приходится переходить к прикрепленному образу жизни. Если планула окажется к этому моменту на небольшой глубине (до 80 м) и грунт будет благоприятным, т. е. твердым, то она, опустившись, прикрепляется ко дну передним расширенным концом своего тела, выделяет цементирующее вещество и начинает превращаться в маленького полипа. Последний, становясь зрелым, почкуется и образует колонию с полипоидными и медузоидными особями.

Таким образом, в жизненном цикле гидроидных полипов имеется правильное чередование двух поколений — полипоидного и медузоидного, отличающихся друг от друга строением и способом размножения. Лишь у некоторых представителей гидрозоа имеется отклонение от этой схемы, выражающееся в частичном подавлении медузоидного поколения, в том, что медузки не отрываются от ствола колонии и развивают половые клетки, оставаясь на месте.

Среди Hydrozoa есть также формы чисто полипоидные, никогда не образующие медуз, и есть группа медуз, находящихся в этом состоянии всю жизнь, их личинки не оседают на дно и превращаются не в полипа, а прямо в медузу.

Внешний вид медузы резко отличается от вида полипа: тело ее шаровидно, похоже на высокий или сплюснутый колокол из студенистой полупрозрачной массы или зонтик. В середине «колокола» подобно языку свисает трубчатый хоботок с ротовым отверстием на конце. На нижнем свободном крае колокола прикреплен мускулистая кольцевидная перепонка, суживающая вход в полость колокола. Эта перепонка называется парусом (velum) и является характерной особенностью гидроидных медуз. Парус играет важную роль при движении медуз.

Медузы всегда имеют половые органы и являются раздельнополыми животными. Половые железы — гонады — расположены обычно снизу зонтика. Это кучки половых клеток, залегающие между эктодермой и мезоглеей.

Движение медузы частью пассивно и тогда зависит от силы морских течений или волн, частью же активно: мышечные волокна

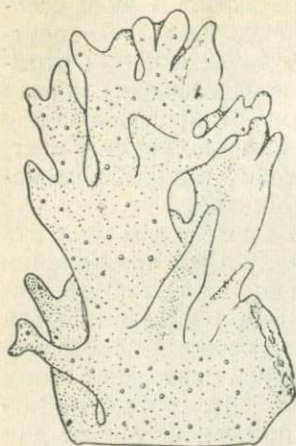


Рис. 18. Общий вид колонии *Millepora*

мягкой мясистой тканью, составляющей как бы общее основание колонии. На своей нижней стороне это общее мясистое основание выделяет известковый скелет из петлевидно переплетающихся между собой известковых волокон. Таков, например, род *Millepora* (рис. 18). Поверхность основания колонии *Millepora* покрыта многочисленными мелкими отверстиями, ведущими в трубковидные углубления. Последние различны: одни широки, другие значительно уже. В каждом трубковидном углублении сидит полип. В широкой трубке обычно сидит питающая особь, а в узких — хватательные. *Millepora* обитают в теплых морях и участвуют в образовании коралловых рифов.

Формы из отряда *Tubularia* обычно поселяются на различных подводных предметах. Полипы их не имеют скелета, который мог бы сохраниться в ископаемом состоянии, но мягкое основание колоний некоторых представителей этого отряда отлагает роговой или известковый корковидный скелет. Он состоит из горизонтальных пластин, лежащих одна на другой и соединенных между собою вертикальными столбиками. Таков род *Hydractinia*.

В настоящее время некоторыми исследователями в класс *Hydrozoa* включается группа хэтетид, систематическое положение которой выяснено еще недостаточно. У рода *Chaetetes* (см. рис. 24—6), описываемого ранее в составе родов подкласса табулят, отсутствуют характерные для них признаки: хэтетиды не имеют никаких септальных образований, размножение у них происходит путем своеобразного продольного деления, строение стенки резко отличается от строения таковой у табулят и т. д.

паруса и края зонтика, одновременно сокращаясь и затем расслабляясь, выталкивают воду из-под колокола. Таким образом, движение медуз состоит из ряда прерывистых толчков. Несмотря на некоторые отклонения в своей организации, медузы построены так же, как полипы, но обычно сильно сплющены в плоскости, перпендикулярной к главной оси тела. Медузы — хищные животные, захватывающие и убивающие при помощи своих щупалец различных мелких животных.

Класс гидрондных полипов включает несколько отрядов, главные из которых: отряд гидрокораллины (*Hydrocorallinae*), отряд тубулярии (*Tubularia*) и др. Представители отряда гидрокораллин лишены скелета, отдельные полипы соединяются между собой

Наиболее важной с геологической точки зрения группой гидроидных полипов являются строматопороиды. Строматопороидей выделяют в качестве отряда, надотряда, чаще подкласса, в классе гидроидных. Иногда их выделяют даже в самостоятельный класс.

Скелет полипняка — строматопороидей, или ценостеум, — состоит из концентрических пластинок — ламин и радиальных столбиков. Эти основные элементы скелета находятся друг с другом в различных соотношениях. У некоторых (р. *Actinostroma*) концентрические пластинки — ламины — образуются в результате того, что от столбиков в процессе их роста формируются горизонтальные отростки (связки — arms), у других родов ламины развиваются независимо от столбиков (р. *Stromatoporella* и др.). Ламины некоторых родов тонки и однородны, у других они толстые, и в продольном их сечении вдоль средней линии наблюдается темная полоска или светлая щель.

Расстояние между двумя соседними ламинами есть межпластинчатый промежуток, или интерламинарное пространство. Пространство между двумя ламинами и двумя радиальными столбиками называется ячейкой, или петлей. Радиальные столбики имеют различную длину: у одних они длинные и проходят через ряд пластинок и межпластинчатых промежутков (р. *Actinostroma*), у других радиальные столбики соединяют только две ламины (р. *Clathrodictyon*). Ряд родов *Stromatopora* и др. имеют вертикальные зооидные трубки с тонкими перегородками — днищами (*tabulae*). Днища бывают прямые, горизонтальные, слегка выпуклые или косо направленные.

Микроскопическое строение скелетной ткани строматопороидей может быть плотным (р. *Actinostroma* и др.), пронизанным мельчайшими каналами, зернистым или пористым (р. *Stromatopora* и др.). На поверхности ламин многие строматопороидеи имеют желобки, звездообразно расходящиеся от одного центра и называемые астроризами. Отдельный желобок в этой звездчатой фигуре называется астроризальным каналом. Астроризы могут располагаться вертикальными рядами, находясь одна над другой, но могут быть и произвольно разбросанными. В первом случае вся вертикальная система астроризы имеет общий центр в виде осевого канала, открывающегося наружу круглым отверстием на вершине конического бугорка (сосочка). Астроризы отсутствуют у некоторых родов (р. *Labechia* и др.).

Формы колоний строматопороидей весьма разнообразны: шаровидные, желвакообразные, пластинчатые, грушевидные, рогоподобные, корковидные и т. п. Колонии прикреплялись к субстрату всей нижней поверхностью или при помощи небольшой ножки. Строматопороидеи разделяются на две группы: гидрактиниюидную и миллепороидную. Для первой характерно плотное микроскопическое строение ткани и ясно выраженные ламины и радиальные столбики.

Зооидные трубки не установлены. Для миллепороидной группы характерно пористое зернистое микроскопическое строение ткани, пронизанной мелкими каналами, наличие зооидных трубок с днищами, толстые неправильные лямины и неясные радиальные столбики, так что вся сетка имеет вид неправильнопористой ткани.

Гидрактиноидная группа

Род *Actinostroma* Nicholson, 1886 (рис. 19—1)
(*actinos* — гр.— луч, *stroma* — гр.— ковер)

Форма колоний чрезвычайно разнообразна, от полушаровидной до клубнеобразной и обычно массивной или пластинчатой. В ценостеуме ясно выступают радиальные столбики, проходящие непрерывно через ряд лямин и интерляминарных пространств. В процессе роста радиальные столбики дают начало формированию горизонтальных пластин. От радиальных столбиков отходят отростки, сливаются между собой и образуют концентрические пластины. Признаком рода *Actinostroma* служат отростки, отходящие от радиальных столбиков и называемые ручными поддержками (agms). Соединяясь друг с другом, они образуют гексагональную петельность. Осевая часть радиальных столбиков имеет пустотелый канал, обычно заполненный каким-нибудь веществом. Этот канал наблюдается в шлифе поперечного сечения ценостеума. Большинство представителей рода *Actinostroma* обладает астроризами. Строение микроскопической ткани плотное. Силур — девон.

Род *Glathrodictyon* Nicholson, 1876 (рис. 19—2)
(*clathros* — гр.— решетка, *dictyon* — гр.— сеть)

Обычно большой ценостеум вытянутой или пластинчатой формы, иногда шаровидный или полушаровидный. В обоих последних случаях площадь прикрепления колонии очень невелика. Строение ценостеума, в общем, близко к строению ценостеума рода *Actinostroma*, но отличается тем, что радиальные столбики ограничены в своем росте д в у м я соседними концентрическими пластинами — ляминами. Иногда радиальные столбики не только несовершенны, но многие из них выступают на коротком расстоянии в интерляминарном пространстве. Лямины некоторых представителей, а также радиальные столбики могут быть неправильными (лямины, например, — морщинистыми). При этом столбики и лямины, соединяясь, сообщают сетке ценостеума чечевицеобразную структуру. Астроризы имеются. Силур — девон.

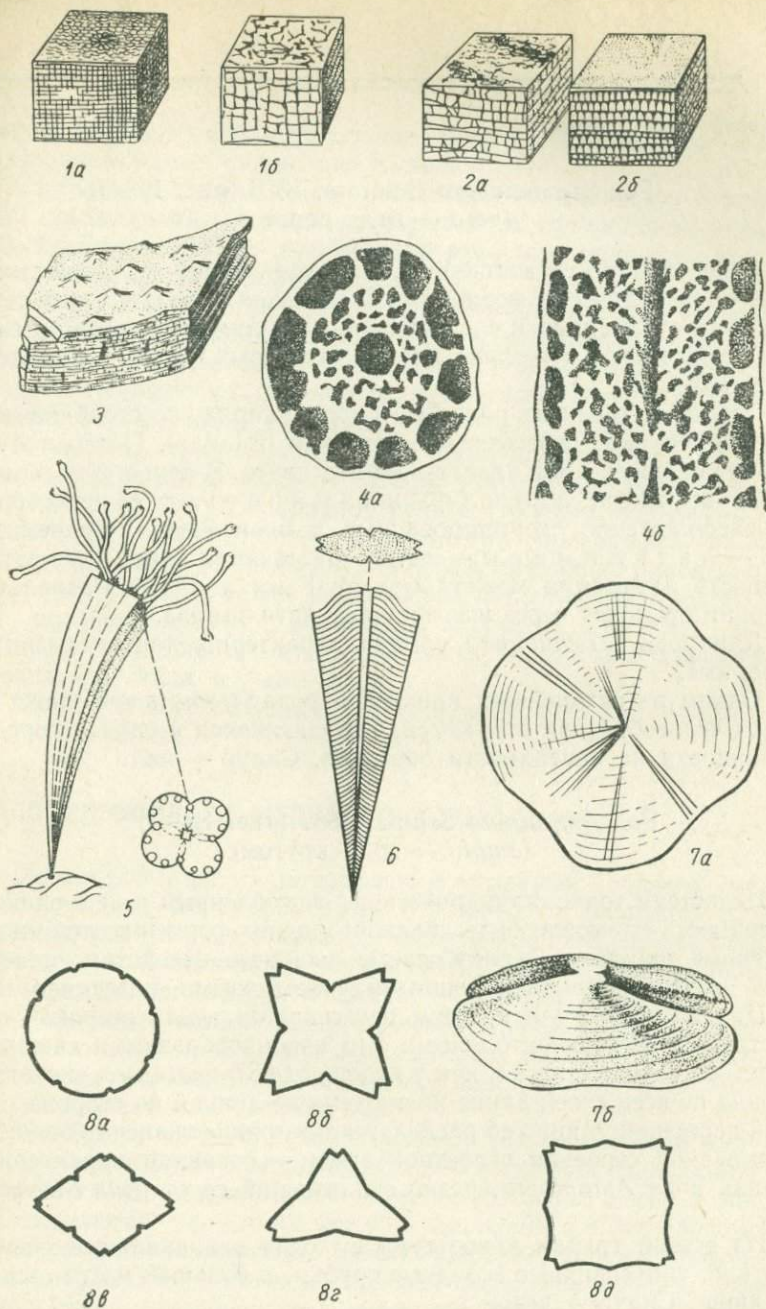


Рис. 19. Гидроидные полипы и сцифоидные медузы:

1—род *Actinostroma*; 2—род *Clathrodiction*; 3—род *Stomatopora*; 4—род *Amphipora*; 5—реконструкция общего вида конулярии и поперечное сечение у устья; 6—боковой вид и поперечное сечение уплощенной девонской конулярии; 7—род *Conchopeltis*; а—вид сверху, б—перспективный; 8 (а-д)—поперечные сечения различных конулярий

Миллепоридная группа

Род *Stromatopora* Goldfuss, 1826 (рис. 19—3)
(pora — гр. — пора)

Ценостеум часто массивный, цилиндрический или пластинчатый с концентрически морщинистой эпитекой. Скелет в виде сетки образован столбиками и соединяющими их ляминами. Лямин выражены не всегда отчетливо или (у некоторых форм) не выявлены совершенно.

Основные признаки рода *Stromatopora* наряду со столбиками — зооидные трубки, пересеченные днищами (tabulae). Последние могут быть сближены или удалены друг от друга. В ценостеуме обычно хорошо выражена л а т и л я м и н а р н о с т ь, т. е. лентообразное расположение группированных в слои лямин, причем эти слои — л а т и л я м и н ы — легко отделяются друг от друга. Мощность латилямин может быть от 1 мм и более. Радиальные столбики проходят через всю толщину латилямин.

Для рода *Stromatopora* обычно характерны хорошо развитые астроризы.

Одним из главнейших признаков рода *Stromatopora* также является червеобразная структура, выделяющаяся в случае хорошей сохранности на поверхности образцов. Силур — мел.

Род *Amphipora* Schulz, 1882 (рис. 19—4)
(amphi — гр. — кругом)

Ценостеум тонкоцилиндрический, обособленный и ветвящийся. Поверхность его может быть двойкой: у одних форм имеются многочисленные округлые червеобразные зооидные отверстия, поверхность других покрыта сплошными известковыми пластинками.

Цилиндрический ценостеум пересекается вдоль широкой осевой трубкой с горизонтальными или воронкообразными днищами. Скелетная ткань сетчатая, как у видов рода *Stromatopora*, скелетные волокна по всей своей длине имеют темную линию, по сторонам которой перпендикулярно ей располагаются тонкие тканевые волокна. Описываемое строение скелетной ткани — основной характерный признак рода *Amphipora*, резко отличающий ее от рода *Stromatopora*.

Из осевой трубки ценостеума выходят неправильные, обычно короткие, синусовидные зооидные трубки, в большей части лишенные днищ. Силур — девон.

Экология и тафономия. Строматопороиден, вымершие животные, существовали в открытом море на незначительной глубине. Они обычно встречались с кораллами и совместно с ними принимали участие в формировании палеозойских и мезозойских биотерм и

биостромов. Часто строматопороидеи в силуре и девоне почти одни создавали мощные толщи известняков.

Строматопороидеям было свойственно сожитительство с различными организмами, особенно кораллами. В силурийских и девонских известняках часто встречаются ругозы и табуляты, которые обволакиваются строматопороидеями.

Геологическое распространение. Наиболее древние представители строматопороидей известны из среднекембрийских отложений. Особенного расцвета они достигают в силуре и девоне. В карбоне и перми значение их снижается, и в мезозое представители этой группы, по-видимому, вымирают.

Методика изучения ископаемых строматопороидей. Для определения строматопороидей мы должны знать общие формы колонии и изучить под микроскопом внутреннее строение ценостеума. Последнее достигается путем изготовления прозрачных шлифов. Необходимо иметь не менее двух шлифов, правильно ориентированных — вертикального, или радиального, и перпендикулярного ему, или тангенциального. Косоориентированные шлифы сильно искажают строение ценостеума и могут привести к ошибочному определению вида и даже рода.

Просмотр шлифов удобнее всего производить при 10—20-кратных увеличениях.

КЛАСС СЦИФОИДНЫЕ МЕДУЗЫ (SCYPHOZOA)¹

Небольшой класс, заключающий главным образом медуз, более крупных, чем гидромедузы. В отличие от последних, сцифоидные медузы не имеют краевой плавательной перепонки (парус). Подавляющее большинство этих животных ведет свободноплавающий образ жизни и лишь немногие — прикрепленный.

Сцифоидные имеют четырехлучевое строение тела: с нижней стороны зонтика имеется ротовой стебелек, на конце которого находится четырехлопастной, с вытянутыми углами, рот. Ротовые лопасти служат для захвата пищи.

Рот ведет в глотку и затем в большой энтодермальный желудок в центре зонтика, от которого расходится система радиальных каналов. На краю зонтика имеется много щупалец, которые иногда видоизменяются, укорачиваются и утолщаются, и в них образуются органы равновесия и органы зрения. Нервная система сцифомедуз довольно сложная в связи с сильным развитием органов чувств.

Медузы — раздельнополые животные, половые железы (гонады) находятся на нижней стороне зонтика. Яйца выходят наружу через рот медузы в воду и превращаются в п л а н у л у. Последняя пла-

¹ *scyphos* — гр. — чаша.

вает некоторое время, затем прикрепляется передним концом к морскому дну и превращается в маленького одиночного полипа, внешне похожего на пресноводную гидру, но устроенного значительно сложнее. Полип, почкуясь, дает начало другим в процессе, так называемой с т р о б и л я ц и и. При этом происходит деление полипа путем поперечных перетяжек, врезающихся в тело полипа до тех пор, пока из него не получится с т р о б и л а — ряд молодых медуз, располагающихся вогнутыми сторонами зонтиков вверх. Медузки, начиная с верхней, отрываются постепенно, переворачиваются выпуклой стороной вверх и начинают свободноплавающий образ жизни. Сцифомедузы плавают, сокращая свой зонтик до 140 раз в минуту. Величина их может достигать в поперечнике до 40 см и даже до 2 м при длине щупалец 15 м. Такой крупной формой является северная *Cyanea arctica*. Медузы — хищники, питаются планктоном и молодью рыб.

К сцифоидным медузам по своему строению относят весьма интересную группу ископаемых животных — конулярий, широко распространенных в толщах палеозойских пород. Систематическое положение ее неясно, и некоторые исследователи относят ее к различным группам беспозвоночных, в частности к брюхоногим моллюскам.

Группа конулярии (Conularia)

Своеобразные ископаемые животные, имевшие скелет из хитиноподобного, органического или рогового вещества и фосфорнокислой извести. Скелет имел форму или высокой четырехгранной пирамиды, поперечное сечение которой было квадратное, или форму цилиндра, замыкающегося сверху куполообразно, или другие формы. Во всяком случае, этот скелет или панцирь был гибким, о чем свидетельствуют находки конулярий с разнообразными деформациями его, указывающими, что он мог гнуться, не ломаясь. Каждая из четырех граней или сторон скелета конулярий несла с р е д и н н у ю б о р о з д к у, которой на внутренней поверхности панциря соответствовала перегородка или ребро. На поверхности панциря наблюдаются чередование тончайших ребрышек или рядов бугорков. Размеры скелета конулярий часто достигали 10 см, а в некоторых случаях даже 40 см. Стороны скелета в области устья могли переходить в лопасти, которыми животное, по-видимому, закрывало устье. На вершине некоторых панцирей конулярий имелись небольшие диски, при помощи которых животные, очевидно, прикреплялись к посторонним предметам. Для скелета конулярий характерна четырехлучевая симметрия, переходившая, вероятно, и на расположение важнейших внутренних органов. Различные представители конулярий (рис. 19—5, 6, 7, 8) были свободноплавающими формами, имели тонкостенные сигарообразные панцири, другие

с пирамидальными более плотными скелетами прикреплялись к дну.

Остатки конулярий встречаются с позднего кембрия до перми, немногие попадают в триасе и даже в нижней юре, но более всего распространены в силуре и девоне.

Если задаться целью найти наиболее близкие к конуляриям формы среди современных беспозвоночных, то больше всего сходных черт с ними мы найдем у представителей сцифоидных; у них четырехлучевая радиальная симметрия и, в частности, четыре перегородки в желудке. Эти перегородки располагаются так же, как перегородки или ребра с внутренней поверхности панциря конулярий. Важно еще и то, что современные сцифоидные медузы в своем онтогенезе проходят стадию, напоминающую конулярий.

КЛАСС КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (ANTHOZOA)¹

Полипы, принадлежащие к этому классу, имеют только полипидное поколение. Исключительно морские, большей частью колониальные, иногда одиночные животные. Колонии могут достигать крупных размеров. По количеству видов Anthozoa — наиболее крупный класс кишечнополостных, заключающий до 6 тыс. видов.

Строение коралловых полипов напоминает строение гидроидных, но значительно сложнее. Одиночные особи имеют цилиндрическое тело, подошва которого прикрепляется к морскому дну, на противоположном конце располагается рот. Венчик полых щупалец окружает ротовое отверстие. Число щупалец у одних (*Octocoralla*)² равно 8, у других (*Hexacoralla*) — 6, у многих современных достигает нескольких сотен (рис. 20). Длинная трубка, глотка, свешивается в пищеварительную (гастральную) полость. Глотка образована путем впячивания стенки ротового диска и потому направлена внутри эктодермой. Глоточная трубка сплюснута в одном направлении и в разрезе шелевидна. Пищеварительная полость выстлана энтодермой и разделяется мягкими перегородками на ряд камер. Перегородки состоят из мезоглеи внутри и энтодермы снаружи и растут от периферии полости к ее центру. Вверху перегородки прирастают своими внутренними краями к нижнему краю глотки, ниже него вдаются в гастральную полость. Свободный край перегородок утолщен, складчат и несет бахрому из эпителиальных нитей, содержащих стрекательные и железистые клетки. Эпителиальные нити играют важную роль в пищеварении.

¹ *anthos* — гр. — цветок.

² *octo* — лат. — восемь.

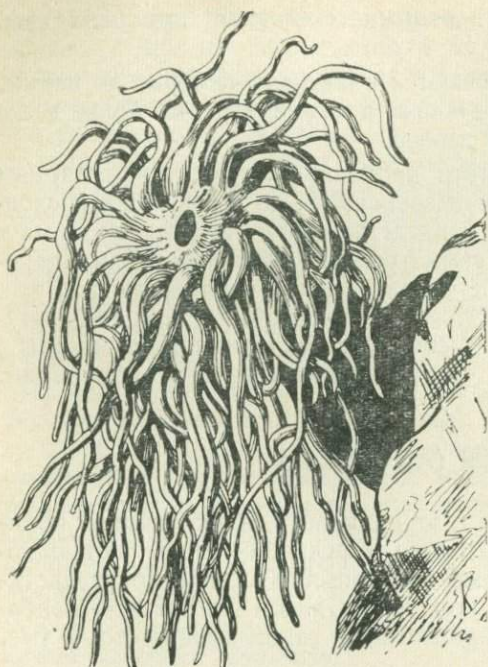


Рис. 20. Актиния *Anemonia sulcata*. Современная форма

Более сложная по сравнению с гидроидными организация коралловых полипов выражается еще в том, что вместо тонкой базальной перепонки, залегающей у гидроидных между энто- и эктодермой, коралловые полипы имеют толстый слой мезоглеи. Кроме того, у них наблюдается дифференциация мускульной ткани и гораздо сильнее выражено подкожное нервное сплетение.

Половые железы коралловых полипов образуются в мягких перегородках между энтодермой и мезоглеей. Половые продукты выходят через рот наружу в воду. Сперматозоиды, проникая в женские особи полипов, оплодотворяют яйца, находящиеся

в гастральной полости, которые остаются там у большинства полипов до появления личинки.

Для подавляющего большинства коралловых полипов характерно наличие опорных приспособлений — скелета, состоящего чаще всего из углекислой извести; часть кораллов имеет скелет из рогоподобного вещества. Строение известкового скелета у представителей различных групп кораллов различно. У *Ostocoralla* скелет состоит из микроскопических известковых иголок (спикул), залегающих внутри мезоглеи. Мезоглея некоторых кораллов (красный благородный коралл — *Corallium rubrum*)¹ несет так много спикул, что они, сливаясь в плотную массу, формируют твердый ветвящийся ствол, проходящий, как ось, по всем разветвлениям древовидной колонии.

Иначе устроен скелет шестилучевых кораллов. Каждая молодая особь, формирующаяся из личинки, выделяет снаружи клетками эктодермы подошвенную пластинку. Затем вокруг тела полипов образуется скелетная чашечка (*theca*), от которой внутрь тела растут

¹ *rubrum* — лат. — красный.

известковые перегородки — септы, выпячивающие перед собой стенку тела полипа далеко в его гастральную полость (рис. 21). Таким образом, восьмилучевые кораллы обладают в внутреннем (залегающим внутри мезоглеи) скелетом, тогда как у шестилучевых скелет внешний, лежащий снаружи от эктодермы и представляющий продукт ее выделения. В колониях чашечки соседних особей сливаются между собой или соединяются различными приспособлениями.

Известковые перегородки (септы) так же, как и мягкие перегородки, имеют определенное расположение и число их — важный систематический признак. Гастральная полость восьмилучевых кораллов разделяется восемью перегородками на восемь камер. Расположение септ у шестилучевых сложнее. Сначала у них образуются шесть пар перегородок первого порядка, и в гастральной полости появляется двенадцать камер. Последующие перегородки развиваются во всех интерсептальных камерах так, что числа перегородок в последовательных циклах будут 6, 12, 24, 48 и т. д.

Опорные приспособления отсутствуют лишь у одиночных (да и то не у всех) коралловых полипов. К таким принадлежат актинии, которые могут медленно ползать при помощи мускулистой подошвы и сильно сокращаться, превращаясь в твердый комок меньших размеров.

У коралловых полипов, кроме полового, наблюдается бесполое размножение в виде продольного или поперечного деления у одиночных и мягких актиний и почкования — у колониальных форм.

Класс коралловых полипов делится на пять подклассов.

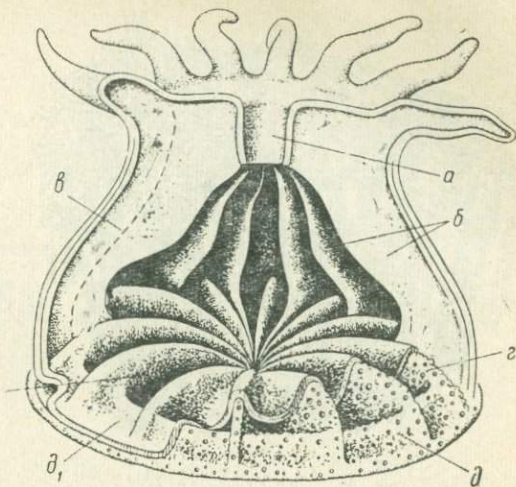


Рис. 21. Коралловый полип с отрезанной половиной вплоть до подошвы:

a — ротовод, *б* — септы, *в* — место, где в них проходит мускульное утолщение, *г* — скелетные перегородки (обнаженные), *г₁* — они же, покрытые тканями тела животного, *д* — кольцеобразное утолщение скелета (обнаженное), *д₁* — оно же, покрытое

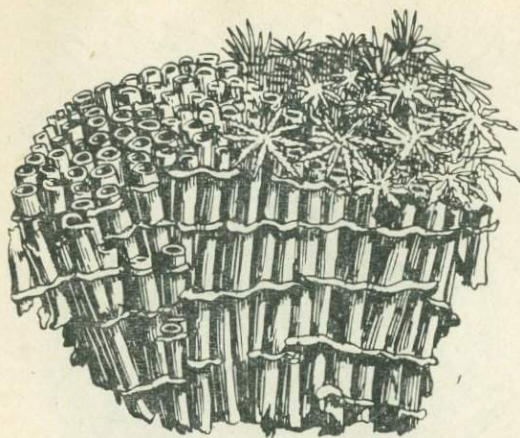


Рис. 22. Род *Tubipora* (общий вид)

1. Подкласс восьмилучевые кораллы (*Octocoralla*)¹

Колониальные коралловые полипы с восемью перисторазветвленными щупальцами и восемью перегородками в гастральной полости. Скелет восьмилучевых развивается в мезоглее. Подкласс включает отряды альционарий (*Alcyonaria*)², горгонарий (*Gorgonaria*)³, морских перьев (*Pennatularia*)⁴. Древовидно разветвленные

альционарии имеют скелет из спикул, рассеянных в мезоглее и образующих иногда известковые трубочки. У так называемых органчиков (*Tubiporidae*)⁵, встречающихся повсюду в современных коралловых рифах, плотные стенки образованы сросшимися спикулами. Скелет колонии состоит из большого количества трубочек, параллельных друг другу или слегка расходящихся кверху. Перпендикулярно этим трубочкам располагаются горизонтальные известковые пластины, следующие через известные промежутки одна за другой. Формирование пластин происходит следующим образом: на определенном этапе роста колоний боковые стенки полипов, втягиваясь, соединяются между собой, склеробласты дают начало горизонтальной известковой пластине, внутри которой проходит сеть энтодермальных сосудов, соединяющих гастральные полости полипов колонии. Живая ткань, находящаяся ниже пластины, отмирает. В живом состоянии остаются лишь особи колонии, располагающиеся выше верхней пластины (последней), под нею находится мертвый скелет (рис. 22).

Кустистые колонии горгонарий имеют в осевой части роговой стержень, который обызвествляется в той или иной степени. Известный представитель горгонарий — красный благородный коралл со скелетом, окрашенным в различные оттенки красного цвета.

¹ *octo* — восемь.

² *alcyona* — гр.— мифол. имя.

³ *gorgona* — гр.— мифол. Медуза — Горгона.

⁴ *penna* — лат.— перо.

⁵ *tubus* — лат.— трубка.

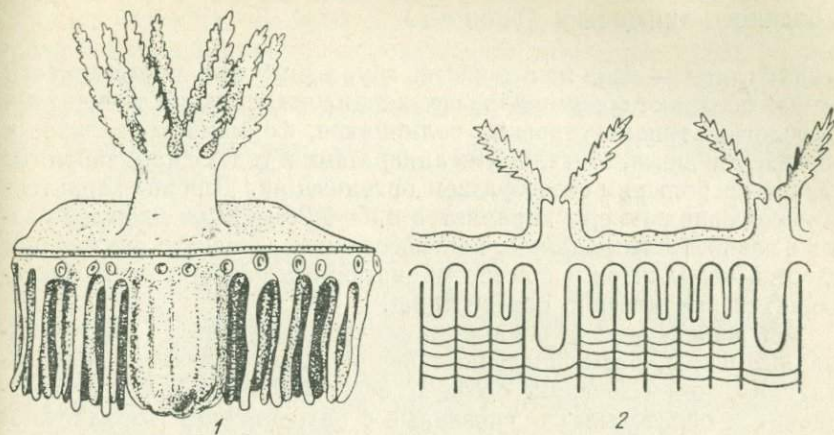


Рис. 23. Род *Heliopora*:

1 — полипы и прилегающая внеячейная ткань ценосарк (после удаления известкового скелета путем растворения), полип несет восемь перистых щупалец; во внеячейной ткани видны тонкие трубковидные отростки; 2 — схематический вертикальный разрез (мягкие части показаны точками, скелет — черным) (увелич.)

Морские перья с их роговым опорным стержнем почти не имеют обызвествления, за исключением присущих некоторым видам крупных известковых колючек, сидящих по краям «листьев» колонии.

В ископаемом состоянии восьмилучевые кораллы известны с триаса.

Представители современного колониального рода *Heliopora* (*helios* гр. — солнце) имеют скелет с ячейками двух родов: сравнительно широкие, называемые автопорами, и относительно узкие — сифонопоры. Живое тело колонии состоит из цилиндрических полипов и соединяющей их мягкой мясистой ткани, называемой ценосарком. Нижняя поверхность ценосарка несет тоже цилиндрические, мясистые отростки, более тонкие, нежели полипы (рис. 23). В то время как относительно крупные полипы сидят в автопорах, тонкие отростки ценосарка занимают сифонопоры. Ценосарк, т. е. внеячейная живая ткань, выделяет внеячейный скелет, или цененхиму.

Каждый полип и каждый цилиндрический отросток своим основанием выделяет тонкую горизонтальную известковую пластинку. Время от времени полипы и отростки отделяются от дна и поднимаются кверху, наращивая вертикальный ряд этих образований (днищ). У рода *Heliopora* присутствуют также и радиальные известковые перегородки, которые, однако, развиты слабо.

2. Подкласс днищевики (Tabulata)

Табуляты — одна из основных групп Anthozoa, представители которой обладают общими для всех коралловых полипов элементами морфологии: типами строения полипняков, формами кораллитов и чашечек, днищами, септальными аппаратами и т. д. Однако табуляты отличаются большим своеобразием организации. Для них характерны небольшие размеры кораллитов с $d=0,25-4,0$ мм, хорошо развитые разнообразные днища, приспособления для связи внутренних полостей кораллитов и обычно миниатюрные размеры септ, развивающихся значительно слабее днищ.

В подавляющем большинстве случаев табуляты — колониальные организмы, размножавшиеся различными способами почкования, при котором дочерние особи не отделялись полностью от материнских и образовывали связанные с материнскими кораллитами побеги. Половое размножение у них также было, но личиночные стадии табулят пока неизвестны.

В начале своего развития колонии (как массивные, так и кустистые) заключают молодые кораллиты с тонкими простыми стенками. Кораллиты как бы стелятся по субстрату и лишь потом занимают вертикальное положение, приобретая типичные для них родовые признаки.

Полный скелет колонии — полипняк — может быть: а) массивным, в котором кораллиты плотно примыкают друг к другу всей своей поверхностью и имеют призматическую форму; б) кустистым, когда кораллиты объединяются промежуточными скелетными образованиями и имеют форму цилиндрическую или овальную.

Больше всего распространены массивные полипняки с многоугольными кораллитами и весьма разнообразными формами колоний (шарообразными, полусферическими, корковидными, желвакообразными, дискоидальными, неправильными и т. д.). При этом кораллиты в полипняке расходятся от точки прикрепления колоний радиально или располагаются параллельно друг к другу, если колония развивается в виде массивной корки. Разнообразие формы обычно зависит от экологических условий.

В кустистых колониях кораллиты, отделенные друг от друга свободным пространством, имеют обычно круглое или эллиптическое сечение (р. *Syngnora*), но среди кустистых форм большую группу составляют колонии с угловатым или округлоугловатым очертанием кораллитов. В пределах колонии кораллиты табулят характеризуются довольно постоянным диаметром, достигая его еще в начале роста.

Углубление в верхней части кораллита, где сидел полип зооид, называется чашечкой и бывает очень разнообразно по форме. Форма чашечки отражает форму основания зооида. Скелетные образования, которыми внутренние полости кораллита сооб-

щаются друг с другом, представляют собой соединительные образования и являются одной из характернейших особенностей табулят. (Они имели значение при колониальном питании, а также были основой, на которой возникали побеги юных кораллитов.) Соединительные образования разделяются на три типа:

- 1) соединительные поры, переходящие в соединительные каналы;
- 2) соединительные трубки;
- 3) соединительные горизонтальные пластины.

Соединительные поры типичны для всех фавозитид. Это отверстия, пронизывающие стенку и соединяющие одновременно несколько кораллитов. В подавляющем большинстве фавозитиды имеют поры с круглым очертанием. *Расположение пор — систематический признак* и в совокупности с другими признаками позволяет хорошо разграничивать роды. Размеры пор и количество их рядов часто служат видовыми и подвидовыми признаками. Так, например, для рода *Favosites* характерно расположение пор вертикальными рядами на гранях кораллитов.

Соединительные трубки — характерная черта морфологии некоторых представителей табулят (подотряд *Syringoporidae*). Это радиальные выросты на стенках кораллитов (или как бы оттянутые при расхождении кораллитов соединительные поры). Расположение соединительных трубок важно в систематике семейств, а диаметр соединительных трубок, их длина и частота — видовой и подвидовой признак. Соединительные трубки могут располагаться либо беспорядочно (р. *Syringopora*), либо правильно ориентироваться в вертикальные ряды.

Соединительные пластины и разнообразные горизонтальные расширения стенки являются важнейшими признаками для некоторых семейств и отрядов. Соединительные пластины могут располагаться, непосредственно налегая одна на другую или отстоять друг от друга со значительным интервалом. Современные тубипоры обладают более простыми соединительными пластинами, в плоскости которых располагаются каналы для сообщения кораллитов.

С радиальными складками тела зооида связаны вертикальные скелетные элементы, называемые септальными образованиями, или с е п т а л ь н ы м а п п а р а т о м. Он отражает характерную черту строения мягкого тела кораллового полипа и очень важен в систематике. Отличительной особенностью септального аппарата табулят является его малая величина (сравнительно с подобными образованиями у ругоз) и преобладающее значение не сплошных септ, а распадающихся на свободные септальные шипы, трабекулы и т. п. У табулят отсутствует типичный для тетра- и гексакораллов определенный порядок в заложении септ. Одновременно для многих

родов табулят характерно то или иное постоянное число рядов септальных шпиков и т. п. образований. Для тетрадеид, которые обладают четкой фиксацией септ, число рядов их равно четырем. Табуляты со сплошными септами довольно редки и чаще встречаются в составе древней фауны (ордовик).

Осевая зона кораллитов подавляющего большинства табулят не имеет никаких скелетных образований и пересекается только днищами. Лишь иногда в результате закручивания осевых краев шпиков может образоваться подобие столбика. Это лучше всего выражено у некоторых гелиолитид. Днища представляют собою горизонтальные и наклонные скелетные элементы, пересекающие внутреннюю полость кораллита. У большинства табулят днища простые горизонтальные, хотя они всегда несколько изгибаются. Поверхность днищ часто образует углубления, желобки и т. п. У некоторых форм днища могут быть лоскутообразными или иметь характер пузырчатой ткани. Для сирингопорид особенно характерны воронкообразные днища.

Периферическая пузырчатая ткань выражена у табулят слабо, но встречается у некоторых родов. Тот или иной тип днищ в совокупности с другими признаками является одним из важных родовых признаков.

ОТРЯД FAVOSITIDA

Массивные полипники различной формы (желвакообразной, шаровидной, полушаровидной, дискоидальной, ветвистой и др.), сложенные радиально расходящимися, параллельными или стелющимся кораллитами. Сечение кораллитов округломногоугольное или сдавленной полулунной формы.

Кораллиты соединяются друг с другом порами, которые иногда переходят в соединительные каналы. Обычное расположение пор или по стенкам, или по углам кораллитов правильными или беспорядочными одиночными или несколькими вертикальными рядами.

Септальные образования в виде ребер или пластинок, сплошных или шиповатых по краям, а также в виде продольных струек или бороздок, особенно отчетливых в чашечках. Могут быть также в виде вертикальных рядов шпиков, бугорков или чешуек, длина которых различна.

Днища горизонтальные, изогнутые, пузырчатые, воронкообразные могут быть неполными, иногда отсутствуют.

Размножение промежуточным почкованием. Поздний ордовик — поздняя пермь, изредка в мезозое.

Род *Favosites* Lamarck, 1816 (рис. 24—2)
(*favus* — пчелиные соты)

Многоугольные в поперечном разрезе, призматические кораллиты плотно прилегают своими стенками друг к другу. Стенки пронизаны порами, расположенными правильными рядами только на гранях кораллитов, посредством пор смежные ячейки сообщаются между собой. Септальные образования или развиты слабо — обычно в виде вертикальных рядов шипиков на стенках кораллитов — или отсутствуют. Днища горизонтальные, обычно хорошо развитые. Представители рода и близкие к нему формы были рифообразующими в силуре, девоне, реже в карбоне и перми.

ОТРЯД SYRINGOPORIDA

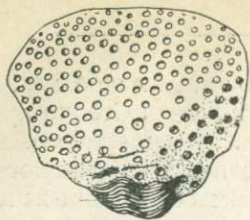
Кустистые колонии, состоящие в большинстве случаев из несоприкасающихся, радиально-параллельных или расходящихся кораллитов, вертикально поднимающихся над субстратом. Кораллиты по форме или цилиндрические, или многоугольные, сдавленные, сообщающиеся между собой частыми или, наоборот, очень редкими соединительными трубками различной длины и диаметра. Соединительные трубки располагаются или вертикальными рядами, или беспорядочно.

Септальные образования представлены вертикальными рядами шипиков, иногда полых внутри и нередко сильно вдающихся в полость кораллитов.

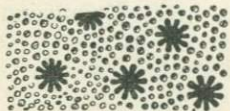
Днища по форме различны. Наиболее обычны воронкообразные с осевым каналом или без него, вогнутые полные и неполные, неправильные и пузырчатые. Вдоль стенок кораллитов на ограниченных их участках иногда наблюдается пузырчатая ткань. Размножение — промежуточным почкованием; молодые особи возникают от выростов соединительных трубок или пластин, реже — непосредственно от материнских кораллитов. Средний ордовик — ранняя пермь.

Род *Syringopora* Goldfuss, 1826 (рис. 24—3)
(*syrix* — гр. — дудка)

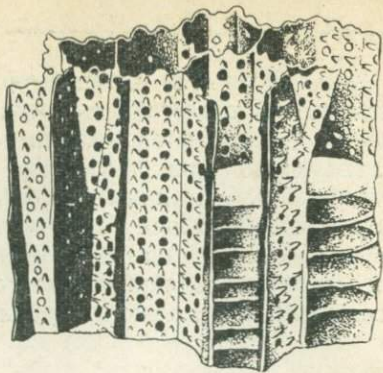
Всегда кустистые колонии различной формы. Кораллиты — цилиндрические, обычно с тонкой стенкой. Сообщение кораллитов друг с другом осуществляется многочисленными соединительными трубками, длина которых весьма различна. Соединительные трубки обычно не имеют строгой ориентировки, беспорядочные. Днища чаще всего воронкообразны. Септальные образования в виде вертикальных рядов хорошо развитых разнообразных шипиков, нередко полых внутри. Представители этого рода распространены в силурийских, девонских и каменноугольных отложениях.



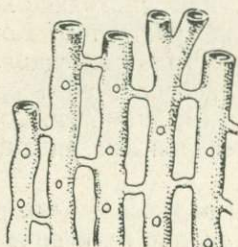
1a



1b



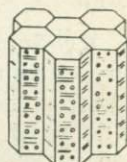
2a



3



5



2b



4a

4b

4b



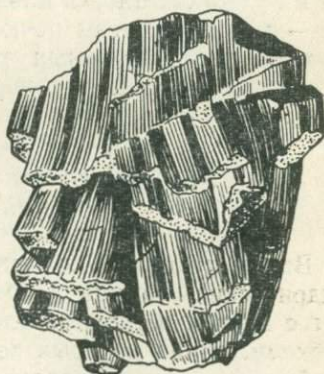
4c



4d



4e



6

Рис. 24. Гидроидные и коралловые полипы:

1 — общий вид полипняка рода *Heliolites* (a) и увеличенная часть его поверхности (b); 2 — род *Favosites* (увелич.), виды вертикальные ряды шипиков (a); 3 — род *Syringopora*; 4 — род *Tetradium* (a—e — поперечные сечения кораллита, показывающие развитие септ); 5 — род *Halysites*; 6 — род *Chaetetes*

ОТРЯД TETRADIDA

Исключительно разнообразные по форме и размерам полипняки в виде массивных, плотных построек, а также в виде петельчатых, хализитоподобных колоний, где кораллиты образуют неправильные одно- или многорядные цепочки, разделенные пространством. Полипняки могут быть также кустистыми и даже в виде одиночных трубок. Форма кораллитов в большинстве случаев призматическая преимущественно тетрагональная или округлопризматическая и лишь изредка цилиндрическая. Длинные узкие более или менее изогнутые кораллиты достигают в поперечнике не более 2 мм; стенки их тонкие, но плотные, не имеют никаких соединительных образований.

Характерной особенностью отряда является своеобразный септальный аппарат в виде четырех плоскоконических септ, расположенных крестообразно независимо от формы кораллитов. Септы всегда располагаются под прямым углом к стенке кораллита, не совпадая друг с другом в смежных кораллитах (между ними могут симметрично возникать септы второго и третьего порядка, появляясь не одновременно во всех кораллитах). Своими осевыми концами септы встречаются в центре кораллита и делят его на четыре части. Днища горизонтальные, тонкие и, как правило, очень редкие, иногда их нет совсем. Средний ордовик — низы ландоверийского яруса.

Род *Tetradium* Dana, 1843 (рис. 24—4)
(*tetra* — гр. — четыре)

Колонии массивные. Кораллиты тонкие, плотно сросшиеся, призматические, тетрагонального и другого очертаний. Четыре выдающиеся хорошо развитые септы разделяют стенку кораллитов. Днища многочисленные. Середина среднего ордовика — поздний ордовик.

ОТРЯД HALYSITIDA

Своеобразные кустистые полипняки, иногда почти массивные, сложенные длинными кораллитами, имеющими в поперечном сечении эллиптическое, округлое, гексагональное, тетрагональное и неправильное очертания. Кораллиты связаны друг с другом при помощи бокового срастания, наблюдающегося вдоль всей линии их соприкосновения. Наиболее характерно однородное боковое срастание с двух сторон, так что кораллиты примыкают друг к другу узкими сторонами и образуют длинные свободные или соединяющиеся между собой цепочки. Иногда между ними имеются прямоугольные промежуточные трубки. Колония при этом становится компактной и напоминает массивные формы других табулят.

Чашечки кораллитов неглубокие, края их гладкие, септальный аппарат в них выражен хорошо. Стенки кораллитов толстые, на них располагаются вертикальные ряды острых шипиков, концы которых загнуты вверх. Шипики иногда достигают центра кораллита и там, скручиваясь, образуют подобие столбика. Хорошо развитые днища обычно горизонтальны или слабоогнуты. Размножаются боковым и промежуточным почкованием. Ордовик — лудловский ярус.

Род *Halysites* Fischer von Waldheim, 1813 (рис. 24—5)
(*halysis* — гр. — цепь)

Полипняк состоит из трубчатых кораллитов эллиптического или округлого сечений, сжатых с боков. Кораллиты с толстыми стенками срастаются друг с другом своими узкими краями, образуя цепочкообразные ряды. Днища горизонтальные. Септы в виде вертикальных ребрышек или многочисленных шипиков. Между овальными кораллитами имеются промежуточные прямоугольные трубки. Верхи ордовика — лудловский ярус.

Экология и тафономия. Табуляты были морскими стеногалинными животными, и остатки их чаще всего встречаются в карбонатных породах совместно с раковинами брахиопод, фораминифер и остатками других морских беспозвоночных животных. В подавляющем большинстве случаев они расселялись на твердых участках дна прибрежных зон моря. Как показывает изучение географического распространения табулят, они расселялись в более широких температурных и фациальных пределах, чем позднейшие Anthozoa. Но в то же время следует сказать, что на формирование скелета животного сильно сказывались климатические и в особенности сезонные изменения. Табуляты довольно часто встречаются в сожигательстве с другими кишечнополостными и червями.

Геологическое распространение. Табуляты имеют большое биостратиграфическое значение. Остатки табулят начинают встречаться в кембрийских отложениях. Наибольшее количество их скелетов известно из ордовикских, силурийских и девонских отложений. В каменноугольных и пермских образованиях они встречаются редко, а в мезозойских и кайнозойских породах достоверных остатков табулят не обнаружено. В основной массе табуляты вымирают к концу палеозоя.

Методика изучения ископаемых табулят. Для определения табулят необходимо тщательно изучить как внешние, так и внутренние признаки скелетных образований.

При рассмотрении колонии с поверхности необходимо обращать внимание на чашечки кораллитов, характер эпитеки кораллов, расположение пор на обнаженных стенках кораллитов и другие особенности строения колонии.

Изучение внутреннего строения производится при помощи из-

готовления ориентированных шлифов двух типов — поперечных (тангенциальных) и продольных (радиальных). Продольный шлиф должен проходить в плоскости роста кораллитов, поперечный — перпендикулярно к ориентировке кораллитов. Изучение шлифов производится при помощи бинокулярной лупы и биологического микроскопа. Для измерения необходимо иметь окуляр-микрометр или счетную линейку с ценой деления 0,1 мм.

Вместо шлифов можно изготавливать ориентированные полированные пришлифовки и изучать их под бинокуляром при различном освещении. Можно также протравливать поверхность таких пришлифовок кислотами, покрывать ее коллоидальной пленкой и затем изучать эту пленку как шлифы под бинокуляром.

3. Подкласс гелиолитиды (*Heliolitida*)

Скелет гелиолитид эктодермального происхождения, отличающийся тем, что он производится не только эпителием отдельных зооидов, но и ценосарком — живой частью колонии, связующей зоонды. Поэтому скелет гелиолитид состоит из двух частей: оснoвнoй, построенной зооидами, представляющей собой скелет кораллитов, и промежуточной, сформированной ценосарком и представляющей различные скелетные образования, называемые цeнeнxиmoй. Обе части скелета тесно связаны между собой.

Для всех гелиолитид характерен плотный массивный полипняк без свободного ветвления кораллитов. Форма полипняков бывает корковидной, пластинчатой, желвакообразной, дискоидальной, полушаровидной и т. п. Кораллиты гелиолитид всегда отчетливо выражены, хотя и не всегда имеют самостоятельную стенку. Большинство родов, впрочем, имеют стенку в вполне оформленном виде независимо от того, окружены ли кораллиты промежуточными трубками, как наблюдается у рода *Heliolites*, или нет. Кораллиты, т. е. трубки, всегда имеют звездчатое или округлое поперечное сечение и пересекаются днищами.

Чашечки кораллитов, как правило, имеют очертания звезды, где лучами являются септальные образования. Особенностью гелиолитид является постоянное число септ или других септальных образований, всегда равное двенадцати. Септальный аппарат подавляющего большинства гелиолитид состоит из двенадцати рядов септальных шипиков, сильно загнутых кверху.

У большинства представителей гелиолитид днища горизонтальные или слабо изогнуты, изредка они несколько выпуклы. У некоторых наблюдаются даже сильно выпуклые и неполные днища. Часто днища имеют многочисленные вертикальные шипики. Древнейшие гелиолитиды не имели днищ. Ранний и средний палеозой.

Род *Heliolites* Dana, 1848 (рис. 24—1)
(*helios* — гр. — солнце)

Полипники шаровидные, полушаровидные, пластинчатые, грибообразные, клубневидные на небольшой ножке, изредка ветвистые. Цилиндрические кораллиты в поперечном сечении овальные или круглые. Внутренняя сторона стенок складчатая и зазубренная, но может быть также не складчатой, цельноокругленной. Септы у одних видов развиты хорошо и достигают центра кораллитов, у других они остаточны или их нет. Количество септ, как правило, равно двенадцати. Днища многочисленные, иногда с шипами. Вокруг кораллитов располагается цененхима из призматических трубочек (сифонопор) с многочисленными днищами, более частыми, чем в кораллитах. Силур — девон.

4. Подкласс четырехлучевые кораллы (*Tetracoralla*), или ругозы (*Rugosa*)

Четырехлучевые кораллы, или ругозы, имеют весьма характерные септы двух порядков. Одни из них, б о л ь ш и е, образуются в четырех секторах окружности чашечки и располагаются перисто по отношению к главной и двум боковым септам. Другие, м а л ы е, септы появляются на разных стадиях развития коралла в промежутках между большими септами, чередуясь с последними.

Палеозойские вымершие одиночные и колониальные кораллы. Как и ныне живущие, Anthozoa, обитали исключительно в морях. На ранних стадиях развития почти всегда прикреплялись к субстрату, во взрослом состоянии могли свободно лежать на дне или быть частично погруженными в ил.

Формы одиночных и колониальных ругоз различны. Одиночные были чаще коническими или цилиндрическими, изогнутыми, тупыми или заостренными к основанию. Конусы одиночных кораллов имели различную ширину и длину; укорачиваясь, они могли становиться грибообразными или дисковидными. Значительно реже они приобретали пирамидальную или туфлеобразную форму, в последнем случае кораллы имели одну или несколько крышечек, качавшихся на особом шарнире, могущих свободно приподниматься и опускаться. На внешней стенке их образовывались морщинки *gigae* или кольцевые линии нарастания, а также продольные ребра, соответствующие промежуткам между септами. Значительно реже развивались бугорки, шипы и т. п.; поверхность кораллов могла быть также гладкой, но в том и другом случаях на ней присутствуют поперечные знаки нарастания и морщинистость (рис. 25, 26).

Колониальные формы ругоз были к у с т и с т ы м и, или м а с-

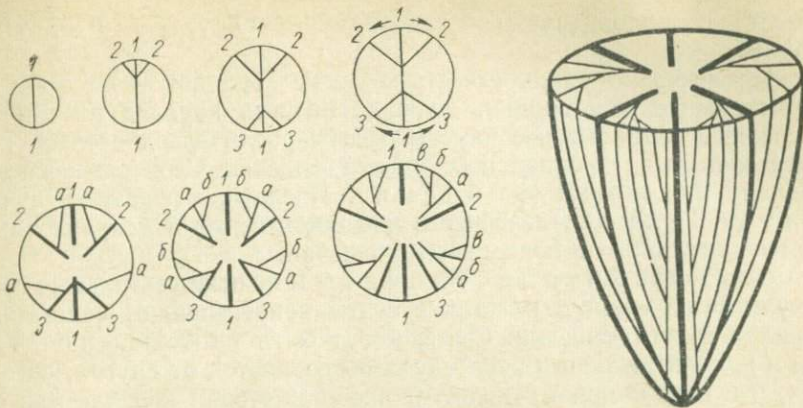


Рис. 25. Схема развития основных скелетных перегородок у ругоз.

Слева — стадия онтогенетического развития одиночного коралла из подкласса Rugosa: 1, 2 и 3 — перегородки первого порядка, возникающие одна за другой (2 — боковые, 3 — дополнительные боковые); а, б, в — перегородки второго порядка, возникающие одна из другой. Справа — схема расположения основных перегородок у одиночного коралла

с и в н ы м и, круглыми, овальными или многоугольными в поперечном сечении, кораллиты в них прямые или изогнутые, правильные или неправильные, несущие иногда боковые выросты.

В кустистой или ветвистой колонии кораллиты не прилегают друг к другу, в массивной — они плотно соединены между собой. Среди массивных колоний выделяют призматические, кораллиты которых имеют полное развитие внешних стенок. Если стенки развиты неполно или отсутствуют, колонии называются астревидными. Обычно массивные колонии имеют общую стенку, охватывающую все кораллиты; на ней могут развиваться прикрепительные корневидные выросты. Форма таких колоний караваяобразная, шаровидная, полушаровидная, пластинчатая или неправильноотростковидная.

На верхнем конце одиночных кораллов и кораллитов колоний имеется углубление, где жил полип, называемое чашечкой. Чашечка своей формой и поверхностью отражает живую изменяющуюся поверхность нижней части тела полипа. Чашечки четырехлучевых

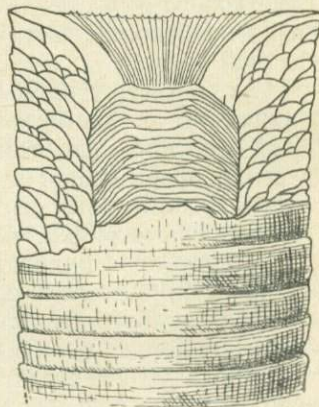


Рис. 26. Схематический рисунок строения одиночного коралла подкласса Rugosa.

Видны чашечка, септы, выпуклые днища, периферическая зона лузьярчатой ткани и наружная поверхность коралла с поперечными знаками нарастания и морщинами (*rugae*)

имеют воронковидную, бокаловидную, округлую и другие формы.

Чрезвычайно важная часть скелета кораллов — септы — вертикальные перегородки, делящие полость коралла на многочисленные вертикальные камеры. Септы росли вверх слоями, параллельными внутренней поверхности чашечки. Слои сложены волокнами или нитями (ф и б р а м и). Последние образуют лучи, или т р а б е к у л ы, лежащие в плоскости септы и направленные перпендикулярно к поверхности чашечки.

Септы могут быть п л а с т и н ч а т ы м и, если септальные трабекулы отлагаются в пластинке септы непрерывно от основания коралла до его чашечки. Септы могут быть также ш и п о в и д н ы м и, если каждая их трабекула обособляется от других, соседних, и в виде шипика отходит от внешней стенки коралла или от поверхности днщ и пузырьков.

На поперечных разрезах кораллов различаются септы тонкие, толстые, клиновидные, веретеновидные, булавовидные и т. п. Толстые пластинчатые септы иногда соприкасаются боками, тонкие обычно разделены промежутками или соприкасаются только на периферии, иногда, сливаясь между собой, образуют о б о д о к. Ободок может также образовываться концентрически наслоенными утолщениями внешней стенки.

На поперечных разрезах кораллов различают осевые и периферические концы септ. Толщина септ иногда увеличивается за счет известкового вещества — с т е р е о п л а з м ы, вторично отлагающейся на боковых частях тонкой септы и в области внутренней и внешней стенок.

Септы бывают прямые или изогнутые, иногда расщепленные, длинные, т. е. достигающие центра коралла, или укороченные. Очень короткие септы называются а м п л е к с о и д н ы м и. Иногда септы прерываются в зоне пузырей и не доходят до внешней стенки. Пластинчатые септы в полости коралла располагаются двусторонне симметрично, перисто или радиально.

Рассматривая индивидуальное развитие ругоз, удалось наблюдать появление вначале одной или двух противоположных септ, разделяющих полость коралла на две равные половины. Одна из этих септ называется г л а в н о й, другая — п р о т и в о п о л о ж н о й. В следующей стадии развития появляются две боковые септы, расположенные под некоторым углом к главной септе. Эти четыре первичные септы разделяют полость коралла на четыре квадранта, которые нередко хорошо видны даже на взрослой стадии. В следующих стадиях новые септы появляются только в четырех пунктах: две — по обе стороны от главной и по одной — около боковых септ¹. Перистое расположение септ часто сохраняется до взрослой

¹ Отсюда название — тетракораллы.

стадии, и тогда в главных квадрантах септы располагаются под углом к главной септе, а в противоположных — под углом к боковым септам. Иногда перистое расположение септ прослеживается и на внешней поверхности коралла. Септы ругоз почти всегда можно разделить на два чередующихся порядка; более длинные называются большими (первый порядок), более короткие — малыми (второй порядок).

Межсептальные промежутки в точках появления новых септ часто более широки, чем все остальные, и в них образуются особые ямки, называемые ф о с с у л а м и. При образовании фоссул в этом участке наблюдается не только расширение промежутков между септами, но и прогибание днищ. Часто формируется так называемая г л а в н а я ф о с с у л а в месте, где расположена главная септа. Главная фоссула бывает узкая или широкая, мелкая или глубокая, открытая в осевой части или закрытая септами, находящимися в соседстве с главной септой и изгибающимися друг другу навстречу. Иногда фоссула образуется и в области противоположной септы.

Внешняя стенка кораллита и септы, непрерывно нараставшие, являются вертикальными элементами скелета. Одновременно с этим полипы отлагали своей нижней частью тела горизонтальные элементы — д н и щ а. Форма днищ нередко очень выдержана и характерна. В самом простом случае днища горизонтальны и параллельны друг другу, но могут быть и расщепленными. Днища называются п о л н ы м и, если они протягиваются через всю полость коралла, не прерываясь; н е п о л н ы е — такие, которые могут примыкать к нижележащим днищам.

Днища делят на осевые и периферические. Они различаются по величине и наклону: осевые днища горизонтальны, периферические чаще наклонены к оси. Если осевые днища выпуклые, то периферические бывают вогнутыми, наклоненными к оси, горизонтальными и т. п.

Кроме днищ, у более сложных организованных кораллов на периферии развивается пузырчатая ткань, утолщающая стенку коралла. Она состоит из выпуклых известковых пластинок, как бы опирающихся друг на друга и образующих пузырьки, называемые д и с с е п и м е н т а м и. Пузырьки могут располагаться между септами, иногда прорывать периферические части септ и образовывать в них как бы вырезки. Величина и форма диссепиментов разнообразна, они могут образовывать зону пузырчатой ткани, ширина которой различна. Некоторые кораллы отличаются тем, что вся их полость заполняется пузырьками, замещающими днища и в центре полости.

Одиночные кораллы без пузырчатой ткани имеют массивную стенку, в которую на разную глубину входят наружные концы септ. Концы септ часто бывают настолько расширенными, что стенка

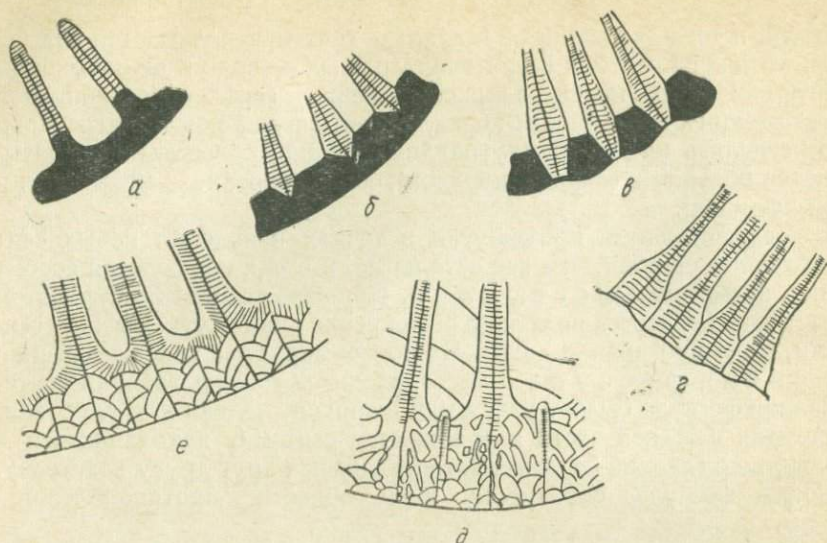


Рис. 27. Сопряжение перегородок со стенкой коралла:
 а, б, в, г — у кораллов без пузырьчатой ткани, д, е — у кораллов с пузырьчатой тканью

между ними исчезает или становится слабозаметной. Септы имеют в середине темную осевую линию, также входящую в стенку коралла.

Кораллы, имеющие пузырьчатую ткань, обладают более тонкими перегородками, но в главных квадрантах у них могут быть дополнительные отложения диссепиментов (рис. 27).

Внутренняя стенка коралла располагается внутри полости на границе зон днищ и пузырьков или по обе стороны подковообразных пузырьков. Внутренняя стенка может быть образована стенками пузырьков, которые нередко утолщаются стереоплазмой, а также, когда утолщенные септы сливаются между собой. Иногда внутренняя стенка образуется в зоне днищ, разделяя их на осевые и периферические; она образуется из осевых концов септ, сильно загнутых и примыкающих друг к другу.

У многих кораллов имеется так называемый столбик, или колюмелья, представляющий более или менее значительный выступ на дне чашки.

Простой столбик может быть образован утолщением одной или нескольких септ, их завиванием и выпячиванием дна чашки и бывает пластинчатым, тонким или толстым, грифельвидным или овальным, с гладкой или ребристой поверхностью, непрерывным или прерывистым, т. е. в виде шипа на каждом днище.

Сложный столбик бывает различной структуры: неправильной или правильной; последняя состоит из срединной пла-

стинки, радиальных пластинок и осевых днщ или осевой пузырчатой ткани. Столбик бывает хорошо или плохо ограничен. Радиальные пластинки в нем могут спирально закручиваться.

Тетракораллы размножались половым и бесполом путем. Бесполое размножение осуществлялось путем образования почек или делением. Почки возникали в осевой или периферической части полипа.

Половое размножение, вероятно, начиналось образованием яйцевых клеток, развитие которых приводило к образованию личинок. Личинки были свободноплавающими, что подтверждается широким распространением многочисленных видов тетракораллов. После прикрепления личинка превращалась в полип, который строил скелет, постепенно выроставший вверх.

Методика изучения ругоз. Для определения ругоз абсолютно необходимо изготовление пришлифовок и шлифов. Для этого образцы очищают от лишней породы, обмывают их, тщательно нумеруют и этикетировуют, отмечая следующие признаки: 1) колония или одиночный коралл, 2) форма и размеры колонии и ее кораллитов (то же для одиночного коралла), 3) форма чашечки, ее краев и дна, глубина чашечки, 4) скульптура внешней стенки кораллитов и стенки всей колонии, 5) форма прикрепительных образований кораллов, их расположение и размеры.

Подлежащие определению кораллы следует сфотографировать или зарисовать, прежде чем делать из них шлифы.

Делая шлифы, совершенно необходимо хорошо ориентировать их, причем поперечный и продольный разрезы должны делаться из одного экземпляра коралла. Поперечный шлиф делается строго перпендикулярным к оси коралла. Продольный разрез ориентируется с особым вниманием: нужно через центр чашечки в плоскости изгиба коралла провести линию и концы ее соединить линиями с острием коралла. После этого проводят линию по наименьшему и наибольшему изгибам коралла и соединяют линиями на поперечных пришлифовках концы проведенных линий, проведя эти линии через выход оси коралла. Если обломки коралла цилиндрические или призматические, продольный шлиф делается по фосуле или перпендикулярно к ней. При отсутствии фосулы шлиф можно сделать в любом направлении, но непременно через ось коралла.

В шлифе поперечного сечения наблюдают септальный аппарат, пузырчатую ткань и днща, которые при наличии септ видны между ними как вогнутые, выпуклые к оси коралла или прямые линии, иногда волнисто изогнутые и, наконец, как замкнутые круги. В продольном шлифе можно получить полное представление о горизонтальных образованиях кораллов, о внешней стенке его, о пузырчатой ткани, выполняющей полость коралла, или расположенной в периферической его части, а также о других элементах строения.



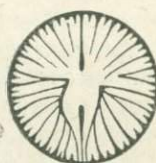
2



1a



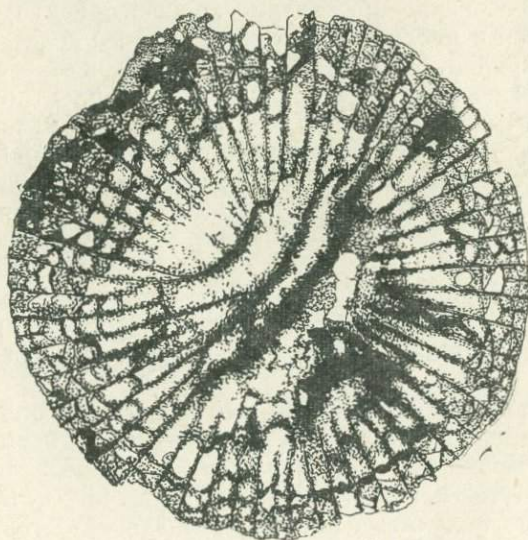
4a



1b



3a



4b



3b

Рис. 28. Ругозы:

1 — род *Zaphrentis*; 2 — *Lithostrotion junceum*, поперечный разрез колонии (x4); 3 — *Cystiphyllum cylindricum*; 4 — *Caninia juddi*; а — продольный и б — поперечный разрез

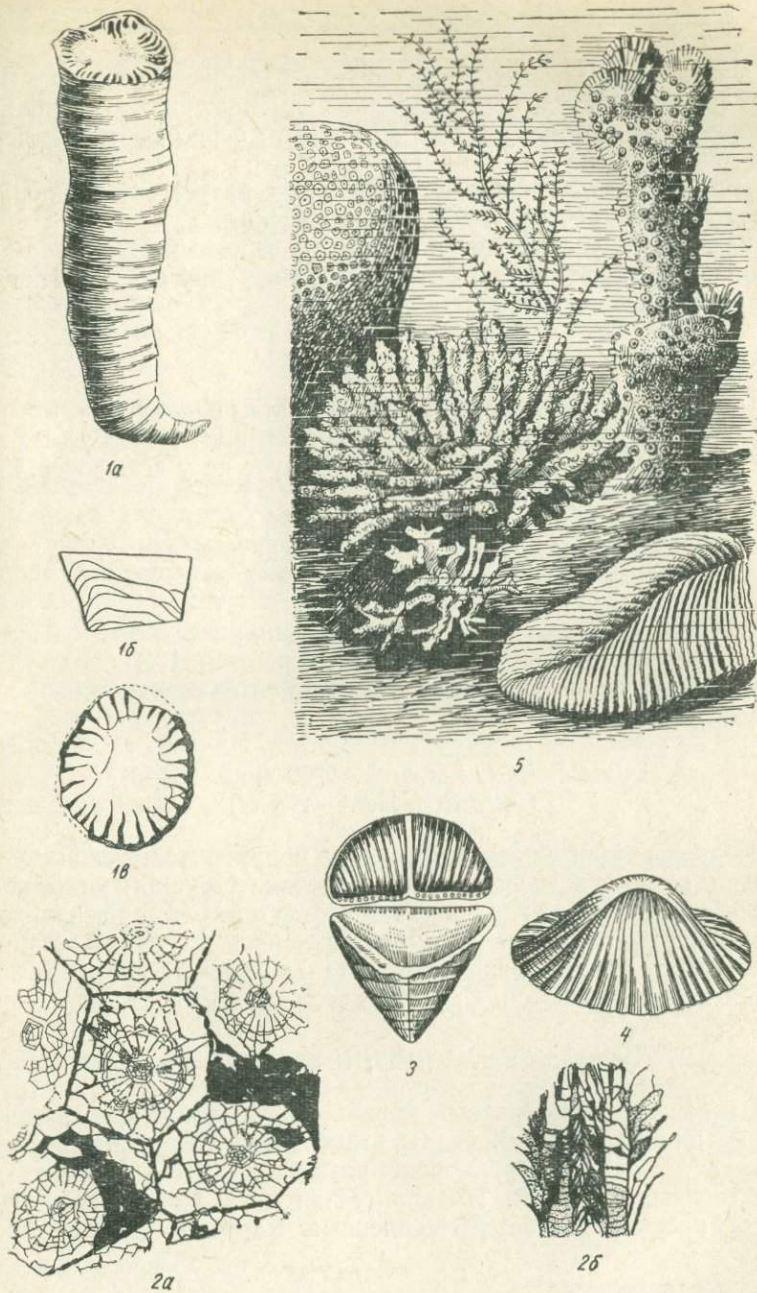


Рис. 29. Ругозы и гексакораллы:

1 — род *Amplexus*, общий вид коралла (а), продольный разрез (б); 2 — *Lonsdaleia floriformis*, поперечный разрез колонии (а), продольный разрез кораллита (б); 3 — *Calceola sandalina*, общий вид; 4 — род *Cycloletes*; 5 — представители современных шестилучевых кораллов, в центре род *Madrepora*

Необходимо отметить, что самое небольшое отклонение плоскости разрезов от оси коралла сильно изменяет картину днщ: они становятся как бы выпуклыми, вогнутыми, пересекаются по вертикали линиями септ и т. д.

Лучше делать несколько продольных разрезов кораллов, добываясь строго осевого продольного сечения.

Кораллы определяются по сечениям взрослых стадий, так как ранние стадии развития особи могут дать картину развития предкового рода или вида.

ОТРЯД CYSTIPHYLLIDA

Одиночные, реже колониальные кораллы с шиповидными, пластинчато-шиповидными, пластинчатými септами. Почти у всех развиты днща. Пузырчатая ткань присутствует не у всех родов. Средний ордовик — пермь.

Род *Cystiphyllum* Lonsdale, 1839 (рис. 28—3)
(*cysta* — гр.— пузырь, *phyllon* — гр.— лист)

Одиночные, редко почкующиеся цилиндрические или конические кораллы, иногда несущие корневые отростки. Пузырчатая ткань, выполняющая полость коралла, разделяется на осевую и периферическую. Силур.

Род *Calceola* Lamarck, 1799 (рис. 29—3)
(*calceola* — лат.— туфля)

Кораллы туфлеобразной формы без прикрепительных выростов. Имеется одна открывающаяся крышечка. Нижняя уплощенная сторона коралла может быть слегка изогнутой. Септы расширяются до соприкосновения друг с другом, на взрослых стадиях роста они не достигают центра. Резкие горизонтальные днща иногда расщепляются или утолщаются. Средний девон.

Род *Caninia* Michelin, 1840 (рис. 28—4)

Одиночный рогообразный коралл, в поздней стадии развития нередко цилиндрический. Септы относительно короткие, особенно в конечной стадии роста. Хорошо развита открытая фоссула с короткой главной септой. Имеется узкая зона пузырьчатой ткани. Днща плоские, слабо расщепленные. Карбон — ранняя пермь.

ОТРЯД STREPTELASMATIDA

Одиночные, реже колониальные кораллы. Колонии обычно ветвистые. Септы тонкие, пластинчатые. Как правило, наблюдается

главная фосула. У примитивных форм септы толстые, расположенные перисто. Пузырчатая ткань отсутствует. У кораллов, организованных более сложно, септы тонкие, пузырчатая ткань имеется. Средний ордовик — пермь.

Род *Amplexus* Sowerby, 1814 (рис. 29—1)
(*amplexus* — гр. — окружный)

Одиночные и колониальные кораллы. Колонии ветвистые. Перегородки одного порядка, короткие до величины менее половины радиуса коралла, а иногда едва заметные. Пузырчатой ткани нет. Карбон — пермь.

Род *Zaphrentis* Raf. et Cliff, 1820 (рис. 28—1)
(*za* — гр. — очень, *phrentis* — гр. — перегородка)

Одиночный, рогообразный конический коралл, на наружной поверхности которого бывают продольные вертикальные ложные ребра (*pseudocostae*), чередующиеся с перегородками, расположенными внутри чашечки. Днища более или менее выпуклые. Главная, противоположная и боковые септы доходят до середины чашечки коралла. Короткие добавочные перегородки развиты в периферической зоне чашечки.

Главная перегородка часто укорачивается, располагаясь в хорошо развитой фосуле.

Столбик и пузырчатая ткань отсутствуют. Силур — карбон.

ОТРЯД EVENKIELLIDA

Колониальные кораллы с хорошо развитым почкованием. Септы радиальные, пластинчатые. Пузырчатая ткань хорошо развита. Днища редко полные, периферические. Силур — пермь.

Род *Lithostrotion* Flem, 1828 (рис. 28—2)
(*lithos* — гр. — камень, *strotion* — балки)

Колониальные кораллы ветвистой и призматической формы. Септы примыкают к внешней стенке кораллитов, днища приподнятые к столбику, слабо расщепленные. Зона пузырчатой ткани узкая или отсутствует. Имеется хорошо развитый округлый или пластинчатый столбик, обычно непрерывный и лишь редко — прерывистый. Визейский и намурский ярусы.

ОТРЯД COLUMNARIIDA

Обычно колониальные, изредка одиночные кораллы. Септы пластинчатые, иногда расположенные перисто. Днища могут быть пол-

ными и неполными. Многие роды имеют пузырчатую ткань. Средний ордовик — пермь.

Род *Lonsdaleia* М'Соу, 1849 (рис. 29—2)
(по имени ученого — Лонсдейль)

Массивные и ветвистые колонии. Септы, как правило, развиваются только от внутренней стенки к центру, на периферии чашечки они прерываются. Пузырчатая ткань всегда хорошо развита. Днища располагаются между столбиками.

Экология и тафономия. Ругозы были жителями открытого моря с нормальной соленостью. Они существовали на различных глубинах и встречаются в известняках, мергелях и глинах. Ругозы вели прикрепленный образ жизни, но часто одиночные кораллы были прикреплены только на молодых стадиях. На взрослых стадиях они обламывались и продолжали развиваться лежа на дне. После смерти скелеты тетракораллов могли перемещаться и захороняться вдали от места жизни.

Нередко скелеты тетракораллов, переполняя слои, являются породообразующими. В палеозое они совместно с табулятами, водорослями и др. принимали участие в создании биогермов и даже рифов.

Геологическое распространение. Четырехлучевые кораллы имеют крупное значение при решении вопросов стратиграфии палеозойских образований. Их остатки известны с начала среднего ордовика и до конца перми.

5. Подкласс шестилучевые кораллы (*Hexacoralla*)

Шестилучевые кораллы характеризуются расположением перегородок, микроскопическим строением скелета, радиальной симметрией и более слабым развитием днищ. Кроме того, у многих шестилучевых кораллов чашечка и септы весьма пористы, хотя у других при этом эти скелетные элементы так же плотны, как у четырехлучевых кораллов.

Количество основных перегородок первого порядка у шестилучевых кораллов равно шести (как у ругоз). Затем во всех без исключения межперегородочных камерах образуется по перегородке. Шесть первых перегородок составляют так называемый первый цикл, между ними появляются шесть перегородок второго цикла, а за ними двенадцать перегородок третьего цикла. Затем следуют двадцать четыре перегородки четвертого цикла и т. д.

Строение скелета шестилучевых кораллов отличается тем, что оно массивно, тогда как у восьмилучевых скелет состоит из спикул. Днища шестилучевых кораллов могут быть иногда недоразвиты,

септы тонкие. Щупальцы простые, цилиндрические, пальцеобразные. Представители шестилучевых кораллов — одиночные и колониальные формы.

Род *Cyclolites* Lam. (рис. 29—4)

Одиночный коралл, круглой или эллиптической формы, выпуклой сверху и плоской снизу. Коралл покрыт морщинистой эпитекой и имеет очень много тонких септ, соединенных между собою перемычками (синаптикулами). Юра — эоцен.

Род *Madrepora* Linné (рис. 29—5)

Главнейший рифообразующий современный коралл. Колонии кустистые, сильно ветвящиеся, достигают высоты 4 м. Кораллиты тонкие, трубчатые, находящиеся в общей, внеячейной, скелетной ткани. Шесть или двенадцать радиальных перегородок, из которых две, расположенные друг против друга, в центре срастаются. Днища и листочки отсутствуют. Палеоген — ныне.

Экология, тафономия и геологическое распространение. Остатки древнейших шестилучевых кораллов известны из отложений среднего триаса. Таким образом, они начинают развиваться сразу же вслед за исчезновением табулят и ругоз. Как мезозойские, так и современные шестилучевые кораллы принимают участие в формировании крупных рифов. Последние приурочены к тропическим частям Тихого, Индийского и Атлантического океанов, там, где средняя годовая температура воды не опускается ниже 18°—20°C. Коралловые полипы достигают там крупных размеров (колонии мадрепор более 2 м в диаметре, высота их более 4 м). Из массивных известковых скелетов кораллов слагаются многочисленные подводные и надводные скалы (рифы).

Очень распространены рифы у побережья Австралии, где они протягиваются на 1800 км вдоль восточного берега австралийского материка. Много рифов у Зондских островов, но еще больше — в центральной части Тихого океана, где кораллы образуют тысячи островов. В теплом Красном море кораллы распространяются наиболее далеко к северу. По своему характеру рифы разделяются на три типа: береговые, барьерные и кольцевые, т. е. атоллы. Береговые рифы представляют собой коралловые постройки, непосредственно окаймляющие самый берег суши, барьерные располагаются, как правило, на некотором расстоянии от берега, отгораживая собой часть водного пространства от открытого океана. Атолл имеет вид низкого кольца из коралловых построек. Внутрь атолла, едва выступающего из морских волн, находится лагуна.

Возникновение рифов (барьерных и кольцевых) объясняется различно: Ч. Дарвин предполагал, что кольцевые (атоллы) и барьер-

ные рифы образовывались из береговых благодаря постепенному опусканию дна. Так, в случае медленного опускания морского дна у какого-нибудь острова, окаймленного береговым рифом, остров будет уменьшаться в размерах, а коралловые постройки — разрастаться на стороне, обращенной к морю. Коралловые полипы нуждаются в хорошей циркуляции воды, обеспечивающей им необходимое количество кислорода. Одновременно они будут надстраивать риф кверху по мере опускания острова. В результате этого процесса береговой риф, окаймляющий остров, останется над водой, постепенно отделится от уменьшившегося в размерах острова и преобразуется в барьерный. В случае полного погружения острова риф превратится в кольцевой.

Другая группа ученых считает, что кораллы поселяются на мелководных участках, ранее выдававшихся над уровнем моря в виде гор и горных кряжей. Последние были постепенно разрушены атмосферными агентами настолько, что оказались под уровнем моря и на их месте возникли мелководные, удобные для поселения кораллов участки морского дна.

Есть еще несколько гипотез происхождения коралловых рифов, которые мы не будем здесь рассматривать. Однако можно высказать предположение, что образование рифов, по-видимому, могло осуществляться различными путями.

Образование надводной части современных рифов происходит позднее. Процесс этот протекает так: волны и приливы обламывают краевую часть рифа, выбрасывают обломки на его поверхность. Слои обломков увеличивается, промежутки между глыбами заполняются мелким обломочным материалом, пока на месте бывшего подводного рифа не получится мощный (до 4-х и более метров высоты) слой плотной, слежавшейся известковой массы. Затем ветер, волны и птицы заносят на риф семена различных растений, они заселяют появившийся над поверхностью воды кусочек суши, превращающийся постепенно в цветущий островок.

Рифообразующие кораллы всегда сожительствуют с зооксантами — одноклеточными жгутиковыми водорослями, которые поглощают углекислоту и выделяют кислород. Обычно рифообразующие кораллы для своего развития нуждаются в прозрачной воде, но некоторые формы легко переносят взмучивание и даже заиливание воды.

Тип черви (Vermes)

Очень разнообразные двустороннесимметричные животные, почти не имеющие твердых образований в теле. Передний конец тела несет рот, задний — анус. Черви принадлежат к трехслойным жи-

вотным; кроме экто- и энтодермы, у них хорошо развита мезодерма.

Для всех Vermes характерны следующие признаки: 1) двусторонняя симметрия тела, 2) толстый кожно-мускульный мешок, посредством которого черви передвигаются, 3) отсутствие настоящих конечностей (лишь у некоторых они есть — нечленистые и слабо дифференцированные).

Тип червей включает несколько самостоятельных групп, взаимоотношения между которыми еще недостаточно ясны.

Выделяют плоских (Plathelminthes, Platyodes), круглых (Nemathelminthes) и наиболее высокоорганизованных кольчатых червей (Annelida).

К плоским червям относятся червеобразные организмы с телом, уплощенным дорзовентрально. Они не имеют полости тела, пищеварительный канал у них примитивен, кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. К ним принадлежат свободноживущие морские или пресноводные, иногда наземные черви, тело которых покрыто мерцательным эпителием (турбеллярии), многочисленные сосальщики — паразиты беспозвоночных и позвоночных животных, а также ленточные черви (солитеры и др.).

К круглым червям принадлежат нечленистые, обладающие первичной полостью тела раздельнополые формы: брюхоресничные черви, волосатики, скребни, а также собственно круглые черви или нематоды (трихины, аскариды, ришта и др.).

К кольчатым червям относятся высшие черви с более сложной организацией тела, нежели у круглых червей. Главнейшие признаки аннелид следующие: 1) сегментированное тело (если во взрослом состоянии сегментация неясная, то в личиночном возрасте она выражена хорошо); 2) наличие в торичной полости тела, или целоме; 3) большинство имеет хорошо развитую кровеносную систему и часто дыхательную; 4) нервная система, состоящая из надглоточных ганглиев, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки (рис. 30—1).

Среди кольчатых червей различают классы: многощетинковые (Polychaeta), эхиуриды (Echiurida), малощетинковые (Oligochaeta) и пиявки (Hirudinea).

Геологическое значение имеют представители класса полихет подкласса сидячих (Sedentaria), обладающие твердыми скелетными образованиями.

КЛАСС МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ (POLYCHAETA)

Наиболее богатый представителями класс кольчатых червей, обитающих, за исключением единичных форм, в морях. Большинство из них ведет активный образ жизни: роется в илистых и песчаных

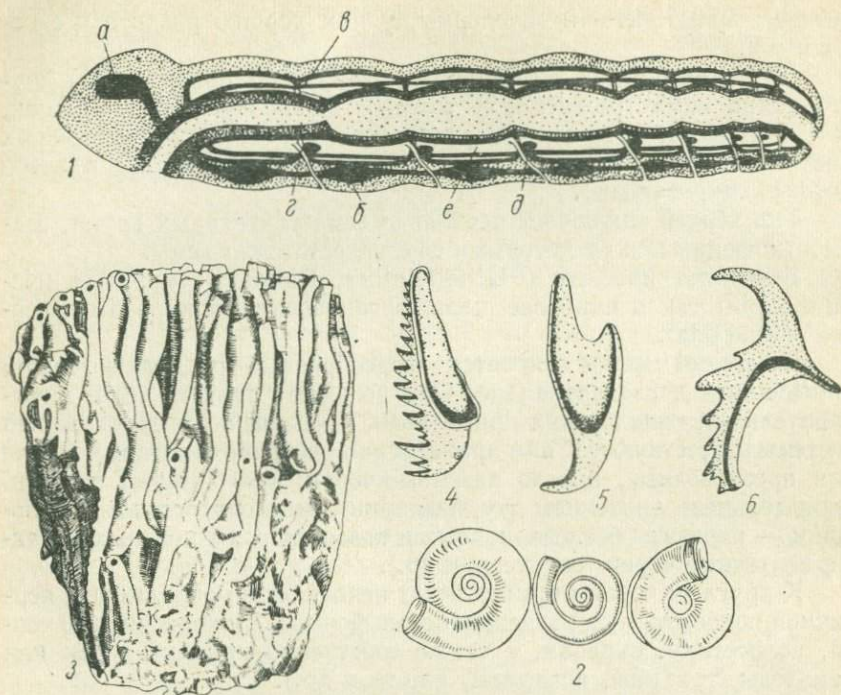


Рис. 30. Черви:

1 — схематический продольный разрез дождевого червя (а — надглоточный ганглий, б — брюшная нервная цепочка, в — перегородки между члениками тела; д — половые органы, е — целом); 2 — род *Spirorbis*; 3 — кусок известняка, образованный трубками рода *Serpula*; 4—6 — ископаемые сколекодонты (увелич.)

грунтах, плавают в воде, ползает по дну. Лишь представители некоторых *Sedentaria* обитают в известковых трубках, выделяемых эктодермой их тела. Размеры полихет достигают 3 м. В ископаемом состоянии от некоторых червей остаются обызвествленные челюсти, отпечатки щетинок и т. п.

Подкласс сидячие (*Sedentaria*)

Головная лопасть обычно слабо развита, а иногда даже редуцирована. Тело разделено на несколько отличающихся друг от друга отделов. Жабры расположены лишь на определенных участках тела, чаще всего на голове. П а р а п о д и — короткие, зачаточные, мускулистые, подвижные конечности, располагающиеся с боков тела попарно на каждом сегменте; развиты слабо. На переднем предротовом участке тела располагаются пестроокрашенные сильно разветвленные и перистые щупальцы.

Некоторые из них обладают одним или несколькими венчиками пестроокрашенных щупалец. Защитные известковые трубки родов *Serpula* и *Spirorbis* могут быть в той или иной степени извивающимися или спирально свернутыми. Упомянутые черви принадлежат к группе «трубкожилов».

Род *Spirorbis* Danton (рис. 30—2)
(spira — лат.— спираль; orbita — лат.— круг)

Раковина в виде известковой улиткообразно закрученной трубки. Вход в трубочку закрывается особой крышечкой, представляющей собой измененное щупальце червя. Раковинка рода *Spirorbis* напоминает раковинки некоторых простейших и моллюсков. Нижней стороной раковинка прикрепляется к водорослям, к камням, к колониям кораллов, раковинам моллюсков и любым подводным предметам. Ордовик — ныне.

Род *Serpura* Linnè, 1779 (рис. 30—3)
(serpens — лат.— ползущий, извивающийся)

Раковинка в виде неправильно изогнутой известковой трубки, прикрепляющейся к различным подводным предметам. Силур — ныне.

У некоторых кольчатых червей кутикула внутренней стенки глотки сильно утолщается и образует острые челюстные пластинки или хитиновые зубы. Глотка червей способна выворачиваться, и зубы хватают добычу.

В ископаемом состоянии зазубренные пластинки описываемого челюстного аппарата встречаются с нижнего палеозоя. Они называются с к о л е к о д о н т ы (рис. 30—4, 5, 6), что означает «зубы червей». В состав сколекодонтот входят органическое вещество (около 50%) и кремнезем (около 45%).

Весьма интересными и своеобразными ископаемыми остатками являются так называемые к о н о д о н т ы, найденные в ордовикских отложениях еще в середине прошлого столетия. Конодонты — очень мелкие гребневидные пластинки, представляющие, по-видимому, зубовидные образования. Внешне они напоминают сколекодонтоты.

Ряд признаков отличает конодонты от сколекодонтот: во-первых, конодонты состоят из фосфорно-кислого кальция, в слабой соляной кислоте они растворяются. Во-вторых, в отличие от сколекодонтот, имеющих черный цвет, конодонты почти прозрачны, цвет их колеблется от светлого, янтарного до светло-бурого. В-третьих, они несколько больше сколекодонтот, имеющих микроскопические размеры. Конодонты встречаются преимущественно в тонкозернистых осадках палеозоя и триаса. Обильные находки конодонтов, их

широкое распространение и большая изменчивость заставили исследователей уделить им значительное внимание, и в настоящее время они детально изучаются.

Весьма интересными являются ходы червей, в огромном количестве наблюдающиеся в некоторых породах. Ходы оставлены, по-видимому, червями-пескожилами, подобно тому, как представители современного рода *Arenicola* делают норку в песке. Представители рода *Arenicola* достигают более 30 см в длину, в песчано-глинистых грунтах они иногда настолько обильны, что грунт бывает неоднократно пропущенным через кишечники этих червей. Поедая ил, они углубляются в грунт на глубину 60—80 см. Несомненно, что подобные формы жили и в прежние геологические периоды. В толщах так называемого флиша ходы червей описывались под названием фукоидов.

Кольчатые черви, по-видимому, произошли от низших, несегментированных червей и представляют большую филогенетическую ветвь, центр которой составляют полихеты.

В своем исходном развитии черви, возможно, произошли от гребневиков, у которых обнаруживаются первые следы образования особого зародышевого пласта — мезодермы. Это подтверждается также присутствием у гребневиков двух различных плоскостей симметрии, одной пары щупалец и другими признаками перехода к двусторонней симметрии, появляющейся впервые у плоских червей.

Геологическое значение червей. Черви почти не имеют биостратиграфического значения. Проблематические остатки паразитических плоских червей обнаружены в насекомых каменноугольного, пермского и третичного возрастов. Круглые черви в ископаемом состоянии известны как паразиты насекомых начиная с каменноугольного периода. Они были найдены также в замороженных трупах у животных, заключенных в мерзлых почвах Сибири.

Кольчатые черви появились в докембрии. Для стратиграфии определенный интерес представляют сколекодонты, встречающиеся в сланцах и известняках всех геологических возрастов начиная с ордовика.

Остатки кольчатых червей и следов их жизнедеятельности имеют огромное значение для фациального анализа и палеогеографических построений. Следы жизни червей позволяют почти безошибочно определить нижнюю и верхнюю поверхность слоев, указывают на быстроту их затвердения, степень уплотнения в процессе диагенеза и т. д.

Тип членистоногие (Arthropoda)

Членистоногие — наиболее обширный по количеству видов тип животных. В современной фауне среди представителей этого типа насчитывается свыше 1 млн. видов.

Членистоногие (раки, пауки, многоножки, насекомые и др.) по своему строению весьма близки к кольчатым червям. Сходство это настолько велико, что некоторые современные исследователи и зоологи объединяют червей и членистоногих (как это делал сто лет назад Ж. Кювье) в один тип — членистые. Это объединение основано на наличии общей существенной черты строения — в н е ш н е й и в н у т р е н н е й с е г м е н т а ц и и. Будучи сегментированными, черви и членистоногие имеют, однако, и существенные различия. Так, у червей почти все сегменты тела г о м о н о м н ы, т. е. равнозначны друг другу, тогда как у членистоногих сегменты разных участков тела различны. Специализация различных отделов тела у низших членистоногих (многоножки) проявляется еще слабо, у высших она выражена резче. Отделами тела являются чаще всего голова, грудь и брюшко. Нередко сегменты головы и груди, сливаясь, образуют г о л о в о г р у д ь. Голова всегда состоит из нескольких слитых сегментов, группа следующих члеников составляет грудь, брюшко состоит из последних члеников.

Количество сегментов членистоногих очень различно, у разных представителей типа оно колеблется от немногих, неясно выраженных члеников (раковинчатые рачки) до 180 у многоножек. На каждом сегменте располагается пара ч л е н и с т ы х к о н е ч н о с т е й, сочленяющихся с телом посредством сустава и способных к самостоятельному движению независимо от туловища. Членики конечностей, подвижно соединенные между собою, образуют многоколенный рычаг, части которого движутся с помощью мышц, заключенных внутри конечности. Наличием сустава и подвижных члеников конечности артропод отличаются от таковых у аннелид, для передвижения которых служат так называемые п а р а п о д и и. Параподии — нерасчлененные, короткие, мускулистые выступы брюшной стороны тела, не способные двигаться независимо от стенки тела.

Конечности представителей разных классов в типе членистоногих устроены различно. Развитие их происходит следующим образом. Первично на каждом сегменте закладывается одна пара ножек, как и у кольчатых червей, затем они видоизменяются соответственно определенному отделу тела. Так, конечности головы превращаются частью в носителей органов чувств — а н т е н н ы, или с я ж к и, частью — в органы схватывания и пережевывания пищи, т. е. в ч е л ю с т и. Средний отдел тела — грудь — всегда несет д в и г а т е л ь н ы е конечности. Нередко передние из них (1—3 пары) теряют функцию движения, изменяются, начинают помогать при захвате пищи и становятся н о г о ч е л ю с т я м и. Ножки брюшного отдела обычно приспособлены для дыхания или размножения, а также могут помогать при плавании. У некоторых артропод они исчезают бесследно.

Общий план строения конечностей членистоногих наиболее полно выражен у ракообразных. Конечность артропод состоит из основной (проксимальной) двучлениковой части и дистальной, разделяющейся на две ветви — внутреннюю (эндоподит) и наружную (экзоподит). Кроме того, основная часть несет особые наружные ветви. Такое сложное строение конечности полностью присуще лишь представителям некоторых отрядов ракообразных. Большинство членистоногих имеют конечности, устроенные гораздо проще, неветвящиеся и без крупных членистых придатков.

Метамерность (членистость) артропод, отчетливая с внешней стороны их тела, не менее ярко выражена в расположении внутренних органов. Так, центральная нервная система состоит из парных нервных узлов, сильно сближенных, часто сливающихся в большие ганглии каждого сегмента. Парные нервные стволы соединяют продольно вытянутые ганглии, образуя так называемую нервную цепочку. Основной особенностью нервной системы артропод является ее концентрация: ганглии сближены и могут сливаться, продольные стволы между ними укорачиваются. Метамерность других систем органов (выделительной, пищеварительной, половой) выражена у членистоногих не так отчетливо.

Дыхание членистоногих осуществляется различно. Одни дышат всей поверхностью тела (мелкие планктонные артроподы), другие — легкими и трахеями (наземные членистоногие), третьи (таких большинство) — жабрами. Жабры представляют собою перистые или пластинчатые органы, образовавшиеся, как выросты кожи конечностей, они бывают кустоватыми, листоватыми или нитевидно разветвленными, иногда в жабры превращаются сами конечности. Трахеи — сложная система длинных разветвленных трубочек, наполненных воздухом, проникающих во все части тела и открывающихся наружу.

Легкие являются складчатыми органами, находящимися в полостях, где сообщение с внешней средой ограничено.

Пищеварительная система членистоногих включает три отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишку. Средняя кишка нередко снабжена мощными пищеварительными железами.

Строение сосудистой системы артропод различно. У одних она почти замкнута и состоит из сердца (пульсирующего органа, находящегося на спинной стороне тела) и отходящих от сердца многочисленных сосудов, оканчивающихся в теле. У других сосудистая система редуцирована. Органы выделения и размножения по своему строению весьма разнообразны. Индивидуальное развитие членистоногих — рост и морфогенез — протекает очень своеобразно.

Тело членистоногих заключено в хитиновый панцирь, или кутикулу, служащий им не только покровом, но и наружным скелетом. Внутренняя сторона хитинового панциря несет выросты и

складки для опоры внутренних органов и прикрепления мускулатуры.

У членистоногих наблюдается очень сильная кутикуляризация: кроме присутствия наружного покрова, части их кишечника и других органов выстланы хитиновой кутикулой, исключаяющей развитие ресничек, в связи с этим у членистоногих нет мерцательного эпителия. Кутикула образует наружный скелет членистоногих, неподатливый, прочный, часто насыщенный известью. Рост животного поэтому происходит лишь во время периодических линек, т. е. удаления второго покрова, ставшего тесным.

Под старым покровом тела рост осуществляется скрыто, но непрерывно, и в это время формируется новый, больший по размерам, наружный покров. Затем старый панцирь разрывается, отстает от тела, между ним и наружным эпителием кожи образуется просвет, заполненный жидкостью. Животное вылезает из панциря, расправляет и уплотняет новый покров. Пока кутикула еще мягка (несколько часов или дней), идет интенсивный рост животного, затем покров твердеет. Период линьки — время критическое и опасное для животных, они делаются неспособными к передвижению, защите и приему пищи. Особенно осложняется линька в случае необходимости смены не только наружного покрова, но и хитиновой выстилки переднего и заднего отделов кишечника. Необыкновенно сложен процесс линьки трахейных членистоногих, когда смене подвергаются все оболочки разветвленных трахей.

К особенностям членистоногих относится наличие поперечнополосатой мускулатуры, благодаря которой у Arthropoda образовались органы с такими быстрыми движениями, как крылья насекомых. (Количество ударов крыла в секунду у пчел достигает 440, быстрота полета — до 25 км в час, дальность полета — несколько сот километров.)

Развитие особей членистоногих почти всегда протекает с превращением: из яйца выходит личинка, претерпевающая затем ряд изменений прежде, чем превратится во взрослое животное.

Экология артропод разнообразна. Первично-водные организмы, обитатели бассейнов различного типа; они, выйдя на сушу, приспособились к самым разным условиям и в настоящее время живут всюду, где возможны процессы жизни. Все Arthropoda раздельнополы, размножаются только половым путем, у них часто наблюдается явственный половой диморфизм.

Происхождение членистоногих в общих чертах ясно. Они произошли от примитивных кольчатых червей, причем сходство строения их очень велико. Личинки различных крупных групп членистоногих имеют принципиальные различия в расчленении на отделы тела, дифференциации головных и туловищных конечностей и других признаках. Трилобитообразные являются ветвью очень примитив-

ных палеозойских членистоногих, не имевших антенны. Их головные ножки были совершенно подобны туловищным, т. е. не дифференцированы. Этим они резко отличаются от жабродышащих с их антеннами и дифференцированными головными конечностями. Жабродышащие — вторая ветвь артропод, трахейные — третья. Трахейные, перешедшие к наземному образу жизни с самого начала, утратили некоторые признаки кольцецов и приобрели другие, характерные для наземных членистоногих. У них нет и следов жабр, конечности всегда одноветвисты, четыре головных сегмента полностью сливаются, входя в состав цельной головы и т. д.

Тип членистоногих включает несколько классов, которые объединяются в четыре надкласса:

- 1) Трилобитоморфные (*Trilobitomorphae*);
- 2) Крустацеоморфные (*Crustaceomorphae*);
- 3) Хелицеровые (*Chelicerata*);
- 4) Трахейные (*Trocheata*).

Надкласс трилобитоморфные (*Trilobitomorphae*)

Наиболее древняя группа членистоногих с трехраздельным спинным панцирем и одной парой антенн. Головной щит, или просома, образован четырьмя сегментами. Задний конец тела у многих превратился в обособленный хвостовой щит. Наибольшего развития достигли в палеозое, раннем кембрии и ордовике.

КЛАСС ТРИЛОБИТЫ (*TRILOBITA*)

Исключительно палеозойские морские членистоногие с овалноудлиненным телом, покрытым твердым спинным панцирем. Панцирь делится на три части в продольном и поперечном направлениях. В поперечном направлении выделяются головной щит, туловище и хвостовой щит. В продольном направлении панцирь делится также на три части двумя «спинными бороздками», идущими от переднего до заднего конца тела. При этом срединная продольная часть, находящаяся между спинными бороздками, называется осевой (*rachis*), а две пониженные относительно осевой боковые части носят название плевральных (*pleurae*). Панцирь трилобитов может быть плотным или пористым, гладким или скульптурированным. На щечных углах, концах плевр и кайме хвостового щита панцирь может разрастаться и образовывать шипы. Форма панциря в большинстве случаев удлиненно-эллиптическая. Размеры головного щита, туловища и хвостового щита изменчивы и могут быть равными или не равными друг другу. Так, у большинства родов, особенно древних, головной щит длиннее хвостового, лишь немногие роды характери-

зуются головным щитом, размеры которого меньше размеров хвостового щита. Туловище трилобитов может быть удлинненным, резко суженным к заднему концу, но также может быть и укороченным, с параллельными краями.

Брюшная сторона трилобитов покрывалась очень тонкой оболочкой — мембраной, прикрепляющейся к дуге. Ниже мы рассмотрим строение отдельных частей трилобитов (рис. 31).

Очертание головного щита трилобитов обычно полукруглое. Прямой задний край его примыкает к туловищу. Осевая, наиболее выпуклая часть спинной стороны головного щита называется глабелью¹, боковые — щеками². Размеры глабели варьируют. У многих форм она составляет более половины длины головного щита, но может занимать и всю длину его. Форма глабели разнообразна: чаще всего встречается расширяющаяся кпереди, трапециевидная, с округленным передним краем или усеченно-коническая. Довольно распространена удлиненная, почти прямоугольная или яйцевидная глабель, более сложные очертания наблюдаются реже. Поверхность глабели часто может быть рассеченной, т. е. разделенной поперечными мелкими бороздками на отдельные сегменты, но может быть и гладкой. Бороздки, как правило, не являются непрерывными по всей ширине глабели, а рассекают лишь ее бока и представляют собой следы впячивания панциря, к которым с внутренней стороны прикреплялись мускулы головных конечностей.

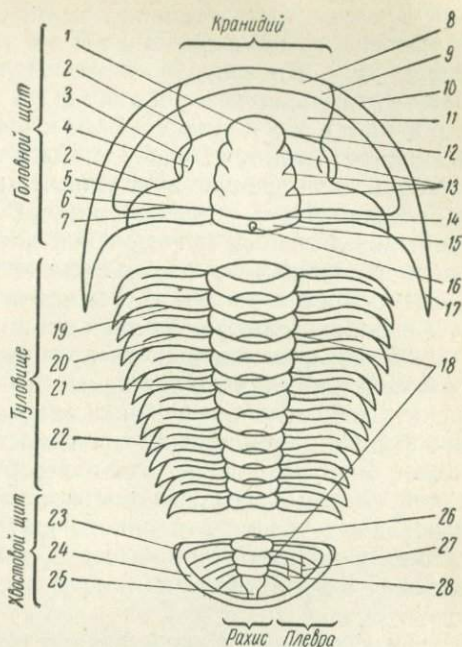


Рис. 31. Вид трилобита со спинной стороны:

- 1 — глабель; 2 — лицевой шов; 3 — глаз; 4 — глазная крышка, 5 — неподвижная щека; 6 — задняя краевая борозда; 7 — задняя краевая кайма; 8 — передняя краевая кайма; 9 — передняя краевая борозда; 10 — свободная щека; 11 — лимб; 12 — глазной валик; 13 — глабель; 14 — затылочная борозда; 15 — затылочное кольцо; 16 — затылочный бугорок; 17 — щечный шип; 18 — спинные борозды; 19 — плевральная борозда; 20 — межплевральная борозда; 21 — сегмент; 22 — плевральный шип; 23 — фасетка; 24 — кайма; 25 — осевая полоска; 26 — сочленовное полукольцо; 27 — плевральный сегмент; 28 — плевральное ребро

¹ *glabellus* — лат. — почти голый.

² *parion* — гр. — щека.

Краевая часть головного щита отделена от остальной его поверхности особыми — затылочными и краевой — бороздками. Краевая бороздка отделяет от основной массы головного щита плоскую краевую кайму (лимб¹), или выпуклое краевое вздутие. Затылочная бороздка развита почти у всех трилобитов и отделяет от глабели полосу панциря, обычно выпуклую, называемую затылочным кольцом. Затылочное кольцо в середине часто утолщено, иногда несет срединный бугорок или шип, достигающий значительной длины. Средняя часть головного щита, состоящая из глабели и неподвижных щек, выделяется под названием кранидия². Так называемыми лицевыми швами и щеки разделяются на неподвижные и свободные.

На поверхности щек располагаются глаза. По лицевым швам головной щит распадается на части — кранидий и парные свободные щеки. Свободные или подвижные щеки обычно удлиненно-треугольной формы, ширина щек в зависимости от положения лицевого шва может быть различной, изменяясь от довольно широкой до очень узкой. Лицевые швы представляют собой тонкие линейные неминерализованные участки головного щита трилобитов, расположенные симметрично по обе стороны щита, и подразделяются на части, называемые задними и передними ветвями лицевых швов.

Передние ветви представляют собой части лицевых швов, идущие впереди глаза, они могут отдаляться от продольной оси головного щита и расходиться от глаз, но также могут быть параллельными или сходиться друг с другом в различной степени. Они могут также пересекать передний край головного щита и переходить на дублюру. На брюшной стороне передние ветви соединяются особым рostrальным³ швом, параллельным переднему краю головного щита. У некоторых трилобитов передние ветви лицевых швов соединяются на спинной стороне, окружая глабель. Задние ветви протягиваются от заднего или бокового краев головного щита (или из щечного угла) до глаз. Далее лицевые швы огибают зрительную поверхность глаз с внутренней стороны по краю глазной крышки, на этом участке характер лицевого шва зависит от очертания глаза. Задние ветви лицевых швов бывают трех типов. У заднещечных, или заднешовных, трилобитов задние ветви пересекают задний край головного щита, у переднещечных, или переднешовных, пересекают боковые края щита впереди щечного угла, у так называемых угольнощечных трилобитов швы проходят в середину щечного угла (р. *Calimene*).

¹ *limb* — лат. — сияние.

² *cranium* — лат. — череп.

³ *rostrum* — лат. — нос.

Редукция глаз у некоторых трилобитов вызывает исчезновение лицевых швов на спинной стороне головного щита. Трилобиты без лицевого шва имеют к р а е в о й шов, проходящий по краю головного щита. Нижняя, брюшная сторона головного щита несет такие элементы панциря, как р о с т р у м, г и п о с т о м а и м е т а с т о м а. Рострум, или э п и с т о м а, — узкая непарная пластинка, прилегающая к дублюре кранидия. Эпистома есть у многих семейств, но некоторые (сем. Phacopidae, Encrinuridae и др.) не имеют ее. Гипостома, или верхняя губа, по своему строению весьма различна. Эта пластинка своеобразной формы, различная у разных трилобитов. В ряде групп она является систематическим признаком подсемейства (Asaphidae). Гипостома — гомолог верхней губы ракообразных. Метастома представляет собой маленькую выпуклую пластинку на заднем крае ротового отверстия трилобитов. Известна лишь у нескольких родов. Сохраняется очень редко.

Органы зрения — глаза — имеются у большинства трилобитов. Зрительная поверхность глаза вместе с глазной крышкой образует особое возвышение — глазной бугор. Форма глазных бугров может быть полулунной, яйцевидной, усеченно-конической и т. п. У некоторых глазные бугры превращаются в длинные стебельчатые отростки, на конце которых находится зрительная поверхность (р. *Asaphus*). Глазные бугры могут быть различной формы и разной степени выпуклости. У древних трилобитов они часто вытянуты в виде узкой ленты и слабо приподняты. Размеры глаз также различны: от едва заметных первично или вторично редуцированных до очень крупных, занимающих почти всю поверхность свободной щеки.

Строение глаз трилобитов сложное: они состоят из различного числа линз и лишь иногда из единичных линз (в случае редукции). Различаются глаза ф а с е т о ч н ы е и а г р е г и р о в а н н ы е. Первые, наиболее распространенные, состоят из плотно прижатых друг к другу линз шестиугольной или (редко) четырехугольной формы, двояковыпуклых или призматических, покрытых общей прозрачной оболочкой. Количество линз, составляющих глаз, обычно очень велико и достигает 15000. Фасеточные глаза наиболее примитивны.

Агрегированные глаза состоят из довольно крупных двояковыпуклых округленных линз, разделенных сетчатой поверхностью. Они произошли от фасеточных глаз и характерны для представителей надсемейства Phacopida. Число линз агрегированного глаза не превышает нескольких сотен и может достигать даже до одной-двух линз.

Среди трилобитов наряду с обладателями парных боковых глаз существуют слепые формы, у которых отсутствие глаз — вторичное явление. Примером таких могут служить представители надсемейства Agnostoidea.

Органы осязания трилобитов представлены чувствительными

щетинок, прикреплявшимися на бугорках или на поверхности щита. Туловище (*thorax*)¹ состоит из подвижно сочлененных друг с другом сегментов, количество которых у разных родов различно и варьирует от 2 до 44. Туловищные сегменты делятся спинными бороздами на три части: осевую и две боковых. Осевые части сегментов продолжаютя впереди под лежащей впереди сегмент, и благодаря этому трилобиты получили способность свертываться. При свертывании передние продолжения осевой части сегментов становятся видимыми. Хвостовой щит (*pygidium*) представляет более или менее выпуклую сплошную пластину, состоящую из различного количества слившихся сегментов. С нижней стороны она подстилается по краям дублурой. Размеры пигидия в сравнении с размерами спинного щита в целом варьируют в широких пределах и находятся в обратной зависимости от количества туловищных сегментов. Трилобиты, имеющие большое число сегментов туловища, обладают маленькими хвостовыми щитами (сем. *Olenellidae* свыше 40, *Protolenidae* до 25 и др.). Род *Agnostus* с двумя сегментами туловища имеет относительно наиболее крупный пигидий.

Спинные бороздки выражены на хвостовом щите в общем слабее, чем на туловище, они могут постепенно сглаживаться в направлении к заднему краю или отсутствовать. Очертания пигидия разнообразны, но в основном приближаются к полукруглому. У подавляющего большинства трилобитов очертания хвостового и головного щита весьма различны и не имеют сходства. Край пигидия может быть ровным, или цельнокрайним, но может быть также и очень изрезанным, с шипами значительных размеров. Различную часть длины хвостового щита занимает рахис, который у одних форм достигает заднего края, у других заканчивается на некотором расстоянии от края. Иногда он очень мал (надсем. *Scutelloidae*) и занимает менее $\frac{1}{6}$ длины пигидия.

Конечности трилобитов находятся на брюшной стороне тела, по паре на каждом сегменте туловища и хвостового щита. На головном щите, снизу, располагается одна пара многочленистых антенн и четыре пары послеротовых, сходных с туловищными, конечностей. Длинные одноветвистые антенны у различных родов имеют разную длину члеников, постепенно уменьшающихся от основания антенн к их концу. Остальные конечности двуветвисты и состоят из трех частей: основания (*к о к с о п о д и т а*), внутренней ветви (*э н д о п о д и т а*) и наружной (*э к з о п о д и т а*). Основание представляет собой уплощенный, относительно короткий членик, эндоподит состоит из восьми цилиндрических члеников, из которых последний преобразовался в крючкообразные шипы, экзоподит — тонкая сегментированная ось с длинными ворсинками, часто короче эндоподита. Предполагается, что экзоподит нес дыхательную функцию (рис. 32).

¹ *thorax* — гр. — грудь, туловище.

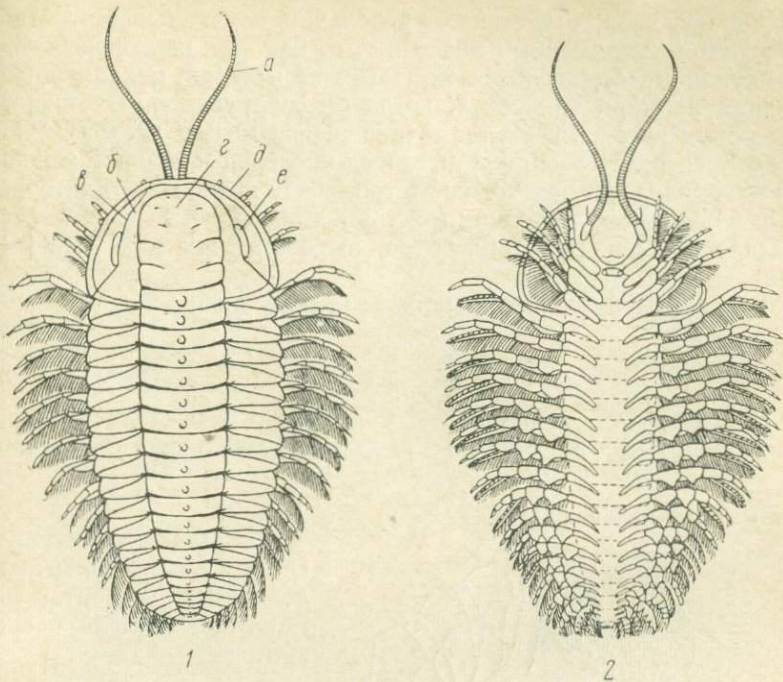


Рис. 32. *Triarthrus becki*:

1 — вид сверху; 2 — вид с брюшной стороны; а — сяжки, б — неподвижная щека, в — лицевой шов, г — глабель, д — головной щит, е — глаз

У трилобитов установлены органы пищеварения, сходные с таковыми у современных ракообразных и хелицерных. Ротовое отверстие пищеварительного канала начинается у них между гипостомой и метастомой, далее идет пищевод, переходящий под глабелью в желудок, за ним следует кишечник, суживающийся к анусу. По мнению многих исследователей, размеры желудка стоят в тесной связи с выпуклостью и относительными размерами глабели: чем больше желудок, тем крупнее и выше глабель. По обе стороны от желудка (в области щек и лимба) располагались печеночные отростки, отпечатки которых сохраняются на внутренней стороне панцирей трилобитов.

Сердце трилобитов, по-видимому, имело вид удлиненного многокамерного сосуда, расположенного над пищеварительным каналом.

На дублюре щечных углов и каждой плевры туловища трилобитов имеются так называемые пандеровы органы, устройство которых различно у разных форм. Эти органы представляют собой в одних случаях диагональные валики на дублорах плевры туловища, в других — глубокую щелевидную вырезку на внутрен-

нем крае дублиор, в третьих — небольшие замкнутые отверстия с приподнятым утолщенным краем и т. п. Бугорки пандеровых органов служили своеобразными «замками» на плеврах, механизмом замыкания панциря трилобита, когда он свертывался. В отверстия пандеровых органов вода, просачивавшаяся между плеврами, проникала в свернутый панцирь, принося кислород к жабрам конечностей и создавая этим возможность трилобиту находиться длительное время в свернутом состоянии (рис. 33). Способностью свертываться обладало большинство трилобитов, выработавших ее в борьбе за жизнь.

Трилобиты были раздельнополыми животными.

ОТРЯД МИОМЕРА

Небольшие трилобиты с почти одинаково развитыми головным и хвостовым щитами и с двумя или тремя туловищными сегментами.

Надсемейство Agnostoidea, 1849

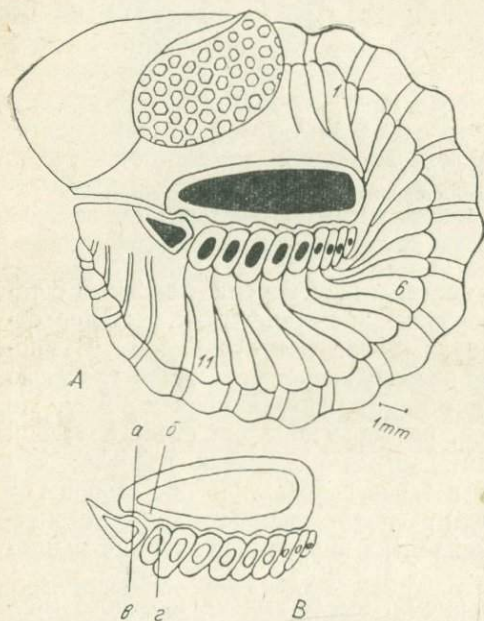


Рис. 33. Замок *Phacops* sp. :

А — свернутый панцирь с пришлифованной боковой частью I—VI — плевры. В — контур пришлифованного участка: а — замочная ямка на дублиоре головного щита, б — перемычки между ямками, в — замочный бугорок пандеровых органов на дублиоре переднего угла хвостового щита, г — концы плевр

Всегда отсутствуют глаза и лицевые швы. Туловищных сегментов два. Ранний кембрий — ордовик.

Род *Agnostus* Brongniart, 1882

(а — гр. — не, *gnoseo* — гр. — знание) (рис. 34—1)

Размеры панциря маленькие. Форма продолговато-овальная. Головной и хвостовой щиты почти одинаковые и окаймляются краевыми валиками. Глабель разделена на две лопасти, передняя значительно меньше по величине. Щеки подковообразно окружают глабель, разделяясь впереди нее узкой продольной бороздкой. Осевая часть хвостового щита делится двумя поперечными бороздками на три неравные части и не-

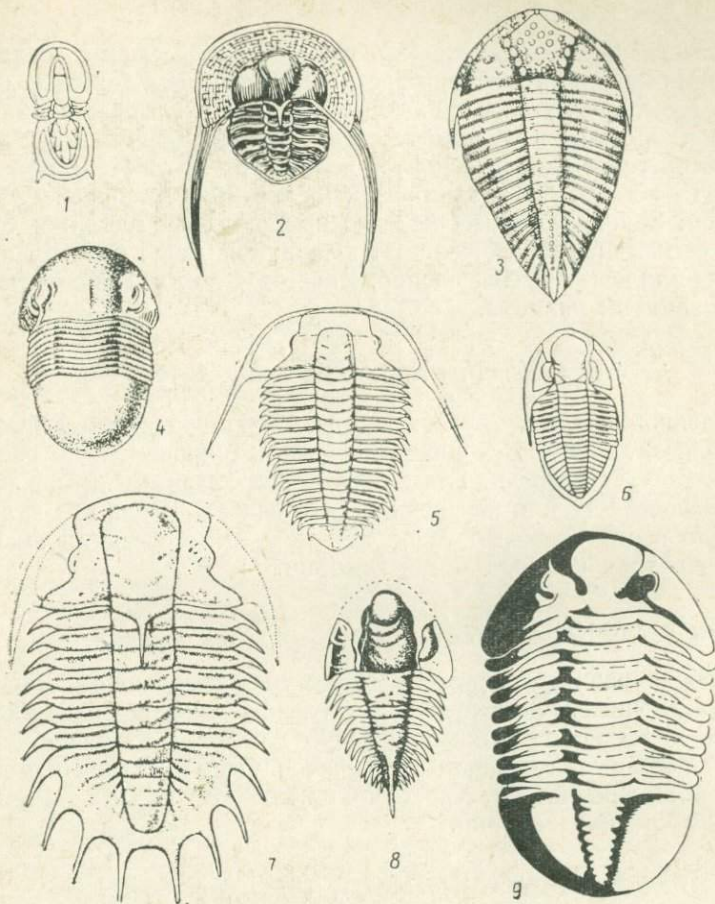


Рис. 34. Трилобиты:

1 — *Agnostus* sp.; 2 — *Trinucleus goldjussi*; 3 — *Encrinurus* sp.; 4 — *Illaenus* sp.; 5 — *Olenus gibbosus*; 6 — *Phillipsia* sp.; 7 — *Olenoides courticei*; 8 — *Olenellus mickvitzii*; 9 — *Asaphus expansus*

много не доходит до краевого валика. Плевры сливаются друг с другом позади рахиса. Задне-боковые углы хвостового щита имеют два небольших шипика. Лицевые швы и глаза отсутствовали. Кембрий — ордовик.

ОТЯД POLYMEРА

Трилобиты различных размеров. Туловищных сегментов не менее пяти.

Надсемейство *Olenelloidea*, 1893

Представители имеют глабель разнообразной формы, разделенную тремя-четырьмя парами борозд. Лицевые швы длинные, слившиеся, резко выраженные. Глазные крышки и глазные валики не дифференцированы и обычно длинны. Спинные бороздки нерезкие, количество туловищных сегментов велико: от 12 до 44. В молодой, а иногда и во взрослой стадии развития третий туловищный сегмент увеличен. Задние сегменты нередко имеют осевые швы и в таком случае сегменты, расположенные после шипов, могут быть рудиментарными или исчезать совершенно. Хвостовой щит маленький, почти нацело занятый рахисом.

Род *Olenellus* Hall, 1862 (рис. 34—8)

Головной щит полукруглой формы. Хвостовой щит не выражен. Есть тельсон. Глабель субцилиндрическая, широкая, ясно расчлененная, вздутая спереди. Глаза с толстыми глазными крышками и почти непосредственно переходящими в глабель главными валиками. Поле перед глабелью узкое так же, как и передняя краевая валикообразная кайма. Ранний кембрий.

Надсемейство *Redlichioidea*, 1927

Глабель разнообразная. Бороздок три-четыре пары. Лицевые швы заднешечные. Глазные валики и глазные крышки слабо или совсем не дифференцированные, обычно длинные. Туловище имеет 12—25 одинаковых туловищных сегментов. Один из задних сегментов иногда несет осевой шип. Хвостовой щит состоит из 1—8 сегментов. Ранний и средний кембрий.

Род *Paradoxides* Brongniart, 1822 (рис. 34—2)
(*paradoxos* — гр.— необычный, удивительный)

Панцирь большой, продолговатый, сильно суживающийся к заднему концу. Головной щит полукруглый с выпуклой краевой каймой средней ширины. Хвостовой щит узкий, маленький. Глабель длинная, расширяющаяся впереди. Свободные щеки с длинными щечными остроконечиями. Предглабельное поле узкое и может отсутствовать. В туловище до 23-х сегментов. Средний кембрий.

Надсемейство *Corynexochoidea*, 1854

Длинная глабель, разнообразная по форме, с тремя-четырьмя парами бороздок. Предглабельное поле очень узкое или отсутствует. Краевая кайма узкая. Почти всегда есть глазные крышки средней

или большой длины, глазные валики выражены, как правило, слабо. Лицевые швы заднещечные с короткими передними, почти параллельными ветвями и длинными, сильно расходящимися задними. В туловище от 5 до 17 сегментов. Хвостовой щит от маленького до крупного (от 1 до 8 сегментов). Кембрий.

Род *Olenoides* Meek, 1877 (рис. 34—7)

Довольно крупные трилобиты, с большими головным и хвостовым щитами. Длинная и короткая глабель имеет округлый передний край и четкие бороздки. На затылочном кольце имеется более или менее длинный шип. Плевральные борозды хвостового щита глубокие. Неясно ограниченную кайму пересекают плевры, продолжаясь в длинные, тонкие краевые шипы. Средний кембрий.

Надсемейство *Ptychoparioidea* Mattnew, 1888

Средних размеров трилобиты с удлинено-эллиптическими очертаниями. Хвостовой щит небольшой. Глабель усеченно-коническая, четко отграниченная, с двумя-четырьмя парами косых бороздок. Глаза маленькие или средней величины с глазными валиками. Присутствует фронтальный лимб и передняя краевая кайма. Лицевые швы заднещечные, за редким исключением (есть переднещечные формы). Количество сегментов туловища 9—24. В хвостовом щите немного сегментов. Кембрий — ордовик.

Род *Olenus* Dalman, 1927 (рис. 34—5)

Общий вид напоминает вид *Olenellus*, но отличается явственным лицевым швом заднещечного типа. Головной щит широкий, глабель слегка суживающаяся кпереди (щечные углы вытянуты в шипы). Глаза маленькие. От передних концов глаз к передней части глабели тянутся прямые валики. Хвостовой щит треугольный или полукруглый с парой маленьких шипов на передних углах или с ровным краем. Поздний кембрий.

Род *Triarthrus* Green, 1832 (см. рис. 32)
(*tri* — гр. — три, *arthros* — гр. — член)

Лицевые швы пересекают округленные щечные углы. Свободные щеки узкие. Глаза срединные, без глазных валиков. В туловище, состоящем из 16 сегментов, рахис шире плевр. Край хвостового щита ровный. Ордовик.

Надсемейство *Proetoidea*, 1847

Небольшие, средних и мелких размеров, овальные по форме трилобиты с более или менее одинаковыми головным и хвостовым щитами. Глабель имеет коническую, почти четырехугольную форму

(иногда полуовальную) и несет 3—4 пары борозд. Неподвижные щеки узкие. Лицевые швы заднешечные. Туловищных сегментов от 6 до 10. Ордовик — пермь.

Род *Phillipsia* Portlock, 1843 (рис. 34—6)
(по имени ученого Филлипса)

Форма панциря продолговато-овальная, головной щит полу-круглого очертания, глабель спереди почти не расширена. Пред-глабельное поле иногда присутствует. Щечные углы нередко заострены. Глаза большие, фасеточные, длинные, приближенные к глабели. Цилиндрическая глабель, ограниченная почти параллельными бороздками, доходит или почти доходит до переднего края головного щита. Задняя половина глабели несет три пары боковых бороздок. Туловищных сегментов 9. Хвостовой щит полуовальный, нередко удлинённый, по размерам равный приблизительно головному. Карбон (преимущественно ранний).

Надсемейство *Asaphoidea*, 1843

Обычно средние и крупные трилобиты. Очертания и размеры хвостового и головного щитов почти одинаковы. Глабель не имеет борозд, неясно отграничена, почти цилиндрической формы, расширяется впереди глаз и несет средний бугорок перед затылочной бороздой. Лицевые швы заднешечные. В туловище 6—7, обычно 8 сегментов. Поздний кембрий — поздний ордовик.

Род *Asaphus* Brongniart, 1822 (рис. 34—9)
(*asaphus* — гр. — неясный)

Почти одинаковые по размерам головной и хвостовой щиты имеют полукруглую или округленно-треугольную форму. Щечные углы закруглены. Глабель грушевидной формы, выпуклая, почти доходящая до переднего края, не имеет боковых бороздок. Глаза находятся на особых возвышениях, у некоторых — на высоких стебельках. В туловище 8 сегментов. Рахис хвостового щита имеет более или менее явственную сегментацию, на боковых частях щита она слабая. Ордовик (арениг — карадок).

Надсемейство *Scutelloidea*, 1925

Крупные и средних размеров трилобиты с гладким или струйчатым панцирем и приблизительно одинаковыми головным и хвостовым щитами. Глабель обычно расширенная кпереди. Лицевые швы заднешечные. В туловище 6—10 сегментов. Наружные края плевр отогнуты назад и вниз. Хвостовой щит выпуклый и в большинстве

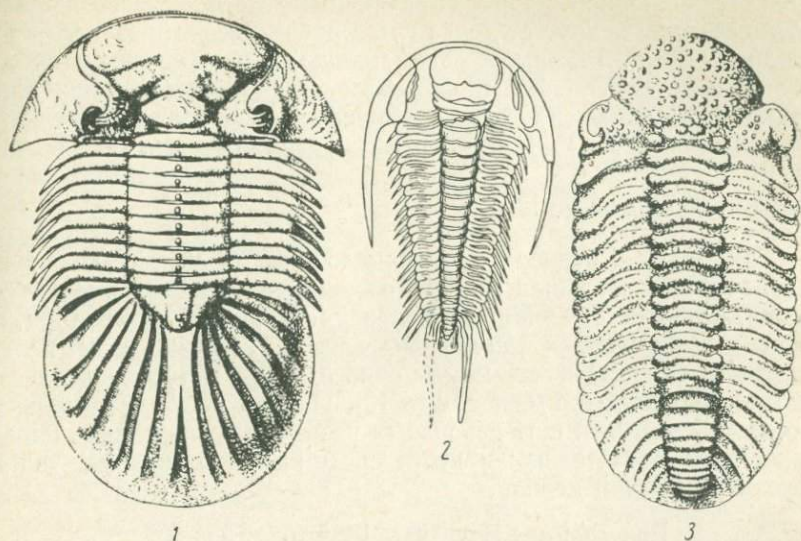


Рис. 35. Трилобиты:

1 — *Scutellum paliferum*; 2 — *Paradoxides bohemicus*; 3 — *Phacops altaius*

случаев с цельным краем. Рахис сегментированный. Ордовик — поздний девон.

Род *Scutellum* Pusch, 1833 (рис. 35—1)

(*scutum* — лат. — продолговатый четырехугольный щит)

Трилобит с полукруглым головным щитом, на котором ясно ограничена глабель, сильно расширенная в лобной части и несущая четкие борозды. Кранидий иногда имеет шипы. Глаза серповидной формы, очень мелкофасеточные, расположенные у заднего края головного щита. Лицевой шов начинается от заднего края головного щита. Туловище составляет приблизительно $\frac{1}{3}$ всей длины панциря и включает 10 сегментов. Хвостовой щит чаще полукруглый или полуовальный, но может быть и почти пятиугольным. Рахис короткий, субтреугольный, от него до края щита идут семь пар плевральных ребер и срединное, иногда раздвоенное ребро. Поздний ордовик — поздний девон.

Род *Illiaenus* Dalman, 1827 (см. рис. 34—4)

(*illaino* — лат. — косоглазить)

Форма панциря продолговато-овальная. Почти одинаковые по размерам головной и хвостовой щиты, каждый в отдельности длиннее туловища. Головной щит полукруглый или эллиптический со

слабо отграниченной, но всегда различимой глабелю. Небольшие и далеко отстоящие друг от друга глаза расположены у заднего края головного щита. Глазные крышки являются продолжением неподвижных щек. В туловище 10 сегментов. Рахис хвостового щита короткий, слабо намеченный, неограниченный сзади, лишенный признаков членистости. Ранний ордовик — ранний силур.

Надсемейство Phacopoidea, 1847

Трилобиты с размерами, варьирующими от мелких до значительных (40 см). Большая глабель расширяется кпереди и несет бороздки, развитые в той или иной степени. Глаза обычно велики, но могут редуцироваться или атрофироваться. Лицевые швы переднещечного типа (за исключением одного рода). В туловище 11 сегментов (крайне редко может быть 10). Плевры несут диагональные борозды. Хвостовой щит различных размеров и очертаний, иногда может быть заостренным и нести срединный или краевые шипы. Ордовик и ранний карбон.

Род *Phacops* Emrich, 1889 (рис. 35—3)
(*phakos* — гр. — линза, *ops* — гр. — глаз)

Панцирь продолговато-овального очертания. Почти пятиугольная глабель нередко довольно сильно вздута и расширена в передней части. Боковые части глабели разделены различным числом бороздок. Ветви лицевого шва, начинаясь на боковых краях головного щита выше щечных углов, соединяются впереди глабели. Глаза большие. В туловище 11 сегментов. Полукруглый хвостовой щит расчленен умеренно, но четко. Силур, девон и ранний карбон.

Надсемейство Cheiruroidea, 1847

Довольно крупные или средних размеров трилобиты, панцирь которых суживается кзади. Головной щит больше хвостового, глабель обычно расширена в своей передней части, выпуклая, иногда шарообразная и несет три пары бороздок. Глаза малы, нередко имеются глазные валики. Лицевые швы, как правило, переднещечные, за очень редким исключением. Свободные щеки маленькие. В туловище 8—19 сегментов. Плевры часто несут параллельные или диагональные, иногда прерывистые бороздки. Плевральные ребра хвостового щита несут более или менее длинные шипы. Ордовик — девон.

Род *Encrinurus* Emrich, 1845 (рис. 34—3)
(*crino* — гр. — разделять, *ura* — гр. — хвост)

Трилобит с большим головным щитом, усеянным бугорками. Часто имеются щечные шипы. Выпуклая глабель расширенная кпе-

реди с тремя парами бороздок, сильно суживается кзади. Спереди глабели между сближенными передними ветвями лицевых швов узкая пластинка разделяет свободные щеки друг от друга. Передние ветви лицевых швов пересекают передний край головного щита. Глаза небольшие, шаровидные. В туловище 11 сегментов. Лицевой шов начинается впереди щечных углов. Плевры не имеют бороздок. Хвостовой щит треугольный. Поздний ордовик — силур.

Надсемейство *Trinucleoidea*, 1845

Трилобиты с размерами от небольших до крупных, головной щит которых в несколько раз больше хвостового. Как правило, на головном щите имеется лимб или краевая кайма. Выпуклая, расширяющаяся кпереди глабель иногда имеет овальную форму и может быть с бороздками или без них. По обе стороны глабели располагаются сильно выпуклые щеки. Глаза и глазные валики имеются или отсутствуют. Лицевые швы могут быть заднешечными, краевыми. В туловище обычно 5—7 сегментов, но может быть (редко) и до 31. Осевая часть туловища более узкая, нежели плевры, несущие бороздки. Хвостовой щит треугольной формы с ясно ограниченным рахисом, который несколько не доходит до края. Поздний кембрий — силур.

Род *Trinucleus* Murchison, 1839 (см. рис. 34—2) (*tri* — гр. — три, *nucleus* — ядро)

Трилобит с очень большим головным щитом, обрамленным лимбом, имеющим точечную поверхность и оканчивающимся двумя длинными заостренными мечевидными отростками. Выпуклая глабель сильно суживается кзади и несет слабо выраженные отклоняющиеся вперед бороздки. Глабель вместе с выпуклыми щеками образуют три закругленных выступа. Туловищные сегменты имеют почти прямые спинные бороздки. Хвостовой щит очень укорочен: длина его в три-четыре раза меньше ширины. Ранний и средний ордовик.

Экология и тафономия. Остатки панцирей трилобитов, этих вымерших животных, встречаются исключительно в морских карбонатных и терригенных отложениях совместно с брахиоподами, головоногими, криноидеями, кораллами и другими морскими беспозвоночными.

Большинство трилобитов обитали, по-видимому, в мелководных участках моря, ползая по дну или плавая вблизи его. Очень немногие формы трилобитов жили в глубоководных участках моря, зарываясь в ил. Например, *Asaphus*, погружаясь в ил, выставлял свои стебельчатые глаза в виде перископов. У некоторых трилобитов зарывание в ил вело к потере зрения.

Многие трилобиты, как мы уже отмечали, имели свойства свертываться. Эта способность, появившаяся у трилобитов начиная с ордовика, давала им возможность не только защищать мягкую поверхность брюшка, но и быстро погружаться в мягкий ил, спасаясь от хищников (головоногих, ракоскорпионов, рыб и др.).

В ископаемом состоянии остатки трилобитов встречаются в виде отдельных частей спинного панциря, которые при движении воды транспортировались на значительные расстояния от места обитания животного, иногда образуя скопления.

Геологическое распространение. Первые находки остатков трилобитов известны из осадков раннего кембрия. К середине раннекембрийской эпохи уже наблюдается большое разнообразие родов и видов. Наибольшее количество родов трилобитов приурочено к среднему и позднему кембрию, а также к ордовика. В эти эпохи развились весьма отличные друг от друга группы трилобитов, быстро изменявшиеся во времени, и это делает их одной из важнейших групп организмов для определения геологического возраста осадочных пород. Стратиграфическое деление кембрийской системы производится почти исключительно по трилобитам. Благодаря тому, что многие роды и виды трилобитов распространены очень широко, возможно проводить сопоставление разрезов удаленных друг от друга территорий.

В среднепалеозойских отложениях остатки трилобитов менее многочисленны и в определении возраста пород играют вспомогательную роль.

Верхнепалеозойские отложения (карбон и пермь) содержат редкие остатки трилобитов. Выше их нет.

Находки трилобитов приурочены исключительно к морским отложениям, и это способствует восстановлению палеогеографических условий отдельных геологических периодов.

Методика изучения ископаемого материала. Ископаемые остатки трилобитов обычно представляют собой поверхности внутренних ядер или отпечатков с панцирем или без него. Спинной панцирь сохраняется целым очень редко, распадаясь, как правило, по линиям подвижного сочленения.

Остатки щитов трилобитов встречаются обычно на поверхности наложения пород (плитчатых известняков, мергелей, глинистых сланцев и др.), но могут быть и внутри слоя под углом к плоскости наложения. Собирая трилобитов, следует лучше брать ш т у фы породы с заключенными в них остатками фауны для того, чтобы произвести препарировку в камеральных условиях.

Первая препарировка совершается с помощью молотка и зубильцев, окончательная — особыми препарировальными иглами под бинокулярной лупой. Тщательная очистка сохраняет выступающие части спинного щита (краевая кайма, глазные крышки, иглы, шипы, бугорки и т. п.).

Для определения и изучения трилобитов исследуют поверхность панциря трилобитов или их ядра. Мелкие формы исследуются под бинокулярной лупой. Наконец, для детальных специальных исследований прибегают к последовательным шлифовкам окаменелостей. Для этой цели необходимо использовать хорошо сохранившиеся экземпляры, на которых можно изучить механизм свертывания, пандеровы органы и иногда строение конечностей.

Ввиду того, что остатки трилобитов встречаются обычно в разрозненном состоянии, соединять отдельные части панциря при видовом определении можно только в том случае, если для этого вида в литературе известен целый панцирь или же все разрозненные остатки имеют одинаковую характерную скульптуру. Находки фауны, где присутствуют совместно разрозненные головные и хвостовые щиты, не позволяют устанавливать принадлежность их к одному виду, тем более, что могут быть случаи, когда разрозненные головные и хвостовые щиты порознь очень близки к представителям не только разных видов, но и разных родов. Основное значение при определении имеет одинаковая скульптура и характер панциря — его толщина и микроскульптура.

При детальном изучении и монографическом описании трилобитов необходимо иметь большое количество по возможности полных экземпляров каждого вида, чтобы можно было выяснить изменчивость особи с возрастом.

Надкласс *крустацеоморфные* (Crustaceomorphae)

Почти исключительно водные членистоногие, голова которых несет пять пар конечностей и в том числе две пары антенн. Голова многих ракообразных состоит из двух, реже трех разделов и, таким образом, сохраняет сегментацию. Есть антеннальные или максиллярные железы. Туловище несет двуветвистые конечности, в которых имеется основная дву- или трехчлениковая часть — протоподит¹ и две ветви — экзоподит и эндоподит. Палеозой — ныне. Надкласс включает один класс — ракообразные — одну из древнейших групп членистоногих.

КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)²

Ракообразные — в подавляющем большинстве водные формы членистоногих, жабры которых связаны с конечностями. Они ведут частью ползающий, частью плавающий образ жизни, очень немногие

¹ *protos* — гр. — первичный.

² *crusta* — лат. — корка.

прикрепляются или паразитируют. Для ракообразных характерно большое разнообразие внешней формы и строения конечностей, в то время как внутренняя организация имеет приблизительно однотипное устройство. Головной отдел включает пять более или менее сросшихся между собою сегментов, которые несут пять пар придатков. Сегменты тела по своему строению и характеру конечностей разделяются на группы или отделы. Сегменты в отделах тела могут быть частично или полностью слиты, что особенно часто наблюдается в головном отделе. Отделы тела иногда также сливаются друг с другом, образуя, например, **го л о в о г р у д ь** или **ч е л ю с т е г р у д ь** (голова и грудь или челюстные сегменты головы сливаются с несколькими или со всеми сегментами груди). Нередко членики груди на брюшной стороне тела четко разделены, а на спинной образуется общий спинной щит, закрывающий голову и грудь и отделенный складкой покров по бокам от нижней части сегментов. Спинной щит у некоторых ракообразных развивается настолько сильно, что может прикрывать и бока тела, свешиваясь двумя складками и образуя двустворчатую раковину (отряд *Ostracoda*). У всех раков голова состоит из так называемого **а к р о н а** и четырех сегментов. Общее число сегментов у высших раков постоянно и равно 19—21.

Низшие раки характеризуются переменным, варьирующим количеством сегментов груди и брюшка. На каждом сегменте, как правило, имеется одна пара конечностей, однако некоторые сегменты и, например, все брюшко низших раков не несут конечностей. Наиболее часто атрофируются конечности у паразитических раков.

На головном отделе раков расположены глаза, ротовые органы и две пары усиков. Первая пара — **а н т е н н у л ы** — находится на головной лопасти (акрон) и не представляет собой конечностей. Вторая пара усиков, или **а н т е н н ы**, расположена на первом головном сегменте и представляет собой первую пару измененных конечностей. Второй, третий и четвертый сегменты головы несут три пары ротовых органов, являющихся также видоизмененными конечностями.

Необходимо отметить, что у некоторых низших раков (из отряда жаброногих), а также у многих высших (отряды десятиногих и др.) головной отдел сохраняет еще очень примитивное расчленение, при котором передняя часть головы, состоящая из слившихся акрона и первого сегмента, резко отделяется от второй части головы, заключающей челюстные сегменты. Передняя часть головы, несящая глаза, антенулы и антенны, называется первичной головой, или **п р о т о ц е ф а л о н** (*cephalon* гр.— голова). Антенулы несут функции органов чувств, а также служат для прикрепления (уsonoгие рачки), для плавания (веслоногие рачки) и для других целей.

Протоподит состоит из двух члеников, количество их в эндо-

подите и экзоподите переменнно. В процессе развития конечности испытывают изменения, заключающиеся главным образом в сильной редукции или полном исчезновении одной из ветвей.

Все тело ракообразных покрыто наружным скелетом из хитинизированной кутикулы, в которой нередко могут откладываться соли углекислой извести, превращающие кутикулу в твердый панцирь.

Мускулатура ракообразных представляет собой отдельные мышечные пучки, которые обеспечивают хорошее движение отдельных участков тела благодаря тому, что мышцы прикрепляются одним концом к стенке одного членика, другим — к стенке другого. У остракод, имеющих двустворчатый панцирь, есть особые замыкательные мышцы, идущие поперек тела от одной створки к другой.

Пищеварительная система ракообразных развита хорошо, и лишь у некоторых паразитических форм (р. *Sacculina*) кишечник атрофируется. Пищеварительная система включает три отдела: передний, средний и задний. Положение ротового отверстия на переднем отделе зависит от способа захватывания пищи и варьирует в широких пределах. Короткий пищевод, в который открывается ротовое отверстие, переходит в хорошо обособленный желудок, который у высших раков разделяется на две камеры. В одной из них нередко развиты твердые хитиновые зубы, окончательно размельчающие пищу, разжеванную предварителью мандибулами. Описываемые зубы довольно часто сохраняются в ископаемом состоянии.

В пищеварительной системе имеется много различных желез, особенно хорошо развитых у высших раков.

Дыхательная система ракообразных имеет тесную связь с конечностями (как у многощетинковых червей). Многие низшие рачки лишены специальных органов дыхания и дышат всей поверхностью тела. Большинство раков имеет кожные жаберы в виде ветвистых или пластинчатых тонкостенных выростов тела, отходящих чаще всего от протоподитов грудных ног.

Кровеносная система раков с центральным пульсирующим органом (сердцем), имеющим вид мешочка или трубки с парными отверстиями, ведущими из полости тела в сердце, довольно сложна. В общем же, кровеносная система находится в определенной зависимости от степени развития органов дыхания, и это особенно сказывается на относительном положении сердца, которое может находиться в груди (у амфипод) или в брюшке (у равноногих). Система кровообращения раков незамкнутая, кровь бесцветна или окрашена гемоглобином в красный цвет, кровь некоторых крабов синееет на воздухе от присутствия в крови гемоцианина — вещества, заключающего в себе медь.

Нервная система ракообразных близка к таковой у кольчатых червей и представляет собой цепочку, состоящую из парного над-

глоточного ганглия, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки с парным ганглием в каждом сегменте.

Органы чувств ракообразных высоко развиты: имеются органы осязания, химического чувства, равновесия и др. Особенно интересны органы зрения, встречающиеся у раков в двух разных формах: в виде непарного лобного (или науплиусового) глаза, находящегося между антеннулами (у раковинчатых и веслоногих рачков), и в виде пары сложных, фасеточных глаз, состоящих из множества (до нескольких тысяч) мелких глазков. Фасеточные глаза чрезвычайно характерны для представителей типа членистоногих и часто расположены на особых подвижных выростах головы — стебельках или непосредственно на голове. Сложные глаза могут редуцироваться у подземных, глубоководных и паразитических форм, а также у *Ostracoda* и др. Отсутствие глаз — вторичное явление, так как древнейшие представители некоторых групп, в отличие от современных, имели сложные фасеточные глаза. Так, у большинства остракод редукция глаз произошла, вероятно, в связи с сильным развитием непрозрачных створок раковины.

Органы равновесия — **статокисты** — присущи главным образом высшим ракам и обычно располагаются в основном членике первых антенн.

Для обоняния, осязания и химического восприятия ракообразным служат многочисленные, разнообразные по форме чувствительные щетинки на первой и второй парах антенн, на различных других конечностях и на теле непосредственно. Раковинчатые рачки имеют поэтому в толще раковины особые каналцы, через которые щетинки сообщаются с наружной средой. Расположение каналцев в раковине остракод является важным систематическим признаком ископаемых форм.

Органы выделения ракообразных расположены у основания головных придатков. Подавляющее большинство раков — раздельнополые животные, за исключением некоторых сидячих форм (усоногие) и некоторых паразитов из отряда равноногих. У многих наблюдается явственный половой диморфизм, проявляющийся в различии размеров тела самца и самки, в строении некоторых конечностей и в других особенностях организации.

В развитии ракообразных наблюдаются различные стадии. У большинства низших раков из яйца вылупляется личинка **науплиус**, в теле которой имеются головная лопасть, два сегмента и три пары придатков: антеннулы и жвалы. Высшие ракообразные проходят эту стадию до выхода из яйца.

Постоянное число грудных сегментов, равное восьми, свойственно лишь высшим ракам, у низших оно варьирует иногда в широких пределах. У высших раков также постоянно количество брюшных члеников, равное шести или семи, из которых последний и предпоследний обычно полностью срастаются. Впрочем, некоторые

десятиногие раки из бокоплавов и многие из равноногих обнаруживают тенденцию к слиянию сегментов брюшка, а также к редукции брюшных сегментов.

Брюшной отдел у представителей других ракообразных устроен более разнообразно. У некоторых листоногих, а также у раковинчатых и усоногих рачков наблюдается редукция брюшка в большой степени.

Брюшко ракообразных на своем конце несет отчлененный от него тельсон, который часто снабжен парой придатков — фурика.

Многие ракообразные имеют головогрудный щит, одинарный или из двух боковых створок или в виде конической раковины, состоящей из многих известковых, иногда хитиновых пластинок. Головогрудный щит возникает из покровов последнего головного сегмента, двойной складкой спускающихся вниз по бокам тела. Одинарный щит бывает, например, у кумовых, расщепленноногих и других рачков, двустворчатый, скрепленный на спинной стороне и снабженный мускулами-замыкателями, — у раковинчатых рачков. Конусовидная раковинка, состоящая из различного количества известковых пластинок, выделяемых мантией, присуща усоногим (*Cirripedia*).

Ракообразные — филогенетически очень древние животные, существовавшие уже в раннем кембрии. Наиболее примитивны представители подкласса Gnathostraca.

В подавляющем большинстве ракообразные — водные животные, обитающие во всех водоемах от океанических до подземных озер и потоков. Многие живут даже в капиллярных ходах песчаных грунтов; а некоторые приспособились к условиям горько-соленых бассейнов.

1. Подкласс гнатостраки (Gnathostraca)

Отчетливо сегментированное тело. Голова из двух отделов — переднего и заднего. На переднем отделе две пары антенн. Крупные фасеточные сидячие или стебельчатые глаза и один срединный, маленький глазок. У рта две роговых верхних челюсти, нижних — одна или две.

Туловище включает различное количество сегментов и несет до 60 пар конечностей, которые двуветвисты (с экзо- и эндоподитами в виде пластинчатых жабр). На задней части тела конечностей нет. Тельсон с парой хвостовых придатков.

Панцирь имеет три разновидности: в виде головного или спинного щита, в виде двух створок, охватывающих все тело, или створок, оставляющих свободными антенны и голову.

Раздельнополы. Развитие особей проходит обычно с упрощен

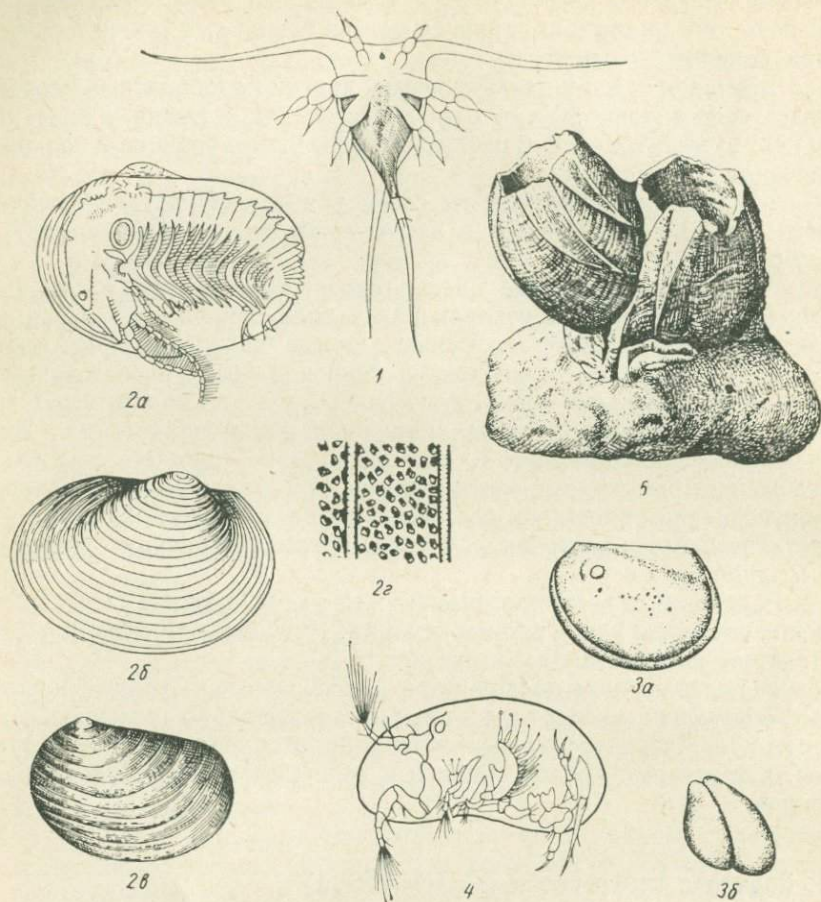


Рис. 36. Ракообразные:

1 — науплиус; 2 — представитель листоногих, ныне живущий (а — тело животного, видимое при удалении створки, б — то же, наружный вид, в — *Euestheria minuta*, левая створка, г — небольшой участок левой створки) (увелич.). 3 — *Leperditia tabulites* (а — вид слева, б — вид сзади, увелич.); 4 — *Cypris*; 5 — *Balanus* (морские желуди)

ным превращением; стадии науплиуса у многих нет. Питаются водорослями, бактериями, детритом, некоторые — хищники. Кембрий — ныне.

ОТРЯД ЛИСТОНОГИЕ (PHYLLOPODA)

Листовидные плавательные конечности несут особые жевательные придатки, захватывающие и перемещающие пищу ко рту. Представители листоногих известны с кембриа до ныне.

Род *Euestheria* Deperet et Mazeran, 1912 (рис. 36—2)
(от собственного имени)

Двустворчатая продолговато-овальная раковина, спинной край которой меньше или равен высоте. Передняя и задняя высота равны или почти равны. Следы нарастания плоские или вогнутые, с тонкой сетчатой скульптурой. Триас.

2. Подкласс раковинчатые раки (Ostracoda)¹

Современные представители раковинчатых рачков имеют небольшие размеры от 0,2 до 7,4 мм. У некоторых морских форм наблюдается слабая сегментация туловища. Конечности в количестве семи пар состоят из трех частей каждая: основной части или протоподита и двух ветвей — эндо- и экзоподита. На головном отделе располагаются четыре пары конечностей (две пары антенн, пара мандибул и пара максилл), на туловище их три пары, выполняющих различные функции сообразно условиям и образу жизни. При помощи конечностей совершается передвижение и питание остракод.

Пищеварительная система остракод имеет четыре отдела (рот, пищевод, средняя и задняя кишка), печеночные и слюнные железы. Три пары выделительных желез, находящихся у основания антенн, служат органами выделения. Кровеносная система и жабры присутствуют лишь у немногих. Полостная жидкость окисляется через стенки тела, газообмен происходит через покровы тела.

Тело остракод полностью облечено двустворчатой раковиной, зачастую пропитанной слоями углекислой извести. Кроме нее, есть еще различные элементы внутреннего скелета в виде хитиновых пластинок головной капсулы и внутреннего скелета конечностей, к элементам которого прикрепляются двигательные мышцы. Мускулатура остракод, образованная поперечнополосатыми мышцами, вообще сильно развита, вследствие чего отдельные членики конечностей до коготков и щетинок включительно очень подвижны. Поперек тела, под кишкой, проходит мощный мускул, закрывающий раковину. Он разделяется на четыре-шесть отдельных тяжей, крепящихся к такому же числу бугорков с внутренней стороны створок раковины.

Известковистая, известково-хитиновая или хитиновая раковина остракод имеет самую разнообразную форму: шарообразную, яйцевидную, бобовидную и др., ее створки выделяются кожей, которая двойной складкой прикрепляется к телу на границе головы и туловища. Оттуда она свободно свисает, закрывая все тело животного.

¹ *ostracon* — гр. — черепица.

Створки раковины пронизаны каналами, открывающимися наружу многочисленными порами, через которые наружу выходят органы различных чувств — щетинки. Поровые каналы особенно обильны в так называемой *зоне сращения* на концах раковины. Зона сращения — участок раковины вдоль ее края, где наружная, более или менее толстая, часть раковины срастается с внутренней.

На наружном крае зоны сращения или несколько внутрь от него часто имеется *кайма*, покрытая хитином, нередко обызвествляющаяся и служащая для более плотного смыкания створок раковины. Радиально-лучистая оторочка каймы сохраняется в ископаемом состоянии.

Строение поровых каналов, характер зоны сращения и каймы наряду с некоторыми другими морфологическими элементами служат систематическими признаками многих семейств и родов.

Также важным систематическим признаком при выделении семейства служат *характер и расположение мускульных тяжей*, прикрепляющихся на внутренней поверхности створок. В ископаемом состоянии следы прикрепления мускульных тяжей сохраняются на внутренней стороне створок в виде *мускульных бугорков*.

Из четырех групп мускульных тяжей, имеющих у современных остракод (закрывающая, антеннальная, челюстная, управляющая органами задней части тела и щупальцами), в ископаемом состоянии лучше других сохраняются следы замыкающих мускулов. Нередко они образуют довольно крупное овальное пятно — скопление отдельных скученных бугорков. Бугорки в этом «пятне» могут располагаться различно: определенными рядами, розетками и т. п., а также беспорядочно.

Мускулы спинной группы или их следы расположены в спинной части створок над следами замыкающих, а перед ними у самого замочного края прикрепляется группа антеннальных мускулов.

Согласно строению тела раковинчатых рачков, в их раковине выделяются передняя и задняя, спинная и брюшная части, а также правая и левая створки. Последние на спинной стороне раковины соединяются *замком* и особой эластичной связкой.

Замок состоит из выступов (зубов) и ямок, форма, величина и устройство которых различны. Зубы и ямки также различны: гладкие, насеченные и т. п. Характер замка для многих и особенно для мезо-кайнозойских остракод — один из основных диагностических признаков.

К морфологическим элементам створок относятся следующие:

1. *Спинной край*, или место соприкосновения створок. Со спинным краем может совпадать *замочный край*, или *линия сочленения*, створок. Замочный край может также располагаться ниже спинного края.

2. Б р ю ш н о й к р а й, т. е. створки в брюшной части раковины. Вместе с передним и задним концами створки, соприкасающимися без сочленения, образует так называемый с в о б о д н ы й к р а й.

Нередко у некоторых форм (надсем. Lepaditacea) вдоль свободного края имеется узкая уплощенная или слегка выпуклая к р а е в а я к а й м а, отделяющаяся иногда от основной части раковины понижением или узкой бороздкой.

Вообще края створок могут быть различны по своим очертаниям: прямыми, плавно- или угловато изогнутыми и т. п., а сами створки бывают равными и неравными и тогда у неравностворчатых край большей створки при закрывании охватывает край меньшей. Если же нет видимого охвата, то все равно свободный край створки полностью или частично входит в углубление вдоль края другой.

3. С к у л ь п т у р а, т. е. ребра, бугры, шипы, лопасти, борозды, ямки, брюшные выступы и т. п. Створки раковины остракод могут быть гладкими, равномерно выпуклыми, но могут иметь выступы или углубления. Р е б р а или линейно вытянутые возвышения раковины по своим размерам, положению и форме весьма различны. Приостренные или закругленные, высокие или уплощенные и низкие, прямые или спиралевидные, они располагаются и в средней, и в краевых участках створок в продольном, поперечном и косых направлениях. Представители многих семейств имеют еще и к р а е в о е р е б р о, идущее вдоль свободного края створки на некотором расстоянии от него.

Б у г р ы, или высокие округлые выступы, резко поднимающиеся над поверхностью створки и отражающиеся иногда изнутри, имеют различную форму и размеры. Количество бугров тоже варьирует, однако постоянным признаком некоторых семейств служит так называемый с р е д и н н ы й б у г о р.

В виде бугорка может быть также г л а з н о е п я т н о. Будучи связано с органами зрения, оно располагается в переднеспинной части створки и имеет вид бугорка.

Ш и п ы (сплошные или полые конические выступы раковины) подобно буграм представляют собой не менее разнообразные по размерам, форме, расположению и количеству элементы скульптуры.

Б о р о з д ы, или резкие, линейно вытянутые углубления, расположенные на наружной стороне створок, на внутренней их стороне отражаются соответствующими выступами. Количество борозд, размеры, форма и их глубина различны, являясь определяющим признаком. Выделяют одно- дву- и трехбороздчатые раковины.

Перечисленные, а также другие элементы скульптуры определяют тип скульптуры раковины остракод, например р е б р и с т у ю, б у г о р ч а т у ю, ш и п о в а т у ю, с т р у й ч а т у ю, я м ч а т у ю и др.

Род *Leperditia* Ronault, 1851 (рис. 36—3)
(*lepis* — гр. — чешуя, *dittos* — гр. — двойной)

Раковина двустворчатая, с прямым спинным краем и обычно краевым окаймлением, резко выраженным. Створки неодинаковы. В передней части каждой створки есть глазной бугорок. Силур — девон.

Современным представителем Ostracoda является род *Cypris* (рис. 36—4).

Экология и тафономия. Современные остракоды живут в море, различных континентальных водоемах и даже в лесной почве (Африка) и торфяниках. В морях остракоды расселяются в прибрежных участках (на глубинах до 200 м) и ведут ползающий, зарывающийся или плавающий образ жизни, питаются водорослями, детритом и трупами.

Морфология раковины зависит в значительной мере от грунта, на котором они расселяются. Например, раковины остракод, живущих на илах, имеют более широкие и крупные формы, чем живущие на песках.

Плавающие остракоды, населяющие пелагическую область моря, имеют гладкую раковину с более высоким передним концом.

Изучение ископаемых остракод показывает, что в палеозое они расселялись в прибрежных областях моря и на континентах. Наиболее богатый комплекс остракод обычно находится в глинистых сланцах, глинистых известняках. В песчанистых породах они встречаются реже. В чистых известняках остракоды находятся иногда в большом количестве, но они однообразны по родовому составу.

Движениями воды раковины остракод часто переносятся и захороняются на значительном расстоянии от места обитания.

Геологическое распространение. Остракоды имеют важное биостратиграфическое значение, так как встречаются в осадках различного типа, быстро эволюционируют и, будучи в большинстве своем мелкими формами, являются особенно ценными при изучении керна, получаемого при бурении глубоких скважин.

Самые древние остатки остракод обнаружены в раннекембрийских отложениях.

Значительная часть палеозойских остракод характеризуется сравнительно крупными размерами и расчлененностью раковины на лопасти. В более молодых осадках развиты преимущественно мелкие формы со слабо расчлененной раковинной и разнообразными мускульными бугорками.

Методика изучения ископаемых остракод. Чтобы изучать раковины остракод, необходимо выделить их из породы. Это достигается следующими способами.

1. Отмучивание. Этот способ применяется при исследовании более или менее рыхлых пород. Образец размачивают в щелочной

воде или просто в воде при длительном кипячении до полного его разрыхления, затем промыванием освобождают его от глинистых частиц; в осадке остаются более тяжелые минеральные частицы, раковинки остракод и другие органические остатки.

2. Прокаливание. Образец плотных пород неоднократно прокалывают и быстро охлаждают в холодной воде. Под действием резкой смены температуры он разрушается. В дальнейшем раковины остракод отделяют от породы отмучиванием.

3. Растворение. В этом случае, если раковины остракод подверглись окремнению, образец вмещающей породы может быть растворен в соляной или уксусной кислотах. После этого полученный остаток хорошо промывают.

Выделенных тем или иным способом остракод изучают под бинокулярной лупой, отбирают и хранят в специальных камерах. Крупные и тонкостенные формы остракод выделяют из породы под бинокуляром вручную обычно при помощи иглы.

Чтобы получить полное представление об изучаемой остракоде, ее измеряют, зарисовывают и тщательно описывают.

Одним из характерных признаков остракод является очертание (контур) раковины, который может быть очень разнообразным, трапецидальным, закругленно-прямоугольным, субтреугольным и т. п. При определении и описании остракод контур раковины всегда детально характеризуется.

При определении и описании раковины обычно измеряют ее длину, высоту и толщину. Длина раковины есть измеренное в горизонтальной плоскости наибольшее расстояние между концами раковины. Высота — измеренное перпендикулярно к длине расстояние между спинным и брюшным краями раковины. Толщиной раковины считают перпендикулярное длине и высоте расстояние между боковыми поверхностями створок. Соотношения длины и высоты, а также размеры позволяют различать длинные и короткие, низкие и высокие раковины остракод.

Кроме указанных измерений, при изучении надсемейства *Leperditacea* учитывают так называемую продольную ось, т. е. линию, соединяющую наиболее выступающие точки переднего и заднего краев раковины.

Для выяснения характера смыкания створок, строения стенок и некоторых других особенностей строения раковины остракод шлифуются. Вполне естественно, что для наиболее полного изучения вида необходимо исследовать большое количество его экземпляров.

3. Подкласс максиллоподы (*Maxillopoda*)

Весьма различные по облику ракообразные от подвижных, большей частью планктонных веслоногих рачков до своеобразных прикрепляющихся усонюгих рачков.

На голове пять пар конечностей. Сложных глаз нет, присутствует один простой глаз. Грудь включает шесть сегментов, на которых располагаются двуветвистые конечности, лишенные жаберных придатков. На брюшке конечностей нет.

ОТРЯД УСОНОГИЕ (CIRRIPEDIA)¹

Чрезвычайно своеобразные морские рачки, прикрепляющиеся к скалам, раковинам других животных и различным подводным предметам. В своем развитии усоногие проходят стадию н а у п л и у с а. Личинка, проплавав определенное время, опускается на дно и прикрепляется к субстрату передним отделом головы. Последний у одних видов превращается в плоскую широкую подошву, у других — в длинный мясистый стебелек. Прикрепление совершается при помощи цементирующего вещества, выделяемого особыми, цементными железами, расположенными на антеннулах. В ходе развития сложные глаза и антенны рачка редуцируются, по бокам тела возникают две кожные складки, поверхность которых выделяет несколько известковых пластинок, образующих раковину. У некоторых форм имеется сложная двустворчатая раковина. Брюшко остается недоразвитым, а грудные ножки становятся длинными, двуветвистыми «усиками», подгоняющими ко рту пищу — мелких водных животных. Задний отдел тела торчит вверх.

Представителями усоногих являются так называемые морские желуди (р. *Balanus*) и морские уточки (р. *Lepas*). Морские уточки имеют раковину из пяти-шести пластинок, сплюснутую с боков, и сидят на длинном мясистом стебельке.

Морские желуди (рис. 36—5) обладают низкой башенковидной раковинкой из большого количества вертикально расположенных срастающихся известковых пластинок. Сверху раковинки имеются четыре маленьких подвижных пластинки, которые расходятся, образуя щель для двуветвистых высовывающихся ножек. Морские желуди известны с палеогена до ныне.

4. Подкласс высшие раки (Malacostraca)

Характеризуются постоянным количеством сегментов тела: в головном отделе — четыре, в грудном — восемь, в брюшном — шесть или семь, присутствует тельсон. Часто есть головогрудный щит.

Голова несет пару сложных фасеточных глаз. Брюшко имеет шесть пар конечностей, из них пять передних обычно служат для плавания.

Зародыш в яйце развивается дольше, чем у примитивных раков, и детеныши по облику и строению более похожи на родителей.

¹ *cirris* — лат. — усик.

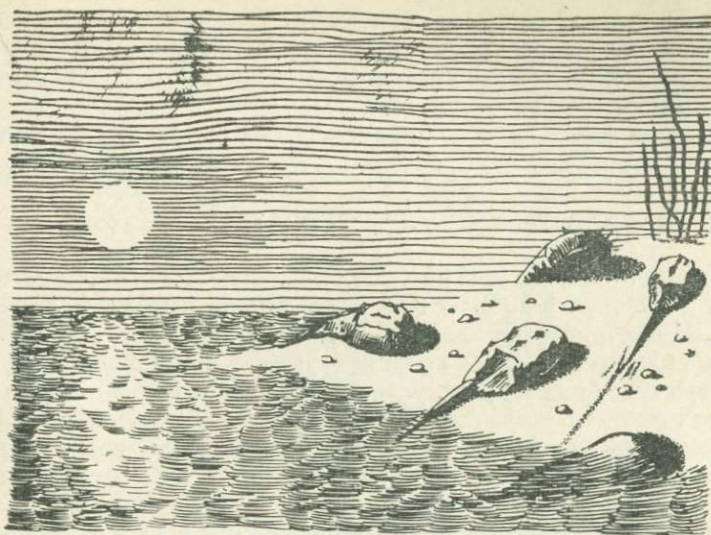


Рис. 37. Мечехвосты, выползающие на песчаный берег для кладки икры в песок

Подкласс включает до тринадцати отрядов, из которых отряд десятиногих (Decapoda) представлен наиболее крупными и высокоорганизованными ракообразными. Сюда относятся так называемые длинные раки с длинным брюшком, на котором сидят хорошо развитые ножки (речные раки, креветки, омары, лангусты и многие другие раки). К так называемым неполнохвостым ракам относятся раки-отшельники, крабы-разбойники и камчатский краб. К короткохвостым принадлежат многочисленные настоящие крабы, брюшко которых подогнуто под грудь, глаза — стебельчатые, жабры располагаются на грудных ножках или на боках тела.

Представители тонкопанцирных, равноногих, бокоплавов, расщепленноногих и других групп раков имеют большое значение как пища крупных водных животных.

Надкласс хелицеровые (Chelicerata)

Характерный признак хелицеровых — редукция антеннул. Головные и грудные сегменты слиты вместе и образуют головогрудь с шестью парами конечностей, из которых две передних несут функцию челюстей. Они располагаются перед ртом и называются хелицерами, или щупальцеживалами, и педипаль-

п а м и, или н о г о щ у п а л ь ц а м и. Остальные четыре пары конечностей на головогрудь несут функцию движения. Расположенное за грудью брюшко обычно не имеет конечностей. В случае, если они присутствуют, они несут функцию дыхания.

Хелицеровые дышат жабрами, легкими или трахеями. К ним относятся скорпионы, пауки, клещи и живущие в воде мечехвосты.

КЛАСС МЕЧЕХВОСТЫ (MEROSTOMATA)

Исключительно морские формы членистоногих, обитающие только в теплых морях. В настоящее время известно всего шесть видов. Представителем является род *Limulus* (рис. 37, 38—1). Тело лимулуса спереди имеет полукруглую форму, головогрудь сзади несет выступающие щечные углы. С верхней стороны головогрудного щита имеется возвышение, напоминающее глабель трилобитов. С боков возвышения расположены большие глаза, направленные в стороны. Кроме них, у переднего края головогруды сидят два маленьких глазка, приближенные к срединной линии тела.

Снизу головогруды имеются шесть пар конечностей, из которых первая пара клешневидная, а остальные пять — мощные длинные ножки, сидящие вокруг рта. Основные части ножек несут функцию жевания пищи. Шестая пара приспособлена для передвижения по мягкому илистому дну и несет на концах розетки пластинок.

Средний и задний отделы тела, находящиеся позади головогруды, не разграничиваются и покрыты общим сплошным панцирем. Снизу средний отдел имеет листоватые или пластинчатые ножки в количестве пяти пар, на внутренней стороне которых находятся листовидные жабры.

Задний отдел тела оканчивается длинным шипом, который служит опорой при зарывании животного в ил.

Мечехвосты раздельнополы, в развитии их наблюдается метаморфоз, вылупляющаяся из яйца личинка внешне сходна с трилобитами. Кембрий — ныне.

КЛАСС СКОРПИОНООБРАЗНЫЕ (SCORPIONOMORPHA)

Тело разделяется на передний отдел — головогрудь, состоящую из шести сегментов, которые несут членистые конечности и — задний отдел, не имеющий конечностей, заключающий 12 сегментов и тельсон. Хелицеры короткие.

Древнейшей группой этого класса является отряд скорпионов (*Scorpionida*). Это довольно крупные (более 15 см длины) животные, у которых нижняя поверхность 3—6-го сегментов брюшка несет четыре пары узких щелей, называемых с т и г м а м и. Через стигмы, ведущие в особые легочные мешки, поступает воздух. Позднесилурийские скорпионоподобные животные не имели стигм и, по-ви-

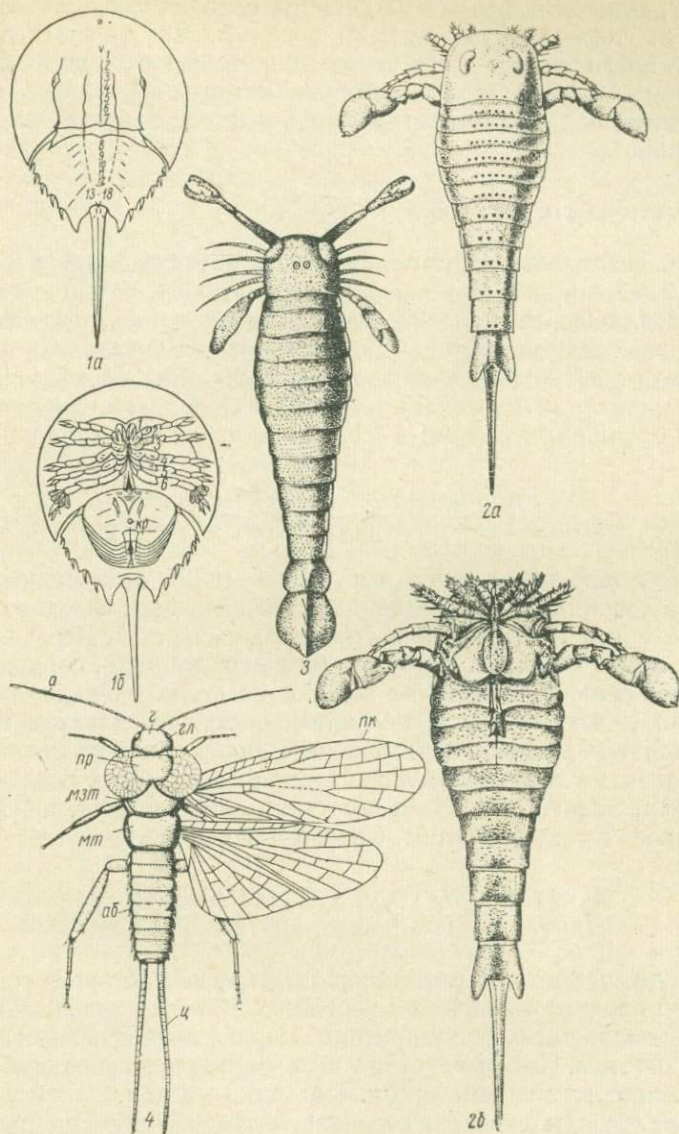


Рис. 38. Мечехвосты, скорпинообразные и насекомые:

1 — современный *Limulus* (а — вид сверху, б — вид снизу); 2 — *Eurypterus fischeri* (а — вид сверху, б — вид снизу, уменьш.); 3 — *Pterygotus bujaloensis*, 4 — реставрация *Lemmatophora* — представителя пермских насекомых; а — антенна, г — голова, гл — глаз, пк — переднее крыло, зк — заднее крыло, аб — abdomen, ц — церка, пр — переднегрудь (prothorax), мзт — среднегрудь (mesothorax), мт — заднегрудь (metathorax)

димому, дышали жабрами. Скорпионы карбона уже обладали стигмами и, следовательно, дышали легкими. Эти факты позволяют сделать предположение, что первыми наземными животными были скорпионообразные, водные формы которых нуждались лишь в незначительных изменениях дыхательной системы, чтобы перейти к дыханию легкими.

ОТРЯД ЭВРИПТЕРИДЫ (EURYPTERIDA)

Так называемые «гигантские раки», достигавшие 3 м в длину. На переднем отделе тела сверху располагались большие сложные глаза и два маленьких глазка. Снизу переднего отдела имелось шесть пар ножек. Форма хелицер клешневидная. Вентральная сторона среднего отдела тела с листовидными ножками. Задний отдел тела в виде шипа или короткого плавника. Представители отряда известны с кембрия до перми и особенно в позднем силуре.

Род *Eurypterus* De Kay, 1826 (рис. 38—2)
(*eurus* — гр.— широкий, *pteron* — гр.— крыло)

Узкое тело эвриптеруса достигало 1 м. Два почковидных глаза и два маленьких располагались на слабовыпуклом переднем отделе тела, который снизу имел шесть пар конечностей. Передняя пара из них самая короткая, шестая пара самая длинная, ее конечности большие, сильные и плоские похожи на весла (по-видимому, они служили для плавания и ползания на мягком илистом грунте). Пластинчатые ножки, расположенные снизу среднего отдела тела, были органами дыхания и имели сходство с таковыми у современного лимулуса. Задний отдел тела нес узкий длинный шип, напоминающий таковой у рода *Limulus*. Ордовик — пермь.

Род *Pterygotus* Agassiz, 1844 (рис. 38—3)
(*pteron* — гр.— крыло, *ons* — гр.— ухо)

Крупный хищный ракоскорпион, строение которого говорит о хорошей приспособленности к плаванию. Вместо шипа задний конец тела нес овальный плоский плавник. Первая пара конечностей очень сильно развита. На головогруды у переднего ее края имелись большие глаза с широким полем зрения. Ордовик — девон.

Эвриптериды сначала, вероятно, были обитателями моря. Однако к концу силура они приспособились жить в солоновато-водных бассейнах, а в девоне существовали в пресных водах. Некоторые исследователи полагают, что эвриптериды возникли в реках и лишь позднее приспособились к обитанию в лагунных условиях.

КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNOIDEA)

Весьма многочисленные наземные членистоногие, имеющие хелицеры. Характеризуются шестью парами конечностей и воздушным дыханием. В теле чаще всего образуются два отдела — головогрудь и брюшко. Конечности расположены на головогрудь, брюшко взрослых паукообразных безногое, тельсона нет. Педипальпы длинные. Девон — ныне.

КЛАСС КЛЕЩИ (ARANEAE)

Небольшие наземные или водные хелицеровые, часто паразиты. Головогрудь сливается с брюшком. Педипальпы и хелицеры изменились в грызуще-сосущий ротовой аппарат. Девон — ныне.

Надкласс трахейные (Tracheata)

Наземные членистоногие с трахейной дыхательной системой. Некоторые трахейные — вторично-водные животные, имеющие особые отверстия — ды х а л ь ц а, или с т и г м ы. Голова с парой антенн и двумя-тремя парами челюстей.

КЛАСС НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

Насекомые являются самым богатым по количеству видов классом из всех других в животном мире. Общее количество видов насекомых значительно больше, чем видов всех других животных, взятых вместе, от простейших до позвоночных включительно. В современной фауне установлено и описано свыше миллиона видов насекомых.

Насекомые — главным образом наземные и реже пресноводные, членистоногие. Большинство представителей насекомых — единственные среди всех других беспозвоночных — обладают способностью к полету. У них хорошо развита трахейная система дыхания. У взрослых насекомых тело делится на голову, грудь и брюшко. Членики головы обычно сливаются в общую массу, членики груди и брюшка довольно ясно различимы. Голова насекомых включает пять сегментов, грудь — три, в брюшке содержатся максимально двенадцать. Конечности расположены на голове и груди, брюшко, как правило, безногое или несет рудименты конечностей (рис. 38—4).

Одетая хитиновой капсулой, голова отделяется от груди резким пережимом и очень подвижным соединением. Снизу головы находится рот, на ее боках пара крупных сложных глаз, иногда между ними есть мелкие одиночные глазки. На голове обычно имеется четыре пары придатков: пара антенн, или усиков и три пары конеч-

ностей, служащих ротовыми органами. В соответствии с необычайным разнообразием способов питания насекомых устройство ротовых конечностей чрезвычайно разнообразно. Основной тип их — жующие или грызущие ротовые органы, развитые у прямокрылых и жесткокрылых. У многих перепончатокрылых (пчелы, шмели и др.) ротовые органы становятся лакающими, у двукрылых (мухи) — лижущими, у тлей — колющими, наконец, у чешуекрылых (бабочки) ротовые органы сосущие.

Грудь насекомых состоит из трех сегментов, прикрытых хитиновыми пластинками и несущих три пары конечностей. Там же, на груди, у большинства насекомых имеются крылья (обычно в количестве двух пар), отходящие от двух задних сегментов груди. У самых примитивных насекомых (веснянки, стрекозы) обе пары крыльев более или менее одинаковы. Крылья представляют собою мешкообразные выпячивания кожи, которые сплющиваются в спинно-брюшном направлении и становятся полыми пластинками. Нижняя и верхняя стороны пластинки срастаются, кровь оттекает из них внутрь тела, и крыло становится тонкой хитиновой перепонкой, в которой остаются трахеи. Оставшиеся в перепонке трахеи образуют сеточку утолщений, т. е. ж и л о к, среди которых различаются продольные, т. е. совпадающие с длинной осью крыла, и поперечные, пересекающие их. Ограниченные поперечными и продольными жилками участки крыла называются я ч е й к а м и. Характер жилкования крыльев насекомых — один из важнейших систематических признаков.

Имеются вполне бескрылые насекомые, среди которых выделяют две резко различные группы. У первой (подкласс бескрылых) отсутствие крыльев является первичным и указывает на примитивность их устройства. У других насекомых (блохи, вши и др.) произошла редукция крыльев вследствие паразитического образа жизни. Отсутствие крыльев у них — вторичное явление.

Полет примитивных насекомых представляет собой простые взмахи крыльев в вертикальном направлении и скольжение затем по воздуху на расправленных крыльях (полет поденок). Позднее полет усложнился, крылья приобрели способность делать повороты, количество ударов крыла в секунду увеличилось (у пчелы оно достигает 440 ударов в секунду, быстрота полета до 25 км в час).

Предки насекомых были бескрылыми и крылья выработались из неподвижных боковых выростов кожи на сегментах груди. Подобные выросты обнаружены у некоторых ископаемых и современных насекомых (тараканы, некоторые богомолы, нимфы термитов). К летающему образу жизни насекомые, по-видимому, перешли от лазающего, от прыжков с ветки на ветку дерева, когда боковые выросты груди играли при прыжках роль парашютов.

В брюшке насекомых обычно девять, десять сегментов, лишенных конечностей.

Нервная система насекомых включает те же главные отделы, что и у других членистоногих, но весьма сложна, достигает высокого развития. Огромное большинство насекомых имеют сложные фасеточные глаза, приблизительно такие же, как у ракообразных. Органы осязания равновесия и слуха развиты у насекомых сильно. Есть у них и органы обоняния, причем количество обонятельных аппаратов особенно велико у жуков и перепончатокрылых (на антеннах пчелы их до 15 тысяч, у майского жука — до 50 тысяч).

Трахейная система дыхания развита у насекомых чрезвычайно сильно: трахеи заходят повсюду, в крылья, в ноги, даже внутрь отдельных клеток тела (концевыми веточками клетки, которой оканчивается каждая трахея). Воздухоносные трубочки пронизывают все тело насекомых и доставляют кислород прямо к тканям и клеткам, как бы заменяя кровеносные сосуды. Это важная физиологическая особенность дыхания насекомых, тогда как все другие животные воспринимают кислород через определенные участки тела, откуда кислород кровью переносится к тканям и органам.

Насекомые раздельнополы, у них часто наблюдается резкий половой диморфизм.

Ископаемые насекомые известны с девона, но в виде немногих находок. В карбоне известны многочисленные остатки хорошо сохранившихся представителей отряда Palaeodictioptera. Они напоминали современных поденок и веснянок, имели две пары крупных одинаковых крыльев с многочисленными однородно расположенными жилками. Среди них выделяют несколько переходных к современным формам групп: первичные стрекозы, первичные тараканы, первичные поденки и другие. Очень интересно то, что многие палеозойские насекомые карбона и перми достигали крупных размеров: поденки имели крылья до 33 см длины, стрекозы — 70 см в размахе крыльев.

На границе палеозоя и мезозоя в развитии насекомых произошли большие изменения: стали быстро развиваться большинство современных отрядов насекомых.

Прекрасно сохранившиеся и обильные остатки насекомых обнаружены в ископаемой окаменевшей смоле (янтаре) ископаемых хвойных деревьев кайнозоя.

Классификация насекомых основана на строении крыльев, строении ротовых органов и на характере метаморфоза в развитии особей. В настоящее время класс насекомых включает много отрядов, число которых достигает более тридцати.

1. Подкласс низшие, или бескрылые (Apterygota)

Не имеют крыльев. Брюшко несет остатки брюшных конечностей. В развитии метаморфоз отсутствует. Древнейшие формы найдены в девонских отложениях.

2. Подкласс высшие, или крылатые (Pterygota)

На втором и третьем членике груди две пары крыльев. К этому подклассу принадлежат вторично бескрылые формы.

Группа (инфракласс) древнекрылые (Palaeoptera)

Крылья остаются распростертыми и не складываются вдоль тела в состоянии покоя. Группа включает разнообразные верхнепалеозойские формы насекомых из вымерших отрядов. До настоящего времени дошли отряды стрекоз и поденок.

Группа (инфракласс) новокрылые (Neoptera)

Группа включает подавляющее большинство современных насекомых: тараканы, прямокрылые, ручейники, бабочки, блохи, жуки, цикады, тли, муравьи, шмели, пчелы, осы, комары, мухи, слепни, оводы, муха-цеце и многие другие.

КЛАСС МНОГОНОЖКИ (MURIPODA)

Только наземные, иногда довольно крупные членистоногие; тело их червеобразно с большим количеством члеников. Голова ясно обособлена. Имеют суставчатые конечности и хорошо развитые трахеи. Древнейшие многоножки обнаружены в силурийских и девонских отложениях.

Тип мшанки (Bryozoa)

Водные, главным образом морские, всегда колониальные животные, ведущие сидячий образ жизни. Размеры колоний современных мшанок невелики, измеряясь несколькими сантиметрами; величина отдельных особей в большинстве случаев не более 1 мм в длину. Количество видов современных Bryozoa — около 3300, ископаемые формы более многочисленны.

Разнообразие форм колоний мшанок не уступает разнообразию коралловых: известны ветвистые, сетчатые, кустистые, пластинчатые, корковидные, листообразные, желваковидные, розеткоподобные и другие колонии мшанок. Несмотря на то, что форма колоний тех или других видов относительно устойчива, различные условия обитания (характер водоема, его глубина, гидродинамика воды, течения, характер грунта и особенности тех объектов, к которым прикрепляются мшанки) вызывают изменения форм в зависимости от этих условий. Чаще всего колонии мшанок имеют вид кустиков, на веточках которых сидят особи — зооиды, напоминающие по

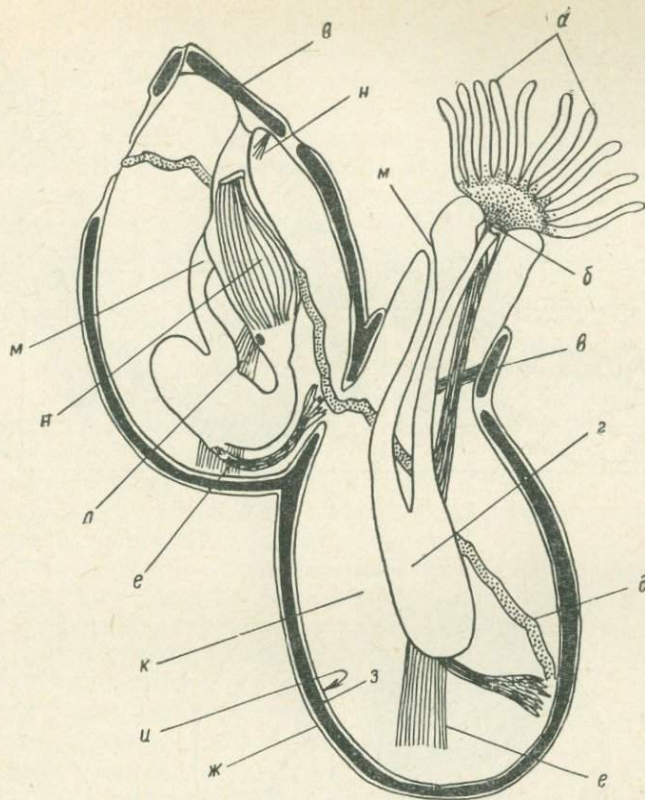


Рис. 39. Два зооида мшанок (в расправленном и втянутом состоянии):

а — щупальцы, *б* — рот, *в* — крышечка, *г* — кишечник, *д* — канатик (боковой нерв), *е* — мускул — ретрактор, *ж* — хитиновая кутикула, *з* — известковая стенка, *и* — энтодермальный слой, *к* — целом, *л* — ганглий, *м* — анус, *н* — оперкулярный мускул

своему внешнему облику коралловых полипов. Многочисленны также колонии в виде стелющихся корневищ с поднимающимися от них кверху п о л и п и д а м и. Каждая особь в колонии мшанок свободно сообщается с наружной водной средой передней половиной своего мешковидного тела. Задний конец тела благодаря утолщению кутикулы в этом месте животного имеет вид глубокой чашечки, своим основанием он переходит в ветвь колонии.

Передний конец особи с кишечником, ртом и венчиком полых, покрытых ресничками щупалец вокруг него представляет собой п о л и п и д. Задняя половина тела, расширяющаяся книзу напоминает глубокого цилиндрического мешочка, покрытая кутикулой и тесно связанная с колонией, является я ч е й к о й, или ц и с т и -

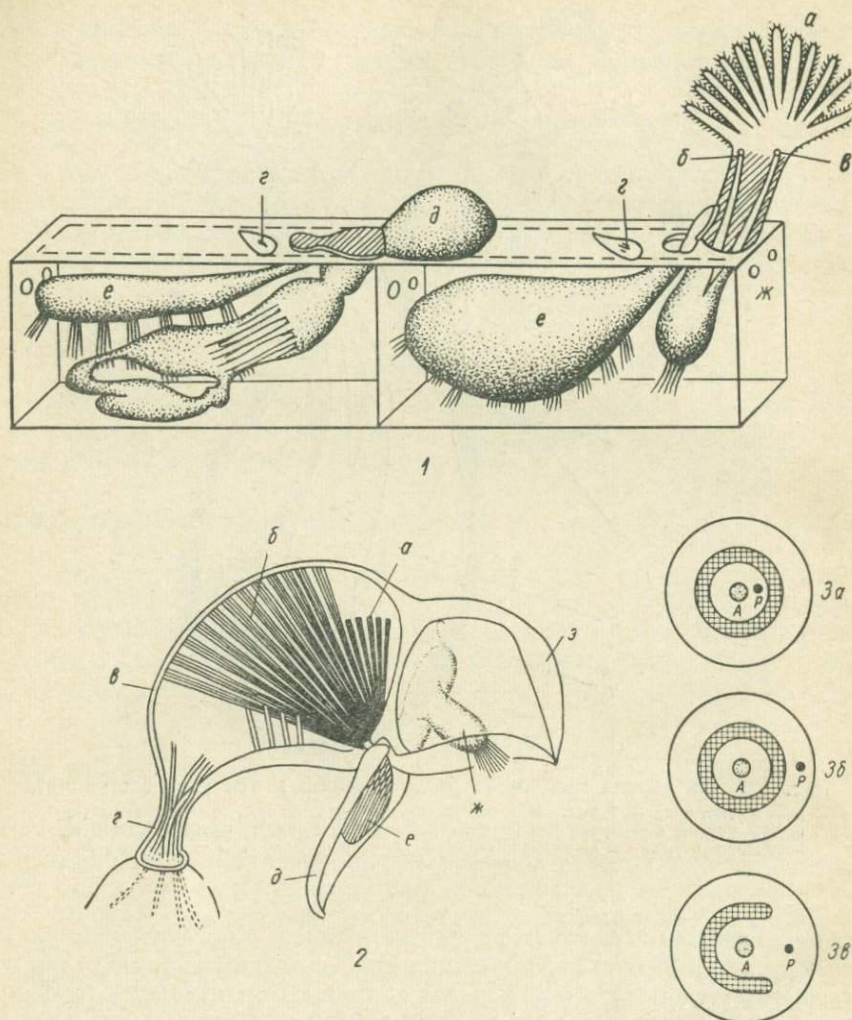


Рис. 40. Мшанки:

1 — схема строения представителя губоротых мшанок (а — щупальцы, б — анус, в — рот, г — авикулярия, д — овицелла, е — мешок компенсационный, ж — поры); 2 — открытый авикулярный рода *Bugula* (а — мускул-открыватель, б — мускул-закрывающий, в — стенка авикулярия, г — ножка, д — челюсть, е — место прикрепления мускула-открывателя к челюсти, ж — чувствительный бугорок со щетинками, з — верхняя крышечка); 3 — схема, показывающая некоторые систематические признаки мшанок (а — рот и анус расположены в кольце щупалец, б — анус вне кольца щупалец, в — подковообразное расположение щупалец, P — рот, A — анус)

дом (рис. 39). Кутикула цистиды переходит в более утолщенную кутикулу ветвей колонии. Мягкий нежный полипид не имеет кутикулы и может вворачиваться внутрь цистиды с помощью двух особых мускулов-ретракторов, прикрепленных передними концами к стенке изнутри тела по обе стороны рта, а задними — к основанию цистиды. При этом щупальцы не вворачиваются, а лишь уходят всем венчиком в образующееся углубление. Обратное движение особей, т. е. их выпячивание, происходит гидростатически. Щупальцы мшанок могут располагаться вокруг рта либо простым венчиком, т. е. кольцеобразно, либо в виде подковы (рис. 40—3). Кольцеобразное расположение щупалец характерно для представителей класса голоротых мшанок *Gymnolaemata*. Более сложно организованы пресноводные покрыторотые мшанки (класс *Phylactolaemata*), у которых передний конец тела, несущий по всему своему краю двойной ряд щупалец, имеет подковообразную форму и называется щупальценосцем, или л о ф о ф о р о м.

Покрыторотые мшанки обладают также эпистомом — язычковидным выростом спинной стороны тела над ротовым отверстием. Представители голоротых лишены эпистома.

Кутикула цистиды весьма различна по своей консистенции: она бывает в виде толстого желеобразного слоя, содержащего до 99% воды, или в виде тонкой хитиновой пленки, или становится рогоподобной. Наконец, во многих случаях она утолщается, инкрустируется углекислой известью и делается очень твердой.

Цистид, или ячейка, открывается отверстием — устьем, через которое передняя часть особи способна вытягиваться наружу. Устье цистиды может закрываться крышечкой (*operculum*) различного типа или стягиваться особыми мышцами.

Пищеварительный канал имеет петлеобразную форму и состоит из глотки, средней и задней кишки. Глотка небольшая, пища в ней сбивается в комки и через пищевод идет в мешковидный желудок. Пищей для мшанок являются простейшие, диатомеи, колорадки и другие животные.

Вторичная полость тела целом, наполненная полостной жидкостью, обширна и располагается между стенкой цистиды и кишечником. Тонкая перегородка — д и а ф р а г м а — разделяет целом на два неравных отдела: узкий окологлоточный, продолжающийся в щупальцы, и большой задний, занимающий все остальное тело.

Мшанки не имеют кровеносной и дыхательной систем. Дыхание осуществляется щупальцами и через особые поры. Иногда газообмен идет прямо через стенку тела животного, если в стенке цистиды нет известкового слоя. Отсутствует у мшанок и выделительная система, лишь у некоторых она представлена двумя короткими каналами, открывающимися с одной стороны в полость тела, с другой — во внешнюю среду.

Упрощенная нервная система состоит из единственного надгло-

точного ганглия, лежащего между ртом и анусом. От ганглия во все стороны и главным образом к щупальцам расходятся тонкие периферические нервы, иннервирующие наружные и внутренние органы.

Мшанки — гермафродитные животные, производящие яйца и живчики. Последние, будучи подвижными, выходят из одной колонии мшанок и проникают в другую, где на внутренней стенке тела имеются созревшие яйца. Оплодотворенное яйцо проходит первые стадии развития в полости тела материнского организма или в так называемых овицеллах, затем покрытая ресничками личинка может выйти наружу различными путями: через отверстие в овицелле или через отверстие в колонии, образующееся обычно на месте отмирающих полипидов. Попав в воду и проплавав там некоторое время, личинка прикрепляется к субстрату. Пресноводным мшанкам свойствен особый тип размножения — внутреннее почкование. При этом внутри тела образуются покоящиеся почки, или статобласты, которые имеют твердую капсулу и могут длительное время оставаться в состоянии покоя, переживая замерзание или временное пересыхание бассейна.

Форма и строение колоний ископаемых мшанок так же разнообразны, как и у современных, при этом каждому отряду свойственны определенные типы колоний.

У представителей круглоротых (*Cyclostomata*) и изменчиворотых (*Treplostomata*) мшанок составляющие колонии или цистиды имеют вид цилиндрических или призматических трубочек. Цистиды скрыторотых мшанок (*Cryptostomata*) представляют собой короткие камеры или грушевидные вместилища с вытянутым трубчатым входом — в е с т и б ю л е м и расширенным о с н о в а н и е м.

Губоротые мшанки (*Cheilostomata*) имеют параллелепipedальные ячейки, у с т ь я которых располагаются на вершине или на передней стенке ячейки.

Около устья ячейки часто имеется особый валик, называемый п е р и с т о м о м, а у представителей многих круглоротых и скрыторотых мшанок наблюдается еще так называемый л у н а р и й — выступ полулунной формы, вдающийся в перистом.

Устье ячеек скрыторотых и губоротых мшанок имеет к р ы ш е ч к у, форма и строение которой различны. У круглоротых мшанок крышечки нет. Наиболее разнообразные и сложно устроенные крышечки наблюдаются у губоротых. Гребнеротые мшанки (*Stenostomata*) характеризуются тем, что устье их цистидов прикрывается гребешком из щетинок.

В ячейках многих мшанок (особенно у представителей изменчиворотых) имеются горизонтальные, сплошные или разорванные, перегородки — д и а ф р а г м ы, свидетельствующие, по-видимому, об этапах роста.

Стенки ячеек ископаемых мшанок имеют сложное строение,

и для представителей каждого отряда характерна особая микро-структура стенки.

Стенки цистиды прободены с соединительными порами, через которые особи мшанок сообщаются между собой. Многочисленные и особенно хорошо выраженные поры наблюдаются у круглоротых и губоротых мшанок, причем у последних поры отличаются сложностью и своеобразием.

В колониях большинства отрядов мшанок, кроме нормальных обычных ячеек, присутствуют особые видоизмененные полиморфные особи, из них чаще встречаются так называемые *акантопоры*, *мезопоры*, *авикулярии*, *вибракулярии*, *овицеллы* (см. рис. 40—1, 2).

Из упомянутых видоизмененных особей у современных мшанок распространены авикулярии, вибракулярии и овицеллы, особенно свойственные представителям отряда губоротых. Авикулярии имеют вид птичьей головки и состоят из маленькой ячейки, называемой *ключом*, и подвижной *челюсти* с сильными мышцами. Они выполняют роль защитников, схватывая различных животных, посягающих на колонию. Вибракулярии представляют собой полости с известковыми или хитиновыми стенками и длинным *жгутиком*, преобразовавшимся из крышечки ячейки. Жгутики хлещут в воде, создают ток воды и таким образом очищают поверхность колонии. Овицеллы представляют собою видоизмененные ячейки колонии, приспособившиеся для развития зародышей. В них находятся яйца. Авикулярии и вибракулярии питаются через свое основание за счет остальной части колонии.

Все мшанки размножаются половым способом, в результате чего получаются свободноплавающие личинки различного вида, снабженные венчиком сильных ресничек. Кроме того, мшанки могут размножаться бесполом способом, главным образом почкованием. Оно может быть как наружным, так и внутренним с образованием статобластов.

КЛАСС ГОЛОРОТЫЕ (GYMNOLAEMATA)

В большинстве случаев морские мшанки, ротовое отверстие которых не имеет эпистома. Лофофор круглый. Форма колоний различна, стенка цистидов в большинстве случаев обызвествленная. Полипиды обособленные. К этому классу относятся большинство современных и много ископаемых мшанок. Ордовик — ныне.

Класс включает пять отрядов: круглоротые (*Cyclostomata*); изменчиворотые (*Trepostomata*); гребнеротые (*Stenostomata*); скрыторотые (*Cryptostomata*) и губоротые мшанки (*Cheilostomata*).

ОТРЯД КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

Форма колоний разнообразная: от тонких ветвистых до крупных массивных. Ячейки могут быть цилиндрическими, трубчатыми, реже призматическими и располагаются под острым углом к оси колонии или параллельно ей. Устья ячеек конечные, без крышечки, не суживающиеся, иногда даже расширяющиеся. У современных круглоротых мшанок устья закрыты тонкой мембраной с отверстием в центре. Устья могут открываться на одной стороне колонии или на всех сторонах.

У многих круглоротых мшанок промежутки между ячейками заполнены известковым веществом.

Горизонтальные перегородки в ячейках обычно встречаются редко. Внутренние стенки ячеек пронизаны настоящими порами, через которые проходит целомическая жидкость. Внешние известковые стенки покрыты снаружи кутикулой. В колониях много видоизмененных особей, играющих роль механических и опорных элементов.

Род *Tubulipora* Lamarck, 1816 (рис. 41—1)
(tubulus — лат.— трубочка)

Плоские или пирамидальные дихотомически ветвящиеся колонии. Ячейки изолированные или образуют связки. Устья меньше диаметра ячеек. Овицеллы между связок. Палеоген — ныне.

ОТРЯД ИЗМЕНЧИВОРОТЫЕ (TREPOSTOMATA)

Форма колоний различна: чаще встречаются обрастающие, пластинчатые, массивные, полушаровидные, ветвистые, с призматическими ячейками. Конечные устья могут быть овальными, округлыми, многоугольными и др. У многих около устья имеется гладкий перистом. Крышечки редки. Горизонтальные перегородки (многочисленные или редкие) имеются также у многих форм, но некоторые роды и виды лишены их. Представители многих семейств и родов имеют полиморфные особи мезопоры и акантопоры. Первые обычны близ периферии колонии. Ордовик — триас.

Род *Monticulipora* Orbigny, 1850 (рис. 41—2)
(monticulus — лат.— холм)

Форма колоний различна. Тонкостенные ячейки имеют многоугольные устья и редкие горизонтальные перегородки. В разном количестве присутствуют мелкие акантопоры, мезопоры немногочисленны. Ордовик и силур.

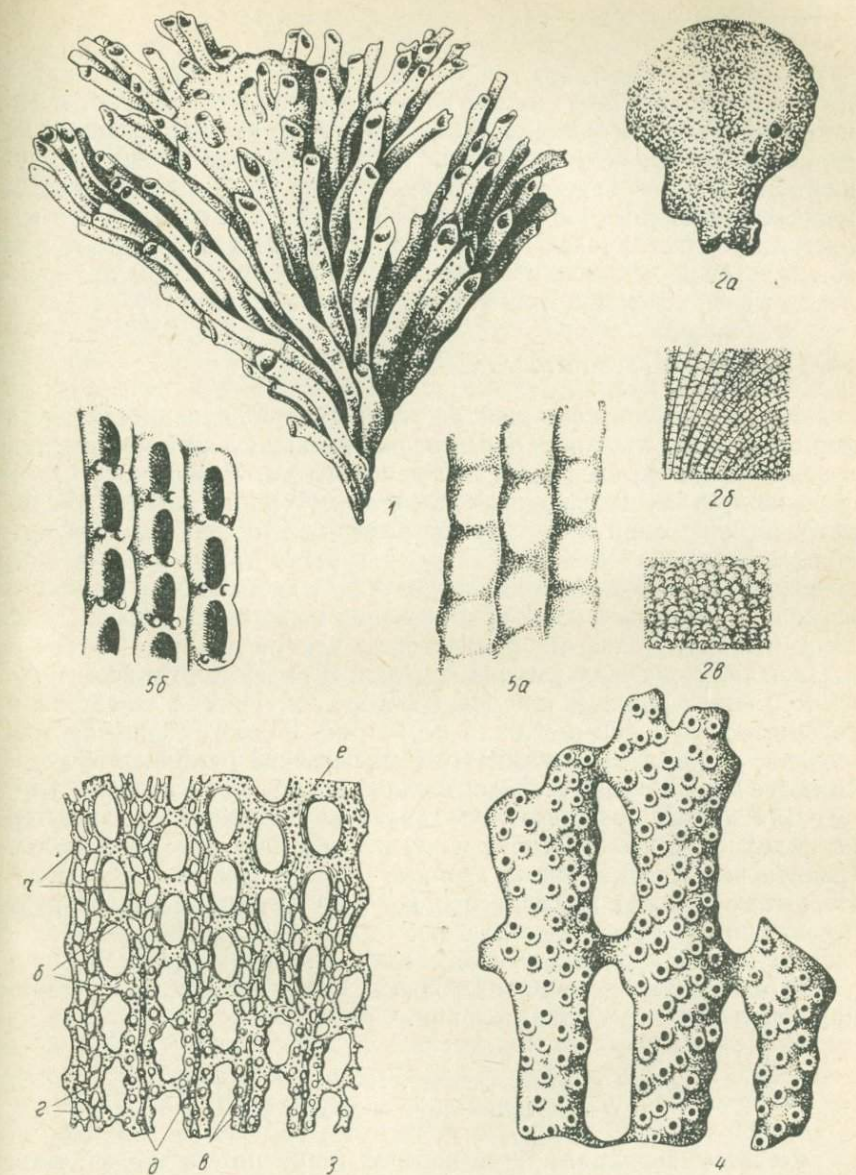


Рис. 41. Мшанки:

1 — род *Tubulipora* sp.; 2 — *Monticulipora molesta* (а — общий вид колонии, б — продольный разрез и в — поперечный разрез, увелич.); 3 — схема тангенциального сечения колонии рода *Fenestella* (а — прутья, б — перекладки, в — устья, г — ячейки, д — килевые бугорки, е — капилляры); 4 — род *Polypora*, 5 — род *Membranipora* (а — вид колонии с верхней стороны, б — вид с задней стороны)

ОТРЯД ГРЕБНЕРОТЫЕ (STENOSTOMATA)

Колонии представляют собою тонкие, стелющиеся, трубчатые и сетчатые с т о л о н ы (*stolon* гр.— столбик). Как правило, ячейки изолированы от столонов. Конечные устья, располагающиеся на вершине ячейки, несут крышечки из щетинок, образующих гребешок. Полиморфных особей нет, овицелл тоже. Стенки ячеек у современных гребнеротых мшанок студнеобразные или роговые, что является причиной плохой их сохранности в пластах пород. От них остаются лишь частично обызвестленные столоны, следы прикрепления ячеек, отпечатки их и т. п. Ордовик — ныне.

ОТРЯД СКРЫТОРОТЫЕ (CRYPTOSTOMATA)

Колонии обычно сетчатой, иногда ветвистой или пластинчатой формы. Сетчатые колонии образованы прутьями с ячейками на них и перекладинами, ячеистыми или неячеистыми. У многих сетчатых форм на прутьях нередко имеется к и л ь. Ячейки у двуслойно-симметричных колоний растут по обе стороны от срединной пластины колонии. Форма ячеек грушевидная, иногда трубчатая. Ячейки, изогнутые или прямые, состоят из узкого вестибуля и широкого основания, которое в поперечном сечении может быть трех- четырех- пяти- и шестигольным ромбическим или овальным. Трубочка вестибуля всегда овальная или круглая. В том месте, где вестибуль обособляется, развиваются полуперегородки. Многие семейства и роды имеют лунарий в области перистома. У многих скрыторотых мшанок устья закрыты известковой крышечкой различной формы. Имеются полиморфные особи: овицеллы, мезопоры, акантопоры и др.

Для многих представителей семейства *Fenestellidae* характерны килевые, устьевые бугорки и шипы, располагающиеся различно. Известковые стенки ячеек двойные — наружные и внутренние. Наружные одевают все элементы колонии единым чехлом, строят перекладины и имеют пластинчатую структуру. Внутренние стенки состоят из плотного известкового вещества. Наружные стенки пронизаны многочисленными капиллярами, концы которых могут сильно ветвиться у периферии колонии. Ордовик — триас.

Род *Fenestella* Lonsdale, 1839 (рис. 41—3)
(*fenestrum* — лат. — окошечко)

Сетчатая колония, прутья которой несут по два ряда ячеек. Перекладины, соединяющие прутья, неячеистые. На прутьях между двух рядов устьев располагается киль гладкий или покрытый одним-двумя рядами бугорков. Есть овицеллы. Поздний ордовик — поздняя пермь.

Род *Polypora* McCoy, 1844 (рис. 41—4)
(*poly* — гр. — много)

Облик колонии очень сходен с обликом колонии рода *Fenestella*, однако колонии массивнее. Прутья несут несколько рядов ячеек, между которыми часто имеются бугорки. Киля нет. Ордовик—поздний триас.

ОТРЯД ГУБОРОТЫЕ (SCLEROSTOMATA)

Разнообразные колонии могут быть свободно лежащими на дне прикрепленными, а также обрастающими. Свободные имеют ветвистую, дискообразную, сетчатую форму; могут быть также массивные, бесформенные колонии. Ячейки короткие, сечение их различно, обызвествление иногда неполное. Устья ячеек обычно располагаются в передней стенке и имеют вид круглой или полукруглой щели. Многие роды имеют перистом. Стенки ячеек по своему строению весьма сложны: они состоят из нескольких различных по положению и устройству слоев. Устье ячейки закрывается крышечкой, форма которой различна. У губоротых мшанок имеются авикулярии, вибракулярии, овицеллы и другие видоизмененные особи. Средняя юра — ныне.

Род *Membranipora* Blainville, 1830 (рис. 41—5)
(*membrana* — лат. — тонкая перепонка)

Обрастающие и прямостоящие колонии. Представители рода имеют или хитиновые, или известковые ячейки, или смешанные — хитиновоизвестковые. Очертания ячеек различны. Поздний мел — ныне.

КЛАСС ПОКРЫТОРОТЫЕ (PHYLACTOLAEMATA)

К этому классу относятся пресноводные мшанки, над ротовым отверстием которых имеется эпистом. Ячейки соседних особей колонии частично сливаются друг с другом, в результате чего колония не расчленена. Размножаются почкованием, половым путем, характерно также размножение статобластами. Представителей современных покрыторотых по своему распространению и количеству видов значительно меньше представителей голоротых мшанок. Твердого скелета у них почти нет и поэтому в ископаемом состоянии они почти не сохраняются.

Экология и тафономия. Морские мшанки живут в морях всех широт. Больше всего их встречается на глубинах от 0 до 500 м, они могут жить как в приливо-отливной зоне, где сильные течения, так и в спокойных, тихих водах. В волноприбойной зоне они прикреп-

ляются к скалам, грубым обломкам на грунте, а также обрастают раковины моллюсков, водорослей и различные подводные и плавающие предметы. Среди мшанок известны даже свободноплавающие колонии.

В спокойных водах на песчаных участках дна моря мшанки развиваются в виде сетчатых и листообразных колоний, а глубже, на глинистых и илистых грунтах, они образуют массивные и ветвистые колонии с небольшой площадью прикрепления.

Мшанки — эвритермные животные, обитающие как в тропических, так и в арктических морях. Однако в теплых морях их больше (так, например, в Средиземном море их насчитывается около 300 видов, а в Карском — только 150). Изменение солености мшанки переносят лучше, нежели кораллы, но все-таки предпочитают нормально соленые водоемы. Менее прихотливы они и в отношении чистой воды, но обильная муть вызывает их быструю гибель.

Ископаемые мшанки находятся в различных осадочных, преимущественно морских породах — известняках, глинистых сланцах, аргиллитах, алевролитах и др. Из других ископаемых беспозвоночных совместно с мшанками встречаются брахиоподы, иглокожие, фораминиферы, моллюски, реже коралловые полипы.

Грубообломочные породы — конгломераты, брекчии — обычно бедны мшанками, что обуславливается условиями захоронения. Здесь мшанки после их гибели могут быть разрушены, перемыты и переотложены.

Мшанки наравне с другими организмами используются для восстановления палеоэкологической и палеогеографической обстановки различных моментов развития древних морских бассейнов.

Геологическое распространение. Ископаемые мшанки известны начиная с раннего ордовика. Некоторые палеозойские и кайнозойские отложения сложены в основном мшанками. В последнее время благодаря тщательному их изучению они вошли в разряд окаменелостей, ценных для целей стратиграфии.

В ордовике появляются представители циклостомат, трепостомат и криптостомат. В конце палеозоя вымирают криптостоматы и трепостоматы. В триасе и юре значение мшанок несколько падает, они сокращаются в числе, поскольку продолжают развиваться лишь циклостоматы.

В поздней юре появляются представители хейлостомат, которые в позднем меле достигают полного расцвета и становятся господствующими, сохраняя это положение до настоящего времени.

Методика изучения ископаемых мшанок. Сбор ископаемых мшанок следует производить очень внимательно, во-первых, потому что малые размеры колоний могут остаться незамеченными. Во-вторых, кажущееся однообразие колоний на деле выявляет большое разнообразие родового и видового состава, и это заставляет собирать остатки мшанок в возможно большем количестве. Необ-

ходимо при этом пользоваться ручной лупой. При сборке мшанок не следует выделять их из породы и обнажать поверхность колонии, чтобы не повредить их при транспортировке. Если мшанки встречены в окремневших породах, где они сохраняются обычно в отпечатках, полезно послойно разбивать отдельные куски породы.

Собранный материал нужно рассортировать по форме колоний, так как обработка этого материала зависит от того, является ли данная колония сетчатой, массивной, ветвистой или какой-нибудь другой.

До изготовления шлифов нужно подвергнуть колонии частичному препарированию и измерить длину, ширину и толщину колонии при помощи циркуля-измерителя. (В сетчатых колониях измеряются количество прутьев, перекладин и петель на 10 мм длины и ширины.)

Чтобы изучить внутреннее строение скелета мшанок, необходимо изготовить ориентированные прозрачные шлифы. Для колоний *Treplostomata* и *Cryptostomata* делается три ориентированных шлифа: продольный — вдоль оси колонии, поперечный — перпендикулярный к ней и тангенциальный — касательный поверхности колонии. Массивные и пластинчатые колонии расшлифовываются в двух направлениях — продольном и тангенциальном. Сетчатые колонии, строение которых на разной глубине различно, исследуются так: изготавливается тангенциальный шлиф, один конец которого с одной стороны касается верхней поверхности колонии, а с другой вскрывает ее почти до основания. Следует также делать поперечный шлиф и реже продольный. Лучше всего делать тангенциальный шлиф через участки, закрытые породой, т.е. не выветрившиеся. При изучении шлифов необходимо выявлять особенности внутреннего микроскопического строения скелета мшанок и измерять главные его детали. Для этого пользуются окуляр-микрометром при увеличении в 20, 40 и 100 раз.

На сетчатых колониях мшанок в тангенциальных шлифах измеряют количество прутьев и петель на 10 мм ширины сетки. На 5 мм длины прутика измеряют число устьев ячеек, а также количество рядов ячеек. Кроме того, следует замерить ширину прутьев и перекладин, длину и ширину петель, диаметр устьев ячеек, число килевых бугорков на 1 мм и расстояние между ними. Необходимо при этом отмечать форму ячеек и петель, строение прутьев и перекладин, так как это характерные признаки различных родов. При изучении скелета мшанок в поперечном шлифе измеряют толщину колонии, высоту ячейки, высоту кила и другие особенности.

Ветвистые, массивные и пластинчатые колонии в тангенциальных шлифах изучаются с замерами числа устьев ячеек на 2 мм, размеров устьев и расстояний между ними, причем отмечают форму устьев, толщину стенок и другие характерные признаки.

Тип плеченогие (Brachiopoda)

Современные брахиоподы — исключительно морские животные; представлены небольшим числом видов (около 250). Мягкое тело брахиоподы заключено в раковину, состоящую из двух створок и напоминающую раковину двусторчатых моллюсков. Отличие от моллюсков заключается в том, что у брахиопод створки охватывают тело со спинной и брюшной сторон, а у пелеципод — покрывают тело с боков. В связи с этим у брахиопод различают брюшную (вентральную) и спинную (дорзальную) створки. Брюшная створка обычно более крупных размеров и к ней причленяется ножка, представляющая собою плотный соединительнотканый вырост тела, выделяющий на поверхности толстый слой хитиновой кутикулы. Обычно ножка сплющена в передне-заднем направлении и расширяется на конце в виде подошвы, прикрепляясь к грунту. Каждая из створок билатерально (двусторонне) симметрична и имеет м а к у ш к у, представляющую ее суженную часть, от которой начинается рост раковины (рис. 42).

Створки сочленяются между собой или при помощи только мускулов (беззамковые брахиоподы), или замка и мускулов (замковые брахиоподы). Мягкое тело брахиоподы помещается в задней части раковины, занимая примерно треть ее полости. Верхняя стенка тела, как бы натянутая между створками, имеет плоскую или вогнутую поверхность и отделяет заднюю (висцеральную) полость от передней (мантийной) полости. Брюшная и спинная стороны тела продолжаются в особые кожные складки (мантийные складки — мантия), ограничивающие мантийную полость. Мантия двуслойна. В промежутки между слоями мантии входят особые участки целома и обособляются мантийные синусы в виде каналов, делящихся вторично на более мелкие каналцы, концы которых соединяются краевым углублением — синусом. Система синусов несет функцию разноса питательных веществ, всосанных из кишечника, и, вероятно, дыхательную функцию. Наружным эпителием мантии брахиоподы выделяют раковины, которые по вещественному составу бывают хитиново-фосфатными (роговыми) и известковыми. По своему строению известковые раковины могут быть сплошными и пористыми.

Пищеварительная система брахиоподы начинается ртом, который помещается на верхней стенке тела в плоскости симметрии и ведет в пищевод, переходящий в среднюю кишку с расширением желудка (рис. 43). По бокам желудка располагаются две крупные железы (печень), выделяющие пищеварительные соки. Для большинства замковых брахиопод характерно отсутствие порошицы (ануса), т. е. средняя их кишка оканчивается слепо. У беззамковых брахиопод порошица присутствует.

Половые продукты, выделяемые в висцеральной полости, падают в мантийную через трубкообразные органы — нефридии.

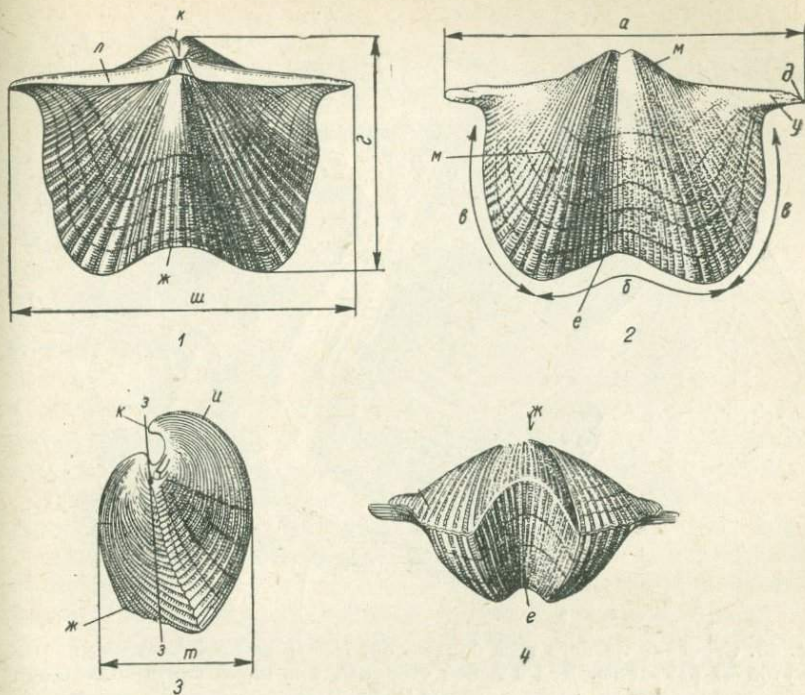


Рис. 42. Элементы морфологии раковины брахиопод *Cyrtospirifer disjunctus*:

1 — вид со стороны спинной створки; 2 — брюшной створки; 3 — вид сбоку; 4 — вид спереди; и — ширина, з — длина, т — толщина, а — замочный край, б — передний край, в — боковой край, у — ушко, д — замочное остроконечие, е — синус, ж — срединное возвышение или седло, з — разделяющая плоскость, и — макушка, к — клюв, л — аррея, м — линия нарастания

Нервная система представляет собой нервное кольцо с отходящими от него нервами вокруг пищевода.

Весь целом, или висцеральная полость, наполнена жидкостью — кровью. Целом пересекается мышечными пучками, идущими от внутренней поверхности одной створки к другой. Мышечные пучки имеются всегда в парном количестве. Среди них различают аддукторы, дидукторы и аджусторы. Аддукторы — более мощные мышцы. При их сокращении происходит смыкание створок. Дидукторы приоткрывают раковину и прикрепляются к замочному отростку (в случае его наличия) под макушкой спинной створки. Педальные, спинные и брюшные мускулы, называемые аджусторами, выдвигают ножку наружу, втягивают ее внутрь и осуществляют вращение брахиоподы вокруг продольной оси. Места прикрепления мускулов фиксируются на внутренней поверхности створок и носят названия мускульных отпечатков. У беззамковых

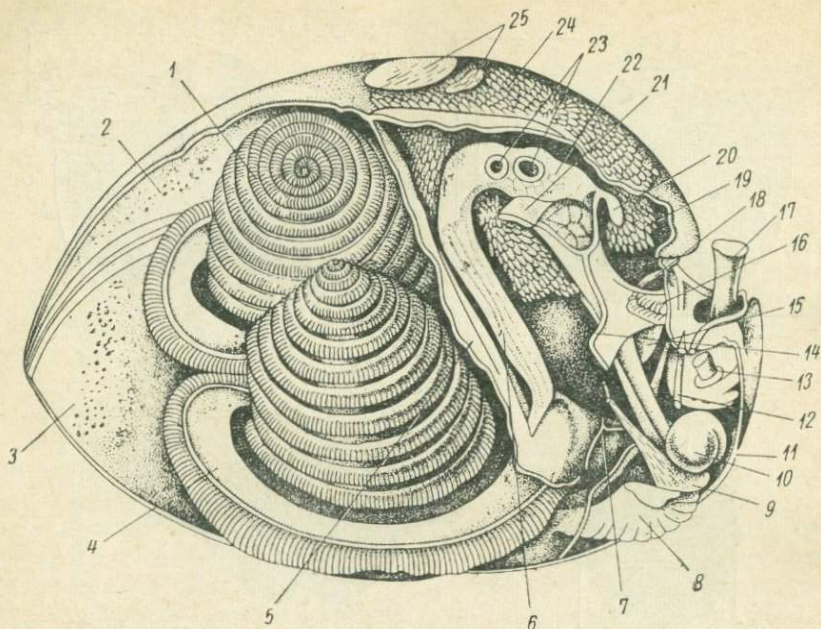


Рис. 43. Строение мягкого тела брахиопод. *Hemithyris psittacea* — животное, вынутое из раковины. Вид с левой стороны, с которой снята значительная часть мантии:

1 — правая рука; 2 — спинная сторона; 3 — брюшная сторона; 4 — левая рука; 5 — передняя стенка висцеральной полости; 6 — пищевод; 7 — окологлоточная нервная система; 8 — брюшной конец левого главного мускула-размыкателя раковины; 9 — брюшной конец мускула-замыкателя раковины; 10 — концевое вздутие задней кишки; 11 — брюшной мезентерий; 12 — спинной конец левого главного мускула-размыкателя; 13 — кровеносный сосуд; 14 — левый спинной педальный мускул; 15 — задний правый нефридий; 16 — его воронка; 17 — ножка; 18 — правый круральный отросток; 19 — правый задний комплекс печеночных долек; 20 — сердце; 21 — левая гастропаретальная лента; 22 — желудочек; 23 — отверстия перерезанных потоков левой печеночной железы; 24 — передний правый комплекс печеночных долек; 25 — спинные концы правых мускулов-замыкателей раковины

брахиопод мускульное поле обычно помещается на утолщенной части створки и иногда представляет приподнятую площадку (платформу), опирающуюся на септы.

По бокам рта, открывающегося в мантийную полость, располагаются две «руки» в виде мягких бахромчатых выростов, служащих для создания токов воды. С внешней стороны рук идет желобок, по которому направляется вода, приносящая пищевые частицы. У многих брахиопод в основании рук находится особый скелет в виде известкового стерженька, прирастающий к спинной створке вблизи основания рук. Парные известковые стержни иногда соединяются известковыми мостиками, возникающими на месте таких же мясистых образований. Некоторые брахиоподы имели очень длинные руки,

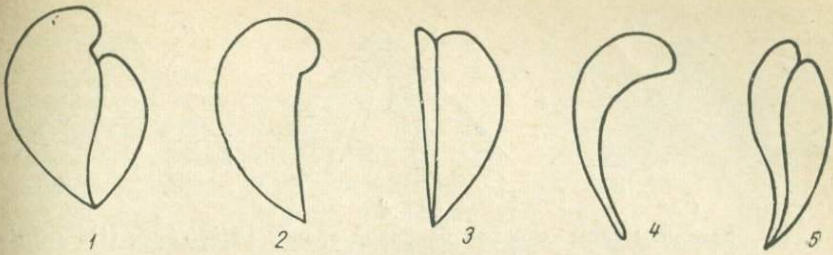


Рис. 44. Типы продольного изгиба створок раковины брахиопод в боковом профиле:

1 — двояковыпуклая раковина; 2 — плоско-выпуклая; 3 — выпукло-плоская; 4 — вогнуто-выпуклая; 5 — резупинатная

свернутые в спираль или петлю и поэтому скелет рук, повторяющий их форму, различен и служит важным систематическим признаком.

Двустворчатая раковина брахиопод по своему габитусу очень разнообразна. Как мы уже отмечали, каждая створка имеет макушку (см. рис. 42). Край раковины, расположенный около макушки, называется задним (или замочным) краем. Край противоположный называется передним, или лобным, краем, а края между ними — боковыми. Линия соединения брюшной и спинной створок называется швом, или комиссурой. Расстояние от макушки до переднего края представляет длину створки. Измерение между наиболее удаленными друг от друга точками боковых краев, определенное перпендикулярно плоскости симметрии¹, является шириной раковины. Толщиной раковины называют расстояние, измеренное между плоскостями, помещенными касательно к поверхности брюшной и спинной створок и перпендикулярно к плоскости симметрии.

Створки бывают выпуклыми обе или одна выпуклой, а другая — плоской или вогнутой. В последнем случае различают раковины плоско-выпуклые, вогнуто-выпуклые, выпукло-плоские и выпукло-вогнутые. Первое слово всегда указывает на характер изгиба спинной створки, а второе — брюшной. Встречаются случаи, когда в процессе роста характер изгиба створок меняется, например двояковыпуклые формы в их периферической части делаются выпукло-вогнутыми. Такие формы называются резупинатными (обратноизогнутыми) (рис. 44).

Одна из створок брахиопод очень часто несет продольное срединное углубление — синус, начинающееся от макушки или на некотором расстоянии от нее (см. рис. 42). Синус обычно расширяется и углубляется по направлению к переднему краю и вдается в противоположную створку в виде более или менее высокого язычка.

¹ Плоскость симметрии проходит через вершину макушки и середину переднего края.

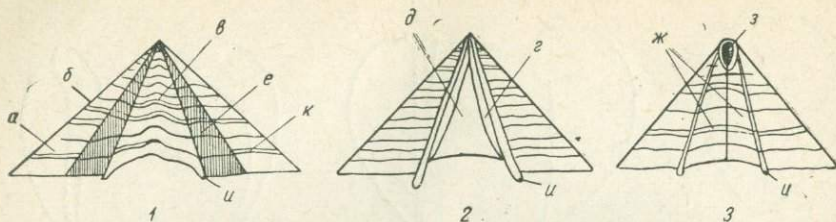


Рис. 45. Различные типы строения брюшной ареи у *Orthotetacea* (1), у *Spiriferacea* (2), у *Rhynchonellacea* (3):

a — первичная арея, *б* — плечико ареи, *в* — дельтирий, *г* — дельтидиальные пластины, *д* — дельтириальная пластина, *е* — вторичная арея, *ж* — псевдодельтидий, *з* — форамен, *и* — зубы, *к* — линия нарастания

Поперечное сечение синуса бывает различное (полого-округлое, угловатое и т. д.). Если на одной из створок присутствует синус, то на другой створке ему соответствует продольный срединный выступ, или седло. Чаще всего синус располагается на брюшной створке, а седло — на спинной, но бывает и обратное соотношение. Реже синус развивается одновременно на обеих створках и еще реже бывают на них седла.

Задний (замочный) край брахиопод может быть изогнутым или прямым, являющимся часто основанием площадки — а р е и. Макушка створки представляет вершину ареи, а резкие перегибы между задней и боковыми сторонами поверхности створки ограничивают арею с боков, образуя плечики. Плечики могут быть прямыми или слегка изогнутыми. Арея может быть на обеих створках, но чаще всего она развивается на брюшной. Форма ареи, высота и характер ее наклона по отношению к плоскости, разделяющей створки раковины, изменчивы и зависят от условий жизни брахиоподы. У многих замковых брахиопод под макушкой брюшной створки помещается треугольное отверстие — д е л ь т и р и у м, служащее для выхода наружу ножки. Ножка у других брахиопод выходит наружу через круглое отверстие, располагающееся на вершине и называющееся ф о р а м е н о м.

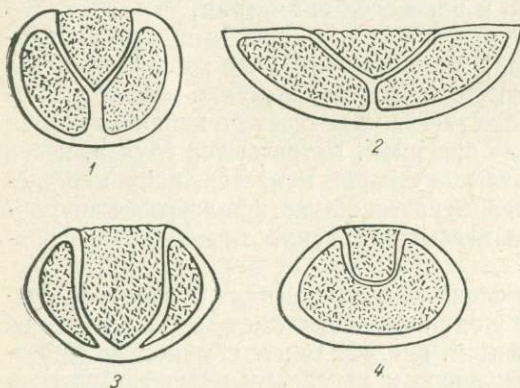


Рис. 46. Схема различных типов спондилля. Поперечные разрезы:

1 — двойной спондиллюм; 2 — простой спондиллюм; 3 — сидячий спондиллюм; 4 — свободный спондиллюм

Форма ареи, высота и характер ее наклона по отношению к плоскости, разделяющей створки раковины, изменчивы и зависят от условий жизни брахиоподы. У многих замковых брахиопод под макушкой брюшной створки помещается треугольное отверстие — д е л ь т и р и у м, служащее для выхода наружу ножки. Ножка у других брахиопод выходит наружу через круглое отверстие, располагающееся на вершине и называющееся ф о р а м е н о м.

Дельтириум и форамен могут существо-

вать одновременно. Дельтириум может быть открытым или закрытым (частично или полностью) дельтидиальными пластинами. Эти пластины растут с боков дельтириума и главным образом с дорзальной стороны ножки. При этом развитии они могут дорастать до взаимного соприкосновения как впереди, так и позади форамена (рис. 45). Если слияние пластин полное и шов не сохраняется, то образуется так называемый псевдодельтидиум. На спинной створке под макушкой иногда также имеется треугольное отверстие, подобное дельтириуму. Оно называется нототриум (хейлириум). Нототириум может быть закрыт (частично или полностью) одной цельной пластиной (хилидием) или парными (хилидиальными) пластинами. Раковины брахиопод редко бывают гладкими, обычно они покрыты скульптурой, служащей важным признаком при выделении различных систематических единиц. Наиболее обычна концентрическая скульптура, представляющая в простейшем виде следы нарастания на поверхности створок.

У ряда брахиопод на поверхности развиваются концентрические морщины-валики и ложбинки. Более разнообразной является радиальная скульптура, в которой различают два типа: а) поверхностная и б) передающаяся на внутреннюю поверхность и отражающаяся там в форме негативного рельефа. К первому типу принадлежат радиальные ребра и струйки. Ко второму относятся радиальные складки, образовавшиеся благодаря тому, что мантия сильно разрастается в ширину и при сохранении объема раковины становится складчатой. Часто на поверхности брахиопод развиваются также иглы и шипы, имеющие различный характер. Помимо скульптуры, видимой простым глазом, наблюдаются скульптурные особенности, которые видны только при помощи оптических инструментов. Эта так называемая микроскульптура бывает крайне разнообразна.

Как было сказано выше, створки замковых брахиопод сочленяются между собой при помощи замка. Замок состоит из двух зубов, расположенных по краям дельтирия в брюшной створке, и соответствующих им зубных ямок в спинной. У многих брахиопод в сочленении створок принимает участие замочный отросток, основание которого находится непосредственно под макушкой спинной створки. Форма замочного отростка разнообразна (зубчатый, двулопастной, трехлопастной и др.). Прочности сочленения способствует также искривленность зубов и насечка или мелкая зубчатость на них. Зубы часто поддерживаются зубными пластинами, которые протягиваются вдоль боковых краев дельтирия и далее по направлению к переднему краю раковины на большее или меньшее расстояние. Кроме зубных пластин, в брюшной створке имеется так называемая средняя перегородка, начинающаяся под макушкой и простирающаяся к переднему краю на большее или мень-

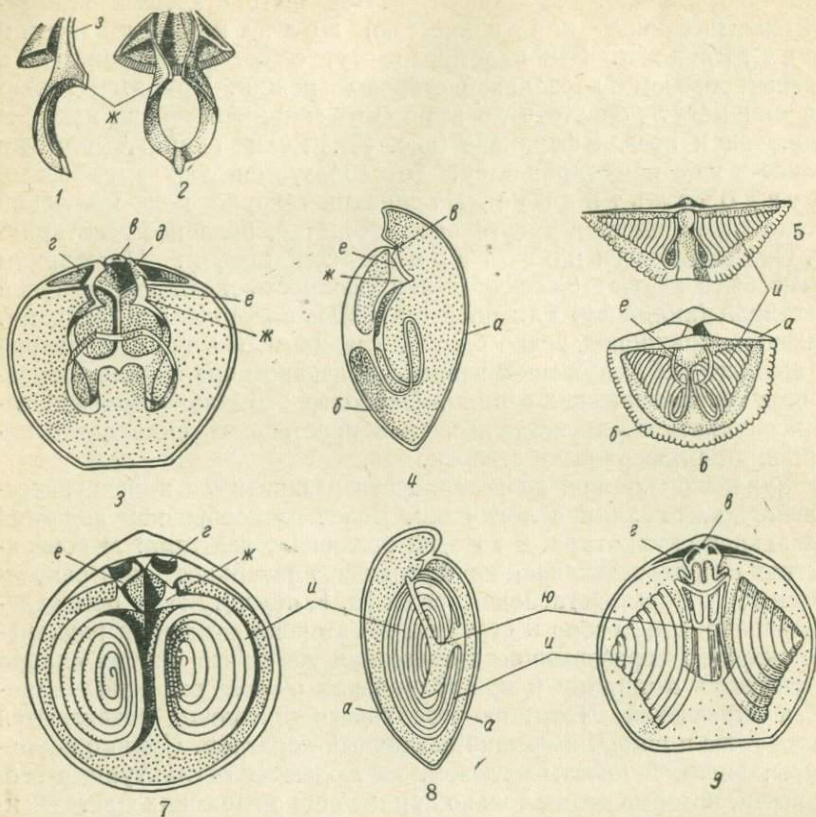


Рис. 47. Различные типы строения ручного аппарата брахиопод: 1—2 — теребратулида — простая петля (вид сбоку и с брюшной стороны); 3—4 — теребратулида — сложная петля, прикрепляющаяся к срединной перегородке (вид с брюшной стороны и сбоку); 5—6 — спириферада — спиральные конусы с осями, лежащими в разделяющей плоскости; 7 — *Atrypa* — оси спиральных конусов перпендикулярны разделяющей плоскости; 8—9 — *Athyris* — спиральные конусы соединены сложным югумом; а — брюшная створка, б — спинная створка, в — замочный отросток, г — зубная ямка; д — нототириальная полость, е — крура, ж — круральный отросток, з — первичная пластина (ручного аппарата), и — спираль, ю — югум

шее расстояние. Способы образования септы так же, как и ее взаимоотношения с зубными пластинами, различны.

Зубные пластины могут иногда соединяться, образуя пластину — спондилиум, ограничивающую углубление, открывающееся к спинной створке и переднему краю. Наиболее часто встречаются следующие типы спондилиума (рис. 46): 1) простой спондилиум — спондилиум поддерживается самостоятельно образованной срединной сеп-

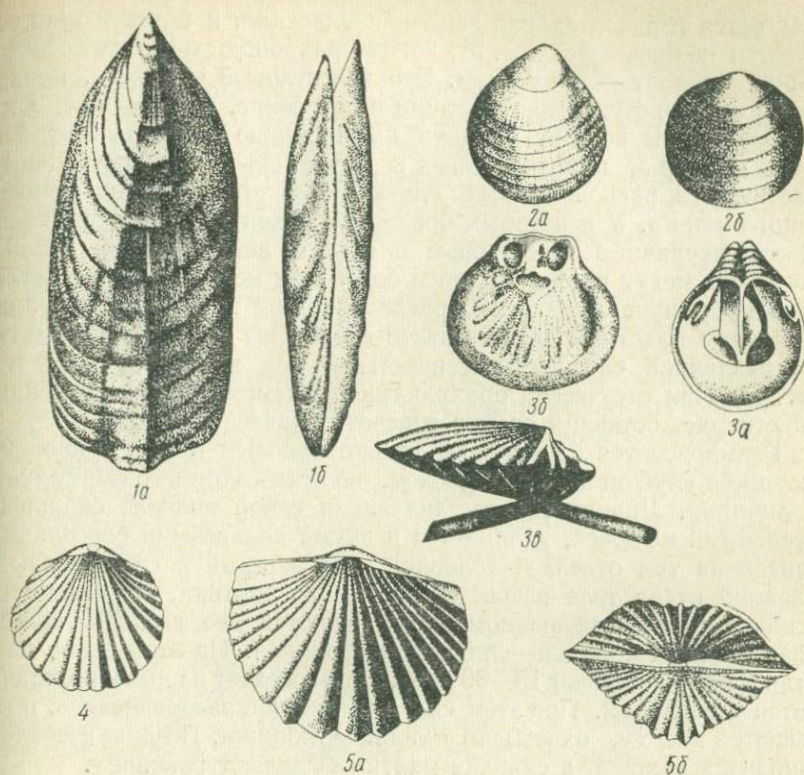


Рис. 48. Беззамковые и замковые брахиоподы:

1 — *Lingula* sp.; 2 — *Obolus* sp.; 3 — *Grania* sp.; 4 — *Orthis calligramma*;
5 — *Platystrophia lynx*

той; 2) двойной спондилиум — септа, поддерживающая спондилиум, образована внешними концами зубных пластин; 3) свободный спондилиум — спондилиум не поддерживается септой; 4) сидячий спондилиум — зубные пластины сходятся вместе у самого дна створки; 5) псевдоспондилиум — между внешними концами зубных пластин, опирающихся на дно створки, формируется известковое возвышение (мышечная платформа).

Зубные ямки ограничены с внутренней стороны прямочными пластинами, к которым в свою очередь примыкают круральные пластины. Последние могут соединяться между собой, формируя круралиум, образование, аналогичное спондилиуму. Часто круральные пластины поддерживаются септальными пластинами, опирающимися на дно створки. У ряда брахиопод между прямочными ребрами рас-

полагается горизонтальная замочная пластина, к которой прикрепляются ножные мускулы. У многих брахиопод существует особый ручной аппарат — брахидиум. Это известковый стержень, проходящий по оси рук и повторяющий их строение. В простейшем случае брахидиум состоит из двух крючковидно изогнутых отростков — к р у р а, прикрепленных к круральным или прямочным пластинам и расположенных симметрично относительно средней линии створки. У некоторых брахиопод к концам крура прикрепляются первичные известковые пластины лентообразной формы. Эти ленты могут продолжаться в более или менее длинную петлю или же формировать различно расположенные конические спирали. Первичные пластины бывают часто соединены поперечной пластиной различной сложности и известной под названием ю г у м а (рис. 47). При отсутствии брахидиума руки прикрепляются к спинной створке, оставляя особые отпечатки (впечатления).

Размножаются брахиоподы только половым путем, сопровождающимся глубоким метаморфозом, во время которого формируется личинка. Личинка, представляющая собой вначале овальный двуслойный мешочек, удлинняется и двумя кольцевыми бороздками делится на три отдела — головной, туловищный и стебельковый. Головной отдел тела разрастается в виде зонтика, окаймленного ресничками, на туловищном же образуются две свешивающихся книзу кожных складки — спинная и брюшная. На этом этапе развития личинка плавает 10—30 дней, затем оседает на дно и прикрепляется стебельком. При этом складки мантии, заворачиваясь, поднимаются кверху, охватывая туловище личинки. Позднее стебелек становится ножкой, а складки мантии выделяют раковину.

КЛАСС БЕЗЗАМКОВЫЕ (INARTICULATA)

В этот класс включены наиболее примитивные формы брахиопод, у которых замок и ручные поддержки отсутствуют. Ранний кембрий — ныне.

Беззамковые подразделяются на несколько отрядов, из которых мы рассмотрим отряды *Lingulida*, *Craniida*.

ОТРЯД LINGULIDA

Беззамковые брахиоподы с хитиново-фосфатной и известковой раковиной. Ножка проходит между задними краями створок. Для ножки часто имеется продольный желобок в арее брюшной створки.

Для характеристики данного отряда рассмотрим роды *Lingula* и *Obolus*, относящиеся соответственно к надсемействам *Lingulacea* и *Obolacea*.

Род *Lingula* Bruguiera, 1792 (рис. 48—1)
(*lingula* — лат. — язычок)

Раковина слабо вздутая, суживающаяся к макушкам, удлинненно-пятиугольного или овального очертания. Поверхность гладкая или с тонкими концентрическими знаками нарастания, реже знаками нарастания и радиальными струйками. Имеются небольшие ареи на обеих створках с продольной штриховкой и желобком для прохода ножки на брюшной. Ордовик — ныне.

Род *Obolus* Eichwald, 1829 (рис. 48—2)
(*obol* — название древнегреческой монеты)

Раковина уплощенная, округлого, овального или почти треугольного очертания. Поверхность покрыта концентрическими знаками нарастания и обычно тонкими радиальными струйками. На арее брюшной створки, несколько большей по размерам, находится желобок для ножки. В брюшной створке развита низкая септа, а в средней части спинной створки — сердцевидное углубление. Кембрий — ордовик.

ОТРЯД CRANIIDA

Включает одно надсемейство Craniacea, куда относятся беззамковые брахиоподы с пористой известковой раковиной без отверстия для ножки. Раковина или прирастает брюшной створкой к субстрату, или лежит свободно. Кембрий — ныне.

Род *Crania* Retzius, 1781 (рис. 48—3)
(*cranium* — лат. — череп)

Раковина округлого или четырехугольного очертания, прирастающая всей поверхностью брюшной створки к различным предметам. Брюшная створка блюдцеобразная или плоская с макушкой, расположенной близ центра створки. Спинная створка более или менее коническая. Поверхность покрыта линиями нарастания, радиальными ребрышками, струйками или иголочками. Расположение мускульных впечатлений напоминает череп при взгляде на него спереди. Ордовик — ныне.

КЛАСС ЗАМКОВЫЕ (ARTICULATA)

Включает всех брахиопод, имеющих известковую раковину со створками, сочленяющимися между собою при помощи замка. «Руки» часто поддерживаются известковыми образованиями различной формы. Анус отсутствует. Кембрий — ныне.

Класс Articulata делится на следующие отряды: Orthida, Pentalmerida, Strophomenida, Productida, Rhynchonellida, Atrypida, Spiriferida и Terebratulida.

ОТРЯД ORTHIDA

В отряд входят замковые брахиоподы со сплошной или пористой раковиной. Ручные поддержки простые. Обычно имеются замочный отросток различного строения, зубные пластины и иногда спондилиум.

Поверхность створок покрыта ребрами и струйками, реже гладкая. Кембрий — пермь.

Отряд объединяет четыре надсемейства: Orthacea, Rhipidomellacea, Enteleteacea и Clitambonitacea.

Надсемейство Orthacea, 1908

Надсемейство включает ребристые, реже гладкие формы с прямым замочным краем. Ареи обычно развиты на обеих створках. Дельтириум закрыт дельтидиумом или открытый; также спорадически развит хилидий. У ряда представителей имеется простой замочный отросток и спондилиум. Строение раковинного вещества сплошное. Кембрий — девон.

Род *Platystrophia* King, 1850 (рис. 48—5)

Раковина поперечно-вытянутая, почти равносторчатая, с длинным прямым замочным краем. Ареи развиты на обеих створках. Дельтириум и нототириум открытые. Большая створка несет синус, спинная — возвышение. Грубоскладчатая поверхность покрыта мелкими бугорками. В брюшной створке имеются зубные пластины, а в спинной — простой замочный отросток и срединная септа. Ордовик — силур.

Род *Orthis* Dalman, 1928 (рис. 48—4)

(*orthis* — прямой, по характеру замочного края)

Раковина с плоской или слабо выпуклой спинной створкой, почти полукруглого или овального очертания. Замочный край прямой, длинный. Ареи развиты на обеих створках. Дельтириум и нототириум открыты. Скульптура выражена округлыми простыми ребрами или складками, покрытыми так же, как и промежутки между ними, продольными струйками. В брюшной створке имеются зубные пластины, а в спинной замочный отросток и срединный валик. Ордовик.

Надсемейство *Enteletacea*, 1884

Раковины двояковыпуклые. Замочный край прямой, довольно короткий. Поверхность покрыта ребрышками, а у некоторых представителей — складками и струйками. Строение раковины пористое. Имеется срединная септа и расходящиеся или почти параллельные зубные пластины. Ордовик — пермь.

Род *Schizophoria* King, 1850 (рис. 49—1)

Раковины с сильно выпуклой спинной створкой; иногда на брюшной створке имеется синус, а на спинной — возвышение. Замочный край прямой. Ареи на обеих створках. Зубы, зубные пластины и замочный отросток хорошо развиты. Паллиальные синусы отчетливые. Поверхность раковины тонкоробристая. Силур — пермь.

Род *Enteletes* Fischer, 1825 (рис. 49—2)

Раковина с более выпуклой спинной створкой и коротким прямым замочным краем. Ареи на обеих створках. Синус на брюшной створке, а возвышение — на спинной. В брюшной створке длинные, высокие зубные пластины и развитая срединная перегородка. Круральные пластины в спинной створке длинные, сильно расходящиеся по направлению к переднему краю. Поверхность покрыта тонкими ребрышками и складками у переднего края. Средний карбон — пермь.

ОТРЯД PENTAMERIDA

Двояковыпуклые раковины с прямым или изогнутым замочным краем. Арея может быть развита на обеих створках. Дельтирий обычно открыт. Поверхность гладкая или покрыта складками, ребрами или струйками. Брахидиум простой. Развиты различного типа спондилиум и круралиум. Строение раковины непористое. Ордовик — девон. В отряд включены три надсемейства: *Pentameracea*, *Samarellacea* и *Porambonitacea*.

Надсемейство *Pentameracea*, 1896

Брахиоподы с хорошо развитым спондилиумом в брюшной створке и септальными и круральными пластинами в спинной створке. Септальные пластины могут быть разобщены у дна створки или соединены. Замочный отросток отсутствует. Силур — девон.

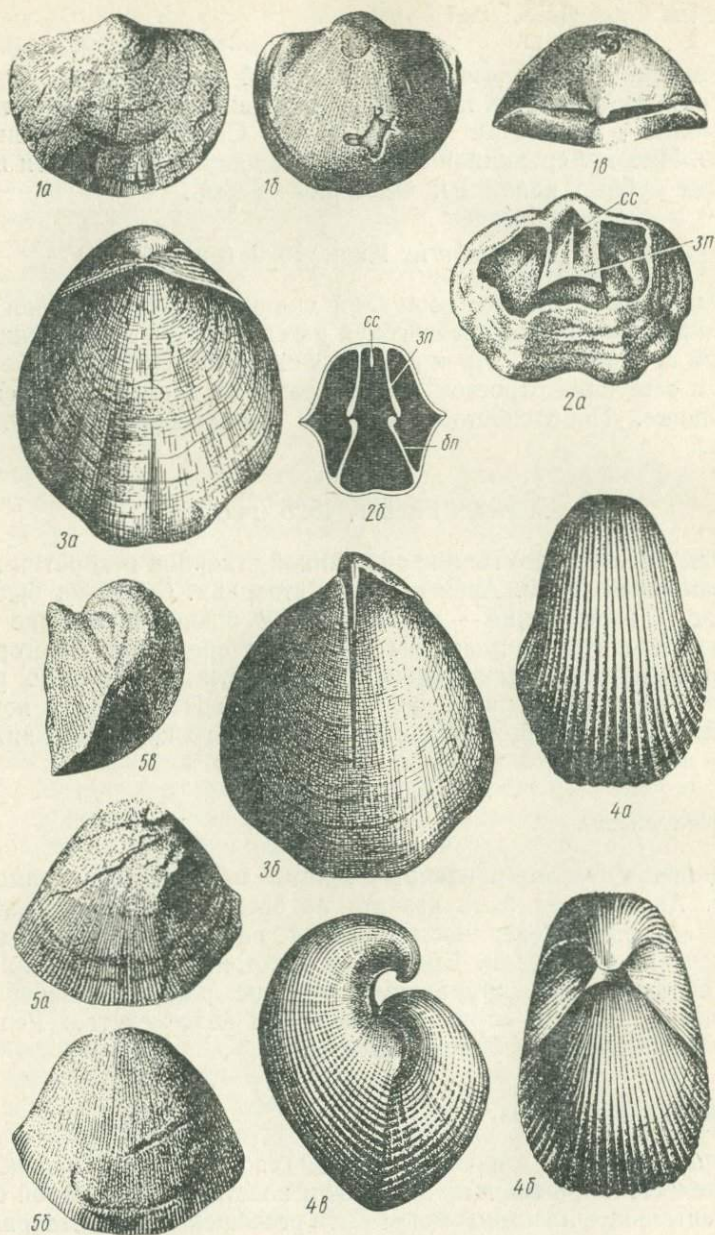


Рис. 49. Замковые брахиоподы:

1 — *Schizophoria resupinata*; 2 — *Enteleles lamarckii* (cc — средняя септа, зп — зубная пластина, бп — круральная пластина); 3 — *Pentamerus obtongus*; 4 — *Conchidium knighti*; 5 — *Brooksina conjugata*

Род *Pentamerus* Sowerby, 1813 (рис. 49—3)
(*penta* — пять; *meros* — часть)

Раковины достигают крупных размеров пятиугольного и шестиугольного очертания. Замочный край изогнут. Макушка брюшной створки обычно нависает над спинной. Арея отсутствует. Поверхность раковины гладкая или слабоскладчатая впереди. Часто на обеих створках у переднего края возникают возвышения, которые придают раковине трехлопастной вид. В брюшной створке развит двойной спондилиум. Септальные пластины в спинной створке разобценные у ее дна. Силур.

Род *Conchidium* Linnaeus, 1753 (рис. 49—4)

Раковины крупные с сильно развитой примакушечной частью брюшной створки. На брюшной створке может присутствовать арея. Дельтириум открытый, широкий. Поверхность ребристая. Внутреннее строение, как у *Pentamerus*. Силур.

Род *Brooksina* Kirk, 1922 (рис. 49—5)

Отличается от всех пентамерид тем, что имеет более вздутую спинную створку и сравнительно слабо выпуклую, часто уплощенную брюшную створку. Поверхность покрыта ребрами или струйками. Внутреннее строение, как у *Pentamerus*. Силур.

Род *Gypidula* Hall, 1867 (рис. 50—1).

Раковины пятиугольного очертания гладкие или ребристые. Шлемообразная брюшная створка, имеющая сравнительно массивную примакушечную часть и всегда загнутую макушку, несет обычно возвышение. Замочный край прямой или изогнутый. Вентральная арея может быть хорошо развита. Спондилиум поддерживается короткой септой, редко доходящей до середины длины створки. Септальные пластины, разобценные у дна створки. Силур — девон.

Надсемейство *Porambonitacea*, 1853

В надсемейство включены брахиоподы, довольно сильно отклоняющиеся от представителей *Pentameracea*. Раковины двояковыпуклые с коротким прямым замочным краем. На брюшной створке имеется синус, а на спинной — возвышение. Арея развита в обеих створках. Дельтириум открытый. В брюшной створке присутствует различного типа спондилиум — псевдоспондилиум, сидячий или простой. Септальные пластины разобценные или соединенные у дна створки. Кембрий (?) — ордовик.

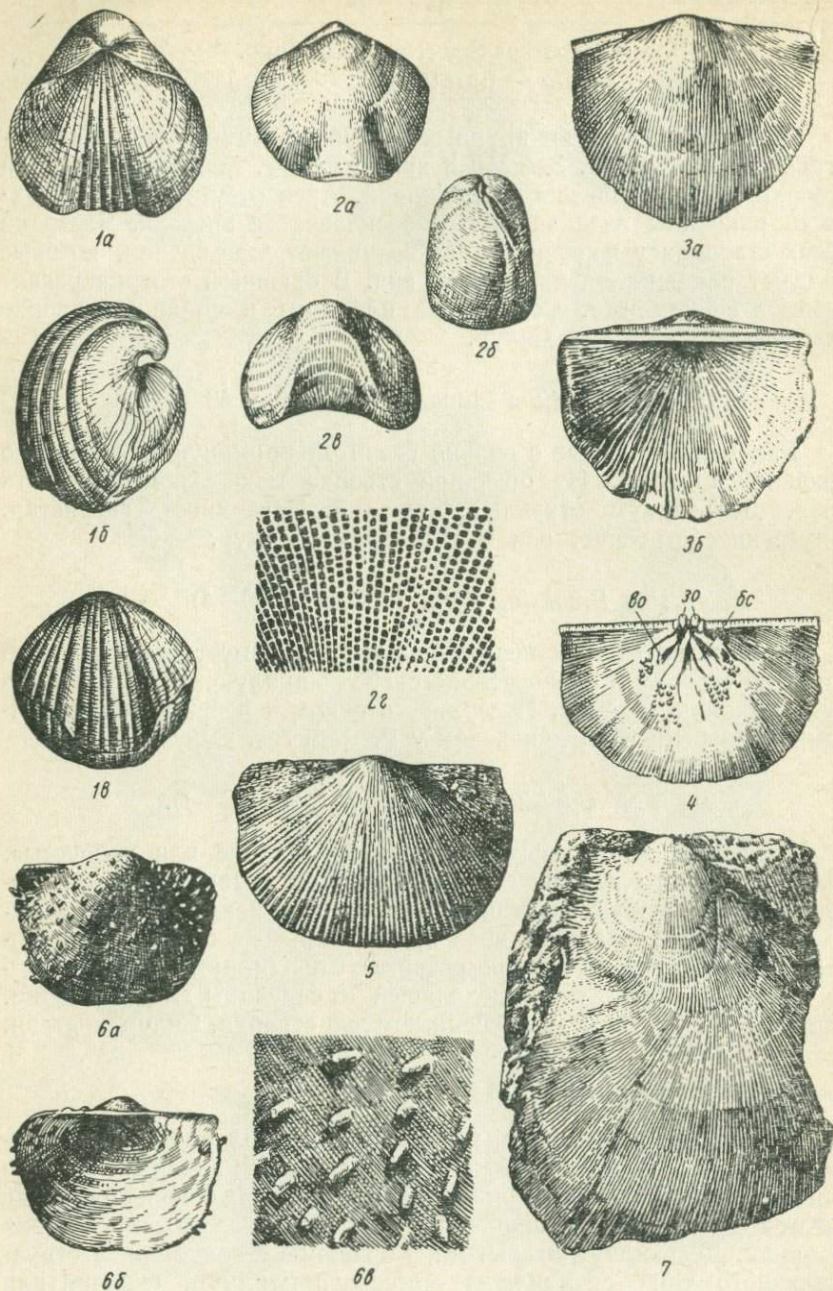


Рис. 50. Замковые брахиоподы:

1 — *Gypidula galeata*; 2 — *Porambonites reticulatus* (с — увеличенная скульптура), 3, 4 — *Stropheodonta asella* (3 — вид общий, 4 — внутреннее строение спинной створки); бо — валики, ограничивающие мускульное поле, зо — замочный отросток, bc — боковая септа; 5 — *Chonetes carboniferus*; 6 — *Productella subaculeata*; 7 — *Striatifera striata*

Род *Porambonites* Pander, 1830 (рис. 50—2)
(*poros* — отверстие, *ambon* — возвышение)

Раковина обычно сильно вздутая, с возвышением и синусом, развитыми только у переднего края. Обе ареи низкие. Скульптура состоит из приплюснутых ребрышек и ряда ямок в промежутках между ними. В брюшной створке развиты мощные зубные пластины, а в спинной — разобщенные септальные пластины. Ордовик.

ОТРЯД STROPHOMENIDA

Раковины двояковыпуклые, вогнуто-выпуклые, выпукло-вогнутые или резупинатные, с прямым замочным краем. Ареи присутствуют на обеих створках. Скульптура состоит из радиальных ребрышек, увеличивающихся в числе путем интеркаляции¹. Могут быть развиты также концентрические знаки нарастания и концентрические морщины. Ручной аппарат отсутствует. В брюшной створке имеются зубы и обычно зубные пластины, а в спинной створке — замочный отросток и септы. Ордовик — (?) триас.

В этот отряд входят следующие надсемейства: *Plectambonitacea*, *Strophomenacea*, *Stropheodontacea* *Orthotetacea*. Рассмотрим одно из них.

Надсемейство *Stropheodontacea*, 1939

К характеристике, данной отряду, следует добавить, что формы, относящиеся к надсемейству, обладают зубчиками на арее брюшной створки и соответствующими им рубчиками на спинной. Зубы и зубные пластины отсутствуют. Ордовик — девон.

Род *Stropheodonta* Hall, 1852 (рис. 50—3,4)

Раковины вогнуто-выпуклые, покрытые тонкими радиальными струйками, чередующимися по величине. Концентрические знаки нарастания тонкие. Замочный отросток двулопастной. Силур — девон.

ОТРЯД PRODUCTIDA

Раковины вогнуто-выпуклые, реже плоско-выпуклые. Брюшная створка всегда сильно вздутая. Замочный край прямой. Ареи могут быть развиты или отсутствовать. На поверхности створок главным образом в примакушечной части брюшной створки, имеют.

¹ Интеркаляция — увеличение числа радиальных ребер от макушки по направлению к переднему краю путем вклинивания дополнительных ребер между имеющимися основными.

ся трубчатые иглы или следы от них. Кроме этого, на поверхности раковины может быть развита радиальная и концентрическая скульптура. Замочный отросток сложный. Могут быть развиты септы. Ручной аппарат отсутствует. Силур — пермь.

В отряд входят три надсемейства: *Chonetacea*, *Productacea* и *Lyttoniaceae*. Рассмотрим первые два надсемейства.

Надсемейство *Chonetacea*, 1892

Раковины вогнуто-выпуклые, имеющие ареи на обеих створках. Боковые края ареи брюшной створки усажены иглами с каналами, пронизывающими арею. Характер скульптуры различен. Иглы на поверхности створок не сохраняются, а остаются места их прикрепления в виде овальных отверстий. Поры расположены в бороздках между ребрами. В брюшной створке развиты зубы и срединная септа. Замочный отросток в спинной створке двулопастной. Силур — пермь.

Род *Chonetes* Fischer, 1837 (рис. 50—5)
(*chone* — лат. — чашка)

Раковины вогнуто-выпуклые с равномерно и обычно слабо выпуклой брюшной створкой. Спинная створка вогнута согласно с брюшной. Замочный край длинный, часто соответствующий наибольшей ширине раковины. Поверхность покрыта тонкими радиальными дихотомирующими ребрышками или струйками. В брюшной створке имеется низкая септа, а в спинной створке — двулопастной замочный отросток. Силур — пермь.

Надсемейство *Productacea*

Раковины плоско- или вогнуто-выпуклые различного очертания и величины. Брюшная створка часто имеет синус, а спинная — возвышение. Замочный край прямой. Ареи обычно отсутствуют или они узкие, линейные. Скульптура разнообразна и состоит из радиальных ребер, концентрических морщин и различно расположенных полых игл или следов их прикрепления. Зубы, зубные ямки и круральные пластины часто отсутствуют. Замочный отросток изогнутый или прямой. Средний девон — пермь.

Род *Productella* Hall, 1867 (рис. 50—6)

Раковины вогнуто-выпуклые полукруглого или округленного очертания с длинным замочным краем. Ареи низкие. Поверхность покрыта концентрическими знаками нарастания и округленными или удлиненными бугорками. В брюшной створке развиты зубы, а

в спинной — круральные пластины. Средний девон — ранний карбон.

Род *Gigantoproductus*
Prentice, 1950 (рис. 51)

Раковины крупных размеров вогнуто-выпуклые, причем спинная створка вогнута согласно выпуклости брюшной. Замочный край длинный. Ушки хорошо развиты.

Поверхность покрыта радиальными складками и концентрическими морщинами в задней части. Иглы редкие. В спинной створке развиты трехлопастной отросток и срединная септа. Ранний карбон.

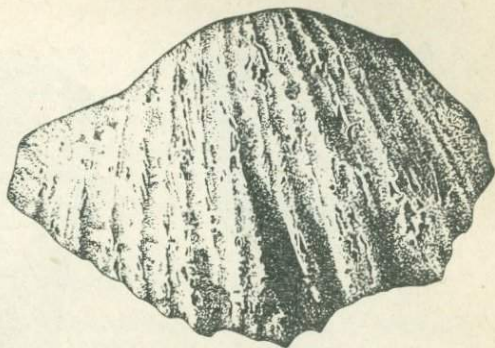


Рис. 51. *Gigantoproductus giganteus*

Род *Striatifera* Chao, 1927 (см. рис. 50—7)
(*stria* — лат. — штрих, *fero* — несу)

Раковина вогнуто-выпуклая треугольного или неправильного очертания. Замочный край короткий. Ушки плоские с концентрическими морщинами и пучками тонких игл. Иглы также имеются на остальной поверхности раковины, покрытой тонкими радиальными ребрышками. В спинной створке развит однолопастной гребневидный замочный отросток. Ранний карбон.

Род *Productus* Sowerby, 1814 (рис. 52—1)
(*productus* — лат. — продолженный)

Раковины с сильно выпуклой брюшной створкой и коленчато-изогнутой спинной. Развит шлейф. Плоская, задняя половина окружена перегородкой, отделяющей висцеральную часть от переднего продолжения (шлейфа). Скульптура состоит из дихотомизирующих радиальных ребер, пересеченных в задней части концентрическими валиками или морщинами. Иглы разбросаны по всей поверхности брюшной створки, образуя скопления на ушках (пучки) и вдоль замочного края (ряды). В спинной створке развиты замочный отросток и септы. Карбон — пермь.

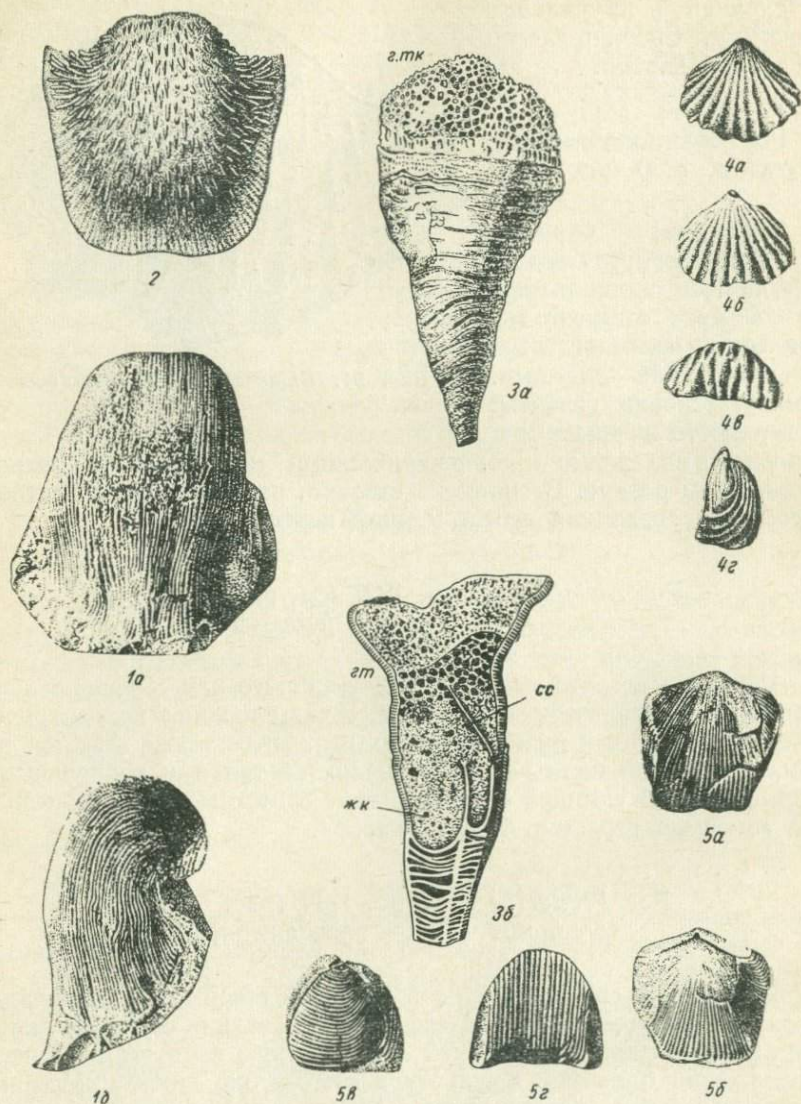


Рис. 52. Замковые брахиоподы:

1 — *Productus productus*; 2 — *Strophalosia horrescens*; 3 — *Richthofenia communis*; 4 — *Camarotoechia inaurita*; 5 — *Hypothyridina cuboides*; г.тк — губчатая ткань, сс — спинная створка, жк — жилая камера

Род *Strophalosia* King, 1846 (рис. 52—2)
(*strophos* — гр.— согнутый, *halos* — круг)

Раковины плоско-выпуклые или вогнуто-выпуклые с сильно вздутой брюшной створкой. Вентральная аррея высокая с выпуклым дельтидиумом, дорзальная аррея низкая с хилидиумом. Поверхность покрыта многочисленными полыми иглами. В брюшной створке имеются зубы и иногда зубные пластины. В спинной створке зубные ямки и замочный отросток. Поздний карбон — пермь.

Род *Richthofenia* Kayser, 1881 (рис. 52—3)
(назван в честь ученого Рихтгофена)

Раковина с конической или бокаловидной брюшной створкой, которой она прирастала к грунту. Вентральная аррея очень высокая с дельтириумом, закрытым выпуклым дельтидиумом. Спинная створка плоская или слабо выпуклая, в виде крышечки. Поверхность покрыта концентрическими знаками нарастания, морщинами и иногда немногочисленными бугорками с иглами. Раковина состоит из трех слоев: тонкого наружного слоя, несущего скульптуру, среднего пузырчатого и внутреннего пористого листоватого. Примакушечная часть перегорожена внутри днищами. Имеются септы. В спинной створке развит двулопастной замочный отросток. Пермь.

ОТРЯД RHYNCHONELLIDA

Раковины двояковыпуклые или выпукло-плоские с изогнутым замочным краем. Макушка брюшной створки обычно клювовидная. Дельтириум открытый или закрыт дельтидиальными пластинами. На брюшной створке обычно развит синус, а на спинной — возвышение. Поверхность ребристая или гладкая. Ручной аппарат состоит из изогнутых отростков — круп.

Большинство родов имеет сплошную непористую раковину. Ордовик — ныне.

Отряд включает два надсемейства: Rhynchonellacea и Rhynchonogasea.

Надсемейство Rhynchonellacea, 1896

Раковины ребристые, складчатые, реже гладкие различных очертаний. Дельтидиальные пластины ограничивают под макушкой округлое отверстие для ножки, которое может перемещаться также и на вершине макушки. В брюшной створке развиты зубы, которые у некоторых родов поддерживаются зубными пластинами. В спинной створке имеются круральные пластины и довольно часто — септа. Может присутствовать замочный отросток. Ордовик — ныне.

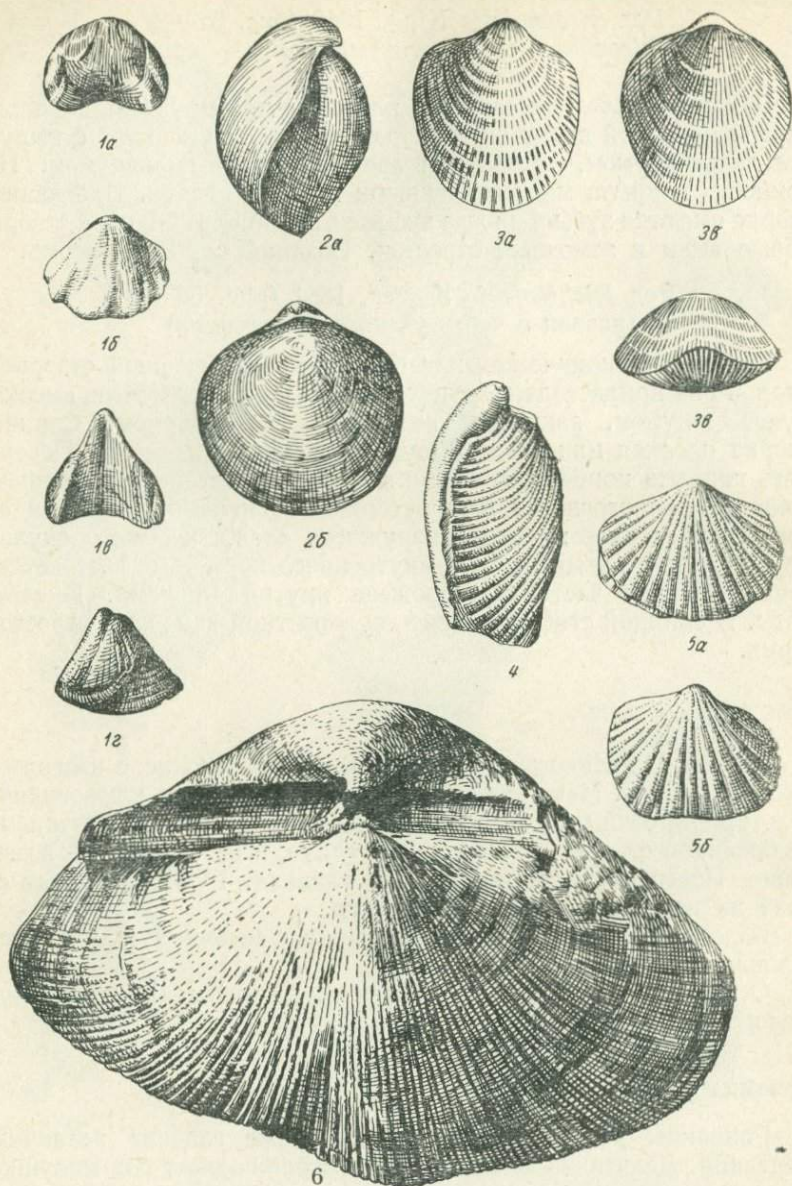


Рис. 53. Замковые брахноподы:

1 — *Rhynchonella loxiae*; 2 — *Lissatrypa camelina*; 3 — *Atrypa* sp.; 4 — *Karpinskya conjugula*; 5 — *Carinatina arimaspus*; 6 — *Spirifer subgrandis*

Род *Camarotoechia* Hall et Clarke, 1893 (рис. 52—4)

Раковины двояковыпуклые с коротким изогнутым замочным краем. На брюшной створке развит синус, а на спинной — возвышение. Поверхность покрыта радиальными ребрышками, начинающимися от макушек. В брюшной створке имеются зубные пластины, в спинной — септа. Силур — карбон.

Род *Hypothyridina* Buckman, 1906 (рис. 52—5)

Раковины сильно вздутые, округленно-кубические, с вертикальными боками и плоским вертикальным передним краем. На брюшной створке развит синус с плоским дном, а на спинной — плоское возвышение. Язычок высокий с параллельными боковыми краями. Поверхность покрыта плоскими ребрышками. В брюшной створке имеются зубные пластины, в спинной — круральные. Средний и поздний девон.

Род *Rhynchonella* Fischer (рис. 53—1)
(*rhynchos* — клюв)

Раковина с сильно вздутой спинной створкой и синусом на брюшной. Язычок высокий. Поверхность несет складки и тонкие радиальные струйки. В брюшной створке развиты зубные пластины, а в спинной — септа. Юра — мел.

ОТРЯД АТРУПИДА

Раковины преимущественно округленного очертания, двояковыпуклые, с изогнутым, реже прямым, замочным краем. Дельтирий обычно закрыт дельтидиальными пластинами, оконтуривающими под макушкой круглое отверстие. Поверхность ребристая, реже гладкая. Характерен ручной аппарат, состоящий из двух обычно конусообразных спиралей, направленных вершинами в сторону спинной створки, иногда к брюшной и реже — к центру раковины. Югум различной формы. Могут быть развиты зубные пластины в брюшной створке и септа — в спинной. Ордовик — ранний карбон.

Отряд включает надсемейства: Cyclospiracea, Atrypacea, Coelospiracea, Dayiacea.

Надсемейство Atrypacea, 1929

Спирали направлены вершинами к середине спинной створки. Ордовик — нижний карбон.

Род *Lissatrypa* Twenhofel, 1914 (рис. 53—2)

Раковины двояковыпуклые с передним краем, обычно изогнутым в сторону спинной створки. Замочный край изогнутый. Дельтирий открытый. На брюшной створке может быть развит синус, а на спинной — возвышение. Поверхность гладкая или с концентрическими знаками нарастания. Зубные пластины и септа отсутствуют. Силур.

Род *Atrypa* Dalman, 1828 (рис. 53—3)

(*a* — без, *trypa* — отверстие; сначала ошибочно предполагалось отсутствие форамена)

Раковины округлого или овального очертания с несколько более выпуклой спинной створкой. Замочный край изогнутый. На брюшной створке может быть развит слабый синус, на спинной — возвышение. Поверхность покрыта радиальными дихотомирующими ребрышками и концентрическими знаками нарастания. Зубные пластины отсутствуют. В спинной створке может быть развита септа или срединный валик. Силур — девон.

Род *Karpinskya* Tschernyschew, 1885 (рис. 53—4)

(назван в честь А. П. Карпинского)

Раковины сжатые с боков, трапециoidalного поперечного сечения. Спинная створка выпуклая, брюшная, плоская или слабо-выпуклая. Поверхность покрыта радиальными ребрышками, начинающимися от вершин макушек. В брюшной створке развиты зубные пластины, которые часто бывают слиты со стенками створки; в спинной створке — срединный валик. Ранний девон и эйфельский век среднего девона.

Род *Carinatina* Nalivkin, 1930 (рис. 53—5)

Раковины плоские или слабо выпуклые с прямым замочным краем. Арея хорошо развита. Дельтирий закрыт дельтидиальными пластинами, ограничивающими форамен. На брюшной створке обычно килеобразное возвышение, а на спинной — продольная вдавленность. Поверхность покрыта складками, ребрами или струйками. Часто имеют длинный шлейф, переход в который обозначается валиком, оконтуривающим передний край брюшной створки.

В брюшной створке развиты зубные пластины. Силур — средний девон.

ОТРЯД SPIRIFERIDA

Раковины двояковыпуклые с прямым замочным краем. Ареи развиты на обеих створках. Имеются дельтирий и нототирий. Поверхностная макро- и микроскульптура разнообразная. Ручной

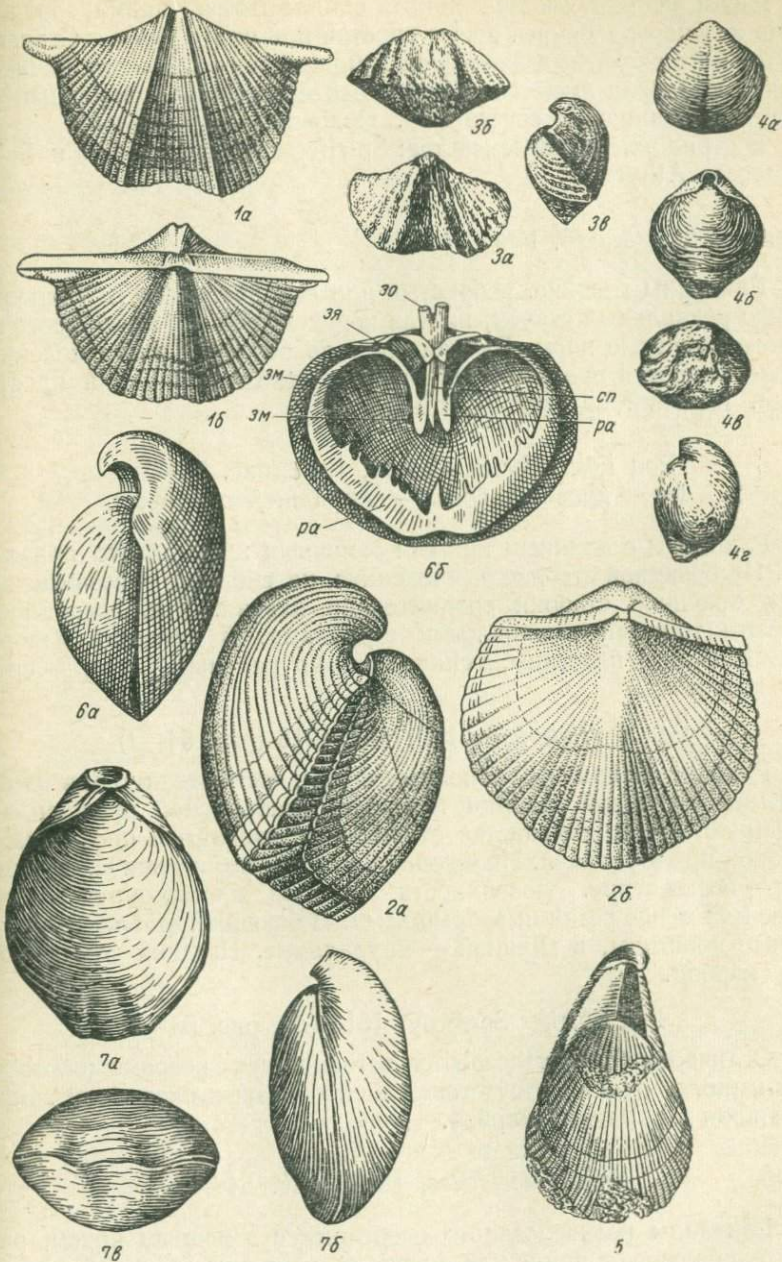


Рис. 54. Замковые брахиоподы:

1 — *Cyrtospirifer disjunctus*; 2 — *Choristites mosquensis*; 3 — *Eospirifer viator*; 4 — *Athyris concentrica*; 5 — *Uncites gryphus*; 6 — *Stringocephalus burtini* (б — внутреннее строение спинной створки, зя — замочный отросток, зя — зубная ямка, сн — септа, зм — отпечатки замыкающих мускулов, ра — ручной аппарат); 7 — *Terebratulula grandis*

аппарат в виде двух конусовидных спиралей с вершинами, обращенными к бокам раковины. Югум простой или отсутствует. Строение внутренних скелетных элементов в примакушечной части разнообразно. У многих имеются зубные пластины, септы и замочный отросток в различных сочетаниях. Ордовик — ранняя юра.

В отряд входят надсемейства: *Spiriferacea*, *Delthyriacea* и *Spiriferinacea*, *Athygacea*.

Надсемейство *Spiriferacea*, 1883

Раковины гладкие, ребристые или складчатые со скульптурой в виде радиальных струек, иногда переходящих в лежащие сосочки и поверхностные поры. Ручная спираль образует многочисленные витки. Имеются простые югальные отростки или цельный простой югум. Поздний ордовик — пермь.

Род *Eospirifer* Schuchert, 1913 (рис. 54—3)
(*eo* — древний, *spiro* — спираль, *fero* — несущий)

Раковины с длинным прямым замочным краем, часто складчатые. На брюшной створке развит синус, на спинной — возвышение. Арея брюшной створки сравнительно низкая. Вся поверхность покрыта тонкими радиальными струйками. В брюшной створке развиты зубные пластины, в спинной — круральные. Силур — средний девон.

Род *Cyrthospirifer* Nalivkin, 1918 (рис. 54—1)

Раковины с длинным замочным краем, часто оттянутым в шипы. Толщина брюшной створки и высота вентральной ареи сильно варьируют. Арея изменяется от низкой с изогнутым профилем до высокой прямостоящей. На брюшной створке развит синус, на спинной — возвышение. Поверхность покрыта плоско-округленными более или менее резкими ребрышками. В брюшной створке развиты зубные пластины, в спинной — круральные. Поздний девон — ранний карбон.

Род *Spirifer* Sowerby, 1816 (см. рис. 53—6)

Отличается от *Cyrthospirifer* ветвящимися ребрами (образующими иногда пучки), отсутствием шипообразных окончаний замочного края (?). Ранний карбон.

Род *Choristites*, 1825 (рис. 54—2)

Раковины разнообразного очертания с замочным краем, равным наибольшей ширине или короче ее. Синус на брюшной створке или хорошо развит, или выражен в виде мелкого желобка. Седло

иногда почти незаметно. Вся поверхность покрыта сравнительно широкими и плоскими радиальными ребрами. В брюшной створке развиты высокие зубные пластины, достигающие $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ длины раковины. Внутренние их концы пересекают мускульное поле. Карбон — нижняя пермь.

Надсемейство *Athyracea*, 1883

Раковины двояковыпуклые с изогнутым замочным краем и без арей. Поверхность гладкая и ребристая. Ручной аппарат представляет конусовидные спирали с вершинами, обращенными к бокам раковины. Югум сложного строения. Ордовик — (?) ранняя юра.

Род *Athyris* McCoy, 1844 (рис. 54—4)

(*a* — без, *thyris* — маленькая дверь; название указывает на отсутствие дельтириума)

Раковины округленные с более или менее развитыми синусом на брюшной и возвышением на спинной створке. Вершина макушки брюшной створки прободена фораменом. Поверхность с концентрическими пластинами нарастания. В брюшной створке имеются короткие зубные пластины. Девон — триас.

Род *Uncites* DeFrance, 1825 (рис. 54—5)

(*uncus* — крючок)

Раковины сильно вздутые с длинной, почти всегда свернутой на бок макушкой брюшной створки. Замочный край короткий, изогнутый. Дельтирий закрыт сросшимися дельтидиальными пластинами, образующими вогнутую пластину. Поверхность покрыта тонкими, плоскими, часто изгибающимися и дихотомирующими ребрами.

Живетский век среднего девона.

ОТРЯД TEREBRATULIDA

Раковины двояковыпуклые, плоско-выпуклые или выпукло-плоские с изогнутым, реже прямым замочным краем. Дельтирий закрыт дельтидиальными пластинами. Поверхность гладкая или ребристая. Ручной аппарат состоит из петли различной сложности, подвешенной к крура. В спинной створке могут быть развиты замочный отросток и замочная пластина, а в брюшной — септа и зубные пластины. Силур — ныне.

Отряд включает надсемейства — *Terebratulacea* и *Terebratel-acea*.

Чтобы дать представление об этом надсемействе, ниже рассматриваются роды: *Stringocephalus* и *Terebratula*.

Род *Stringocephalus* DeFrance, 1825 (рис. 54—6)
(*stringo* — натягиваю, *cephalon* — голова)

Раковины, достигающие больших размеров овального или округленного очертания. Брюшная створка более вздутая с сильно загнутой или торчащей макушкой. Замочный край изогнутый. Дельтирий закрыт дельтидиальными пластинами, оконтуривающими под макушкой форамен. Синус и возвышение чаще всего отсутствуют, но у некоторых видов синус развит на обеих створках. Поверхность покрыта частыми линейными знаками нарастания. Брюшная створка с длинной срединной септой, а спинная с очень мощным, двулопастным замочным отростком. Средний девон.

Род *Terebratula* Miller, 1776 (рис. 54—7)
(от слова *terebratus* — просверленный)

Раковины, гладкие, овальные, с вентральной макушкой, прободенной фораменом. На брюшной створке у переднего края имеется синус, часто с продольной складкой. Возвышение, развитое также у переднего края, несет срединное углубление. В спинной створке развит замочный отросток. Палеоген — неоген.

Экология и тафономия. Как мы уже отмечали, брахиоподы являются исключительно морскими животными, плохо переносящими изменение солевого режима. В личиночной стадии брахиоподы ведут пассивно плавающий образ жизни (до 2-х месяцев), а в зрелой стадии — бентосный. Они или прикрепляются к субстрату ножкой (реже раковинной), или лежат свободно. Брахиоподы расселяются преимущественно в районах со скалистым грунтом или в области развития известкового ила. Как большинство сидячих морских животных, они питаются мельчайшими пищевыми частицами в виде детрита или микроскопическими животными и растениями. В настоящее время брахиоподы встречаются во всех широтах, проникая до глубины 5650 м. Брахиоподы очень чувствительны к различным механическим воздействиям среды, например различная скорость движения воды, характер грунта, расселение банками и т. п. могут вызвать появление у них признаков, свойственных другим животным, существующим в подобных условиях (конвергенция). Особенно крупные изменения отмечаются у прикрепленных брахиопод в подвижной среде. Например, рассмотренный выше род *Richthofenia* по внешнему виду напоминает некоторых пелеципод (рудистов) или кораллиты ругоз.

Раковины ископаемых брахиопод обнаруживают чаще всего в рифогенных известняках совместно с богатыми остатками других организмов. Особенностью является то, что здесь отмечается большое количество родов, а отдельные виды представлены сравнительно незначительным числом особей.

В глинистых и мергелистых породах наблюдается обратная картина соотношения родов, видов и особей, т. е. здесь находятся немногочисленные роды, а отдельные виды встречаются в большом количестве экземпляров. В песчаниках и других породах раковины брахиопод обнаруживаются значительно реже.

Изучение образа жизни современных брахиопод не дает нам четкого критерия для суждения по остаткам ископаемых форм о глубинах формирования осадков, заключающих их. Некоторые общие соображения и особенно факт массового скопления брахиопод в рифогенных известняках заставляют предполагать, что большинство палеозойских и мезозойских брахиопод населяли, в основном, мелководные участки моря, а многие крупные толстостворчатые формы (некоторые виды *Conchidium*, *Stropheodonta*, *Gigantoproductus*) расселились непосредственно в прибрежной полосе.

Геологическое распространение брахиопод. Брахиоподы являются одними из важнейших окаменелостей для определения относительного возраста горных пород. Представители беззамковых брахиопод появляются, по-видимому, еще в докембрии, так как уже в нижнем кембрии известно значительное количество родов. Максимального расцвета она достигает в ордовике, причем некоторые роды (*Obolus*, *Acrotreta*, *Schizotreta*) в конце этого периода вымирают. К девону беззамковые сильно сокращаются в числе и в мезозой переходят роды *Lingula*, *Crania* и некоторые другие, существующие и в современных морях. Остатки первых замковых брахиопод, принадлежащие к *Porambonites* и *Orthacea*, известны из кембрийских отложений. В ордовике они сильно увеличиваются в числе за счет появления *Epteletacea*, *Strophomenacea*, *Stropheodontacea*, *Atrypacea*, *Spiriferacea*, *Athygacea* и др.

В силуре количество родов несколько сокращается (вымирают *Productorthis*, *Porambonites* и др.), но зато здесь развиваются новые надсемейства. Особенно большое значение приобретают *Pentameracea* и появляются *Chonetacea*, *Delthygiacea*, *Terebratulacea* и др. В девоне количество надсемейств сокращается по сравнению с силуром, но по числу родов достигает наибольшей цифры (около 320). К концу девона полностью вымирают представители *Orthacea*, *Pentameracea*, *Stropheodontacea* и большинство *Atrypacea*. Из последнего надсемейства в карбон переходят единичные экземпляры. В девоне появляются первые *Productacea*, которые в карбоне и перми расцветают, дав большое количество родов и видов. Помимо этого надсемейства, в карбоне и перми широко развиваются *Chonetacea* и *Spiriferacea*. В начале карбона заканчивают свое существо-

вание Atrypacea и Strophomenacea. К началу мезозоя биостратиграфическое значение брахиопод резко падает, так как вымирает большинство надсемейств. Остаются, в основном, Terabratulacea и Rhynchonellacea, которые существуют до настоящего времени.

Методика изучения ископаемых брахиопод. При изучении ископаемых брахиопод исследователь стремится наиболее полно охарактеризовать рассматриваемый объект. Для этой цели необходимо прежде всего большое количество экземпляров ископаемых форм, так как только в этом случае можно получить более или менее полное представление о внешнем и внутреннем строении брахиоподы, охарактеризовать изменение различных признаков, изменение раковины с возрастом и т. д.

Исследуя внешние признаки, необходимо детально изучить скульптуру раковины, так как в ряде случаев по особенностям скульптуры брахиопод относят к тому или иному роду или виду. Так, например, отдельные роды *Spiriferida* выделяются по наличию определенной микроструктуры поверхности. Для выделения различных систематических категорий имеют значение также положение форамена, присутствие и строение ареи, дельтириума, выпуклость створок, расположение синуса и т. д. Изучение внутреннего строения брахиопод является наиболее трудоемким и сложным процессом, но оно, безусловно, необходимо для точного их определения. Весьма важно знать строение ручного аппарата (если он имеется) и скелетных элементов, расположенных в примакушечной части (апикальный аппарат). Вполне естественно, что познание внутреннего строения будет наиболее полным в том случае, если удастся вскрыть внутренние скелетные элементы путем препарирования, но это осуществляется редко. Обычно для его выявления прибегают к различным приемам.

При изучении строения апикального аппарата чаще всего используется способ сериальных шлифовок, которые производятся перпендикулярно осевой плоскости раковины последовательно от макушек по направлению к переднему краю. Пришлифованные поверхности, отмечающие существенные изменения в наблюдаемых разрезах, зарисовываются при помощи рисовального аппарата. Можно также после легкого травления кислотой поверхности шлифовки снимать к о п и и на коллоидальную пленку и рассматривать их как прозрачные шлифы под биноклем или микроскопом. Для установления строения раковинного вещества, слагающего внутреннее скелетные элементы, и для установления их истинного взаимоотношения между собой обязательно изготавливаются прозрачные шлифы определенной ориентировки. При помощи прозрачных шлифов изучается также строение вещества раковины.

Кроме поперечных разрезов, часто приходится изготавливать шлифовки и шлифы, параллельные плоскости симметрии раковины и разделяющей плоскости. Перед изготовлением шлифовок

или шлифов исследуемый объект должен быть сфотографирован и измерен. При изготовлении пришлифовок обязательно измеряется длина раковины, а затем длина ее при оформлении зарисовок последовательно пришлифованных поверхностей. Это делается для того, чтобы знать, на каком расстоянии от макушки выполнена зарисовка. Мускульные отпечатки, строение паллиальных синусов и т. д. изучаются на ядрах, которые могут быть получены искусственным путем.

Тип моллюски (Mollusca)

Моллюски, или мягкотелые, представляют собой ясно ограниченный тип животных, который в своем происхождении связан с типом червей. Современных моллюсков насчитывается свыше 100 000 видов и почти столько же ископаемых форм. Это главным образом водные, реже наземные животные, весьма разнообразные по строению и размерам. Для моллюсков характерны следующие признаки:

1. *Двусторонняя симметрия тела*, которая у части моллюсков может утрачиваться и замещаться асимметрией вследствие своеобразного смещения органов.

2. *Цельное, несегментированное тело*; лишь некоторые обладают известными признаками метамерности.

3. *Защитная раковина*, обычно цельная, реже двустворчатая, иногда состоящая из нескольких кусков.

4. *Нога* — орган движения; в виде мускулистого непарного выроста брюшной стороны тела.

5. В глотке *терка* (*radula*) (*radula* — лат. — терка) — особый аппарат для размельчения пищи у громадного большинства мягкотелых.

6. *Вторичная полость* тела, которая во взрослом состоянии сохраняется у большинства моллюсков лишь в виде двух участков: околосоердечной сумки и полового целома. Пространство между органами заполняется соединительной тканью.

7. *Нервная система разбросанно-узлового типа* или состоит из четырех продольных нервных стволов.

8. *Кровеносная система незамкнутая*. Сердце обычно трехкамерное (желудочек и два предсердия). Дыхание осуществляется жабрами или легкими.

Органами выделения служат половые воронки.

9. *Раздельнополы*, реже *гермафродиты*. Развитие личинки мягкотелых напоминает развитие личинки многощетинковых червей. Известны с кембрия.

Подтип раковинные (Conchifera)

Моллюски с типичной раковиной из одной или двух створок. Иногда раковина более или менее редуцируется. Кембрий — ныне.

Подтип включает четыре класса: двустворчатые (Bivalvia), ладьеногие (Scaphopoda), брюхоногие (Gastropoda), головоногие (Cephalopoda).

КЛАСС ДВУСТВОРЧАТЫЕ (BIVALVIA), ИЛИ ТОПОРОНОГИЕ (PELECYPODA), ИЛИ ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ (LAMELLIBRANCHIATA)

Двустворчатые моллюски представляют собой двусторонне-симметричных животных, тело которых покрыто наружной раковиной из двух створок. Верхние, или спинные, края створок подвижно соединяются особой эластичной роговой связкой, или лигаментом (*ligamentum* лат.—связка). Там же, вдоль спинного края раковины, имеется замок, состоящий в обеих створках из так называемых зубов и зубных ямок. Замок — шарнирный аппарат, плотно соединяющий створки и не позволяющий им смещаться относительно друг друга.

Изнутри створки раковины стягиваются одним или двумя замыкающими мускулами — аддукторами (*adductores* лат.—замыкать, закрывать). К внутренним сторонам створок раковины вплотную прилегают две свободные внизу и соединенные сверху лопасти мантии, или епанчи. Мантия есть эпителиальный покров, облегающий все тело моллюсков. Под мантийными лопастями имеется мантийная полость, где и располагается туловище со всеми внутренностями, а также парные жабры и топорovidная нога (рис. 55).

Раковина двустворчатых моллюсков выделяется мантией и состоит, как правило, из трех слоев. При образовании раковины сначала возникает внешний органический конхиолиновый слой, который не сохраняется у ископаемых форм. Под конхиолиновым слоем формируется так называемый призматический слой из кальцита или арагонита. Мощность этого слоя у некоторых пелеципод (род *Inoceramus* и др.) такова, что он слагает почти всю створку, но у других (*Ostrea edulis*) он может редуцироваться почти нацело.

Под призматическим слоем раковины лежит перламутровый, или пластинчатый слой из мельчайших листочков арагонита, расположенных всегда почти горизонтально. Интерференция света, происходящая в этих тончайших пластинках, создает блеск и игру цветов перламутра и его разновидности жемчуга. В раковине ряда пелеципод вместо перламутрового слоя иногда развивается фарфоровидный (кальцитовый слой), который

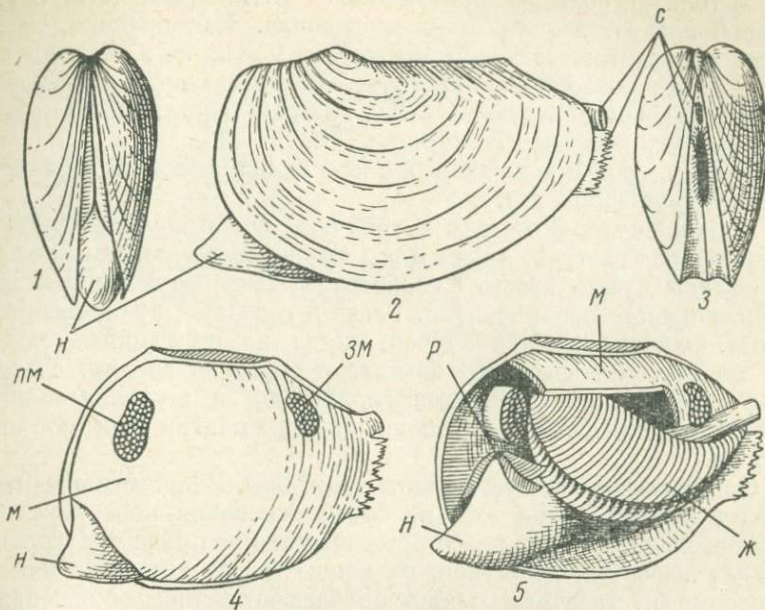


Рис. 55. Схема строения пелеципод:

1 — вид спереди; 2 — вид сбоку (левая створка); 3 — вид сзади; 4 — вид сбоку (левая створка удалена); 5 — то же, часть мантии удалена; н — нога, с — сифоны, лм — передний мускул, зм — задний мускул, м — мантия, р — рот, ж — жабры

макроскопически выглядит, как блестящий и непрозрачный. В некоторых случаях фарфоровидный слой лежит непосредственно под конхиолиновым, а призматический слой отсутствует.

Мантия, покрывающая тело пелеципод, состоит из двух лопастей, плотно прилегающих к створкам раковины и образующих **мантийную полость**, в которой находятся внутренностный мешок, жабры и нога.

Края мантии могут быть свободными, но чаще они срастаются в нескольких местах, образуя лишь небольшие отверстия: вводное, выводное и для выдвигания ноги. Края вводного и выводного отверстий могут вытягиваться в длинные трубки, или **сифоны**: нижний, вводный, или жаберный, и верхний, выводной, или анальный. Сифоны могут соединяться полностью или частично, но могут быть и независимыми друг от друга. Длина их очень различна и зависит от образа жизни пелеципод.

Пищеварительный тракт пелеципод начинается ртом, переходящим в короткий пищевод, за ним следует желудок с пищеварительной железой (печенью). Желудок в свою очередь переходит в длин-

ную и тонкую, образующую несколько петель среднюю кишку, за которой следует задний отдел кишечника. Как правило, задняя кишка проходит через желудочек сердца моллюска и, направляясь назад, заканчивается анальным отверстием над задним замыкающим мускулом. Пищеварительный канал выстлан эндодермой из цилиндрических мерцательных клеток.

Головы, глотки и связанных с нею языка, челюстей и слюнных желез у двустворок нет.

Нервная система состоит из трех пар нервных узлов, располагающихся над глоткой, в ноге и под задним мускулом замыкателем.

Органы чувств развиты слабо вследствие редукции головы и малоподвижного образа жизни. Глаза и головные щупальцы отсутствуют. Однако имеются случаи, когда по всему краю мантии или по оторочке сифонов возникают органы зрения. Пеллециподы осязают околоротовыми лопастями и щупальцевидными придатками, сидящими по свободному краю мантии или по краю сифонов.

Органы дыхания двустворчатых — жабры. У примитивных пеллеципод в мантийной полости по бокам основания ноги находятся двоякоперистые жабры, на которых имеются два ряда треугольных боковых жаберных лепестков, их концы торчат в полость мантии. Некоторые двустворчатые моллюски обладают длинными жаберными нитями, у других жабры атрофируются, и в мантийной полости возникает мускулистая горизонтальная перегородка, разделяющая мантийную полость на нижний и верхний (дыхательные) участки.

Незамкнутая кровеносная система включает сердце, состоящее из желудочка и двух предсердий. От желудочка идут два мощных артериальных сосуда (аорты), из которых передний проводит кровь к внутренностям, ноге и передней части мантии, а задний направляется под кишечник.

Органы выделения состоят из пары почек, лежащих в задней половине тела по бокам его. Это обширные трубчатые мешки, заканчивающиеся отверстиями (рис. 56).

В подавляющем большинстве пеллециподы раздельнополы, чаще всего у них наблюдается наружное оплодотворение.

Размеры пеллеципод весьма значительны. Так, представители рода *Tridacna* достигают 1,5 м в поперечнике и более 250 кг веса.

Форма раковины пеллеципод чрезвычайно разнообразна (рис. 57). Очертания створок могут быть овальными, округлыми, яйцевидными, клиновидными и т. д. Раковины могут быть почти шаровидными с округлыми или уплощенными створками и с различной формой створок. У пеллеципод с хорошо развитыми сифонами задняя часть створок обычно сильно оттянута назад или усечена.

В спинной части каждой створки находится макушка в виде возвышения с концентрическими линиями нарастания вокруг. Это исходная точка, откуда начинается рост раковины. Если ма-

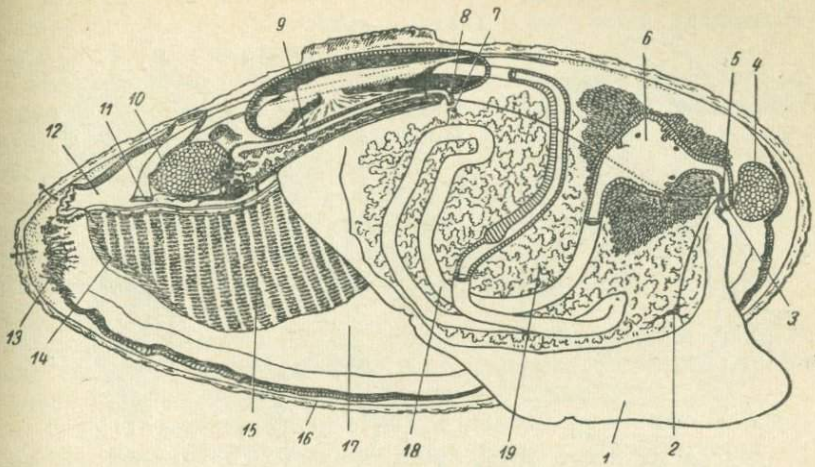


Рис. 56. Строение внутренних органов у *Anodonta*:

- 1 — нога; 2 — педаальный ганглий; 3 — рот; 4 — передний мускул-замыкатель; 5 — пищевод; 6 — желудок; 7 — отверстие гонады; 8 — ресничная воронка почки; 9 — почка; 10 — задний мускул-замыкатель; 11 — анус; 12 — клоачное отверстие; 13 — дыхательное отверстие; 14 — наружная жаберная лопасть; 15 — внутренняя жаберная лопасть; 16 — раковина; 17 — мантия; 18 — средняя кишка; 19 — гонада

кушка завернута вперед, она называется прозогирной (*proso* — гр. — вперед, *gyras* — гр. — возвышение), если назад, то опистогирной (*opisthos* — гр. — задний). Если макушка закручена спирально, она называется спирогирной. Макушки могут быть сильно выдающимися над замочным краем, могут сильно заостряться и быть клювообразными.

В створке раковины пеллеципод различают края: спинной (он же верхний, он же замочный), по которому происходит смыкание створок, и жидный (он же брюшной, противоположный замочному), передний и задний края, располагающиеся между нижним и замочным краями. Замочный край часто сильно изогнут и может быть разделен макушкой на переднюю и заднюю ветви. Угол, под которым эти ветви сходятся, называется макушечным, или апикальным. Раковины неравномускульных пеллеципод часто имеют концы замочного края, оттянутые вперед и назад от макушки. Эти концы обычно обособляются от поверхности раковины и преобразуются в так называемые ушки, или крылья. Иногда передний край так сильно уменьшается, что почти совсем исчезает.

Если макушка находится в центре замочного края, то она называется центральной, а раковина — равносторонней.

Если макушка сдвинута назад или вперед (последнее наблюдается чаще), раковина будет неравносторонней. В случае, когда ма-

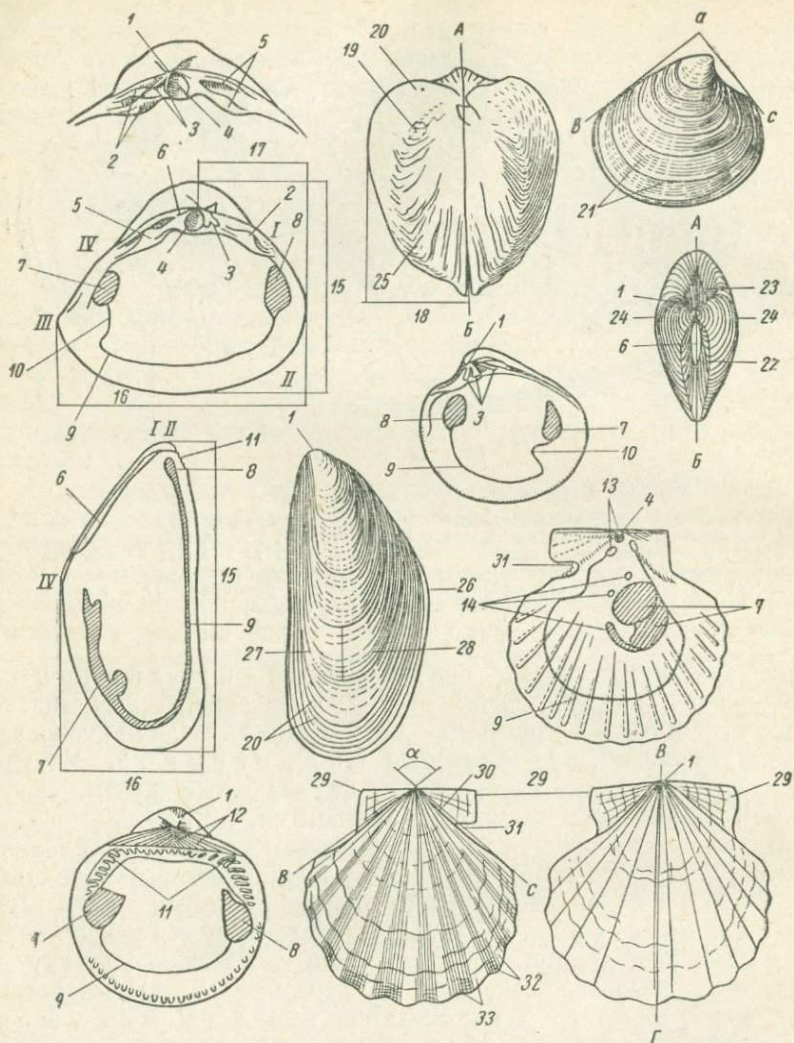


Рис. 57. Строение раковины пелеципод:

1 — макушка; 2 — передний боковой зуб; 3 — кардинальные зубы; 4 — связочная ямка; 5 — задний боковой зуб; 6 — нимфа; 7 — задний мускульный отпечаток; 8 — передний мускульный отпечаток; 9 — мантийная линия; 10 — синус мантийной линии; 11 — зубы; 12 — лигаментные бороздки (шевроны); 13 — отпечаток кольцевой мышцы; 14 — отпечатки (следы) прикрепления внутренних органов; 15 — высота раковины; 16 — длина раковины; 17 — длина передней части раковины; 18 — выпуклость раковины; 19 — киль; 20 — переднее поле; 21 — концентрические ребра; 22 — щиток; 23 — лунка; 24 — правая створка; 25 — заднее поле; 26 — спинное поле; 27 — брюшное поле; 28 — килевой перегиб; 29 — ушки; 30 — ушная борозда; 31 — биссусная вьемка; 32 — межреберные промежутки; 33 — радиальные ребра; АБ — плоскость симметрии; αс — апикальный угол

кушка находится вплотную у переднего края раковины, она называется конечной, или терминальной (*terminalis* — лат. — конечный, верхушечный).

Как правило, створки при смыкании плотно прилегают друг к другу, и раковина будет замкнутой. Однако раковина может быть зияющей тогда, когда при смыкании створок в ней наблюдается щель. Щель может быть сзади, спереди или на нижнем крае раковины. В переднюю щель высовывается нога, а в заднюю — сифоны или биссус. Есть сверлящие пелециподы, сифоны которых очень длинны и не втягиваются в раковину, тогда они выделяют известковую трубку, которая может срастаться со створками раковины.

Для определения правой и левой створок следует ориентировать раковину макушкой вверх и передним краем вперед, при этом правая створка будет справа, а левая — слева.

Отличие переднего края от заднего можно установить по нескольким признакам: синус мантийной линии всегда располагается сзади, макушка в большинстве случаев завернута вперед, впечатление заднего мускула больше переднего и т. д.

Раковины пелеципод обычно измеряются по длине, высоте и выпуклости. Длиной раковины называется расстояние от переднего до заднего края. Высота — расстояние от макушки до нижнего края по перпендикуляру к оси длины. Выпуклостью раковины называется расстояние по перпендикуляру между плоскостью смыкания створок и точкой наибольшей выпуклости одной из створок.

Поверхность раковины бывает гладкой, с тонкими линиями или следами нарастания, расположенными параллельно краям раковины. Кроме этого, на ней могут быть ребра с чешуйками, бугорками, шипами и т. п. Обычно скульптура представлена радиальными и концентрическими ребрами. Количество ребер, их высота, форма, строение, соотношение друг с другом чрезвычайно разнообразны. Промежутки между ребрами тоже имеют различное строение. По мере роста раковины число ребер увеличивается благодаря делению ребер и возникновению их в междуреберных промежутках.

Снаружи раковины пелеципод часто наблюдаются так называемый киль — радиально расположенное место резкого изменения выпуклости створки. Чаще всего киль образуется от макушки до места соединения нижнего и заднего краев. У пелеципод с конечной макушкой киль делит раковину на брюшную и спинную части.

На спинной стороне раковины по обе стороны макушки нередко выделяются обособленные площадки — луночка и щиток. Луночка представляет собой сердцевидную площадку, расположенную спереди от макушки, на ней помещается наружный лигамент. Щиток — узкая площадка для прикрепления наружного лигамента позади макушки. От остальной поверхности раковины они отделя-

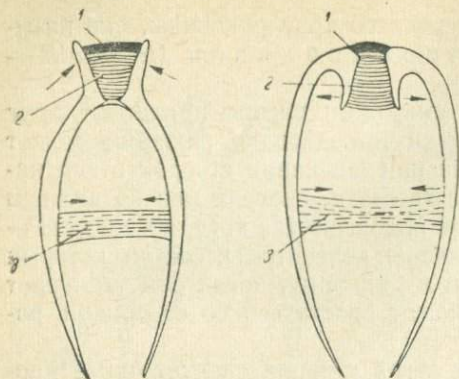


Рис. 58. Схема внутренней и наружной связки:

1 — пластинчатая связка; 2 — волокнистая связка; 3 — мускул-замыкатель

которая может быть цельной или иметь изгиб — синус — под впечатлением заднего мускула. Очертания синуса весьма разнообразны.

Связка, или лигамент (рис. 58), представляет собой хрящевидное образование — продолжение наружного конхиолинового слоя раковины. Связка выделяется мантией и соединяет обе створки по замочному краю. Будучи эластичной, связка действует противоположно мускулам-замыкателям, т. е. раскрывает створки. Связка может быть наружной и внутренней. Наружная располагается снаружи, внутренняя находится между верхними краями створок, строение связок может быть различно. Самое простое строение связок присуще пелециподам с прямым замочным краем раковины. У таких форм связка наружная, длинная, протягивающаяся вдоль всего замочного края по обеим сторонам от макушки и называемая амфидетной (р. *Arca*).

Наружная связка часто может быть опистодетной, т. е. располагающейся позади макушки на особой пластинке (нимфе) или на узкой подпорке. Многие пелециподы обладают и внутренней, и наружной связками (*Pteriidae*), у других (*Pectinidae*) имеется только внутренняя связка, для которой под макушкой раковины в замочном крае образуется углубление, или связочная ямка. Внутренняя связка некоторых пелеципод помещается на особом выступе, имеющем форму ложечки.

У некоторых сверлящих пелеципод (*Teredinidae*, *Pholadidae*) связка совершенно редуцируется.

Раковины большинства пелеципод имеют замок, состоящий из выступов — зубов — в одной створке и соответствующих зубам зубных ямок в другой.

ются желобком, ребрышком, валиком или различной скульптурой.

Внутренняя поверхность краев створок часто бывает зазубренной, даже если наружная — гладкая.

На внутренней поверхности створок раковины пелеципод наблюдаются следы мускулов-замыкателей, а также мускулов мантии, сифонов и ноги.

След мантийных мускулов фиксируется на внутренней поверхности створок линией, называемой мантийной линией, которая

Характер и строение замка — важнейший систематический признак пелеципод.

Основные типы замков следующие:

таксодонтный (рядозубый), состоящий из большого количества более или менее одинаковых зубов, расположенных по обе стороны от макушки;

дизодонтный (беззубый), в котором зубов или нет, или они представлены маленькими зубчиками;

гетеродонтный (разнозубый), заключающий немногочисленные различные по форме и расположению зубы; в гетеродонтном замке различают кардинальные и латеральные зубы; кардинальные, или главные, зубы имеют вид невысоких выступов, расположенных под макушкой перпендикулярно или несколько наискось относительно замочного края; латеральные, или боковые, зубы обычно удлиненной формы и располагаются более или менее параллельно замочному краю раковины;

схизодонтный (расщепленнозубый), имеющий в правой створке два удлинённых, расходящихся от макушки зуба, а в левой — три, из них средний расщеплен и входит между зубами правой створки;

десмодонтный (связкозубый), характеризующийся редукцией зубов и развитием внутренней связки, поддерживаемой лопатовидным или ложечковидным выступом;

пахидонтный (толстозубый), характерный для рудистов и состоящий из немногих, толстых, несимметричных, согнутых или шиловидных зубов, входящих в ямки другой створки.

Части замка, положение зубов на замочной площадке и соотношение элементов замка принято обозначать при помощи так называемых **зубных формул**, применяемых главным образом при изучении разнозубых пелеципод. **Кардинальные**, или **главные**, **зубы** обозначаются арабскими цифрами, причем передний зуб обозначают буквой «а», задний — буквой «в». **Латеральные**, или **боковые**, **зубы** обозначают римскими цифрами и буквой «А» — для передних, буквой «Р» — для задних. Ямки, соответствующие зубам, обозначают двоеточием, запятой или тире.

Раковины Pelecypoda очень изменчивы в зависимости от условий существования: свободно передвигающиеся формы обычно имеют равносторчатую и почти разностороннюю раковину с хорошо развитым замком.

Прикрепленные формы имеют раковину другого типа; створки становятся неравносторонними и неравносторчатыми, одна из них углубляется, другая уплощается, иногда становится крышечкой (рудисты, устрицы).

Сверлящие и зарывающиеся пелециподы обычно имеют зияющую раковину без замка со слабо развитой связкой, у сверлящих

раковина может сильно редуцироваться. На форме раковины, толщине ее створок и характере скульптуры чрезвычайно сильно сказываются соленость воды, температура, свет, течения и другие химические и физические условия. Повышенная соленость приводит к уменьшению размеров раковины и толщины ее створок, условия обитания в полосе прибоя способствуют выработке очень толсто-стенных раковин с мощным замком и сильно развитой скульптурой и т. д.

С изменением формы раковины изменяется и строение мягкого тела. Так, тело пелеципод, прикрепляющихся биссусом, испытывает поворот в раковине: нога и биссус сдвигаются вперед, рот и передний мускул-замыкатель передвигаются к замочному краю, анус и задний мускул-замыкатель опускаются книзу. Затем передний мускул исчезает, а задний увеличивается и перемещается к центру раковины.

У пелеципод, прикрепляющихся одной из створок, изменения мягкого тела выражаются прежде всего в исчезновении ноги вместе с ножными мускулами. Сверлящие и зарывающиеся в грунт формы, наоборот, имеют очень мускулистую массивную ногу и длинные сифоны.

ОТРЯД РЯДОЗУБЫЕ (ТАХОДОНТА)

Моллюски с равносторчатой раковиной, замок которой закрывает многочисленные, почти одинаковые или неодинаковые зубы, расположенные в один ряд. Имеется внешняя или внутренняя связка и два мускула-аддуктора. Биссус у многих отсутствует, реже встречаются формы с коротким биссусом. Представители отряда — морские животные, реже — обитатели пресных вод. Ордовик — ныне.

Надсемейство Nuculacea

Равносторчатая, но в большинстве случаев неравносторонняя раковина с изогнутым замочным краем. Есть ямка для внутренней связки. Кембрий? Ордовик — ныне.

Род *Yoldia* Möller, 1942 (рис. 59—1)

Удлиненные, тонкостенные раковины почти эллиптического очертания, суженные сзади и зияющие с обоих концов. Задняя часть иногда крыловидно расширена. Створки несколько уплощенные. Макушки занимают центральное положение. Ветви замочного края образуют очень тупой угол. На задней части раковины у типичных форм есть тупой киль. Ямка для связи широкая. Мантийный синус глубокий. Поверхность раковины гладкая, концентрически ребристая или с косо расположенными ребрами. Мел — ныне.

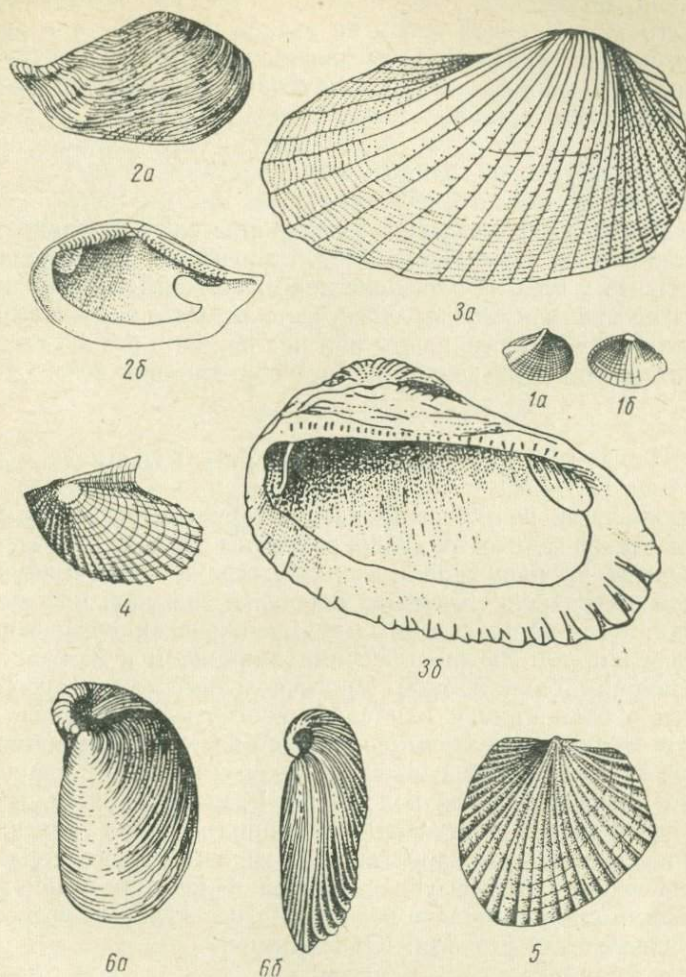


Рис. 59. Двустворчатые моллюски:

1 — *Yolalia* sp.; 2 — *Leda* sp.; 3 — *Arca* sp.; 4 — *Pteria* sp.;
5 — *Monotis* sp.; 6 — *Aucella* sp.

Род *Leda* Schumacher, 1817 (рис. 59—2)
(имя, мифологическое)

Небольшая удлиненная, клювовидно суженная сзади раковина, треугольная сверху и плавной дугой ограниченная спереди и снизу. Макушка слабо выделяется и слегка завернута назад. Передняя часть раковины короче задней. Ложечка внутренней связки

маленькая, не выдается, лежит между передней и задней ветвями замочного края, причем зубов на задней ветви почти в два раза больше, чем на передней. Зубы маленькие. Мускульные отпечатки небольшие, мантийный синус неглубокий. Скульптура раковины концентрическая. Силур — ныне.

Надсемейство Arcacea

Раковина в подавляющем большинстве случаев равностворчатая, удлинённая, неравносторонняя. Замочная площадка продолговатая. Почти у всех на площадке под макушкой (арея) имеется наружная амфидетная связка. Арея часто покрыта бороздками. Многочисленные зубы вертикальны или наклонены в разной степени до горизонтального положения. С биссусом или без него. Девон — ныне.

Род *Arca* Linnaeus, 1758 (рис. 59—3)

Удлиненные, почти всегда равностворчатые раковины с более длинной задней частью. Макушка раковины смещена вперед. Связка расположена на наружной площадке, ограниченной макушкой и замочной площадкой. Связочная площадка большая, плоская, треугольная, несет многочисленные тонкие бороздки, образующие тупые углы, которые обращены своими вершинами к макушке раковины. Замочный край прямой. Многочисленные мелкие зубы располагаются в один прямой или слабо изогнутый ряд, близ концов которого вертикальное положение зубов нередко изменяется в наклонное. Под макушкой зубы сидят тесно и занимают перпендикулярное к замочному краю положение. Размеры мускульных отпечатков почти одинаковые. Мантийная линия не имеет синуса. Внутренняя поверхность раковины лишена перламутрового слоя. Нижний край ее изнутри не зазубрен. Раковина имеет биссусное зияние. Поверхность створок бывает неровной с нерегулярно расположенными радиальными ребрами. Юра — ныне.

ОТРЯД НЕРАВНОМУСКУЛЬНЫЕ (ANISOMYARIA)

Раковина в большинстве случаев неравностворчатая. Замок, как правило, беззубый. Имеется связка, в большинстве случаев внутренняя. Сильно развит задний сводящий мускул, в то время как передний мал или совсем исчезает. Мантийная линия, за очень редким исключением, цельная. Представители отряда — морские животные, реже обитатели солоноватоводных и пресноводных бассейнов. Многие прикрепляются с помощью биссуса или цемента. Ордовик — ныне.

Надсемейство Pteriacea

Раковины уплощенные, весьма разнообразных очертаний, преимущественно расширенного, резко асимметричного. Преобладает крыловидная форма. Створки, как правило, неодинаковые, несут неравные ушки или ушкообразные разрастания примакушечной части раковины. Макушки на переднем конце или приближены кпереди. Зубов нет или они в виде возвышений и вытянутых складок. Передний из сводящих мускулов иногда полностью редуцирован, задний бывает сильно развит. Перламутровый слой отчетливо выражен. Мантийная линия без синуса. Морские формы, прикреплявшиеся главным образом биссусом. Ордовик — ныне.

Род *Pteria* Scopoli¹, 1777 (рис. 59—4)
(*pteron* — гр. — крыло)

Раковина неравностворчатая с более выпуклой левой створкой, оттянутая в нижне-заднем направлении и обычно усеченная спереди. Постоянно развиты ушки. В каждой створке передние из них меньших размеров. Зубов мало, они слабо развиты, иногда полностью отсутствуют. Внутренняя поверхность раковины перламутровая. Передний мускульный отпечаток маленький или чаще отсутствует. Скульптура разнообразная. Силур — ныне.

Род *Monotis* Bropp, 1830 (рис. 59—5)

Раковина равно- или неравностворчатая, косо-овальная или округлая с длинным замочным краем. Створки неравносторонние, радиально-ребристые.

Переднее ушко округленное, неясно ограниченное, заднее, как правило, явно обособлено, но может сливаться с общей поверхностью. Замочный край без зубов. На правой створке маленькое биссусное ушко расположено косо по отношению к замочному краю. Связочная площадка треугольная, с тремя-шестью продольными бороздками. В левой створке впереди макушки замочный край образует заметный синус. Верхний триас — нижняя юра.

Род *Aucella* Keyserling, 1846 (рис. 59—6)

Неравностворчатая, косо-удлиненная тонкая раковина с концентрической, реже слабой радиальной скульптурой. Левая створка выпуклая с сильно загнутой макушкой, под которой располагается связочная площадка с треугольной ямкой. В ямку входит верхний конец ложковидного переднего ушка правой (плоской) створки.

¹ В литературе этот род известен также под названием *Avicula*.

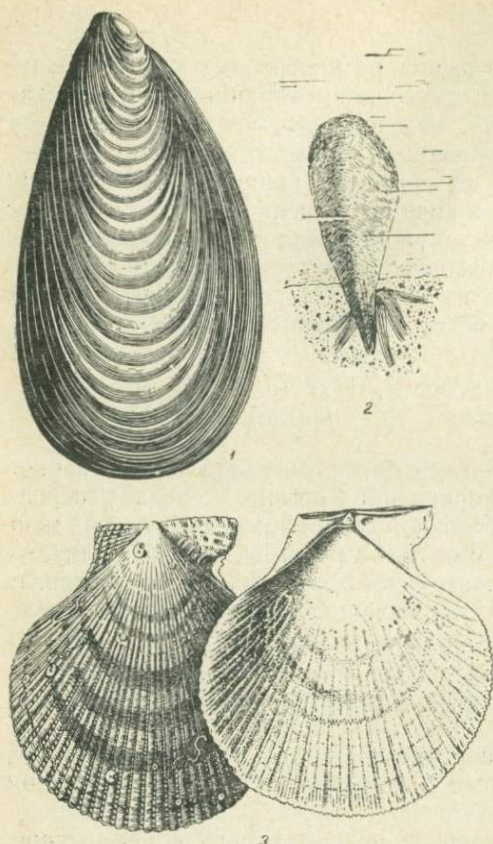


Рис. 60. Двустворчатые моллюски:
1 — *Inoceramus* sp.; 2 — *Pinna* sp.;
3 — *Pecten* sp.

Надсемейство Pinnacea

Неравносторонняя раковина, в большинстве случаев с толстым призматическим слоем и часто перламутровая внутри. Замок большей частью дизодонтного типа. Связочная площадка несет многочисленные поперечные ямки. Мускулов один-два, мантийная линия цельная. Девон — ныне.

Род *Pinna* Linné, 1758 (рис. 60—2)
(*pinna* — лат. — перо)

Раковина очень удлинённая, клиновидная с треугольным поперечным сечением в области макушки. Зубов нет. Имеется внутрен-

Макушка правой створки незагнутая, острая. Поздняя юра — ранний мел.

Род *Inoceramus* Sowerby
in Parkinson, 1818
(рис. 60—1)
(*keramos* — гр. — черепитчато
налегающий, *inos* — гр. —
подобный)

Равностворчатая или почти равностворчатая раковина, овальная, вытянутая в длину или округлая, резко неравносторонняя. Створки плоские или вздутые в той или иной степени. Макушки сдвинуты к переднему краю. Замочный край прямой, с многочисленными узкими, вертикальными связочными ямками. Наружная поверхность имеет концентрическую скульптуру. Зубов нет. В раковине сильно развит призматический слой. Нередко часть раковины при слиянии замочного и заднего краев уплощена и оттянута в виде ушка. Мантийная линия без синуса. Юра — мел.

няя связка. Вдоль кия раковины под призматическим слоем идет продольная борозда. Юра — ныне.

Надсемейство Pectinacea

Овальная или круглая внизу раковина с треугольным очертанием примакушечной части с ушками на ней или без них вследствие редукции. Створки одинаково или неравно выпуклые, скульптурированные или гладкие, иногда ребристые изнутри. Внутренняя связка чаще всего лежит в центральной треугольной лигаментной ямке, реже — в нескольких. На внутренней поверхности створки мускульный отпечаток. Силур — ныне.

Род *Pecten* Müller, 1776 (рис. 60—3)
(*pecten* — лат. — гребень)

Обычно толстостенная, преимущественно радиально-ребристая раковина. Правая створка сильно выпуклая, левая — плоская или вогнутая. Имеются ушки, различные в разных створках: в правой — изогнутые, выпуклые (при этом переднее ушко с извилистым, глубоким или поверхностным биссусным вырезом), в левой — вогнутые. Триас? Юра — ныне.

Надсемейство Ostreacea

Прикрепленные или свободные, замкнутые или зияющие раковины от резко неравностворчатых до почти равностворчатых. Замочный край короткий, изогнутый, зубов нет. Связка лежит в широкой и глубокой округло-треугольной ямке, расположенной под макушкой и ограниченной с боков валиками. На внутренней, иногда перламутровой поверхности раковины имеется только один, обычно крупный и сильно вдавленный отпечаток заднего аддуктора. Морские формы. Одни прикрепляются макушечной частью левой створки (устрицы), другие внедряются в колонии губок, третьи лежат на дне. Триас — ныне.

Род *Ostrea* Linné, 1758
(*ostrakon* — гр. — раковина)

Прирастающая, неправильной формы раковина различных очертаний: от округлого до удлиненного. Створки выпуклы неодинаково и в большинстве случаев имеют неодинаковую скульптуру. Нижняя (левая) створка всегда украшена радиальными образованиями в виде пологих волн, тонких струек, однородных и неоднородных ребер, верхняя (правая) створка может также нести радиальные ребра, быть гладкой, волнистой, но чаще она концентрически-ребристая. Триас — ныне.

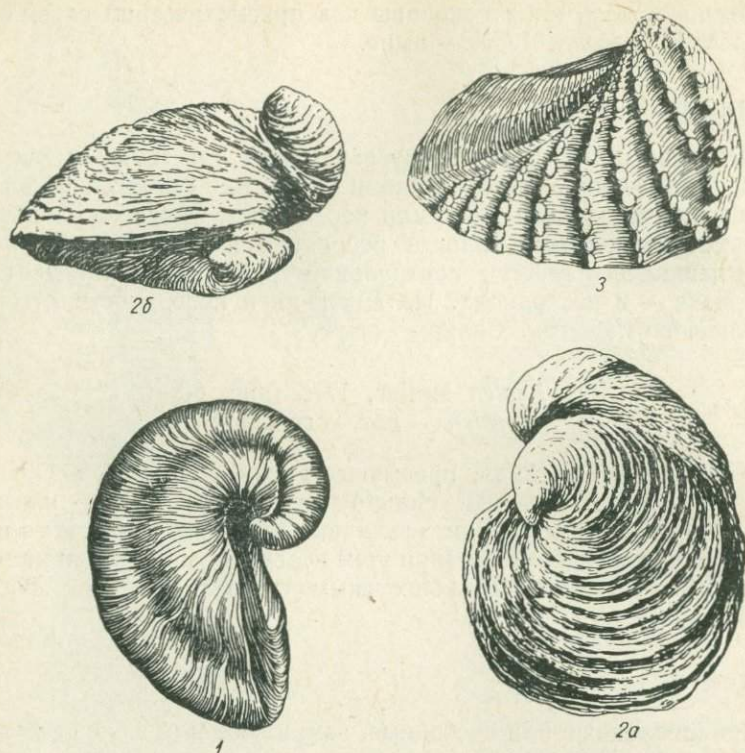


Рис. 61. Двустворчатые моллюски:
 1 — *Gryphaea arcuata*; 2 — *Exogyra* sp.; 3 — *Trigononia navis*

Род *Gryphaea* Lamarck, 1801 (рис. 61—1)
 (по сходству с загнутым клювом грифа)

Раковина с сильно выпуклой нижней (левой) створкой, на которой отсутствует радиальная скульптура, и плоской верхней (правой) или вогнутой. Неодинаково развитые макушки, слабо выступающие или нависающие, грифойдно завернутые, изредка загнутые вперед или прямые. Особо выделяются очень крупные, массивные овально-округленные формы со слабо выдающейся макушкой. Юра — палеоген.

Род *Exogyra* Say, 1820 (рис. 61—2)
 (*exo* — гр. — наружу, *gyros* — гр. — макушки)

Неравностворчатая раковина со спирально изогнутыми макушками обеих створок. Кончик макушки верхней створки не выходит за пределы створки и направлен вниз, вперед и вверх. Нижняя

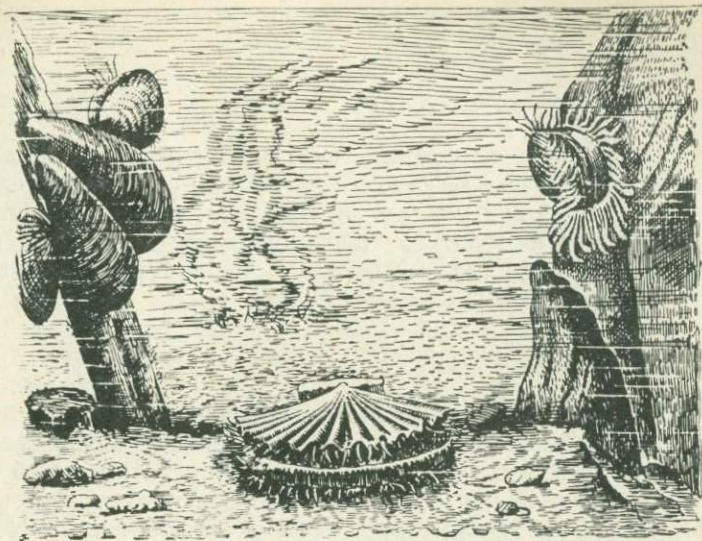


Рис. 62. *Mytilus*, *Lima*, *Pecten* в естественной обстановке

створка раковины выпуклая и ребристая, иногда имеет киль. Верхняя створка у некоторых почти гладкая и несет едва заметные признаки волнистости. Радиальная скульптура представлена многочисленными правильными или редкими и резкими и иногда прерывистыми ребрами, или пологими волнами, или, наконец, легкой радиальной волнистостью. Некоторые формы имеют только концентрическую скульптуру. Юра — мел.

Надсемейство *Mytilacea*

Раковины с клиновидным и продолговато-овальным очертанием створок. Передний край сильно укорочен, иногда не выражен. Имеется наружная длинная связка. Передний отпечаток мускула приближен к макушке или находится на ней. Обитатели морских и солоноватоводных бассейнов. Ордовик — ныне.

Род *Mytilus* Linné, 1758 (рис. 62)

Клиновидная раковина, гладкая, часто с гладкими изнутри краями. Макушки конечные, под ними часто несколько зубовидных бугорков. Стенки раковины тонкие с небольшим биссусным зиянием и тонким перламутровым слоем. Зубов нет, но есть вблизи макушки небольшое количество поперечных зазубрин. Отпечаток заднего мускула крупный. Поверхность раковины покрыта или следами нараста-

ния, или тонкими радиальными ребрами, или очень пологими радиальными поднятиями. Триас — ныне.

ОТРЯД РАСЩЕПЛЕННОЗУБЫЕ (SCHIZODONTA)

Равностворчатая, замкнутая, неравносторонняя раковина. Замок схизодонтный: в левой створке (у Trigoniidae) — один срединный, расщепленный снизу зуб и два краевых, в правой — два широко расходящихся зуба. У представителей некоторых групп (Unionacea) замок иногда полностью редуцируется. Обитатели морей и пресных вод. Ордовик — ныне.

Надсемейство Trigoniacea

Разнообразные по форме раковины, удлиненные или укороченные, со схизодонтным замком, в котором количество зубов иногда уменьшается, не исчезая полностью. Связка короткая. Отпечаток заднего мускула приближен к замочной площадке, отпечаток протрактора развит слабо или отсутствует. Обитают главным образом в морях, реже в солоноватых и пресноводных бассейнах. Девон — ныне.

Род *Trigonia* Bruguiere, 1789 (см. рис. 61—3)
(*tri* — гр. — три, *gonio* — гр. — угол)

Треугольная раковина с выдающимися макушками и тремя киями, из которых краевой высокий и зубчатый. Переднее поле несет резкие концентрические ребра, иногда они морщиноподобны и невысоки. Арея радиально- или поперечно-ребристая. На левой створке есть предкилевая бороздка, отсутствующая на правой. Треугольный зуб левой створки слабо расщеплен. Поздний триас — поздний мел.

Надсемейство Unionacea

Разнообразные по форме раковины с хорошо развитым перламутровым слоем и своеобразным строением зубов, которые могут редуцироваться в разной степени до полного исчезновения. Зубы псевдокардинальные, т. е. отдельные центральные зубы, несущие функцию кардинальных, и латеральные.

Род *Unio* Retzius, 1788 (рис. 63)

В большинстве случаев удлиненная и обычно гладкая раковина, примакушечная часть которой несет следы морщинистой или бугорчатой скульптуры. Правая створка — с одним псевдокардинальным

и одним латеральным зубами, левая — с двумя псевдокардинальными и двумя латеральными. Мезозой и кайнозой.

Род *Anodonta* Lamarck, 1799
(рис. 64—1)
(*odons* — гр. — зуб, *an* — гр. — без)

Вытянутая, более или менее выпуклая раковина, преимущественно очень тонкостенная с тонким перламутровым слоем. Макушки слегка смещены вперед, выдаются мало, поверхность их покрыта многочисленными параллельными морщинками. Замок беззубый. Неоген — ныне.

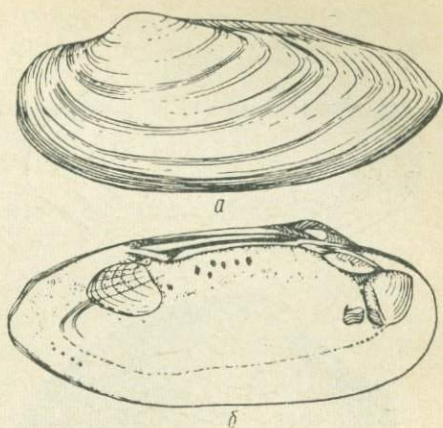


Рис. 63. *Unio pectorum*:
а — общий вид, б — вид изнутри

ОТРЯД РАЗНОЗУБЫЕ (HETERODONTA)

Равностворчатая, реже неравностворчатая, в большинстве случаев замкнутая раковина. Замок разнозубый, из кардинальных и латеральных зубов, располагающихся на хорошо выраженной площадке. Иногда зубы испытывают редукцию. Обычно развита наружная, опистодетная связка, реже — внутренняя или обе вместе. Перламутровый слой отсутствует. Отпечатки мускулов почти равные, мантийная линия цельная или с синусом.

Морские формы, реже обитают в бассейнах с ненормальной соленостью или пресных водоемах. Силур — ныне.

Надсемейство Cardicea

Сердцевидные в поперечном сечении раковины, створки которых, в основном, равны и несут преимущественно радиальные ребра. Встречаются гладкие формы. Замок состоит из одного-двух кардинальных и одного или двух боковых (передних и задних) зубов, которые обычно редуцируются в той или иной степени. Связка наружная, расположенная позади макушек. Морские формы, реже обитают в лиманах и соленых озерах. Триас — ныне.

Род *Cardium* Linné, 1758 (рис. 64—2)
(*cor, cordis* — лат. — сердце)

Сердцевидная, округлая, овальная, округло-треугольная или трапециевидная, замкнутая или зияющая сзади раковина с отчет-

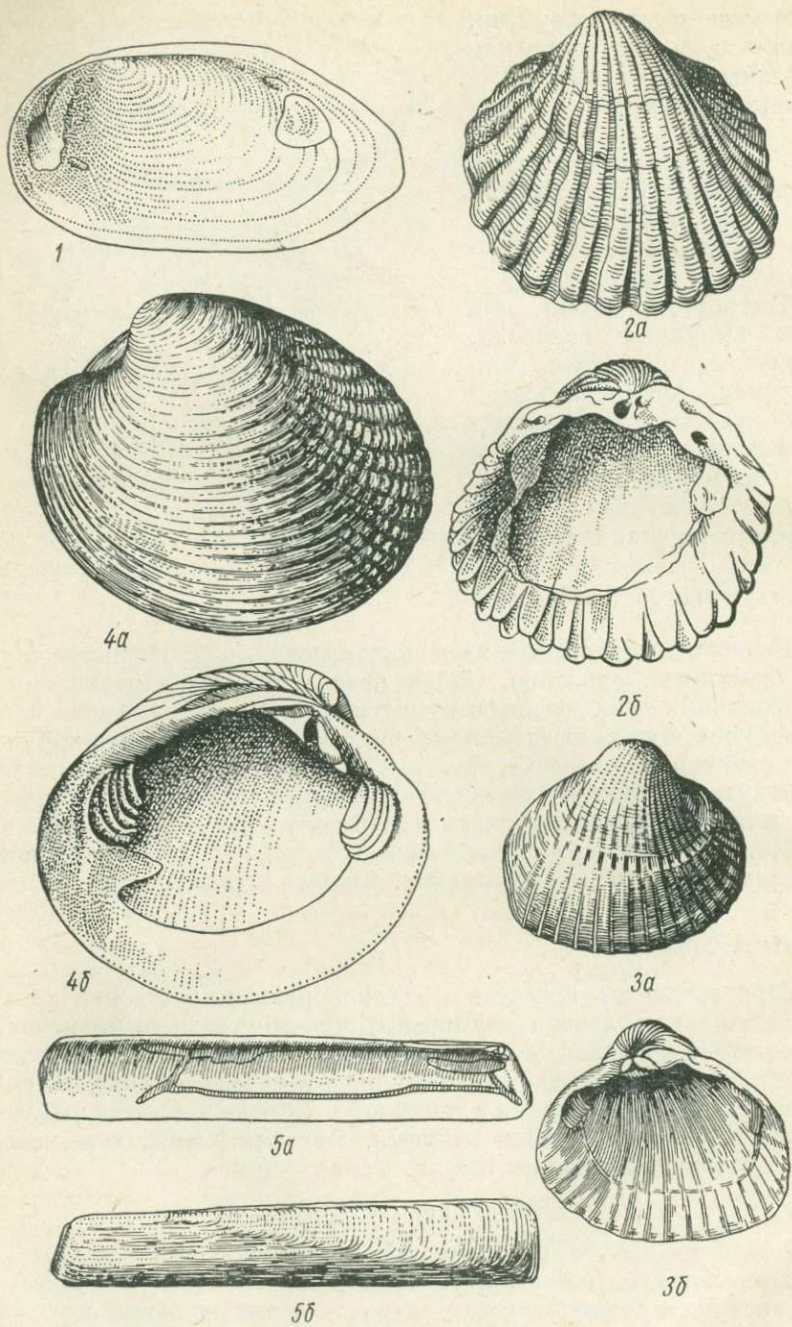


Рис. 64. Двустворчатые моллюски

1 — *Anodonta* sp.; 2 — *Cardium tuberculatum*; 3 — *Didacna pontocaspta*;
4 — *Venus verrucosa*; 5 — *Solen* sp.

ливой радиальной ребристостью. Ребра несут различные украшения, иногда имеются вставные ребрышки. Правая створка несет два кардинальных зуба и два боковых зуба, левая — два кардинальных и передний и задний боковых зуба. Мантийная линия обычно цельная, реже с синусом. Триас — ныне.

Род *Didacna* Eichwald, 1838 (рис. 64—3)
(*di* — два)

Очертания раковины варьируют от треугольного до овального. В замке хорошо развиты кардинальные зубы. Боковые, наблюдающиеся иногда в правой створке, рудиментарны. Мантийная линия цельная. Плиоцен и постплиоцен.

Надсемейство Veneracea

Равностворчатая с завернутыми вперед макушками, с наружной связкой раковина, с тремя кардинальными зубами в каждой створке. Иногда в правой створке один зуб редуцируется, некоторые из зубов расщепляются или раздваиваются. Боковые задние зубы, как правило, отсутствуют, боковые передние короткие или их нет совсем. Мантийная линия обычно с синусом, иногда цельная. Обитают в морях, реже в эстуариях. Юра — ныне.

Род *Venus* Linné, 1758 (рис. 64—4)
(имя, мифологическое)

Округло-треугольная, коротко-овальная или почти круглая, равносторонняя раковина. Скульптура концентрическая и часто радиальная. В замке три расходящихся кардинальных зуба; в левой створке задний зуб сливается с нимфой. Передний боковой зуб мал, имеет бугорковидную форму, иногда может отсутствовать. Мантийная линия с небольшим угловатым синусом. Нижние края створок с внутренней стороны мелко зазубрены. Эоцен — ныне.

Надсемейство Solenacea

Равностворчатая, очень длинная, зияющая спереди и сзади раковина со слабо развитой замочной площадкой, на которой имеются маленькие кардинальные зубы в количестве одного-трех в каждой створке. Боковые зубы отсутствуют. Позади макушек на длинной нимфе наружная связка. Мантийная линия с небольшими синусами. Мел — ныне.

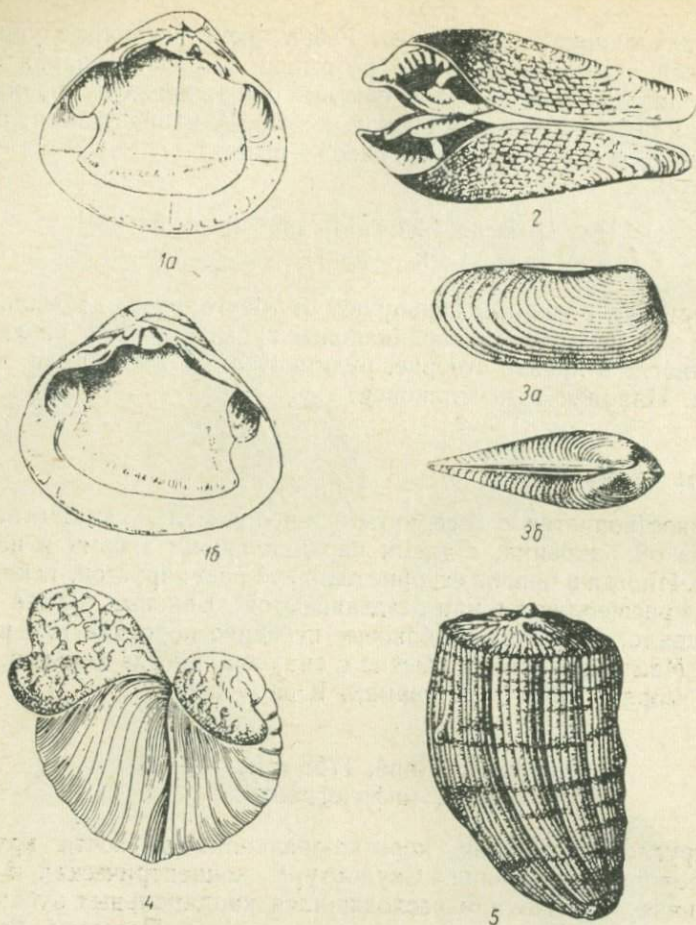


Рис. 65. Двустворчатые моллюски:

1 — *Maetra vitaliana*; 2 — *Pholas* sp.; 3 — *Allorisma regularis*; 4 — *Dicerca arletinum*; 5 — *Hippuritella* sp.

Род *Solen* Linné, 1758 (рис. 64—5)

Очень длинная, узкая, прямая, почти цилиндрическая, тонкостенная, гладкая раковина. Замочный и нижний край параллельны или почти параллельны. Макушки расположены на переднем конце раковины. В каждой створке по одному кардинальному зубу, остальные отсутствуют. Связка длинная, узкая, поддерживается длинной и узкой связочной подпоркой. Отпечаток переднего мускула удлинненный, узкий, отпечаток значительно отодвинут от него назад. Оба отпечатка приближены к замочному краю.

Обитатели песчаных участков дна моря. Мел — ныне.

Надсемейство *Mastracea*

Равностворчатая раковина с широкой замочной площадкой. В левой створке один кардинальный зуб, в правой два, иногда один. В обеих створках развиты боковые зубы. Есть наружная и внутренняя связка. Морские формы. Мел — ныне.

Род *Mastra* Linné, 1767 (рис. 65—1)

Округло- или овально-треугольная неравносторонняя раковина, гладкая или покрытая концентрическими следами нарастания, замкнутая или слабо зияющая сзади. Макушки завернуты вперед. В замке левой створки один кардинальный зуб, раздвоенный подобно греческой букве лямбде, он входит между двумя кардинальными зубами правой створки. Боковые зубы развиты в обеих створках так, что в правой их две пары, а в левой — по одному зубу спереди и сзади. Мантийная линия с небольшим синусом. Внутреннюю связку поддерживает ложечковидный выступ, отделяемый от наружной связки тонкой известковой пластинкой. Палеоген — ныне.

ОТРЯД СВЯЗОЧНОЗУБЫЕ (DESMODONTA)

Равно- или неравностворчатая, обычно зияющая раковина. Замок беззубый или со слабыми зубами, или с зубовидными пластинками. Имеется обычно внутренняя связка, расположенная на особых выступах. Реже встречается наружная опистодетная связка. Отпечатки сводящих мускулов почти равные, иногда передний редуцируется. Мантийная линия с синусом или без него. Как правило, представители этого отряда — морские, зарывающиеся или сверлящие животные. Ордовик — ныне.

Надсемейство *Pholadacea*

Резко неравносторонняя, вздутая, зияющая раковина. Зубы и связка отсутствуют. Для прикрепления ножного мускула есть специальный отросток — апофиза, расположенный под макушкой внутри раковины. Отпечатки сводящих мускулов, не равные по величине, располагаются различно. Отчетливо развит синус. Морские сверлящие формы.

Род *Pholas* Linné, 1758 (рис. 65—2)

Удлиненно-цилиндрическая, сильно зияющая раковина. Передняя часть верхнего замочного края каждой створки отвернута на макушку. Передняя половина створок несет резкие шиповатые радиальные ребра. Макушка и примакушечная область защищены добавочными известковыми пластинками в количестве до пяти. Юра — ныне.

Надсемейство *Pandoracea*

Боле или менее удлиненная, тонкостенная, с тонким перламутровым слоем изнутри, часто неравностворчатая раковина. Замок обычно беззубый, иногда зубы есть. Связка в большинстве случаев внутренняя. Мантийная линия цельная или с синусом. Обитатели моря, некоторые глубоководные. Триас — ныне.

Род *Allorisma* King, 1844 (рис. 65—3)

Палеозойский род, живший с девона до перми, условно относимый к надсемейству *Pandoracea*. Удлиненно-овальная, весьма неравносторонняя, тонкостенная раковина. Верхний край почти параллелен нижнему. Сзади раковина немного зияет. Макушки приближены к переднему краю и загнуты внутрь. Зубы отсутствуют. Отпечаток переднего мускула сильный, над ним расположен маленький отпечаток ножного мускула. Мантийная линия с довольно глубоким синусом. Наружная поверхность раковины имеет концентрическую, складчатую, часто волнистую скульптуру, кроме этого, могут присутствовать тонкие, точечные зернышки, располагающиеся радиально или беспорядочно. Девон — пермь.

ОТРЯД РУДИСТЫ (RUDISTAE)

Многочисленная (свыше 1000 видов) своеобразная группа вымерших в конце мезозоя морских двустворчатых моллюсков, подавляющее большинство которых вело прикрепленный образ жизни. Значительная часть рудистов образовывала крупные, массивные раковины чрезвычайно разнообразной формы. Неравностворчатые в разной степени раковины рудистов прикреплялись правой или левой створкой, которая при этом нередко вытягивалась в высоту, становилась почти цилиндрической или конусовидной, прямой или изогнутой, а свободная створка, наоборот, делалась плоской, крышечкоподобной. Преобладающие типы разнообразных форм раковины рудистов следующие:

- 1) прикрепленная створка коническая или почти цилиндрическая, свободная — крышечкоподобна (р. *Hippuritella* и др.);
- 2) прикрепленная створка спиралевидная, высокая, свободная — плоская, крышечкообразная с закрученной (экзогирированной) макушкой (р. *Requienia* и др.);
- 3) прикрепленная створка винтообразная или коническая, свободная — колпачковидная (р. *Monopleura* и др.);
- 4) прикрепленная створка винтообразно изогнутая или коническая, свободная — спирально закручена (р. *Caprina* и др.);

5) обе створки слабо неравностворчатой раковины закручены спиралью (р. *Diceras* и др.). Макушки прикрепленных створок обычно искажены прирастанием.

Наружная поверхность раковины рудистов имеет весьма различную скульптуру: в виде продольных однородно тонких или резких и грубых ребер, в виде тех и других, чередующихся друг с другом, а также гладкой, с линиями нарастания и т. п. У некоторых родов образуются пластины нарастания, резко выступающие и отгибающиеся наружу. Для скульптуры верхних (левых) створок гиппуритов характерны многочисленные поры, группирующиеся нередко в ячейке.

Толстозубый замок рудистов включает грубые, массивные, несимметричные зубы.

Связка, раскрывающая створки, наружная, внутренняя, частично наружная и частично внутренняя, но могла также отсутствовать совсем. Все рудисты обладали двумя хорошо развитыми мускулами-замыкателями, форма, характер прикрепления и величина которых были различны.

Раковина большинства рудистов состоит из двух слоев — внешнего и внутреннего, имеющих различное строение, третий, поверхностный, слой — роговой — обычно не сохраняется в ископаемом состоянии. Внешний слой образован кристаллическим кальцитом, внутренний — фарфоровидным, плотным, известковистым веществом, которое слагает замочный аппарат, перегородки и другие части внутренней поверхности раковины. Представители некоторых родов гиппуритов имели приспособления к увеличению прочности стенок раковины в виде сложных внутренних складок различного типа. Установлено, что ранние рудисты (*Diceratidae*) имели более простое строение стенки раковины, нежели их высокоспециализированные ветви, например *Hippuritidae* и *Radiolitidae*, обладавшие сложно построенной стенкой.

Время существования рудистов было относительно недолгим: появление их приурочено к позднеюрской эпохе, вымирание — к концу мела. Почти все они исчезли к началу датского века и лишь отдельные, наиболее специализированные роды, относящиеся к *Hippuritidae*, жили и в датское время.

По строению замка рудисты подразделяются на *Dextrodonta* — правозубые и *Sinistrodonta* — левозубые.

Надсемейство правозубые (*Dextrodonta*)

Неравностворчатая раковина, прикрепляющаяся, за небольшим исключением, левой, более крупной, створкой. Связка наружная, иногда делящаяся на две ветви, которые могут доходить до макушек. На правой створке большой кардинальный зуб, являю-

щийся шарниром при открывании створок, и небольшой передний боковой зуб. В левой створке один крупный конический передний боковой зуб. Морские формы. Поздняя юра — поздний мел.

Род *Diceras* Lamarck, 1805 (рис. 65—4)

Крупная неравносторчатая, неравносторонняя раковина, прикрепляющаяся большой правой створкой. Макушки, загнутые вперед и отвороченные наружу, спирально закручены. В замке большую часть замочной площадки занимает крупный кардинальный зуб. Отпечатки передних мускулов — на внутренней поверхности створок, отпечатки задних — на миофоре, который уходит под замочную площадку. Поздняя юра.

Надсемейство левозубые (*Sinistrodonta*)

Раковина, варьирующая по величине от маленькой до очень крупной. Правая прикрепленная створка зачастую башенкоподобна. Левая створка крышечкообразная. Имеется наружная или внутренняя связка, последняя может иногда быть неразвитой. Синистродонтный замок включает один кардинальный зуб и две ямки на правой створке, а в левой — один передний и один задний зубы и одну ямку. Обитатели моря; вместе с кораллами участвовали в образовании рифов, а также самостоятельно строили их. Поздняя юра — мел.

Род *Hippuritella* Douville, 1908 (рис. 65—5)

Различная по размерам толстостенная раковина, правая створка которой может достигать одного метра высоты, а левая — плоская, слегка вогнутая или слабо выпуклая — обычно играет роль крышечки. Удлиненно-коническая, иногда даже цилиндрическая и несколько согнутая правая створка прирастает к субстрату своим острым концом. Внутреннее строение нижней (прикрепленной) створки своеобразно: под наружным слоем ячеистого строения внутренний слой сложен многочисленными, налегающими друг на друга пластинками; у острого нижнего конца створки он распадается на ряд горизонтальных перегородок, напоминающих днища кораллов. Поверхность правой створки продольнорребристая или почти гладкая. Кардинальный зуб и две зубные ямки правой створки соответствуют двум коническим зубам (переднему и заднему боковым), одной зубной ямке левой створки. Обычно имеется внутренняя связка или ее нет. Поверхность левой створки покрыта многоугольными порами, располагающимися иногда радиально. Мускулы прикреплялись к особым выступам, имеющимся на обеих створках. Поздний мел.

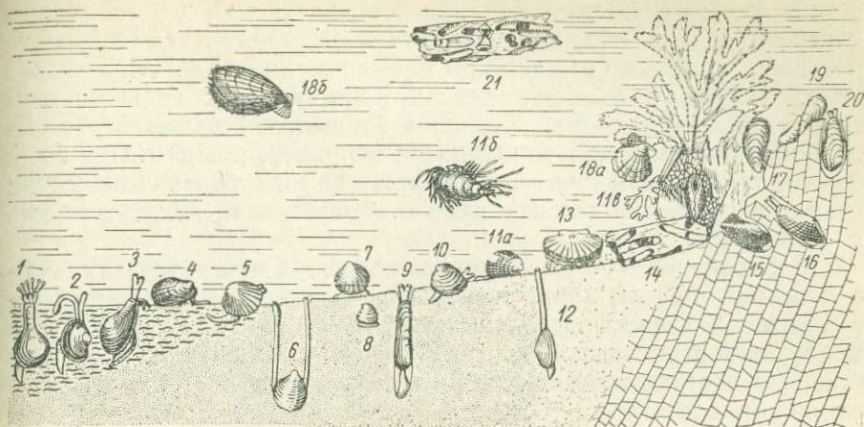


Рис. 66. Образ жизни некоторых морских пелеципод:

1 — *Cuspidaria*; 2 — *Abra*; 3 — *Leda*; 4 — *Modiolus*; 5 — *Cardium*; 6 — *Thyasira*; 7 — *Glycymeris*; 8 — *Nucula*; 9 — *Ensis*; 10 — *Venus*; 11 — *Lima* (а — на грунте, б — в момент плавания, в — в гнезде); 12 — *Mya*; 13 — *Pecten*; 14 — *Teredo*; 15 — *Arca*; 16 — *Pholad*; 17 — *Mytilus*; 18 — *Chlamys* (а — молодая особь, прикрепившаяся биссусом к водоросли, б — взрослая особь в толще воды); 19 — *Ostrea*; 20 — *Lithophaga*; 21 — *Xylophaga*

Экология и тафономия. Пелециподы — обитатели различных водоемов, проводящие почти всю жизнь на дне. Питаются они, извлекая из воды взвешенный органический детрит и планктонные организмы, некоторые едят древесину (корабельный червь *Teredo*) и т. д. Много двустворок прикрепляются нитями биссуса к раковинам, камням и различным подводным предметам (р. *Mytilus*, *Pinna*, *Dreissena* и др. (см. рис. 62).

Немало пелеципод прикрепляется одной из створок раковины путем цементации (р. *Ostrea*, *Chama*, *Spondylus* и др.). Большая группа прикрепленных двустворчатых моллюсков обитала в теплых морях мезозоя (*Rudistae*) и даже образовывала поселения рифового типа (р. *Hippuritella* и др.).

Среди пелеципод имеются не только «древоточцы», но и формы, всверливающиеся в скалы с помощью очень сильной ноги, работы сифонов и выделяемого кислого секрета особыми мантийными железами. Таковы камнеточцы *Pholadidae* и др.

Часть двустворок живет, зарывшись в песчаный или илистый грунт в норках значительной длины (р. *Solen*, *Mya* и др.), некоторые пелециподы способны плавать (р. *Pecten*). Основная масса пелеципод заселяет сублитораль, но многие опускаются в глубины до тысячи с лишним метров (рис. 66).

На расселение двустворчатых моллюсков в море, помимо солености вод, влияют температура, глубина и другие физико-географи-

ческие факторы. Касаясь влияния температуры на двустворчаток, следует отметить, что для холодных морей характерно однообразие родового и видового состава при многочисленности особей каждого вида. Теплые и умеренно теплые моря заселены большинством современных моллюсков. Хорошим показателем палеогеографической обстановки прошлого являлись, например, рудисты. Они были обитателями неглубоких морей тропической и субтропической зон; селились крупными сообществами и образовывали колонии вместе с кораллами.

Захоронение двустворчатых моллюсков тесно связано с их образом жизни. Формы, прикрепляющиеся биссусом, после смерти отрываются и переносятся далеко от места обитания. Закрывающиеся представители могут захороняться на месте. У прирастающих двустворчаток верхние створки отделяются и захороняются отдельно от нижних.

В породе разрозненные створки двустворчаток при захоронении располагаются обычно выпуклостью вверх и параллельно напластованию. Эта особенность помогает устанавливать почву и кровлю пласта при нарушенном залегании слоев.

Геологическое распространение. Двустворчатые моллюски хотя и появляются в кембрии, но в палеозойских отложениях они встречаются сравнительно редко. В палеозое развиваются представители рядозубых, беззубых, расщепленнозубых и разнозубых.

В мезозойскую эру начинается расцвет двустворчатых моллюсков. В мезозойских отложениях в массовых количествах встречаются рядозубые, разнозубые, беззубые и расщепленнозубые. Ограниченное геологическое распространение имеют рудисты, служащие прекрасными руководящими окаменелостями для определения возраста ярусов и горизонтов юры и мела.

В кайнозое продолжается расцвет пелеципод, и остатки их раковин используются для расчленения палеогеновых, неогеновых и четвертичных отложений.

Методика изучения ископаемых Pelecypoda. После тщательной препарировки наружной и внутренней поверхности створок раковины следует начинать детальное исследование морфологии раковины: *формы и величины раковины отдельных створок, характера и положения макушки, скульптуры раковины* и т. д. Размеры раковины, длина и высота створок выражаются в цифрах. Разнообразная форма раковины и створок описывается сначала в целом (т. е. их общий контур), затем указывается характер очертания отдельных краев створок и характер перехода их друг в друга. Вслед за этим замеряется апикальный угол, т. е. угол схождения передней и задней ветвей замочного края, и определяется положение макушек по отношению к краям раковины. После этого выясняется соотношение правых и левых створок по их форме, величине, выпуклости и т. п., а также важный признак — направление поворота макушек

и их величина. Детально изучается скульптура поверхности раковины: характер ребер, число их, ширина, украшения, то же для межреберных промежутков, число складок, их форма, присутствие килей и т. п.

После выяснения внешних морфологических признаков изучают внутренние: *замок, связку, отпечатки мускулов, характер мантийной линии*. Особое внимание уделяется замку, строение которого служит важнейшим систематическим признаком при определении родов, подродов, а иногда и видов большинства пелеципод. Следует со всей тщательностью учитывать число, размеры и форму зубов и зубных ямок и их взаимное расположение.

Измерениям в раковине пелеципод подлежат длина, высота и выпуклость створок, апикальный угол, число ребер и другие величины. Необходимо помнить, что с возрастом раковина увеличивается в размерах, у нее усиливается неравносторонность, изменяется строение замка и скульптуры.

При изучении рудистов необходимо исследовать внутреннее строение их раковин в поперечном и продольном сечениях створок. При этом главнейшими признаками являются: характер замочного аппарата, расположение связки, строение внешнего и внутреннего слоев раковины, форма и размеры жилой полости, особенности прикрепления замыкающих мускулов и другие признаки. При изучении наиболее важно наблюдать поперечные сечения створок, делая для этого распилы раковин вблизи и параллельно плоскости смыкания створок. Ряд последовательных поперечных параллельных сечений позволяет проследить изменение строения раковины в процессе ее роста. Детали структуры стенки раковины позволяют устанавливать принадлежность того или иного рода к определенному семейству рудистов.

КЛАСС БРЮХОНОГИЕ (GASTROPODA)

Брюхоногие — наиболее богатый представителями класс моллюсков. Подавляющее большинство брюхоногих обитает в морях. Класс включает около 80 тысяч современных видов.

Характерной чертой огромного большинства гастропод является асимметричность их тела и раковины, имеются также внешне двустороннесимметричные брюхоногие, но эта симметрия ложная. Асимметричность их строения есть следствие таких явлений, как смещение мантийного комплекса органов и закручивания внутреннего мешка спиралью в одну сторону. Мантийный комплекс¹ органов гастропод смещается в процессе развития животного далеко вперед по правой стороне тела. Смещение мантийного комплекса сопровождается усиленным развитием всех органов на одной

¹ В мантийный комплекс входят жабры с органами чувств, выделительные и половые отверстия, анус.

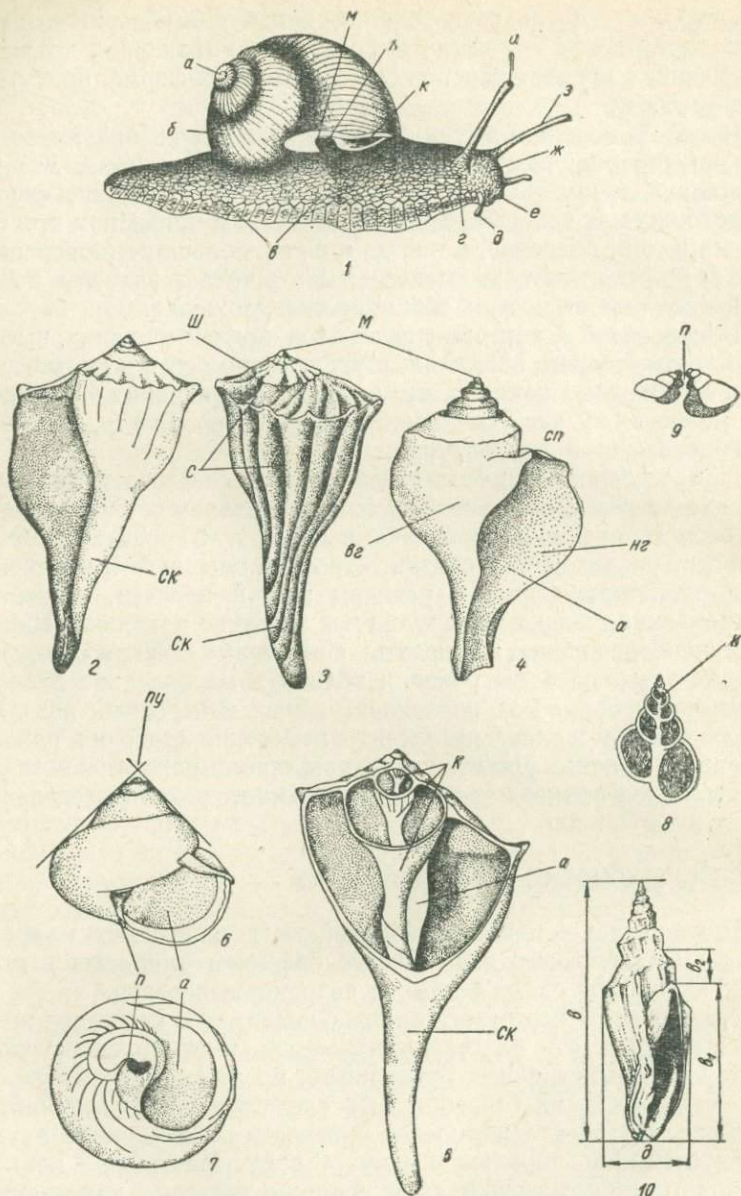


Рис. 67. Строение гастропод:

1 — *Helix pomatia* — ползущее животное, вид с правой стороны (а — вершина раковины, б — раковина, в — нога, г — половое отверстие, д — губные щупальце, е — ротовое отверстие, ж — голова, з — глазное щупальце, и — глаз, к — край мантии, л — дыхательное отверстие, м — анальное отверстие); 2—10 — строение раковины гастропод (м — макушка, сп — спираль, ш — шов, с — скульптура, ск — сифональный канал, а — апертюра, не — наружная губа, вг — внутренняя губа, п — пупок, к — столбик (колюмелля), пу — плевроанальный угол, в — высота раковины, в₁ — высота последнего оборота, в₂ — высота предпоследнего оборота, д — диаметр последнего оборота)

стороне тела и редукцией таких же органов на другой стороне.

Тело брюхоногих очень разнообразно по форме, но, в основном, оно продолговатое и выпуклое на спинной стороне. Для гастропод характерна хорошо развитая голова со ртом, парой глаз и двумя парами щупалец. Передняя пара щупалец представляет собой органы осязания, вторая служит стебельками для глаз. Глаза некоторых форм могут находиться у основания второй пары щупалец (рис. 67—1).

Нога представляет собой непарный мускулистый вырост брюшной стороны тела. Нижняя сторона ее имеет вид плоскости подошвы. Нога испытывает различные изменения в зависимости от образа жизни. Так, у плавающих гастропод она изменена чрезвычайно сильно и превращена в сдавленный с боков вертикальный плавник, которым моллюск машет в обе стороны. Представители другой группы брюхоногих — крылоногие (Pteropoda) — имеют сильно разросшиеся боковые части ноги в виде крыловидных лопастей.

Туловище представляет собой спирально закрученный мешок с внутренними органами, прикрепляющийся к столбику раковины при помощи особых (колюмеллярных) мускулов. Гастроподы, имеющие колпачковидную раковину, причленяются всем туловищем к внутренней стороне раковины. Снизу туловища имеется складка кожных покровов — мантийная складка, прикрывающая мантийную полость, развитую у гастропод на правой передней стороне туловища.

В громадном большинстве случаев раковина гастропод закручена в нисходящую спираль, слепо замкнутую на одном своем конце. Последний представляет собой вершину раковины, другой конец ее имеет отверстие — устье, или апертуру, через которое животное сообщается с наружной средой. Диаметр оборотов обычно увеличивается от вершин к устью по мере роста животного, при этом каждый новый, более крупный оборот спирали у одних может охватывать все ранние обороты, закрывая их полностью, в других только прилегать к предыдущим, так что все обороты остаются на виду.

Форма раковины гастропод крайне разнообразна. Имеются сферические, полусферические, удлиненно-яйцевидные, блюдцеобразные, конические, цилиндрические, башенковидные, рупоровидные, ушкообразные, тувелькоподобные, колпачковидные, кубаревидные, винтообразные, веретеноподобные, червеобразные и другие раковины.

Среди этого разнообразия можно выделить три группы раковин: 1) завернутые, 2) колпачковидные, 3) червеобразные. Наиболее распространены завернутые раковины, которые подразделяются на ложносимметричные и асимметричные. Преобладают асимметричные раковины.

Совокупность оборотов, составляющих раковину, называют *спиралью*, в которой можно различить *завиток*, сложенный ранними оборотами, и *последний оборот*. Развитие раковины начинается еще в личиночной стадии моллюсков, когда появляется тоненькая кутикулярная пластинка, принимающая затем колпачковидную форму и пропитываемая известью. При дальнейшем росте образовавшаяся капсула становится спирально завитой, асимметричной первичной раковиной (протоконх). Протоконх может иметь или мало оборотов (до трех) и тогда раковина будет малооборотной, или много оборотов (до пяти), тогда раковина называется многооборотной.

Завивание раковины идет вправо (т. е. по часовой стрелке) или влево (т. е. против нее). Среди гастропод большинство раковин завернуты вправо.

В раковине различают *вершинный* и *плевральный* углы. Вершинный, или апикальный, угол образуется касательными, лежащими в одной плоскости и проведенными к начальным оборотам. Плевральный угол образован касательными, проведенными через вершину спирали к верхним частям последнего оборота.

При равномерном нарастании оборотов раковины получается строго коническое очертание раковины. При этом плевральный угол будет равняться вершинному, или апикальному, углу. Величина вершинного и плеврального углов — характерные видовые признаки гастропод.

Независимо от характера нарастания оборотов спираль имеет различные очертания: выпуклое, уплощенное, угловатое, вогнутое и т. д. в различных сочетаниях этих элементов.

Линия соприкосновения оборотов раковины называется *шовом*, или *швом*, или *сутурой*. Швы могут быть ложными или истинными. Истинный представляет собой линию действительного соприкосновения оборотов, а ложный образуется тогда, когда пришовная часть оборота, разрастаясь, закрывает истинный шов. Швы могут быть горизонтальными по отношению к оси раковины или косыми.

Одним из важнейших систематических признаков для разделения гастропод на семейство и роды является строение апертуры. Самое большое устье у колпачковидных гастропод, так как оно занимает всю площадь основания раковин. Значительно меньших размеров устья спиральных раковин. Форма их чрезвычайно разнообразна: круглая, грушевидная, овальная, щелевидная, ромбидальная, трапециевидная и т. д.

Край раковины, ограничивающий устье, называется *околоустьевым*, или *перистомальным*. Характер околоустья позволяет выделять среди брюхоногих две категории раковин: *голостомные*¹, т. е. со сплошным устьем без выреза, и *си-*

¹ *holos* — гр. — цельный, *stoma* — гр. — рот.

фоностомные с вырезом для прохода сифона. Сифон представляет собой расширение мантии в виде более или менее длинной трубки, проводящей воду к жабрам. Представители некоторых семейств имеют очень длинный сифон, превышающий длину спирали.

С развитием сифонального выреза в раковине брюхоногих на ее переднем конце появляются разнообразные утолщения.

Наружная часть перистомы называется *наружной*, или *внешней*, *губой*, противоположная ей часть околоустья — *внутренней*. Наружная губа может быть толстой и отогнутой на поверхность последнего оборота, и даже на всю раковину, но может быть завернутой внутрь. Иногда наружная губа разрастается очень сильно в виде крыла или в виде пальцеобразных выступов.

Внутренняя губа может быть узкой или широкой, слабой или сильно развернутой, свободной или прилегающей, а иногда может покрывать своим отворотом значительную часть последнего оборота и пупковую область раковины.

В раковине гастропод имеются воронковидные или ступенчатые углубления, внутри которых выступают брюшные части предыдущих оборотов. Эти углубления носят названия *пупка*, или *умбо*¹. Иногда пупок отсутствует, и брюшные стороны оборотов соприкасаются, образуя *столбик* (рис. 67—5—8).

Пупок может быть *настоящим*, если он доходит до вершины раковины, и *ложным*, если он ограничен последним оборотом.

Скульптура раковин брюхоногих чрезвычайно разнообразна, представляя собою ребра, складки, шипы, бугорки, кили, ямки, бороздки и т. д. Если элементы скульптуры у завернутых раковин располагаются параллельно шву, скульптура называется *спиральной*, или *продольной*. *Вертикальная*, или *поперечная*, скульптура характеризуется элементами, располагающимися перпендикулярно к продольной, т. е. от шва к шву.

Продольная и поперечная скульптуры в сочетании друг с другом образуют иногда сетчатую скульптуру. Иногда более резко в сравнении с поперечной развивается продольная скульптура, но в других случаях может преобладать поперечная. Нередко продольные ребра сочетаются с сильно развитыми чешуйчатыми следами нарастания. Наблюдаются также другие комбинации скульптур. На пересечении продольных и поперечных ребер часто образуются бугорки, группирующиеся в поперечные или продольные бугры и образующие *грануловидную* скульптуру раковины. Нередко наружная скульптура усложняется полыми или массивными шипами.

Ребра раковин очень различны, но чаще всего бывают *шнуро-*

¹ *umbo* — лат. — пупок.

образные, пластинчатые, нитевидные, гребнеобразные или валиковидные, вершины их могут быть плоскими, округлыми, острыми и т. п. Ребра могут быть также равно- и неравносклонными. Межреберные промежутки могут быть узкими и широкими, углубленными и поверхностными, иногда более сложными. У многих представителей скульптура последнего оборота отличается от скульптуры завитка и поэтому их описывают отдельно. Для колпачковидных раковин характерны концентрическая и радиальная скульптуры, элементы которых встречаются в различных сочетаниях.

Для плотного закрывания устья раковины у гастропод существует крышечка (*operculum*)¹, выделяемая ногой. Как правило, она роговая, но иногда может обызвестняться и сохраняться в ископаемом состоянии.

Основной известковый корпус раковины брюхоногих покрыт тонким яркоокрашенным конхиолиновым слоем, который называется *периостракумом*. Собственно раковина сложена арагонитом или кальцитом. У многих форм развивается толстый фарфоровидный слой, состоящий из тонких известковых табличек, построенных в несколько слоев, из которых средний располагается перпендикулярно внешним и внутренним слоям. У некоторых гастропод имеется довольно толстый внутренний перламутровый слой. Фарфоровидный слой, или *остракум*, состоит из известковых табличек, образующих несколько систем и пересекающихся друг с другом под прямым углом, а к поверхности раковины поставленных перпендикулярно.

У гастропод нередко происходит редукция раковины, доходящая до полной ее атрофии. Потеря раковины наблюдается обычно у наземных и плавающих форм, так как, по-видимому, она невыгодна при плавании из-за ее тяжести.

Пищеварительная система брюхоногих сложная: она начинается ртом, расположенным на переднем конце головы, который у некоторых вытягивается и образует рыльце или (при большем удлинении) мускулистый хоботок, могущий выворачиваться при захватывании добычи. За ртом расположена ротовая полость, переходящая в мускулистую глотку, где лежит язык с теркой (*radula*). В ротовой полости могут быть также челюсти, представляющие собой роговое утолщение кутикулы, иногда с отложением извести. Число челюстей различно. В глотку открывается пара слюнных желез, у некоторых хищных форм они вырабатывают крепкую серную кислоту. При помощи ее гастроподы растворяют раковины других моллюсков или панцири иглокожих, употребляемых ими в пищу.

За глоткой следует длинный пищевод, расширяющийся у некоторых гастропод в зоб, за ним мешковидный желудок с впадающими

¹ *operculum* — лат. — крышка.

в него протоками объемистой печени. За желудком идет тонкая кишка, образующая одну или несколько петель, но затем заворачивающаяся кпереди и переходящая в заднюю кишку. Анус лежит над головой на переднем конце тела или справа.

Большая часть брюхоногих дышит жабрами, располагающимися обычно по бокам от ануса.

У большинства гастропод правая жабра атрофируется вследствие смещения мантийного комплекса органов вправо. Под тяжестью лежащего сверху мантийного комплекса происходит редукция жабры. Брюхоногие с таким жаберным устройством носят название непарножаберных в противоположность парножаберным.

Жабра может располагаться впереди сердца, как это наблюдается у переднежаберных (*Prosobranchia*), при этом свободный конец жабры направлен вперед и может лежать позади сердца, тогда свободный конец жабры направлен назад, как у заднежаберных (*Opisthobranchia*).

Гастроподы, перешедшие к обитанию на суше, испытывают изменение дыхательной системы: жабра постепенно атрофируется, и дыхание осуществляется мантийной полостью. Ее свободные края срastaются с телом, оставляя небольшую дыхательную пору, а стенки мантии при этом делаются губчатыми от большого числа кровеносных сосудов. Так дышат представители подкласса легочных (*Pulmonata*). Есть гастроподы, дышащие и жабрами, и легкими.

Кровеносная система брюхоногих включает сердце, содержащее желудочек и одно-два предсердия. Положение сердца различно: у низших оно находится у переднего конца туловища, расположено симметрично и в нем два предсердия. У других правая жабра редуцируется, и вследствие этого правое предсердие уменьшается в размерах, а левое смещается кпереди от желудочка. Большинство брюхоногих имеет в сердце только левое предсердие, располагающееся впереди желудочка. У заднежаберных предсердие находится сзади желудочка. Расположение сердца, количество и расположение предсердий наряду с особенностями строения жабр — систематические признаки гастропод.

Обособленная нервная система брюхоногих имеет, в общем, узловато-тяжелевое строение и включает пять пар нервных узлов: пару надглоточных, пару педальных, или ножных, пару боковых, пару висцеральных, или брюшных, и пару париетальных, или теменных, соединенных поперечными нервными перемычками — к о м и с с у р а м и и продольными — к о н н е к т и в а м и. Нервная система может быть перекрещенной и неперекрещенной. Большинство легочных и заднежаберных гастропод имеют неперекрещенную нервную систему, но правый плевро-висцеральный коннектив в ней короче левого. Переднежаберные и некоторые низшие

заднежаберные и легочные обладают перекрещенной нервной системой.

Органы чувств брюхоногих весьма развиты, среди них имеются органы зрения, слуха, осязания, обоняния и равновесия. Почти все брюхоногие имеют пару глаз, располагающихся у основания или на вершине второй пары щупалец. Сложность глаз иногда очень высока, в ней имеются глазной пузырь, хрусталик, сетчатка, стекловидное тело. Гастроподы осязают головными щупальцами, краями мантии, ее выростами, окончаниями жабр, а также всей поверхностью тела. Органы равновесия представлены статоцистами.

Подкласс (Anisopleura)

Завернутое или вторично двустороннесимметричное тело, нервная система перекрещенная. Внутренние органы непарные. У большинства спиральная или колпачковидная раковина, иногда ее нет. Обитатели нормальносоленых, солоноватоводных и пресноводных водоемов. Кембрий — ныне.

ОТРЯД ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫЕ (PROSOBRANCHIA)

Нервные стволы перекрещенные, мантийная полость смещена вперед и на спинную сторону. В большинстве случаев у раковин есть крышечка.

Род *Bellerophon* Montfert, 1808 (рис. 68—1)
(мифологическое имя)

Симметричная раковина с округлыми оборотами. Посредине спинной стороны иногда имеется киль. Два пупка частично закрываются утолщениями внутренней губы. Обороты почти или совсем объемлющие, быстро нарастающие, линия нарастания отчетливая. Устье расширенное, с глубокой щелью и отчетливой мантийной полоской. Ордовик — пермь.

Род *Pleurotomaria* Sowerby, 1821 (рис. 68—2)
(*pleura* — гр. — бок, *tomios* — гр. — резаный)

Ширококониическая, почти гладкая раковина, с хорошо развитой спиральной скульптурой из гладких или бугорчатых ребер, продольных, а иногда поперечных. Основание раковины с пупком или без него, более или менее уплощенное. Пупок широкий или узкий. Устье косо-овальное или округленно-ромбическое. Триас — ныне.

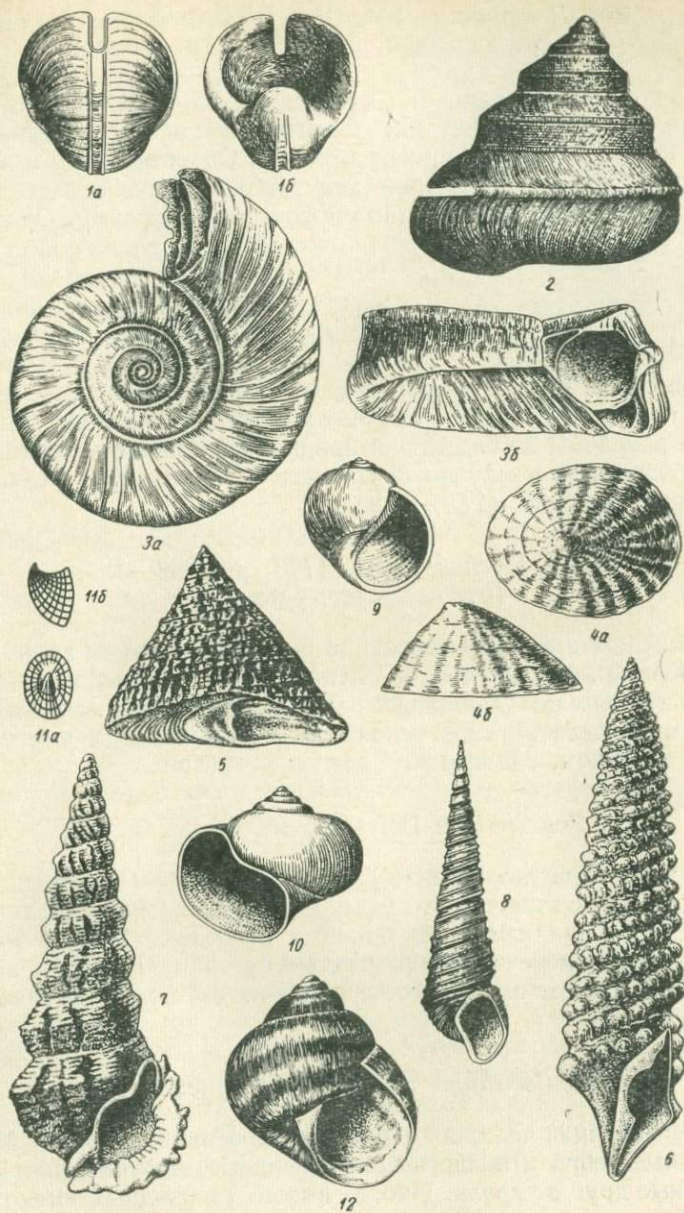


Рис. 68. Гастроподы:

1 — *Bellerophon bicareus*; 2 — *Pleurotomaria subscalaris*; 3 — *Euomphalus tabulatus*; 4 — *Patella* sp.; 5 — *Trochus maculatus*; 6 — *Nerinea* sp.; 7 — *Cerithium nodulosum*; 8 — *Turritella*; 9 — *Natica patula*; 10 — *Spiralis* sp.; 11 — *Ancyclus luviatilis*

Род *Euomphalus* Sowerby, 1814 (рис. 68—3)
(*eu* — гр. — хорошо, *omphalos* — гр. — пупок)

Дискоидальная раковина от средней до большой величины с многочисленными оборотами. Завиток раковины углубленный, слегка возвышающийся, иногда плоский. Обороты внизу и снаружи округлены, сверху несут киль, внутри уплощены и слегка обрывисты. Устье имеет округленно-многоугольную форму. Ордовик — юра.

Род *Patella* Linné, 1758 (рис. 68—4)
(*patella* — лат. — небольшая чаша)

Довольно толстостенная блюдцеобразная раковина сравнительно правильных очертаний. Макушка более или менее в центре. Внутри раковины на блестящей иридирующей поверхности имеется подковообразный мускульный отпечаток. Скульптура резкая, радиальная. Поздний мел — ныне.

Род *Trochus* Linné, 1758 (рис. 68—5)
(*trochus* — лат. — колесо)

Раковины с коническим завитком, заключающим мало оборотов. Обороты низкие, плоские, угловатые, из них последний велик и часто несет киль. Основание раковины более или менее плоское. Пупок прикрытый. Устье угловатой формы и имеет внутреннюю губу с зубчиком. Миоцен — ныне.

Род *Nerinea* Defrance, 1825 (рис. 68—6)

Высокая башенкообразная раковина с многочисленными оборотами, которые соединяются швом, расположенным на валике или между двумя валиками. На боковых сторонах оборотов имеются спиральная и поперечная ребристость и бугорки. Пологое основание раковины не имеет пупка. Устье ромбической формы. Лейас — сенон.

Род *Cerithium* Brogiere, 1789 (рис. 68—7)

Толстостенная высокая раковина, поверхность которой несет спиральные ребра и поперечные узловидные вздутия, широко расставленные друг от друга. Иногда вместо узловидных имеются валикообразные вздутия. Устье скошенное, имеет сифональный канал, сильно наклоненный и глубокий. Наружная губа, часто складчатая внутри. Поздний мел — ныне.

Род *Turritella* Lamarck, 1799
(рис. 68—8)
(*turritella* — лат. — башенка)

Высокая узкая раковина с большим количеством оборотов (до 30). Обороты нарастают равномерно, имеют округлую форму. Основание раковины слабо вогнутое. Устье овальное или округлое. Наружная поверхность раковины покрыта мощной продольной (спиральной) скульптурой. Наружная губа, скошенная у шва, внутренняя губа немного отогнута к основанию раковины. Юра? Мел — ныне.

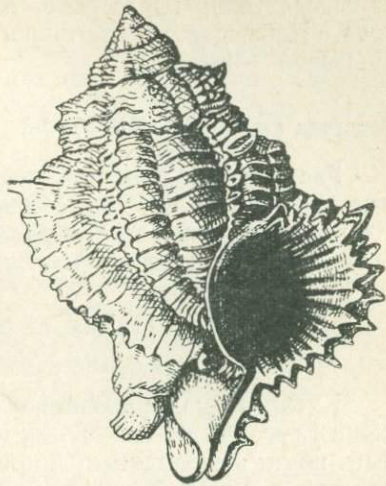


Рис. 69. *Murex hoernesii*

Род *Natica* Scopoli, 1777
(рис. 68—9)
(*natare* — лат. — плавать)

Толстостенная раковина, по форме близкая к шаровидной, завиток которой слабо выдается. Спираль короткая, малооборотная. Последний оборот большой, вздутый. Устье полукруглое или расширенно-грушевидное. Внутренняя губа имеет отворот с тремя мозолевидными наплывами, из них более развит пупочный наплыв. Пупок широкий, открытый. Поверхность раковины гладкая. Поздний мел — ныне.

Род *Murex* Linné, 1758 (рис. 69)
(*murex* — лат. — улитка)

Вздутая раковина, в виде неправильного овала. Завиток низкий, с малым количеством угловатых оборотов, последний оборот по величине варьирует от $\frac{1}{2}$ до $\frac{2}{3}$ раковины. Устье с удлинённым сифональным каналом, слегка вытянутое или округлое. Большая наружная губа зубчатая, внутренняя имеет широкий отворот. Наружная поверхность раковины с резкой скульптурой, со многими поперечными валиками, шипами, буграми. Также развиты отчетливые продольные ребра. Палеоцен — ныне.

ОТРЯД ЗАДНЕЖАБЕРНЫЕ (ОРИСТОВРАНЧИА)

Исключительно морские формы со свободными жабрами, располагающимися позади сердца на спинной и боковой стороне. Сердце

заклучает одно предсердие. Характерна двусторонняя симметрия тела. Наблюдается частичная или полная редукция раковины. Палеозой — ныне.

Подотряд крылоногие (Pteropoda)

Гастроподы, имеющие небольшую тонкую раковину и ногу, изменившуюся в две крыловидные лопасти на переднем конце тела. На необособленной голове расположены рудиментарные глаза. Хорошо развитыстатоцисты. Эоцен — ныне.

Род *Spiralis* Eudoux et Souleyet, 1840 (см. рис. 68—10)
(*spira* — лат. — изгиб, извив)

Кубаревидная раковинка с выпуклыми оборотами, разделенными глубоким швом. Пупок раковины отчетливый, иногда может быть почти щелевидным. Спираль слабо, а иногда значительно выдающаяся. Устье, оттянутое вниз. Поверхность раковины гладкая, блестящая. Миоцен и плиоцен.

ОТРЯД ЛЕГОЧНЫЕ (PULMONATA)¹

Наземные или вторичноводные гастроподы с раковинной или без нее. Дыхание легочной полостью.

Подотряд сидячеглазые (Bassomatophora)

Представители имеют раковину. Глаза у основания щупалец. Карбон — ныне.

Род *Limnaea* Lamarck, 1799
(*limnos* — лат. — пруд)

Тонкостенная раковина с высоким удлиненным завитком и с большим вздутым последним оборотом. Обороты имеют умеренную выпуклость и разделены скошенным в разной степени швом. Расширенные устья субовальные или полуовальные. Юра — ныне.

Род *Ancylus* Müller, 1744 (см. рис. 68—11)

Тонкостенная колпачковидная раковина с округленно-овальным устьем. Макушка раковины смещена назад довольно сильно и немного наклонена вправо. Раковина гладкая или несет тонкую радиальную скульптуру. Поздний мел — ныне.

¹ *pulmo* — лат. — доли в легких.

Подотряд стебельчатоглазые (Stylomatophora)

Гастроподы с двумя парами щупалец, на задней паре на вершине расположены глаза. Раковина или нормальная, или частично редуцированная, или ее нет совсем. Наземные формы. Поздний мел — ныне.

Род *Helix* Linné, 1758
(*helix* — гр. — завиток)

Довольно крупные или средней величины раковины. Форма раковины шаровидно-кубаревидная с коротким притупленным завитком. Форма устья овальная или усеченно-округлая. Околоустье с большим отворотом, прикрывающим пупок полностью или частично. Отворот в пупочной области утолщен. Поверхность раковины покрыта цветными полосками и тонкой штриховкой. Олигоцен — ныне.

Экология и тафономия. Морские брюхоногие моллюски обычно населяют мелководные прибрежные участки морей и лишь некоторые из них опускаются в большие глубины. Большинство гастропод — донные формы, требовательные к характеру и типу берега. Большое количество брюхоногих обитает на песчаных грунтах, а также на скалах, почти до самой верхней границы прилива. Много гастропод и на илистых грунтах. Наиболее неблагоприятны для них гравийные берега.

Большое значение для водных гастропод имеют температура, соленость и глубина бассейна. Теплолюбивые формы отвечают на понижение температуры уменьшением раковин. С глубиной убывает величина и массивность раковины. С характером грунта связано деление брюхоногих на прикрепляющихся, ползающих и зарывающихся форм; зарывающихся и ползающих больше.

Часть гастропод питается растительной пищей, другая — животной, есть всеядные формы.

Раковины многих гастропод после их смерти переносятся волнами и течениями благодаря их малому удельному весу и заполнению газом полостей раковины. Они обычно скапливаются в береговых валах отлогих побережий и во впадинах прибрежных зон моря.

Геологическое распространение. Появляясь в позднем докембрии, гастроподы постепенно развиваются, приобретая все большее и большее распространение. Наряду с пеллециподами эта группа используется при стратиграфических подразделениях мезозойской и особенно кайнозойской групп.

Методика изучения раковин брюхоногих моллюсков. После смерти брюхоногого мягкое тело моллюска полностью исчезает, и в ископаемом состоянии встречаются лишь раковины животных. Специальные исследования установили, что морфология раковины

брюхоногих стоит в прямой зависимости от строения мягкого тела. По характеру морфологии раковин устанавливается принадлежность брюхоногих к тем или другим систематическим единицам (категориям).

Приступая к изучению гастропод, раковину ориентируют вертикально так, чтобы макушка была наверху, а устье — внизу и обращено к наблюдателю.

При определении форм необходимо учитывать прежде всего величину раковины для установления абсолютных размеров и количественных соотношений отдельных ее элементов. У спирально завернутых раковин при этом измеряются апикальный, или вершинный, угол, высота раковины, высота последнего оборота, его диаметр.

Если раковина инволютна, у нее измеряются длина и ширина, если раковина спиральная — ширина последнего оборота и диаметр раковины. У колпачковидной измеряется длина основания по его наибольшей и наименьшей осям, а также высота раковины.

Описание оборотов производится от начальных к последнему с указанием их очертаний, высоты, степени перекрытия предыдущих оборотов и других признаков.

Высоту завитка выражают отношением к высоте раковины. Высоту оборота измеряют по перпендикуляру, проведенному от шва к шву, если высота оборота больше ширины, оборот называется высоким. Если оборот перекрыт, то его истинная высота измеряется по пришлифованной раковине.

Ширина оборотов представляет собой расстояние по линии, параллельной швам между наиболее выпуклыми частями оборотов. У сифональных гастропод в высоту последнего оборота входит длина сифонального канала. Следует обращать внимание на строение основания раковины, которое может быть узким или широким, вогнутым или выпуклым, с пупком или без него и т. д.

Важнейшим систематическим признаком гастропод служит характер строения устья, в котором следует наблюдать величину, форму, характер перистомы, строение наружной и внутренней губы и характер сифонального канала (если он есть).

Также очень важна скульптура поверхности раковины. Наблюдая ее, следует отметить тип скульптуры, строение ребер, их число, строение межреберных промежутков, соотношение величины ребер и межреберных промежутков, а также различия в скульптуре основания, раковины и последнего оборота.

КЛАСС ГОЛОВОНОГИЕ (CERHALOPODA)

Наиболее сложно организованные беспозвоночные, крупные, очень подвижные, хищные, свободноплавающие, иногда ползающие животные. Тело головоногих двустороннесимметрично и разделя-

ется на голову и туловище (рис. 70). На переднем конце хорошо обособленной головы располагается рот, окруженный щупальцами, которых может быть восемь, десять или несколько десятков (у древних форм). На голове расположены также высокоразвитые бокаловидные глаза с хрусталиком.

Тело головоногих покрыто мантией, которая на спинной стороне закрывает туловище, а на брюшной образует мантийную полость. Мантийная полость имеет щель на брюшной стороне тела для сообщения с внешней средой. (Весьма интересным является особое приспособление для замыкания брюшной щели в виде двух полулунных ямок на брюшной стороне туловища и двух

соответствующих ямках твердых хрящевых бугров, расположенных на внутренней поверхности мантии. Бугры называются *з а п о н к а м и*. Мантийные мышцы прижимают мантию к туловищу, запонки входят в ямки и пристегивают мантию к телу, закрывая брюшную щель.)

На брюшной стороне тела в мантийную полость открывается anus, половые и почечные отверстия.

В мантийной полости цефалопод располагаются две или четыре двоякоперистые жабры, по числу которых современные формы разделяются на дву- и четырехжаберных головоногих. К первым относят каракатицу, кальмары, осьминоги и другие, ко вторым — только один род — *Nautilus*.

На брюшной стороне тела животного помещается *в о р о н к а* — мускулистый орган плавания в виде конической трубки, присоединенной к туловищу. Широким задним концом воронка

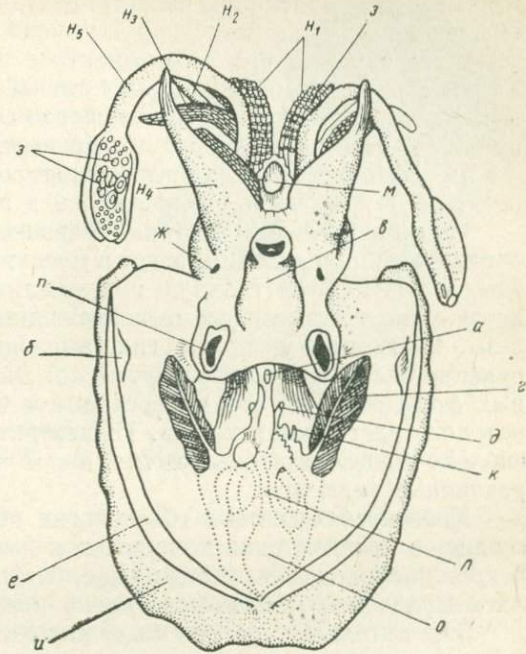


Рис. 70. Каракатица (*Sepia officinalis*):

а — анальное отверстие, *б* — бугорок замыкательного аппарата, *в* — воронка, *г* — левая жабра, *д* — левое почечное отверстие, *е* — мантия, *ж* — обонятельная ямка, *з* — присоски, *и* — плавник, *к* — половое отверстие, *л* — проток чернильного мешка, *м* — ротное отверстие, *н* — щупальцы, *о* — чернильный мешок, *п* — ямка замыкательного аппарата

открывается в мантийную полость, откуда в воронку поступает вода. Последняя выталкивается наружу через узкое отверстие воронки, торчащее наружу, при этом животное получает обратный толчок. Таким образом, происходит ритмическое сокращение мантии и выталкивание воды, что обуславливает смену воды в полости, благоприятную для дыхательного акта и передвижения.

Воронка головоногих представляет собой видоизмененную часть ноги, другая ее часть превратилась в щупальцы.

Пищеварительная система головоногих очень сложна. Рот, окруженный щупальцами, ведет в мускулистую глотку, где имеется язык с радулой, но главную роль в захвате и размельчении пищи играют две толстые роговые клювовидные челюсти. Слюнные железы, имеющиеся у головоногих, вырабатывают ферменты, растворяющие белки, а также образуют яд. Длинный пищевод у некоторых форм образует зоб и переходит в мешковидный желудок, от которого идет тонкая кишка. Пищеварительная система имеет несколько пищеварительных желез, в том числе печень, выделяющую различные ферменты.

Кровеносная система головоногих почти замкнутая, содержит сердце, в котором один желудочек и два или четыре предсердия. В крови цефалопод есть соединение, богатое медью, физиологически соответствующее гемоглобину крови позвоночных.

Выделительная система содержит четыре или две почки в виде больших мешков.

Нервная система головоногих устроена сложно: нервные узлы очень велики, образуют общую окологлоточную нервную массу; имеются также два педальных ганглия и др.

У цефалопод высокоразвитые органы обоняния, осязания, равновесия и особенно — зрения. Глаза головоногих — крупные, сложно устроенные глазные пузыри, в которых имеются сетчатка, радужина, зрачок, хрусталик и роговица. Глаза аккомодируют, но не изменением кривизны хрусталика, как это наблюдается у человека, а приближением или удалением его от сетчатки при помощи особого мускула, прикрепляющегося к хрусталику.

Современные четырехжаберные цефалоподы (р. *Nautilus*) имеют наружную раковину, у двужаберных она очень видоизменяется, занимает внутреннее положение и нередко отсутствует. (Предполагается, что у всех вымерших головоногих, имевших наружную раковину, было четыре жабры, как у современного наутилуса, внутреннераковинные были двужаберными.)

Кроме наружного скелета, у головоногих наблюдается еще особый внутренний скелет, образованный хрящом, сходным с хрящом позвоночных. Этот скелет представляет собой кольцевидную головную капсулу, охватывающую головное скопление нервных узлов. Наличие хряща у беспозвоночных — крайне редкое явление.

Опорные хрящи имеются также в основании щупалец, внутри

боковых плавников, поддерживающих тело в равновесии, а также образуют запонки.

Головоногие раздельнополю, оплодотворение внутреннее, яйцо очень богато питательным желтком, развитие зародыша протекает внутри яйца.

Ископаемые головоногие необыкновенно разнообразны.

Чтобы получить представление о древних головоногих, следует рассмотреть строение наutilus, который обитает в настоящее время в морях между Австралией и Юго-Восточной Азией на глубинах до 700 м в Индийском и Тихом океанах (рис. 71).

Наутилус помещается в раковине, выделяемой мантией. Край мантии образует наружный органический или конхиолиновый слой, покрывающий внутренний, средний, известковый, призматический. Ниже лежит перламутровый, выделяемый всей поверхностью мантии. Спирально-плоскостная раковина двустороннесимметричная и разделена многочисленными перегородками на воздушные камеры, заполненные газом (главным образом азотом). Перегородки образуются задней частью мантии и состоят только из перламутра. По мере роста животного тело его отделяется от перегородки на небольшое расстояние и затем остается в этом положении на более или менее длительное время, позволяющее мантии образовать новую перегородку (септу). Форма перегородок очень разнообразна, но чаще либо вогнутая, либо выпуклая, причем края изгибаются сильнее середины. От задней части тела, плотно прилегающего к раковине, протягиваются к краям перегородок тонкие мускульные тяжи, прикрепляющие тело моллюска к его раковине.

Через все перегородки проходит тонкий кожистый сифон, содержащий кровеносные сосуды, и представляет собой, по-видимому, сильно суженный конец внутреннего мешка. В центре вокруг сифона перегородки отгибаются несколько назад и образуют так называемые сифонные дудки. Сифон снабжает газом воздушные камеры, регулируя его количество и давление.

Воздушные камеры представляют собой приспособление для поддержания моллюска в воде, так как они уменьшают удельный вес животного. Это своеобразный гидростатический аппарат. Тело животного тоже двустороннесимметричное, несет обособленную голову, на которой находится рот, окруженный щупальцами. Снизу

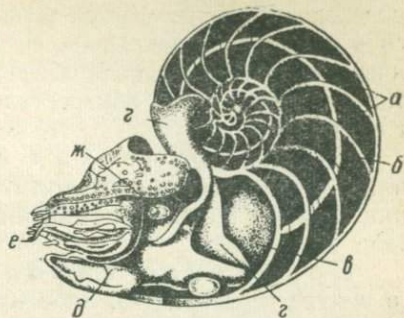


Рис. 71. *Nautilus pompilius* в продольном разрезе:

а — камеры раковины, *б* — сифон, *в* — внутренностный мешок, *г* — мантия, *д* — воронка, *е* — щупальцы, *ж* — глаз

под головой располагается воронка. Животное способно втягиваться в раковину и закрывать ее устье капюшоном, представляющим собой сросшиеся оболочки двух соседних щупалец. У наутилуса есть пара обызвествленных клювовидных челюстей и терка.

Периферическая сторона раковины (верхняя к наблюдателю) соответствует брюшной стороне тела; внутренняя сторона раковины (ближайшая к центру) — спинной стороне тела животного.

Положение сифона в раковине либо центральное (в центре перегородок), либо краевое. В ископаемом состоянии от него сохраняется фосфат кальция.

Перегородки прикрепляются к раковине изнутри по линии, называемой перегородочной, или лопастной, видимой только на внутреннем ядре после удаления раковины.

Перегородочная, или лопастная, линия может быть почти прямой, волнистой или сложно рассеченной. Принято условно именовать лопастями все изгибы перегородки, направляемые в сторону начальной части раковины, и седлами — все изгибы в направлении к жилой камере.

Лопастя и седла имеют разнообразные очертания, форма их очень характерна для разных представителей наружнораковинных цефалопод и имеет большое значение для стратиграфии.

Класс головоногих делится на два подкласса: наружнораковинные (*Ectocochlia*)¹ и внутреннераковинные (*Endocochlia*).

1. Подкласс наружнораковинные (*Ectocochlia*)

Двустороннесимметричные, с раковиной, разделенной перегородками на камеры. У большинства представителей подкласса раковина спирально-плоскостная, но у некоторых — прямая или полусогнутая. Немногие имели улитковидную асимметричную раковину в виде нисходящей спирали. По особенностям строения раковины, перегородок, лопастной линии и сифона наружнораковинные разделяются на пять надотрядов: наутилоидей, эндоцератиты, актиноцератиты, аммониты и бактриты.

Надотряд наутилоидей (*Nautiloidea*)

Представители наутилоидей имеют раковину прямую, коническую или слегка согнутую, или спирально-плоскостную, но всегда двустороннесимметричную. Характер перегородочной линии — важнейший отличительный признак наутилоидей, у них она всегда почти прямая или слабо изогнутая (см. рис. 73—5).

¹ *concha* — гр. — раковина.

Большинство спирально свернутых наутилоидей имеют несколько своеобразную начальную камеру (п р о т о к о н х), которая в первом своем обороте свертывается неплотно, образуя отверстие, называемое пупковым, или умбиликальным. Протоконх спирально свернутых наутилоидей обычно отпадает от первой септы. Септы наутилоидей вогнуты спереди, строение сифона и положение его внутри раковины очень разнообразно: сифон может быть тонким или очень толстым, у некоторых он сильно расширяется между септами и становится похожим на четки, а иногда сечение сифона напоминает стопу дисков, положенных друг на друга.

Самые древние и наиболее просто устроенные наутилоидеи обладали прямой или конической удлиненной раковиной. Затем появились наутилоидеи с конической дугообразной раковиной, еще позже — дугообразные, образующие целый оборот или два. Однако эти обороты еще не соприкасались друг с другом. Позднее наутилоидеи приобретают спирально завернутые раковины с примыкающими друг к другу оборотами, причем часть каждого оборота, налегающая на предыдущие, слегка вдавлена и объемлет предыдущий оборот.

На каждом обороте можно выделить наружную сторону, или периферическую, и внутреннюю, примыкающую к предыдущему. Внутренняя часть боковой стороны, отделяющаяся от остальной поверхности боковой стороны заметным перегибом, называется пупковой стороной. Линия, по которой соседние обороты соприкасаются друг с другом снаружи раковины, называется швом, или шовной линией, или с у т у р о й.

В спирально завернутой раковине наутилоидей с каждого бока наблюдается коническое углубление, оконтуренное швом, отделяющим последний оборот от предыдущего, и называемое пупком (умбо).

У примитивных наутилоидей обороты раковины охватывали предыдущие своей внутренней стороной лишь немного, и пупок при этом был широкий. Такие раковины можно назвать эволютными, или необъемлющими. У других форм последующие обороты сильно закрывали каждый предыдущий. Это инволютные, или объемлющие, раковины, пупок которых обычно узок или почти совсем закрыт (рис. 72).

Для характеристики надотряда наутилоидей рассмотрим роды *Volborthella*, *Endoceras*, *Orthoceras* и *Nautilus*, относящиеся к отрядам *Volborthellida*, *Orthoceratida* и *Nautilida*.

Род *Volborthella* Schmidt, 1888 (рис. 73—1)

Прямая раковина с постепенным расширением кверху. Септы конические, встречающиеся со стенкой раковины под углом около

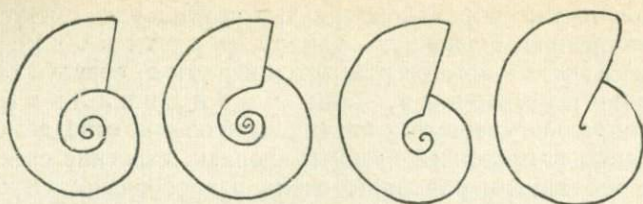


Рис. 72. Схема развития объемлющих оборотов (инволютивности) у наутилоидей

60°. Сифон центральный; сифонные трубки, короткие, прямые. Диаметр раковины не более 2 мм, длина до 10 мм. Ранний и средний кембрий.

Род *Orthoceras* Brugue, 1789 (рис. 73—4)
(*orthos*—гр.— прямой)

Высокая коническая или субцилиндрическая раковина, круглая в поперечном сечении, с тонкой сетчатой скульптурой. Угол расширения маленький. Септы слегка выпуклые, выпуклость обращена к узкому концу. Перегородочная линия прямая или слабо изогнутая. Сифон центральный или вблизи центра раковины. Сифонные трубки короткие. Средний ордовик.

Род *Nautilus* Linné, 1758 (см. рис. 71)
(*nauta*—лат.— мореплаватель)

Ископаемые формы отличаются от современных характером перегородочной линии и степенью инволютивности раковины. Раковина гладкая, реже сетчатая или с неправильной поперечной трещиноватостью у взрослых экземпляров. Поперечное сечение оборота может быть от полуовального до субтрапецидального. Сифон расположен близко к центру.

В перегородочной линии широкие боковая и дорзальная лопасти, широкое ventральное седло. Умбональная лопасть небольшая. Мел — ныне.

Надотряд эндоцератоидей (Endoceratoidea)

Вымершие цефалоподы с крупной прямой раковиной, достигавшей 3—4,5 м. Сифон широкий и сложный имел краевое положение в раковине. Диаметр сифона составлял $\frac{1}{3}$ диаметра раковины, в нем, вероятно, находилась часть внутренних органов. В полости сифона располагались известковые конусы, вставлявшиеся один в другой,

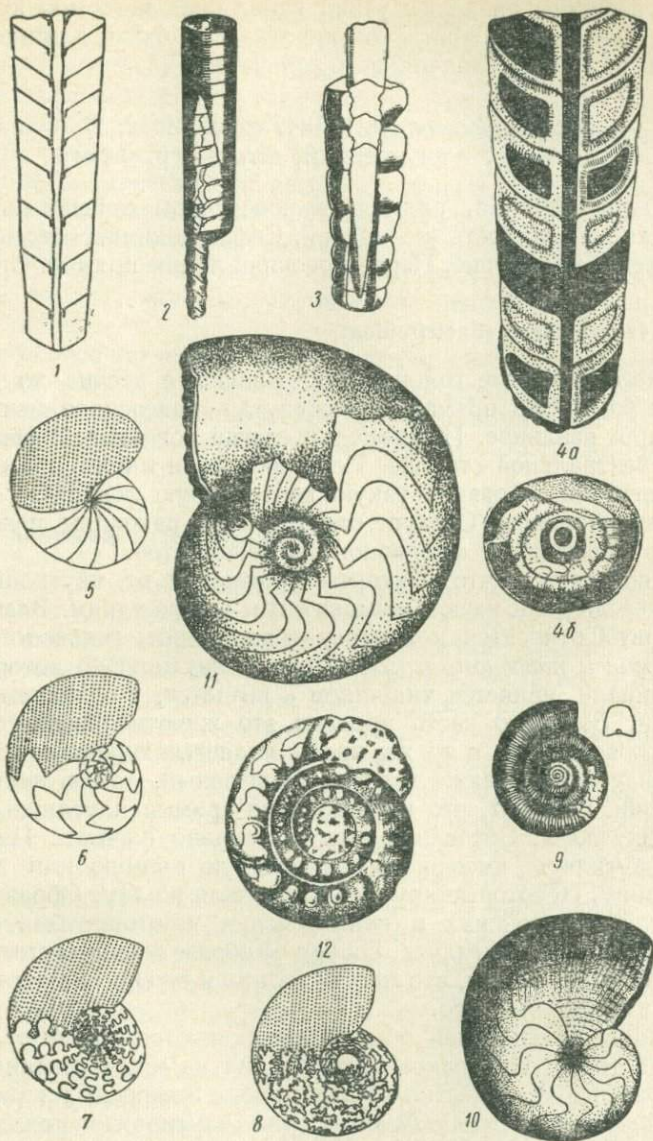


Рис. 73. Головоногие моллюски:

1 — *Volborthella* sp., (сильно увеличено), 2 — *Endoceras duplex*, 3 — *Endoceras commune* 4 — *Orthoceras* sp. (а — продольный и б — поперечный разрезы), 5 — лопастная линия наутилоидей, 6 — лопастная линия гониатитов, 7 — лопастная линия цератитов, 8 — аммонитовая лопастная линия, 9 — *Cluemia undulata* (справа — поперечное сечение оборота), 10 — *Tornoceras simplex*, 11 — *Manticoceras intumescens*, 12 — *Paragastrioceras jossae*

через их вершины проходил узкий канал овального или круглого сечения. Сифонные трубки — от коротких до очень длинных. Поверхность раковины гладкая или кольчатая.

Род *Endoceras* Hall, 1847 (рис. 73—2, 3)
(*endos* — гр.— внутренний, *keras* — гр.— рог)

Раковина длинная, прямая, в поперечном сечении округлая или сжатая, поверхность ее гладкая. Сифон занимает краевое или почти краевое положение. Перегородочная линия прямая. Ордовик.

Надотряд бакритондеи (Bactritoidea)

Немногочисленные головоногие, жившие с девона до перми. Раковина бакритов прямая или согнутая, поперечное сечение ее круглое или овальное. Перегородки слегка вогнутые. Сифон прилегает к вентральной стороне. Перегородочная линия прямая или слабо изогнутая, образует узкую вентральную лопасть у брюшной стенки раковины. Следует отметить, что раковины некоторых бакритов напоминают фрагмоконусы белемнитов.

Предполагается, что бакриты произошли от наутилоидей и в свою очередь дали начало аммонитам и эндокохлиям. Возможно, что бакриты относятся к внутреннераковинным головоногим.

Экология и тафономия. Современный наutilus, о котором мы уже упоминали, является хищником и питается, в основном, ракообразными. Большую часть времени это животное ведет бентосный образ жизни, но в то же время является хорошим пловцом. Древние наутилиды также вели как бентосный, так и nektonный образ жизни. Считают, что палеозойские прямые наутилиды населяли мелкие воды. Ортоцерасы могли активно плавать. Пассивно плавали наутилиды, имевшие бочонковидную прямую или изогнутую раковину. Некоторые наутилиды ползали по дну. Образ жизни большинства мезозойских и кайнозойских наутилид был таким, как у современного наутилуса. Говоря об образе жизни наутилоидей, необходимо иметь в виду, что многие из них в течение индивидуального развития меняли его.

Раковины наутилоидей обычно захороняются вдали от места жизни животного. Признаком захоронения на месте обитания является нахождение совместно раковин юных и взрослых животных.

Геологическое распространение. Первые наутилоидеи появляются в кембрии. Геологическое же значение их особенно велико для ордовика, силура и девона. Для позднего палеозоя, мезозоя и кайнозоя биостратиграфическое значение их резко падает.

Методика изучения. Для того чтобы тщательно и всесторонне исследовать все внешние и внутренние особенности раковины ископаемых наутилоидей, необходимо выделить их из породы. При

препарировке раковины прямых наутилоидей они часто распадаются на куски. Эти куски необходимо размечать так, чтобы впоследствии была возможность их подобрать и склеить.

У спирально свернутых (эволютных) наутилоидей необходимо очищать умбо и умбональное отверстие, для чего необходимо бывает разбивать раковину, а затем склеивать.

При препарировке очень важно сохранять поверхностный слой раковины, необходимый для изучения поверхностной скульптуры.

Описывая наутилоидей, необходимо измерить и охарактеризовать все элементы раковины, т. е. форму раковины, ее скульптуру, строение сифона, камерных отложений, перегородки и перегородочной линии.

Тщательное изучение сифона, перегородок и т. д. осуществляется в продольных и поперечных шлифах и пришлифовках.

Описание должно сопровождаться снимками хотя бы с двух сторон: боковой и со стороны устья. Необходимо также прилагать снимки шлифов и пришлифовок.

Надотряд аммоноидеи (Ammonoidea)

Большая и очень важная группа головоногих моллюсков, появившихся в начале девона и вымерших в конце мела.

Тело аммонитов помещалось в известковой раковине разнообразной формы. Жилая камера была длинной, достигала 1,5—2 оборотов раковины. Тонкий сифон имел краевое расположение, проходя у большинства аммоноидей вдоль наружной (вентральной) стороны раковины. Лишь у позднедевонских климений сифон занимал положение вдоль внутренней (дорзальной) стороны раковины. Направление сифонных трубок было различным: палеозойские аммоноидеи имели трубки, направленные назад, у некоторых пермских и триасовых форм они направлялись в обе стороны, трубки большинства мезозойских аммонитов направлены вперед.

Раковина большинства аммоноидей представляет собой плоскую спираль из многих оборотов и весьма разнообразна. Обороты спирали могут быть несоприкасающимися или едва соприкасающимися, у многих форм каждый последующий оборот охватывает предыдущий в той или иной степени. Раковины могут быть от гладких до сложно-скульптурованных, украшенных, кроме ребер, различными бугорками, шипами и т. п. Устье раковины обычно простое, иногда по бокам его имеются ушки. Устье раковины могло закрываться крышечкой из одной (аптих) или двух (аптихи) известковых пластинок.

Внутреннее строение раковины своеобразно. Спираль раковины начинается обособленной начальной камерой не более 0,7 мм в диаметре — протоконом. Первый оборот, охваты-

вающий начальную камеру, лишен скульптуры и заканчивается первичным пережимом.

Следующие за первым обороты раковины быстро возрастают, становятся крупными, и на них появляется та или иная скульптура.

Перегородочная линия сложная, состоит из чередования седел и лопасти, связанных между собой: лопасти соединяются неглубокими желобками, седла — валиками. В изображениях перегородочной линии седла обращены расширения вверх, лопасти — вершинами вниз. Вследствие симметричности раковин и перегородочной линии достаточно видеть одну ее половину (при этом на внутренней стороне оборота линия обычно не видна).

Различают четыре основных типа лопастных линий аммоидей, в основе деления лежат число, форма и расчлененность лопастей и седел.

А г о н и а т и т о в ы й. Простые нерасчлененные и малочисленные лопасти и седла. На боковой стороне раковины имеется широкая, слабо вытянутая лопасть. Девон — триас.

Г о н и а т и т о в ы й (рис. 73—6). Лопасти и седла нерасчлененные, но более многочисленные, нежели у представителей агониатитов. Лопасти обычно заострены, седла имеют округленную форму. Девон — пермь.

Ц е р а т и т о в ы й (рис. 73—7). Лопасти мелкозубчатые, седла нерасчлененные, округлые. Пермь — триас.

А м м о н и т о в ы й (рис. 73—8). Лопасти и седла сильно расчленены. Триас — мел.

На основании строения лопастей линии всех аммоидей подразделяют на семь отрядов.

ОТРЯД АГОНИАТИТЫ (AGONIATITIDA)

Раковина в виде плоской спирали. Сифон расположен на вентральной стороне. Лопастная линия агониатитового или гониатитового типа с простой или трехраздельной вентральной лопастью. Дорзальная лопасть простая или двузубчатая. Девон — триас.

Род *Medlicottia* Waagen, 1880 (рис. 74—1)
(по имени ученого Медликотта)

Дисковидная, плоская раковина с объемлющими оборотами и узким пупком. Сечение оборотов очень высокое, узкое, еще более суживающееся к наружной стороне. Наружная сторона оборотов очень узкая, с глубокой срединной бороздкой, по бокам которой протягиваются два острых киля. Вблизи этих килей по бокам раковины иногда имеются поперечные ребра, переходящие на кили. В перегородочной линии наружная лопасть длинная, узкая, с расчлененными сторонами; наружное седло сложное, несет более двух

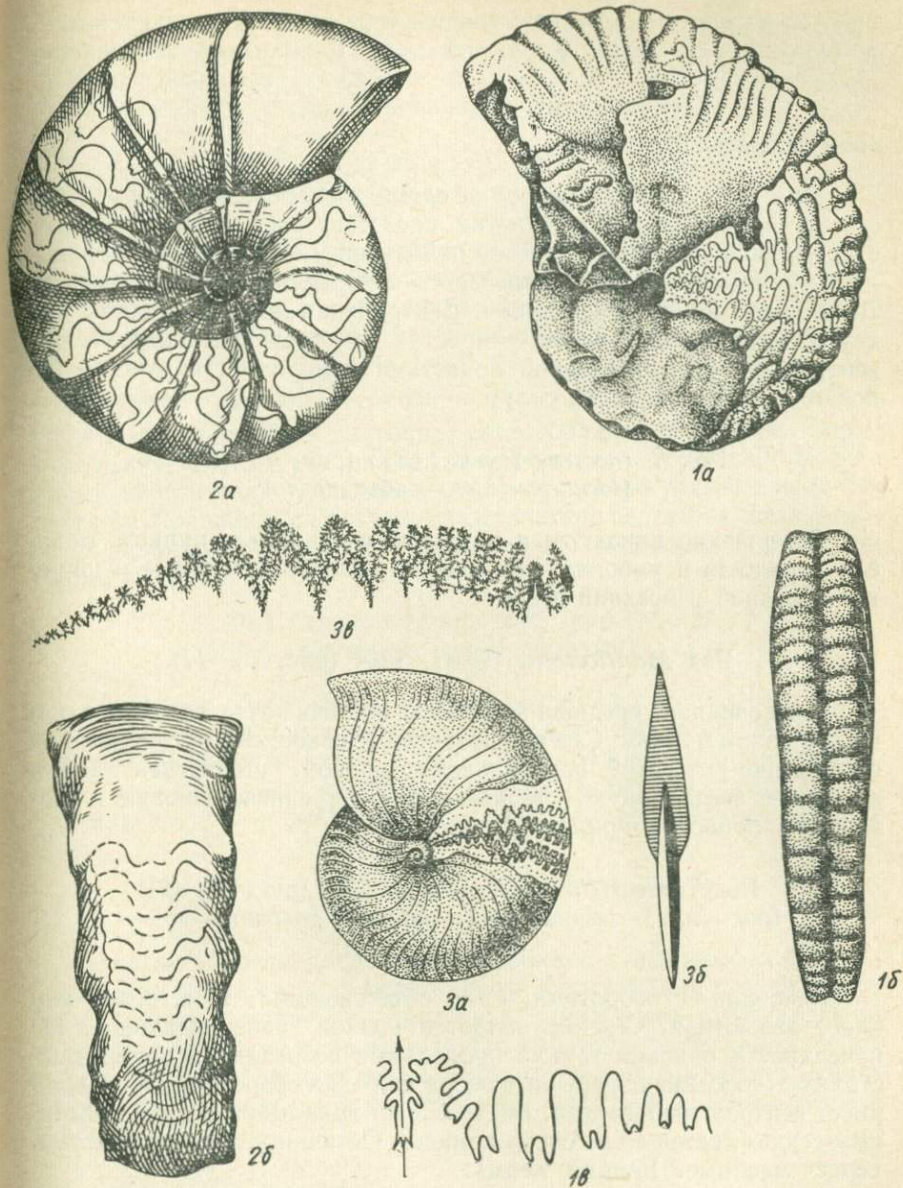


Рис. 74. Головоногие моллюски:

1 — *Medlicottia* sp.; 2 — *Ceratites nodosus*; 3 — *Pinacoceras metternichi*

вспомогательных лопастей. Боковые лопасти многочисленны и в большинстве своем двураздельны. Сакмарский — казанский века.

ОТРЯД ГОНИАТИТЫ (GONIATITIDA)

Плоскоспиральная раковина самой разнообразной формы. Сифон подавляющего большинства представителей отряда на всех стадиях роста занимает краевое положение у вентральной стороны, лишь у некоторых он перемещается к дорзальной, не достигая ее. Лопастная линия гониатитовая. Вентральная лопасть простая или двураздельная, дорзальная — простая или трехраздельная. Между вентральной и умбональной лопастями появляется наружная боковая лопасть. Поздний силур — пермь.

Род *Tornoceras* Hyatt, 1883 (рис. 73—10)
(*tornare* — лат. — обтачивать)

Совершенно инволютная раковина с закрытым пупком. Боковая наружная и умбональная лопасти довольно глубокие и широкие. Средний и поздний девон.

Род *Manticoceras* Hyatt, 1884 (рис. 73—11)

Дисковидная, среднеинволютная, обычно почти гладкая раковина с узким пупком. Сечение оборотов высокое, с округленной или округленно-угловатой вентральной стороной. Лопастная линия включает вентральную, умбональную, внутреннюю боковую и дорзальную лопасти. Франский век.

Род *Paragastrioceras* Tchernow, 1907 (рис. 73—12)
(*par* — лат. — одинаковый, равный, *gastrum* — гр. — пузатый сосуд)

Раковина с оборотами, мало объемлющими, т. е. более или менее эволютная. Сечение оборотов низкое трапецеидальное. На поверхности раковин тонкие продольные ребрышки и поперечные струйки (короткие поперечные ребра на боках оборотов). Последний имеет вентральный выступ. Вентральная лопасть разделена срединным седлом, ветви ее не очень широки. Остальные лопасти простые, нерасчлененные. Ранняя пермь.

ОТРЯД КЛИМЕНИИ (CLYMENIDA)

Плоскоспиральная раковина разнообразной формы. Сифон занимает краевое дорзальное положение во всех стадиях роста. Ло-

пастная линия агониатитового типа. Вентральная лопасть простая или двураздельная с широкими ветвями. Нередко она отсутствует, заменяясь вентральным седлом. Дорзальная лопасть простая, глубокая. Поздний девон — основание раннего карбона.

Род *Clymenia* Münster, 1834 (рис. 73—9)
(*klimax*—гр.— лестница)

Раковина эволютная с широким пупком. На поверхности раковины слабая поперечная скульптура. В лопастной линии вентральное седло плоское, оно коленообразно переходит в умбональную лопасть, имеющую округленную форму. Фаменский ярус.

ОТРЯД ЦЕРАТИТЫ (CERATITIDA)

Плоскоспиральная раковина, разнообразная по внешней форме и скульптуре. Сифон расположен на вентральной стороне. Лопастная линия цератитовая с гладкими седлами и слабо рассеченными лопастями. Появившиеся позднее представители цератитов часто имеют очень сложную линию с рассеченными лопастями и седлами. Пермь — триас.

Род *Ceratites* Naap, 1825 (рис. 74—2)
(*keratinus*—гр.— рогатый)

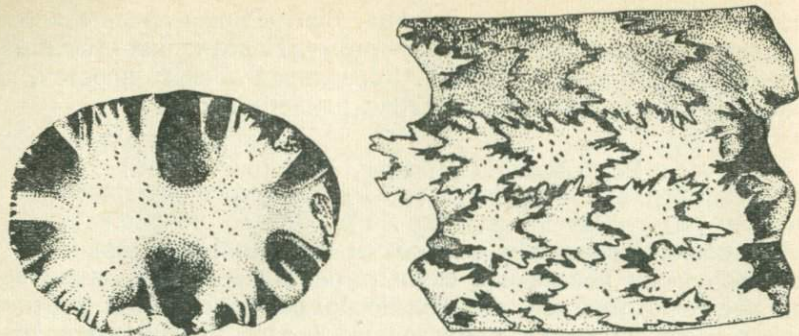
Умеренно объемлющая толстая раковина с широким пупком. Сечение оборотов почти квадратное, высота оборота обычно больше ширины. Лопастная линия с широким наружным седлом. Поверхность раковины несет грубые поперечные ребра, начинающиеся бугорками у пупка и затухающими на вентральной стороне. Средний триас.

Род *Pinacoceras* Mojsisovics, 1873 (рис. 74—3)
(*pinax*—гр.— планка)

Сжатая с боков дисковидная раковина с высоким устьем и с узким или умеренно широким пупком. Вентральная сторона раковины сильно заостренная. Лопастная линия очень сложная, седла и лопасти рассечены глубоко и тонко. Имеются три боковые лопасти и три седла и большое число дополнительных элементов. Самые крупные лопасти и седла располагаются не ниже середины боковой стороны. Триас.

ОТРЯД АММОНИТЫ (AMMONITIDA)

Раковина в виде плоской спирали. У некоторых форм обороты на ранней стадии образуют коническую спираль, позднее они разворачиваются и не соприкасаются или выпрямляются (р. *Vaculi-*

Рис. 75. *Baculites ovatus*

tes, рис. 75). Устье от простого до очень сложного. Сифон располагается на вентральной стороне. Лопастная линия аммонитовая, за исключением некоторых меловых аммонитов псевдоцератитов, у которых лопастная линия значительно упрощается (р. *Tissotia* рис. 76).

Элементы лопастной линии аммонитов: вентральная, или сифональная лопасть, противоположная ей дорсальная — антисифональная, или непарная лопасть — располагаются посредине вентральной (брюшной) и дорсальной (спинной) сторон. Небольшие седла, разделяющие ветви вентральной лопасти, называются средними, или сифональными седлами. Парные лопасти, находящиеся между вентральной лопастью и пупковым швом, различаются так: расположенные ближе к вентральной лопасти — боковые, дальше от нее — вспомогательные (все лопасти между последней из боковых лопастей и пупковым швом). Число вспомогательных лопастей различно, может достигать десяти.

Седло, расположенное между первой боковой и вентральной лопастями, называется наружным седлом. Остальные носят названия первого и второго бокового и вспомогательных седел.

Эмбриональная камера всех аммонитов очень мала, первая перегородочная линия заключает две или три первичные лопасти, с возрастом количество седел и лопастей увеличивается. Аммониты с выпрямленной раковиной, с несоприкасающимися или едва объемлющими оборотами в своей перегородочной линии имеют обычно шесть лопастей: вентральную, дорсальную и по две боковых с каждой стороны раковины. Аммониты с объемлющей раковиной имеют большее количество лопастей, располагающихся как добавочные в области пупка, а также на внутренней стороне оборота. Некоторые аммониты приобретают дополнительные, адвентивные, элементы в перегородочной линии за счет того, что у них разделяются

наружное седло, первая боковая лопасть и зачастую первое боковое седло.

Вентральная, или сифональная лопасть всех аммонитов, двуветвиста, т. е. разделена надвое срединным седлом. Первая боковая лопасть имеет две или три главных ветви, тоже разветвленные. Наружное седло так же, как и боковые, большей частью двураздельно, но иногда становится трехраздельным благодаря появлению на нем зубца или лопасти.

Внешняя форма и скульптура раковины аммонитов чрезвычайно разнообразны.

Очень сложна ребристость раковины аммонитов. Так, части ветвящихся ребер, расположенных по одну и по другую сторону от места ветвления, часто обособлены и отличаются друг от друга. При этом различают в нижней части оборота ребра внутренние и в верхней части оборота — внешние. Повторно развивающиеся ребра называются бидихотомными. Пучковатые ребра с параллельными ветвями, из которых каждая передняя ветвится ниже, чем соседняя задняя, называются виргатитовыми. По расположению бугорков различают бугорки пупковые, боковые, краевые (по краям брюшной стороны раковины), сифональные, расположенные на линии сифона и другие (см. рис. 80).

Надотряд *Phylloceratina*

Обычно тонкостенная, гладкая, плоскоспиральная раковина с большой жилой камерой, доходящей до $\frac{3}{4}$ оборота. Перегородочная линия очень сложно расчлененная, с большим количеством лопастей, уменьшающихся в направлении к пупку. Седла имеют характерную, округленную, листообразную форму в отдельных долях. Вентральная лопасть разделена надвое срединным седлом, имеющим форму бутылки. Боковые лопасти трехраздельные. Триас — мел.

Род *Phylloceras* Suess, 1865 (рис. 77—1)
(*phylon*—гр.— лист)

Раковина, довольно сильно объемлющая, с округленной вентральной стороной. Сечение оборотов высокоовальное. В перегородо-

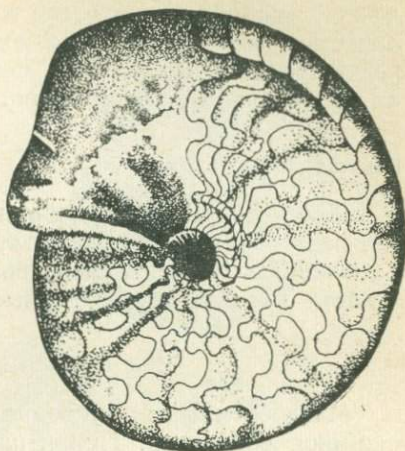


Рис. 76. *Tisstotia tissoti*

дочной линии лопасти и седла многочисленные, первая боковая лопасть асимметричная. На поверхности раковины располагаются резкие радиальные складки, между которыми идут тонкие ребрышки, исчезающие у пупка. Юра.

Подотряд *Lytoceratina*

Плоскоспиральная раковина, которая в последней стадии может разворачиваться. Сечение оборотов округлое, овальное или трапециевидное. Жилая камера большая. Лопастная линия сложная, лопасти и седла двураздельные. Юра — мел.

Род *Lytoceras* Suess, 1865 (рис. 77—2)

Малообъемлющая раковина с округлыми в сечении соприкасающимися оборотами. Пупок широкий. Поверхность раковины покрыта радиальными ребрами, иногда гладкая, ребра простые. Перегородочная линия имеет двураздельные боковые лопасти, из которых первая боковая глубже наружной лопасти. Средний лейас — ранний аален.

Род *Macroscaphites* Meek, 1876 (рис. 77—3) (*macros*—гр.— большой, *scaphites*—гр.— крючок)

Раковина в начале спирально свернутая, затем вытянутая в виде стержня, крючкообразно загнутая в конце, где находится камера. Прямые ребра, покрывающие раковину, переходят, не прерываясь, через вентральную сторону. Ранний мел.

Надсемейство *Turrilitacea*

Разнообразные раковины: прямые, крючковидные, спирально-конические, просто спиральные, в виде свободной спирали. Очень редко раковина закручивается петлеобразно, запутанно. Поперечное сечение овальное или круглое. Скульптура более резкая на вентральной стороне раковины. В перегородочной линии седла обычно двураздельные. Баррем — маастрихт.

Род *Turrilites* Lamarck, 1801 (рис. 77—4) (*turris*—лат.— башенка)

Спирально-коническая раковина, право- или левозавитая с округло-квадратными оборотами. На оборотах три-четыре ряда бугорков, иногда наблюдаются сплошные или прерывистые поперечные ребра. В перегородочной линии широкие квадратные седла. Альб и сеноман.

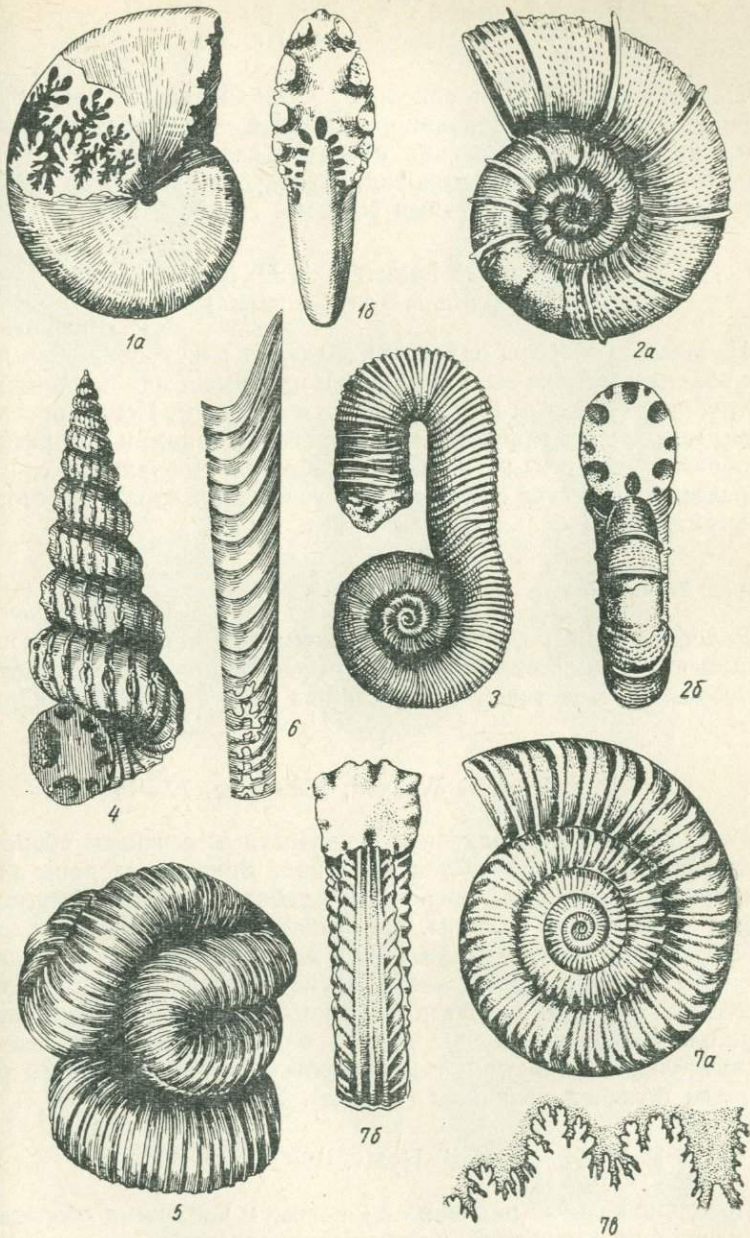


Рис. 77. Головоногие моллюски:

1 — *Phylloceras heterophyllum*; 2 — *Lytoceras liebigi*; 3 — *Macroscaphites yvani*; 4 — *Turrilites catenatus*; 5 — *Nipponites mirabilis*; 6 — *Baculites anceps*; 7 — *Arietites bucklandi*

Род *Nipponites* Yabe, 1904 (рис. 77—5)
(по названию острова Ниппон)

Неправильно завитая раковина, которая сначала имеет улитковидное спиральное навивание, а позднее — запутанное петлеобразное закручивание. Сечение оборотов сначала круглое, потом овальное. Жилая камера большая, поверхность раковины покрыта поперечными простыми, тонкими ребрами. Поздний турон — сенон.

Род *Baculites* Lamarck, 1799 (рис. 77—6)
(*baculum* — лат. — палка)

Начальные обороты раковины образуют плоскоспиральный завиток, затем раковина выпрямляется и принимает вид длинной прямой трубки с овальным или яйцевидным сечением. Поверхность раковины может быть гладкой или ребристой, с тонкими или резкими дугообразно изогнутыми на боках ребрами. Дорзальная лопасть трехраздельная. Устья с большим выступом на вентральной стороне и с выемками на боках. Поздний мел.

Подотряд Ammonitina

Раковина с нормальным завиванием; имеются раковины с не прикасающимися оборотами или с винтовой спиралью. Скульптура разнообразна. Лопастная линия сложная или упрощенная. Юра — мел.

Род *Arietites* Waagen, 1869 (рис. 77—7)

Мало объемлющая раковина с квадратным сечением оборотов, высота которых увеличивается медленно. Боковые стороны раковины покрыты резкими поперечными ребрами, направляющимися кпереди у наружной стороны. Наружная сторона раковины несет ясно выраженный киль, окаймленный двумя глубокими бороздами. Внешние края борозд приподняты. Пупок широкий, мелкий, приблизительно более $\frac{1}{2}$ диаметра раковины. В перегородочной линии вентральная лопасть глубже первой боковой, вторая боковая и вспомогательные лопасти и седла короткие. Раковины этого рода достигали большой величины (до 1 м). Ранняя юра.

Род *Erymnoceras*¹ Hyatt, 1900 (рис. 78—1)

Довольно вздутая раковина с низкими и широкими оборотами. Пупок широкий и глубокий, иногда воронковидный. Сильные округ-

¹ Старое название рода *Stephanoceras* (*stephanos*—гр.— венок).

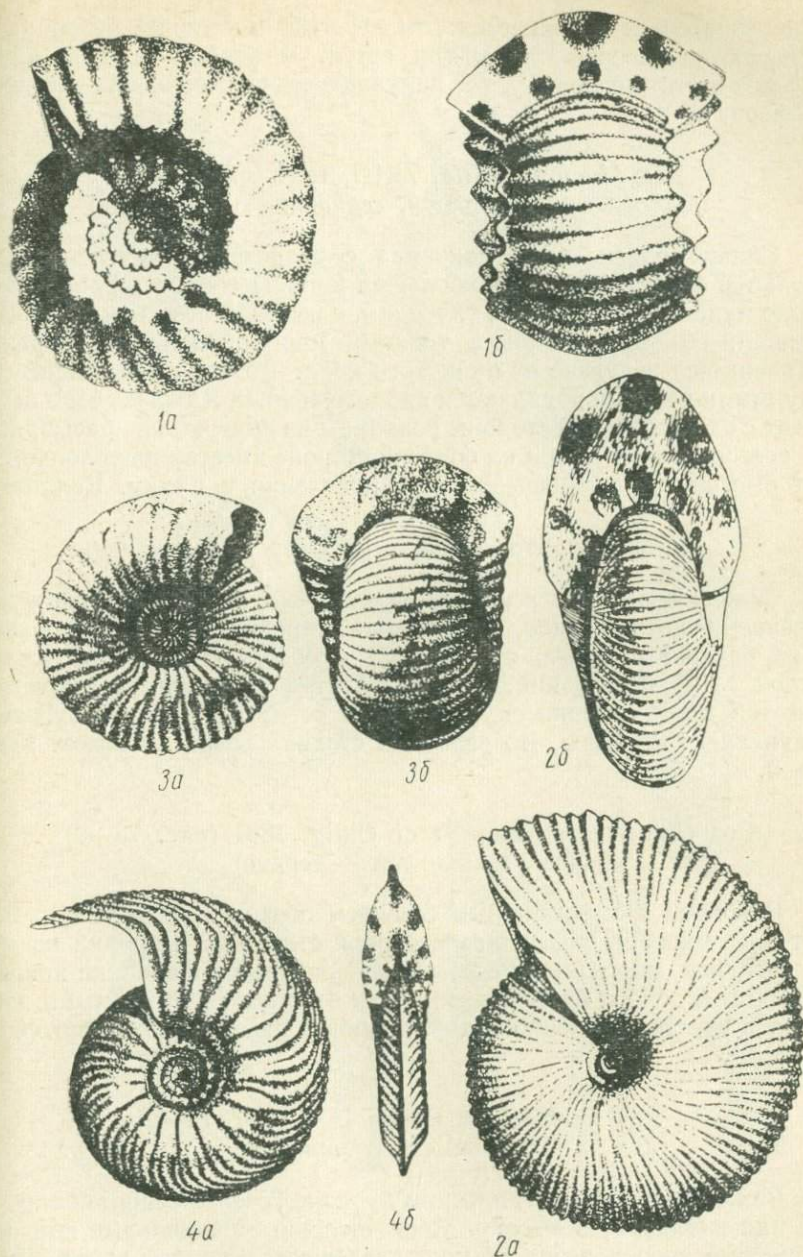


Рис. 78. Головоногие моллюски:

1 — *Erymnoceras coronatum*; 2 — *Macrocephalites macrocephalus*; 3 — *Cado-ceras modiolare*; 4 — *Cardioceras cordatum*

лые ребра образуют на пупковом перегибе массивные бугорки, от которых протягиваются две-три ветви. В перегородочной линии высокое и относительно узкое наружное седло. Келловой — ранний оксфорд.

Род *Macrocephalites* Zittel, 1884 (рис. 78—2)
(*makros*—гр.— большой, *cephalon*—гр.— голова)

Сильно объемлющая раковина с оборотами округленно-треугольной формы, причем наибольшая ширина оборотов приходится около пупка. Пупок узкий, глубокий, с высокой отвесной пупковой стенкой. Раковина покрыта тонкими многочисленными ребрами, ветвящимися недалеко от пупкового края. Во взрослой стадии между этими ребрами появляются промежуточные. Каждое ребро переходит с одной боковой стороны раковины на другую, не прерываясь. В перегородочной линии на боковой стороне имеется пять лопастей, которые быстро уменьшаются в направлении к пупку. Келловой.

Род *Cadoceras* Fischer, 1882 (рис. 78—3)

Сильно вздутая с весьма объемлющими оборотами раковина. Сечение оборотов низкое, вентральная сторона округлая, широкая. Бока раковины сильно суживаются и образуют округлый киль. Пупок глубокий и узкий. На ранних стадиях развития раковины имеются многочисленные дугообразно согнутые ребра, с буграми у пупкового перегиба. Во взрослых стадиях ребра исчезают. Келловой.

Род *Cardioceras* Neumayr et Uhlig, 1881 (рис. 78—4)
(*cor, cordis*—лат.— сердце)

Раковина с сердцевидным сечением оборотов. Иногда оно может быть многоугольным с заостренной стороной. Широкий неглубокий пупок, иногда может быть умеренно узким. Раковина покрыта прямыми, слабо наклоненными или серповидно изогнутыми ребрами, в местах ветвления которых иногда располагаются бугорки. Оксфорд.

Род *Parkinsonia* Bayle, 1878 (рис. 79—1)
(по имени ученого)

Раковина с широким, плоским пупком. Сечение оборотов округлое или вытянутое в высоту. Многочисленные радиальные или наклоненные вперед ребра обычно разделяются на две ветви, причем в месте ветвления наблюдаются бугорки. Ребра на вентральной стороне раковины прерываются гладкой полоской или бороздкой,

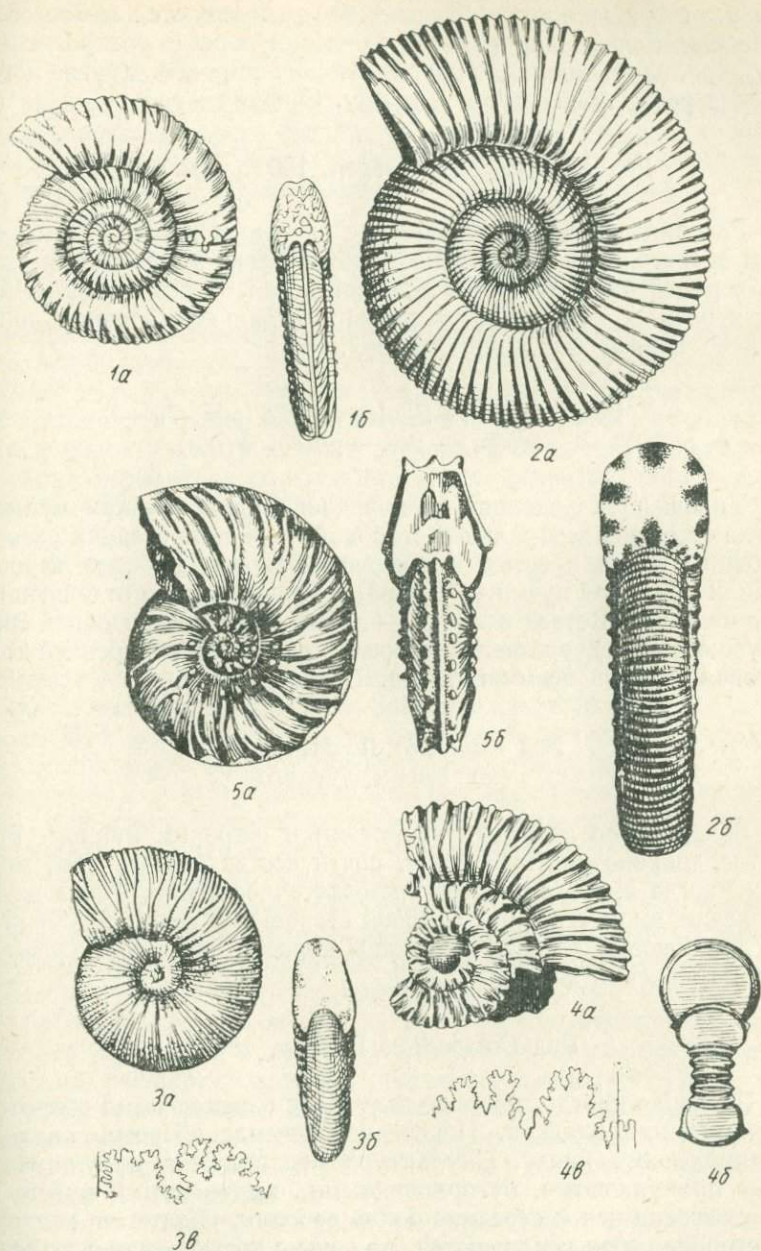


Рис. 79. Головоногие моллюски:

1 — *Parkinsonia parkinsoni*; 2 — *Perisphinctes* sp.; 3 — *Virgatites virgatus*;
4 — *Simbirskites versicolor*; 5 — *Schloenbachia varians*

при этом концы противостоящих ребер чередуются между собой. В перегородочной линии первая боковая лопасть трехраздельная, глубокая, наружное седло двураздельное, широкое. Другие лопасти и седла резко понижаются к пупку. Средняя юра.

Род *Perisphinctes* Waagen, 1869 (рис. 79—2)

Раковина слабо объемлющая, с овальным или округлым сечением оборотов. Многочисленные ребра слегка наклоняются вперед и в верхней части оборотов раздваиваются. В перегородочной линии первая боковая лопасть равна вентральной, шовная лопасть длиннее первой боковой. Оксфорд.

Род *Virgatites* Pavlow, 1892 (рис. 79—3)
(*virga* — лат. — розга, ветка)

Уплощенная раковина дисковидной формы с узким пупком и слегка округлой вентральной стороной. В ранних стадиях развития раковины ребра простые и раздваивающиеся, в более взрослых стадиях образуют пучки из ветвей, последовательно отделяющихся друг от друга. Ветвей в пучке — восемь. В перегородочной линии наружное седло двураздельное с сильно развитой внутренней долей. Боковая лопасть асимметричная. Волжский век.

Род *Pavlowia* Jlovaisky, 1924
(по имени ученого)

Раковина со вздутыми оборотами и широким пупком. Ребра грубые, широко расставленные, почти всегда двуветвисты, между ними иногда имеется простое промежуточное ребро. Точка ветвления лежит выше середины боковой стороны. В перегородочной линии две боковые лопасти выражены хорошо, остальные лопасти — слабо. Волжский век.

Род *Craspedites* Pavlow, 1892

Раковина иногда довольно вздутая, с объемлющими оборотами, ребристая или гладкая. Поперечное сечение оборотов овальное, расширяющееся книзу. Скульптура представлена наружными, а также припупковыми, бугорковидными, соединенными вместе или сглаживающимися к середине боков ребрами. Иногда на вентральной стороне ребра усиливаются, но чаще с возрастом они исчезают. В перегородочной линии имеются три вспомогательные лопасти. Боковые лопасти мелко расчленены. Волжский век — валанжин.

Род *Simbirskites* Pavlow, 1892 (рис. 79—4)
(по названию города)

Раковина дисковидная, до вздутой, с глубоким воронковидным пупком, стенка которого отделяется от боковой стороны ясно выраженным перегибом. Резкие ребра ветвятся на три и более ветви, в месте ветвления хорошо выражены бугорки. Неоком.

Род *Hoplites* Neumaier, 1875
(*hoplites*—лат.— тяжело вооруженный воин)

Раковина с умеренно сжатыми оборотами, иногда до вздутых. Вентральная сторона нерезко отделена от боков, уплощена и несет отчетливо выраженную борозду. Резкие ребра без бугров, направлены косо вперед и своими окончаниями ограничивают гладкую полосу или борозду на сифональной стороне раковины. В перегородочной линии первая боковая лопасть имеет длинный ствол и более или менее симметрична. Альб.

Род *Schloenbachia* Neumaier, 1875 (рис. 79—5)
(по имени ученого Шлёнбах)

Раковина с довольно широким пупком и с оборотами различной толщины, с угловатым сечением. Вентральная сторона слегка крышеобразна, и над ней возвышается ясно выраженный киль. С каждой стороны раковины имеется до четырех рядов бугорков, из которых более постоянны и сильнее развиты нижние боковые бугры, в последних ребра ветвятся. Также сильно развиты краевые бугры, вытянутые по спирали. Сильно бугорчатые формы почти не несут ребер. В перегородочной линии вентральная лопасть почти одинакова по длине с первой боковой. Сенман.

Экология и тафономия. Об условиях и образе жизни аммоноидей, вымершей группе животных, мы знаем немного. Они были исключительно морскими формами и в палеозое жили в неглубоких прибрежных участках морей с нормальной соленостью. Они расселялись поблизости от рифов или на них (в защищенных участках), а также в заливах и бухтах. В мезозое ареал распространения аммоноидей расширяется, и они проникают в обширные пространства эпиконтинентальных морей. Некоторые из форм приспособились к жизни в глубоких впадинах геосинклинальных бассейнов. Среди аммоноидей были хорошие пловцы и формы, плававшие вблизи дна и ползавшие по дну.

Раковины аммоноидей после смерти животного захоронялись на месте обитания или вблизи от него. В палеозойской и мезозойской группах они встречаются в песчаниках, глинистых сланцах, в доломитах и различных известняках, следовательно, аммоноидеи

могли существовать в зонах формирования как терригенных, так и карбонатных осадков. Но следует отметить, что остатки этих животных не известны в осадках, которые формировались в областях сильного движения воды (конгломераты), низкого содержания кислорода (черные сланцы) и массового развития бентоса (органогенные известняки).

Совместно с аммоноидеями чаще всего встречаются пелециподы, гастроподы и губки.

Геологическое распространение. В результате эволюционного развития наutilus-форм в позднем силуре появляются первые представители гониатитов, развивающиеся в течение девонского, каменноугольного и пермского периодов. В позднем девоне от гониатитов отделились климении, исчезнувшие в раннем карбоне.

В перми появляются цератиты, а гониатиты полностью вымирают. Цератиты, господствовавшие в триасе, к концу этого периода вымирают. На смену им приходят аммоноидеи со сложной лопастной линией (аммониты), имеющие огромное значение при расчленении мезозойских отложений. На основании остатков этих животных юрские и меловые толщи пород удается расчленять на горизонты. В конце позднего мела аммониты исчезают.

Методика изучения. Главными методическими признаками при определении аммоноидей служат: общий габитус раковины, формы и размеры пупка, формы сечения оборота и особенности ограничивающих его сторон, линии нарастания и различная скульптура, а также характер перегородочной линии со всеми особенностями лопастей и седел.

При исследовании общей формы раковины необходимо сделать измерения (рис. 80) диаметра раковины, высоты оборотов, ширины (толщины) оборотов и диаметр умбо, взятых на разных стадиях онтогенеза. Изучение различных стадий индивидуального развития раковины осуществляется посредством последовательных поперечных шлифовок до центра начальной камеры. Шлифовки изучаются под биноклем и зарисовываются с помощью рисовального аппарата.

При рассмотрении скульптурных особенностей крайне важно обращать внимание на их изменение при онтогенетическом развитии раковины. Эти наблюдения помогут более правильно подойти к определению изучаемой раковины.

Если раковину разломать по перегородке, то для наблюдения становится доступна ее сложная поверхность. Изучение перегородки дает дополнительный материал, касающийся взаимосвязи наружных и внутренних лопастей, варьирующих в широких пределах.

Перегородочная (лопастная) линия должна изучаться в онтогенетическом развитии и совершенно точно зарисовываться.

Помимо поперечных шлифовок, применяются еще и продольные шлифовки, служащие для изучения спирали и сифона.

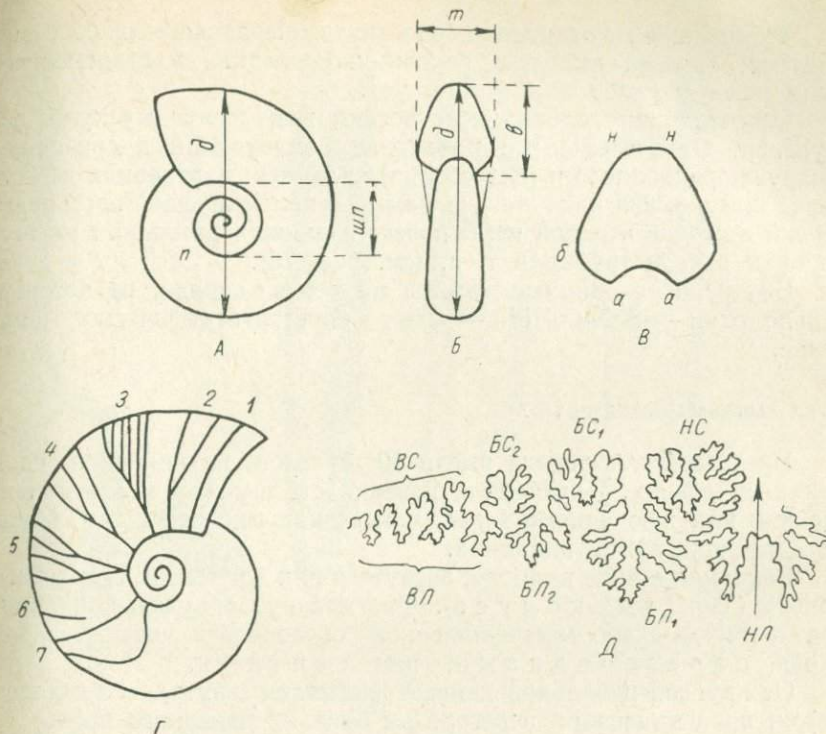


Рис. 80. Особенности строения раковины аммонитов: А — вид сбоку; Б — вид спереди; В — поперечное сечение; Г — некоторые типы ребристости аммонитов; Д — лопастная линия аммонита:

d — диаметр раковины, $шп$ — ширина пупка; $п$ — пупковый шов («а» на рис. В), $в$ — высота оборота, $т$ — толщина оборота (ширина поперечного сечения), $б$ — пупковый перегиб, $б-н$ — боковая сторона (бок), $а-б$ — пупковая сторона (пупковая стенка), $н-н$ — наружная сторона, $а-а$ — внутренняя сторона; 1 — одиночное ребро (простое, неветвящееся), 2 — двойное ребро, 3 — виргатитовое ребро — (виргатитовый пучок), 4 — тройное ребро, 5 — бидихотомное (повторно раздваивающееся) ребро, 6 — вставное (промежуточное) ребро, 7 — серповидное ребро, $нл$ — наружная лопасть, $бл_1$ — первая боковая лопасть, $бл_2$ — вторая боковая лопасть, $вл$ — вспомогательные лопасти, $нс$ — наружное седло, $бс_1$ — первое боковое седло, $бс_2$ — второе боковое седло, $вс$ — вспомогательные седла

Описание раковины сопровождается рисунками и фотографиями с двух сторон: боковой и брюшной, с видом на устье. Желательно снять также поверхность разлома.

Подкласс внутреннераковинные (Endocochlia)

Современные внутреннераковинные немногочисленны, зато ископаемых форм известно значительное количество. О внутреннем их строении можно судить по строению современных каракатиц, кальмаров, осьминогов и других.

Удлиненное мешковидное тело внутреннераковинных облечено мантией, которая выделяет раковину. Последняя у современных форм развита слабо или отсутствует.

Обособленная голова несет восемь или десять мускулистых щупалец. Отличительными признаками эндокохлий в сравнении с наружнораковинными (*Ectosochlia*) являются: внутренняя известковая или роговая раковина, две жабры, наличие одной пары предсердий в сердце и одной пары почек, наличие чернильного мешка, воронки в виде трубки и т. д. (см. рис. 70).

Внутреннераковинные делятся на четыре отряда, из которых только один — *Belemnitida* — имеет биостратиграфическое значение.

ОТРЯД БЕЛЕМНИТЫ (*BELEMNITIDA*)

Представители отряда имели 10 щупалец, из них одна пара длинных, ловчих. Внутренняя поверхность щупалец усажена присосками или крючочками в два, четыре или много рядов. С боков тела располагались плавники.

Раковина в виде прямого, загнутого или спирально свернутого конуса (*фрагмоконуса*). Фрагмоконус окружен конхиолиновой, иногда слабо обызвествленной оболочкой и делится на ряд камер перегородками, или септами.

От круглой начальной камеры фрагмокон внутрь его отходит сифон, пронизывающий перегородки близ их брюшного края.

На спинной стороне тела животного фрагмокон продолжается кпереди тонкой известковой пластинкой — проостракумом. Задняя часть фрагмокона заключена в так называемый ростр, представляющий собой массивный конический известковый футляр.

Характерным признаком белемноидей служит относительно равномерное развитие ростра, фрагмокона и проостракума. Хорошо развитый конический фрагмокон в своей задней части окружен ростром на большую или меньшую высоту, тонкий и хрупкий проостракум имеет различную длину и обычно легко разрушается. В ископаемом состоянии обычно встречаются только ростры.

Ростр является цилиндрическим, веретенообразным или ланцетовидным образованием, в верхней (передней) части которого имеется коническое углубление — альвеола. В альвеоле помещается фрагмокон. В ростре различают альвеолярную и постальвеолярную или осевую части ростра. Осевая часть ростра суживается к заднему концу более или менее постепенно. Задний конец округленный или заостренный, реже оттянут в виде шипика; располагается он в центре или ближе к брюшной (реже — к спинной) стороне (рис. 81—1).

Поперечное сечение ростра, как правило, округлое, но может

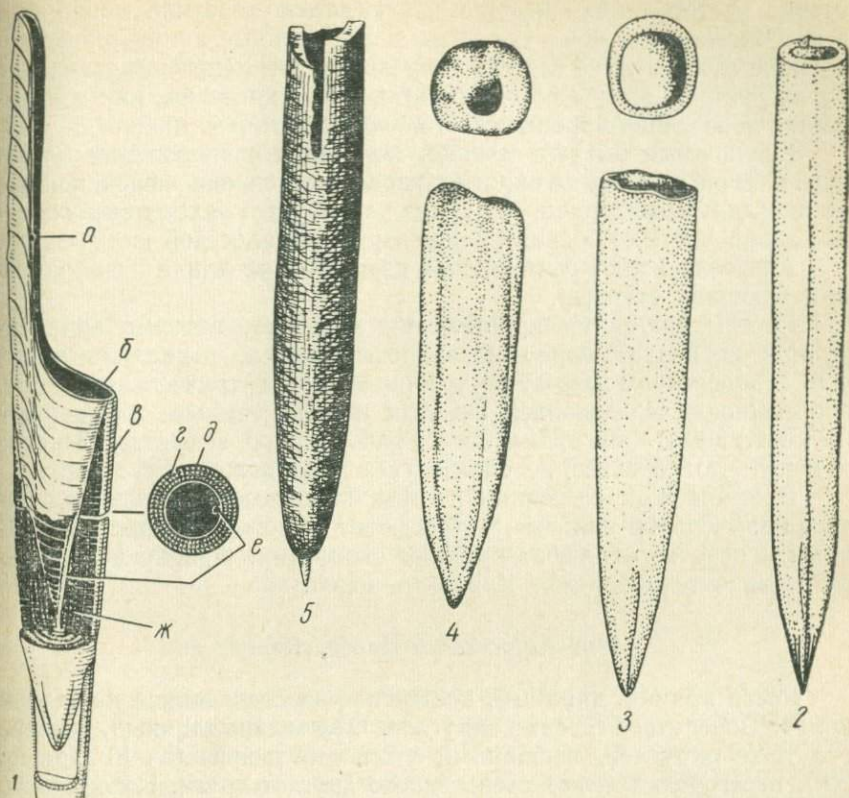


Рис. 81. Белемниты

1 — Строение раковины (а — проостракум, б — фрагмокон, в — ростр, г — светлый слой раковинного вещества, д — темный слой раковинного вещества, е — сифон, ж — эмбриональная камера); 2 — *Cyllindroteuthis absolutus*; 3 — *Pachyteuthis panderi*; 4 — *Pachyteuthis russiensis*; 5 — *Belemnitella mucronata*

быть и слегка угловатым. Часто сечение имеет форму, слегка сдавленную в спинно-брюшном или в боковом направлениях. Вообще форма сечения ростра может меняться на протяжении длины ростра: ростр, сжатый в спинно-брюшном направлении в своей осевой части — в передней, становится затем сжатым с боков. В случае, когда брюшная сторона шире, спинной ростр может быть трапециевидального очертания.

Поверхность ростра часто имеет продольные бороздки, начинающиеся от переднего или заднего его конца, причем месторасположение и количество бороздок различно. У некоторых форм (р. *Belemnitella*) ростр покрыт отпечатками ветвящихся и переплетающихся бороздок. Предполагают, что эти отпечатки оставили кровеносные сосуды мантии, плотно прилежавшей к ростру. На

острие ростра также нередко наблюдаются короткие морщинки, а на боковой стороне — так называемые двойные линии, представляющие собой мелкие парные углубления, расположенные линейно вдоль ростра. Ростры обычно гладкие, но иногда на них наблюдается поперечная морщинистость, зернистость и т. п.

Различными бывают сечение, глубина и расположение альвеолы. Обычно сечение ее округло, располагается она чаще в центре, но иногда и эксцентрично. Глубина варьирует и находится в обратной зависимости от большей или меньшей длины осевой части ростра.

Альвеола может быть иногда изогнутой по длине в направлении брюшной стороны.

Ростры слагаются кристаллами кальцита, которые ориентированы перпендикулярно поверхности ростра, радиально к его оси. В поперечном разрезе ростры имеют концентрическое строение, образованное чередованием светлых и более темных, окрашенных органическими примесями слоев раковинного вещества. Многие думают, что образование слоев — сезонное явление.

В ископаемом состоянии ростры, известные в породе под названием «чертовы пальцы», встречаются чаще других частей раковины и нередко образуют крупные скопления. Фрагмоконы находятся значительно реже. Карбон — эоцен.

Род *Aulacoceras* Haueg, 1860

Ростр прямой, длинный, постепенно заостряющийся на заднем конце. Поперечное сечение округлое. Фрагмокон длинный, сечение его тоже округлое, вершинный угол небольшой (5—10°, редко 20°), перегородки лежат очень далеко друг от друга. Поверхность ростра «гофрированная» вследствие того, что вдоль всего ростра проходят крупные, продольные, близко расположенные ребрышки. На боковых сторонах также имеется по две продольных бороздки, расширяющихся в верхней части ростра. Ладинский, чаще карнийский и норийский века.

Род *Cylindroteuthis*¹ Bayle, 1878 (рис. 81—2)

Узкие, цилиндрические и субцилиндрические ростры, достигающие крупных размеров. Задний конец заостряется постепенно, острие обычно находится в центре. Округлое сечение несколько сжато с боков или сдавлено в спинно-брюшном направлении. Осевая линия и альвеола (имеющая длину, меньшую, чем половина длины ростра) расположены ближе к брюшной стороне. На брюшной стороне имеется срединная бороздка, не достигающая переднего края ростра. Фрагмокон относительно короткий. Поздняя юра.

¹ *teuthis*—гр.— раковина.

Род *Pachyteuthis*¹ Naef, 1922 (рис. 81—3, 4)

Довольно крупные, относительно толстые ростры цилиндрической и субконической формы. Задний конец имеет короткое заострение. Брюшная сторона ростра уплощенная, с короткой бороздкой. Поперечное сечение немного сжатое с боков или в спинно-брюшном направлении. Длина альвеолы не менее $\frac{1}{3}$ длины ростра. Келловей — баррем.

Род *Actinocamax* Miller, 1926

Обычно небольшие или средние по размерам цилиндрические ростры с округлым сечением, в котором спинная сторона выпукла, брюшная слегка уплощена. Поверхность ростра с продольными штрихами и поперечными морщинками. Альвеола небольшая (до $\frac{1}{10}$ длины ростра). Стенка ячейки для фрагмокона рассечена брюшной щелью. Передняя часть ростра — листоватая и хрупкая — обычно более или менее разрушается, нередко при этом передний конец ростра становится заостренным, в виде конуса, потому что сохраняющаяся часть ростра охватывает лишь заднюю часть фрагмокона. Сеноман — сантон.

Род *Belemnitella* Orbigny, 1840 (рис. 81—5)

Цилиндрические, слабо конические или слегка веретеновидные ростры с коротким заострением заднего конца, на котором сидит шпик. Сечение ростра округлое. От переднего края ростра начинается брюшная щель, равная по длине альвеоле. Имеются спинно-боковые и боковые бороздки, от которых идет сеть ветвящихся отпечатков сосудов. Длина альвеолы от $\frac{1}{4}$ до $\frac{1}{2}$ длины ростра. Сантон — маастрихт.

Экология. Эндокохлии обитают во всех океанах, но главным образом в тепловодных морях, отсутствуя в водоемах с ненормальной соленостью. Так, их нет в Черном и Балтийском морях, а также в подобных им бассейнах.

Эндокохлии преимущественно бентосные животные, но очень большая часть их со скелетом из хитина или извести ведет пелагический, активно плавающий образ жизни. Остатки их часто находятся в морских (главным образом мезозойских) осадках в различных пунктах земной поверхности.

Все внутреннераковинные — хищники, питающиеся ракообразными, моллюсками, рыбой и т. п.

Геологическое распространение. Внутреннераковинные встречены впервые в отложениях карбона и перми, но массовое их появ-

¹ *pachyos*—гр.— толстый.

ление относится к мезозою, в отложениях которого они имеют большое стратиграфическое значение.

Методика изучения. Систематика белемноидей при выделении семейств основывается прежде всего на особенностях фрагмокона и структуре ростра.

Характерными признаками фрагмокона служат различная по отношению к диаметру высота камер, образованных поперечными перегородками, а также величина вершинного угла, колеблющаяся от 5 до 30°. Наружные и внутренние особенности ростров позволяют определять роды и виды белемноидей. Определяющими наружными признаками являются общие очертания ростра и характер заострения заднего конца ростра, форма его поперечного сечения, размеры и расположение бороздок, особенности поверхности ростра. К внутренним признакам принадлежат положение и глубина альвеолы, положение осевой линии, наличие щели между альвеолой и поверхностью ростра и др.

При определении остатков белемноидей ростр ориентируется заостренной частью книзу, передним концом — кверху. Положение брюшной стороны узнается по ее уплощенности и расширенности и по приближенности к ней альвеолы и осевой линии, если они эксцентричны. При установлении размеров и отношений отдельных величин за единицу сравнения принимается спинно-брюшной диаметр у начала альвеолы. Там же измеряется боковой диаметр. Затем измеряется длина осевой части ростра и вершинный угол. Внутренние признаки наблюдаются в расколах или шлифовках ростра.

Тип иглокожие (Echinodermata)

Исключительно морские, очень своеобразные свободноподвижные или прикрепленные одиночные животные. Ныне к ним принадлежат морские звезды (Asteroidea), офиуры (Ophiuroidea), морские ежи (Echinoidea), морские лилии (Crinoidea) и голотурии (Holothuroidea).

В палеозое иглокожие были богато представлены вымершими теперь классами морских пузырей (Cystoidea), текоидей (Thecoidea), керпоидей (Carpoidea), морских бутонов (Blastoidea).

Облик иглокожих чрезвычайно разнообразен: тело их может быть шаровидным или мешковидным, чашечкоподобным, звездобразным, растениеподобным и т. д. Однако все иглокожие обладают характерными и резко выраженными чертами строения, отчетливо обособляющими их среди всех других беспозвоночных. К таким чертам строения относятся радиальная, обычно пятилучевая симметрия, распространяющаяся на все особенности внутреннего строения, особая водоносная, или воднососуди-

стая (амбулакральная), система, хорошо выраженный внутренний — мезодермический — скелет, характерное строение кожного покрова, образующего скелетные элементы и различные придатки в виде бугорков и в особенности игл. (Последнее обусловило название типа.)

В теле иглокожих различаются две стороны: оральная, в центре которой располагается рот, противоположный ей, и аборальная, на которой находится анус.

Стенка тела состоит из однослойного эпителия и слоя подстилающей его соединительной ткани, ниже которой лежит внутренний эпителий, ограничивающий вторичную полость, или целом. Целом закрывает все внутренности.

Наружная часть соединительнотканного слоя производит скелетные элементы, в средней образуются и располагаются кровеносные венозные полости, во внутренней части развиваются мускулатура и водоносные сосуды.

Известковый скелет иглокожих в виде известковых пластинок с торчащими на них иглами и шипами закладывается сначала в виде мельчайших микроскопических телец, потом они сливаются и образуют крупные пластинки.

По способу образования скелет иглокожих похож на таковой у губок и октокораллов: мельчайшие зернышки кальцита, возникающие в клетке соединительной ткани, вытягиваются в подобие трехлучевых спикул, лучи которых затем ветвятся и образуют решетчатые таблички или пластинки.

Пластинки у голотурий остаются разбросанными в коже, у остальных иглокожих сливаются своими краями и образуют панцирь, обызвествляясь особенно сильно в члениках стебля морских лилий и в иглах морских ежей.

Таблички панциря древних иглокожих были неправильной формы и примыкали друг к другу беспорядочно; с развитием радиальной симметрии элементы скелета укрупнились, приобрели правильную форму и пятилучевое расположение. Таблички скелета многих иглокожих имеют различно расположенные поры.

Пищеварительная система иглокожих относительно проста. Большинство свободно передвигающихся иглокожих имеет рот на нижней (оральной) стороне тела, анус — на верхней (аборальной), лишь у неправильных морских ежей и голотурий рот и анус располагаются соответственно на переднем и заднем концах тела. У прикрепленных иглокожих и рот и анус располагаются на верхней (оральной) стороне. Пищеварительный тракт у морских ежей и морских лилий представляет собою петлеобразно свернутую узкую трубку, а у морских звезд и офиур имеет форму мешка.

Дыхательная система современных иглокожих представлена кожными жабрами — выростами стенки тела, но нередко функцию газообмена выполняет амбулакральная система. Кроме того, в дыхании участвует покровный эпителий тела.

Нервная система Echinodermata радиально симметрична, состоит из двух или трех обособленных систем, каждая из которых включает околоторовое нервное кольцо и пять радиальных лентовидных нервных тяжей. Органы чувств развиты слабо, лишь морские звезды обладают примитивными глазками у основания маленьких щупалец, расположенных на концах лучей.

Кровеносная система образует околоторовые и аборальные кровеносные кольца и сосуды, связанные между собой посредством особого осевого органа.

Амбулакральная, или воднососудистая, система, присущая только иглокожим, представляет собой обособленную часть целома и содержит особую прозрачную жидкость, состав которой близок к составу морской воды с примесью белка. В жидкости плавают амебOIDные клетки. Амбулакральная система начинается на аборальной стороне тела отверстием или чаще дырчатой известковой мадрепоровой пластинкой, или мадрепоритом, поры которой ведут в инкрустированный известью каменистый канал. Каменистый канал впадает в окологлоточный кольцевой канал, от которого отходят по радиусам пять радиальных каналов. Каждый радиальный канал несет по обеим сторонам многочисленные, парные, симметрично расположенные замкнутые трубочки — так называемые амбулакральные ножки. Стенки амбулакральных ножек мускулисты, растяжимы и снабжены присосками, от каждой ножки в направлении полости тела отходит пузырек, или ампула. Ножки выполняют функции движения, осзания и газообмена, сообщаясь с наружной средой через поры в пластинках известкового панциря иглокожих.

Радиальные каналы вместе с амбулакральными ножками и связанными с ними пластинками панциря образуют амбулакральные радиусы, или амбулакральные поля, или амбулакры. Между амбулакрами располагаются так называемые интеррадиусы, или межамбулакральные поля, или интерамбулакры.

Размножение иглокожих обычно половое. Бесполое наблюдается крайне редко (деление тела надвое у некоторых морских звезд и офиур). Развитие личинок проходит со сложным метаморфозом.

Иглокожие делятся на два подтипа: стебельчатые (Pelmathozoa и элевтерозои (Eleutherozoa)).

Подтип стебельчатые, или прикрепленные (*Pelmathozoa*)

Иглокожие, постоянно или временно являющиеся стебельчатыми, прикрепленными формами. Прикрепление к субстрату осуществлялось с помощью стебля или путем прирастания нижней стороной тела. Ротовое отверстие обращено вверх. Околоротовая поверхность несет амбулакральные бороздки. Ножки как органы передвижения отсутствуют, имеющиеся вместо них выросты несут функцию органов дыхания.

Подтип включает несколько вымерших палеозойских классов иглокожих и класс морских лилий, доживший до наших дней.

КЛАСС ЦИСТОИДЕИ, ИЛИ МОРСКИЕ ПУЗЫРИ (*CYSTOIDEA*)

Древнейшая нижнепалеозойская группа иглокожих. Шаровидное, яйцевидное или мешкообразное тело прикреплялось ко дну с помощью примитивного зачаточного стебелька. На оральном полюсе тела располагались ротовое, анальное, амбулакральное и половое отверстия. По поверхности тела радиально от рта расходились амбулакральные желобки, продолжавшиеся на небольших кожных выростах — б р а х и о л я х. По желобкам ко рту текла вода с пищевыми частицами.

Панцирь (*theca*) морских пузырей состоял из многочисленных неправильных пластинок. Органом прикрепления вначале было заострение панциря, позднее в процессе эволюции оно удлинилось и, обособившись, превратилось в стебель. Примитивные шаровики имели панцирь из маленьких неправильных пластинок, количество которых было очень велико. Более поздние формы имели меньшее число пластинок, размеры которых увеличились, а расположение стало более правильным, радиально симметричным. Лучевая симметрия возникла не сразу, она развивалась параллельно с совершенствованием способа прикрепления и принятия пищи.

Пластинки, составлявшие панцирь цистоидей, имели поры, которые у представителей отряда ромбоносных цистоидей (*Rhombifera*) имели особое устройство. Поры представляли собой параллельные каналцы, располагавшиеся параллельно поверхности пластинки, так что одна половина каналца лежала в одной пластинке, другая — в другой, смежной. Группы каналцев имели очертания ромбов.

Представители этого отряда вымерли в конце силура. Хорошо известный род *Echinospaerites* (рис. 82—1) жил в ордовике. Форма тела его шаровидна, есть слабо развитый выступ — остаток стебля. На вершине панциря, на особом хоботковидном возвышении располагался рот, ниже — анальное отверстие, закрытое пятью треугольными пластинками, образующими анальную пирамиду.

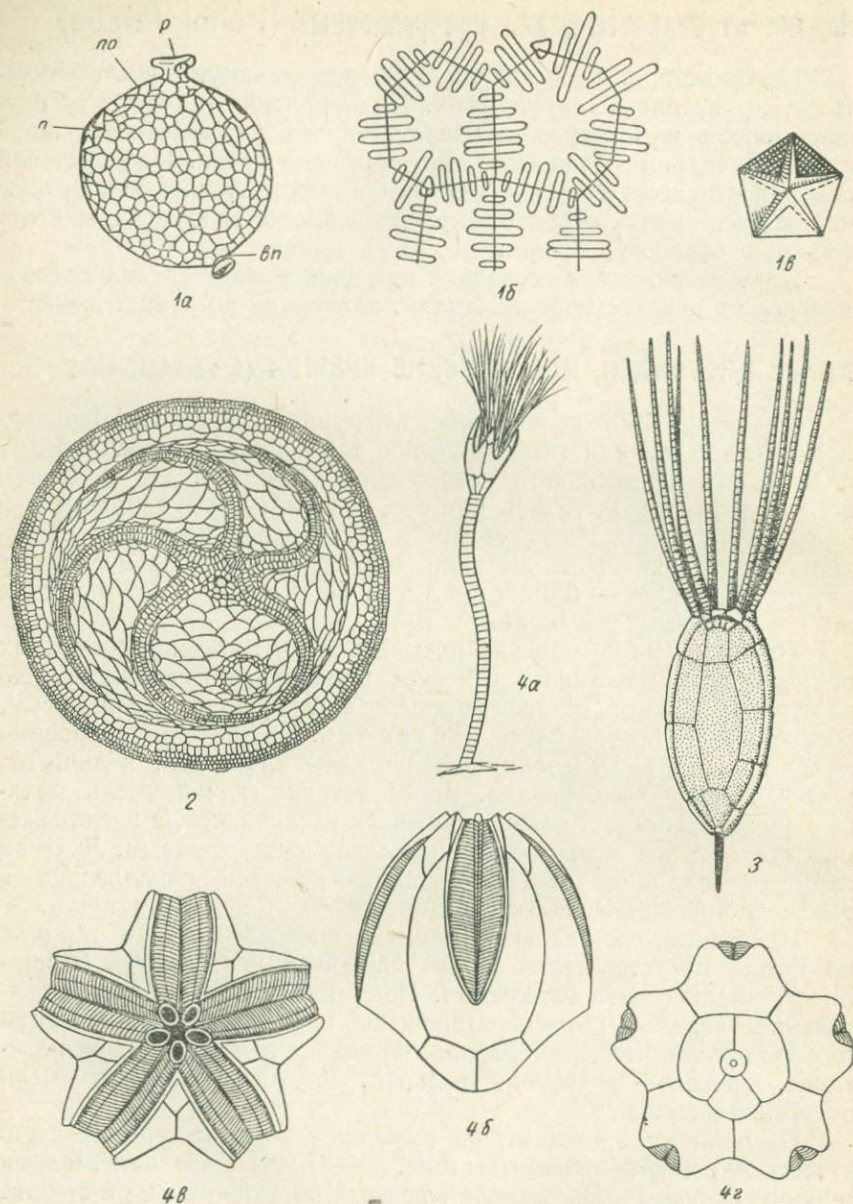


Рис. 82. Прикрепленные иглокожие:

1 — *Echinospaerites aurantium* (а — вид сбоку, б — ромбические поры и в — анальная пирамидка, (увелич.), р — рот, n — анальная пирамидка, nb — отверстие между ртом и анальной пирамидкой, an — венчик основных пластинок), 2 — *Agelacrinites ephraemovianus*, 3 — *Rhipidocystites* sp.; 4 — *Pentremites* sp. (а — общий вид, б — вид сбоку, в — вид сверху, г — вид с тыльной стороны)

КЛАСС МОРСКИЕ БУТОНЫ, ИЛИ БЛАСТОИДЕИ (BLASTOIDEA)

Вымершие палеозойские прикрепленные иглокожие, облик которых напоминал бутон цветка на длинном стебле. Бутонообразная чашечка тела бластоидей была радиально симметрична и у большинства представителей состояла из 13 табличек, располагавшихся в трех горизонтальных поясах. Основание чашечки образовывали три таблички, выше следовал пояс из пяти вилообразных табличек с глубокими выемками для амбулакральных полей со срединными пищевыми желобками. От последних отделялись боковые желобки, на их краях были расположены небольшие, но многочисленные придатки — членистые руки, или брахиолы. Располагающийся выше вилообразных табличек третий пояс чашечки слагался пятью дельтоидными пластинками треугольной формы. Вокруг ротового поля между пищевыми желобками располагались 5 или чаще 10 отверстий, пронизывавших дельтоидные пластинки. Через отверстия выходила вода.

Стебель, обычно присущий морским бутонам, слагался цилиндрическими члениками, в центре его имелся канал.

Примером бластоидей может служить род *Pentremites* (рис. 82—4), по строению представителей которого можно видеть, что иглокожие сделали к этому времени большой шаг в эволюционном развитии: у них выработались пятилучевая симметрия, своеобразная сложная система циркуляции воды внутри панциря, приспособления для захватывания пищевых частиц и другие прогрессивные признаки. Бластоидеи известны с ордовика до перми.

КЛАСС ТЕКОИДЕИ (THECOIDEA), ИЛИ ЗДРИОАСТЕРОИДЕИ (EDRIOASTEROIDEA)

Вымершие палеозойские бесстебельчатые иглокожие, тело которых представляло округлую чашечку или коробочку (рис. 82—2), прираставшую к субстрату своей тыльной, обычно уплощенной, стороной. Чашечка по форме была шаровидной, дискообразной, подобной мешку, и слагалась многочисленными, неправильно расположенными чешуевидными или многоугольными табличками. От рта, находящегося на верхней стороне чашечки, отходили пять прямых или изогнутых амбулакральных полей с двойным рядом табличек, прикрытых также двойным рядом подвижных кроющих табличек. В одном из межамбулакральных полей располагался анус, прикрытый анальной пирамид-

¹ *edraios*—гр.— сидящий.

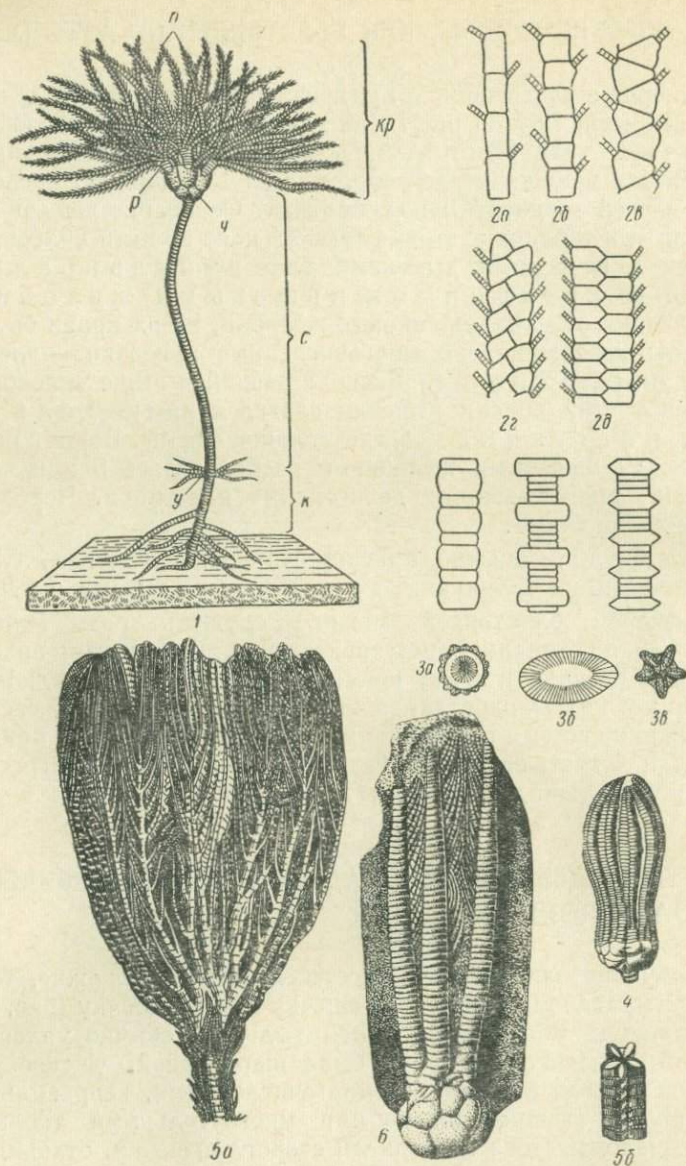


Рис. 83. Морские лилии:

1 — общий вид морской лилии (к — корень, с — стебель, кр — корона, у — усики, ч — чашечка, р — руки, п — перышки); 2 — схема развития двурядной руки с многочисленными перышками (а) из однорядной (а); 3 — стебли криноидей с боковой стороны и поверхность отдельных члеников; 4 — *Encrinurus Illiformis*; 5 — *Pentacrinus biareus* (а — общий вид *P. biareus*, б — стебель *P. basaltiformis*); 6 — *Cromyocrinus simplex*

к о й. Ток воды к ротовому отверстию создавался, вероятно, мерцательным эпителием.

Текоидеи известны с раннего кембрия до раннего карбона включительно.

КЛАСС КАРПОИДЕИ (CARPOIDEA)

Древние стебельчатые иглокожие с уплощенной, двусторонне-симметричной, а иногда несимметричной коробкой тела (рис. 82—3). Ранний кембрий — силур.

КЛАСС МОРСКИЕ ЛИЛИИ, ИЛИ КРИНОИДЕИ (CRINOIDEA)

Обычно прикрепленные иглокожие, тело которых состоит из кроны и стебля (который может отсутствовать у некоторых форм). Крона заключает чашечку, или теку, и отходящие от нее пять рук, редко простых, обычно раздваивающихся один или несколько раз. Радиально симметричная чашечка образована правильно расположенными рядами известковых табличек (рис. 83—1).

Морские лилии известны с ордовика до ныне.

Бокаловидная, шарообразная, коническая и дисковидная чашечка криноидей служит вместилищем для внутренних органов пищеварительной, кровеносной, нервной, половой и амбулакральной систем.

Особой дыхательной и выделительной системы у криноидей не имеется.

Линией прикрепления рук чашечка разделяется на две части: спинную, или дорзальную, располагающуюся ниже основания рук, и крышечку, или тегмен, находящуюся сверху. На крышечке располагаются рот и анус. Рот занимает центральное положение, анус находится в интеррадиусе.

Руки криноидей состоят из отдельных члеников, покрытых с аборальной стороны массивными пластинками, подвижно соединяющимися при помощи мышц. Последние обеспечивают свободную подвижность рук. Каждая рука, кроме деления надвое, способна и далее многократно дихотомически ветвиться. На каждой ветви рук, обрамляя ее с обеих сторон, располагаются короткие членистые придатки, побочные веточки — пиннулы (рис. 83—2). Соответственно всем разветвлениям руки на оральной ее стороне протягивается включительно до пиннул также ветвящийся желобок, высланный реснитчатым эпителием. В желобке лежит радиальный амбулакральный канал с остроконечными амбулакральными ножками, выполняющими функции дыхания и осязания. Реснит-

чатый эпителий движением ресничек создает ток воды, приносящий пищу ко рту животного.

В процессе эволюционного развития рук морских лилий число их и длина увеличивались, однорядная рука сменялась двурядной, лучше приспособленной для сбора пищи. Были также криноидеи с редуцированными руками. Одновременно с увеличением рук происходило увеличение размеров чашечки путем включения в ее состав нижних члеников рук и появления новых *интербрахиальных* табличек.

Скелет и чашечка слагаются двумя или тремя поясками правильно расположенных известковых пластинок или табличек. Каждый поясок содержит пять табличек. Среди табличек, образующих пояски, выделяют пять *радиальных*, поддерживающих руки, и пять *основных*, или *базальных*, лежащих в основании чашечки. У некоторых морских лилий имеется еще один, добавочный, поясок также из пяти табличек, располагающихся ниже базальных и называемых *нижнеосновными*, или *инфрбазальными*. Инфрбазальные и базальные таблички в некоторых случаях могут сливаться по две в одну и все в одну.

Чашечка, состоящая из одного пояска базальных табличек, называется *однопоясковой*, или *моноциклической*, образованная двумя поясками базальных и инфрбазальных табличек — *двупоясковой*, или *дициклической*.

В строении чашечки нередко могут участвовать другие таблички: *анальные*, *интеррадиальные* и др.

Крышка чашечки в самом простом случае прикрывается пятью треугольными ротовыми табличками, располагающимися *интеррадиально*. У некоторых лилий она состоит из многочисленных мелких пластинок, иногда утолщенных, прочно соединяющихся друг с другом и образующих неподвижный прочный свод, под которым располагаются рот и пищевые желобки.

Кроме ануса, у криноидей, обитавших в спокойных водах, могли возникать особые приспособления для выбрасывания экскрементов дальше от мадрепорита и рта — *анальный мешок*, или *анальная трубка*.

Криноидеи прикрепляются к субстрату нижней (аборальной) стороной, переходящей в *стебель*. Стебель может достигать длины 20 м, но бывает также коротким или полностью атрофируется. При отсутствии стебля криноидеи прикрепляются к грунту многочисленными отходящими от чашечки *усиками*, или *циррами*, а иногда непосредственно нижним концом чашечки. В стебле имеется *скелетная ось*, состоящая из ряда известковых члеников, форма которых очень разнообразна: цилиндрическая, эллиптическая, круглая, пятиугольная, яйцевидная, трех-четырёх-

пяти- и шестиугольная. Через всю длину стебля обычно в центре протягивается о с е в о й к а н а л, поперечное сечение которого чрезвычайно разнообразно по форме (рис. 83—3). Эластичная соединительная ткань скрепляет членики стебля, заканчивающегося корневидными отростками, клубнеобразными утолщениями или подобием якоря, служившим, по-видимому, для закрепления на илистом дне.

Размножение современных морских лилий половое, из яйца выходит пелагическая личинка, прикрепляющаяся через некоторое время к субстрату. В онтогенезе ее наблюдаются стадии, позволяющие предполагать происхождение криноидей от *Cystoidea*.

Систематическое деление криноидей основано на строении чашечки, строении ее основания и крышечки, на количестве и характере расположения интеррадиальных, анальных и других табличек, а также на строении стебля и рук.

В классе *Crinoidea* выделяется четыре подкласса, заключающих около 5550 видов.

Из многочисленных морских лилий примерами могут служить широко известные роды *Cupressocrinus*, *Encrinus*, *Pentacrinus* и др. (рис. 83—4, 5, 6),

Род *Cupressocrinus*¹ весьма специализирован, в его чашечке отсутствуют анальные таблички, инфрабазальные пластинки сливаются в одну, неветвящиеся массивные руки плотно смыкаются, защищая тегмен, четырехугольный в сечении стебель заключает осевой и четыре периферических канала.

Широко распространенный в триасе род *Encrinus* имел низкую чашечку, в которой пять нижнеосновных табличек были очень малы и закрывались верхним члеником стебля. Основные таблички крупны и хорошо видны. Руки двуветвисты, нижняя часть их образована одним рядом члеников, выше появляются два ряда. Круглый в сечении стебель заключал в центре круглый канал. Соприкасающиеся поверхности члеников стебля были радиально струйчатыми.

Представители рода *Pentacrinus*² существовали с триаса до мела включительно и особенно в ранней юре. Моноциклическая чашечка рода *Pentacrinus* очень мала в противоположность сильно развитым рукам. Руки состоят из одного ряда члеников и ветвятся вполне или почти дихотомически, образуя пиннулы. Стебель, несший многочисленные усики и достигавший несколько метров длины, имеет пятиугольное сечение. Соприкасающиеся поверхности члеников стебля представляют собой углубления листообразной формы, образующие пятилепестковую розетку.

¹ *cupressus*—лат.— кипарис, *crinon*—лат.— лилия.

² *penta*—гр.— пять.

Подтип свободноживущие, или неприкрепленные (Eleutherozoa)¹

Иглокожие, свободно передвигающиеся с помощью амбулакральных ножек или игл. Некоторые способны плавать. Рот расположен на нижней или на передней стороне тела, анус — на верхней или на задней. Хорошо развитая амбулакральная система, кроме функции передвижения, выполняет функцию газообмена.

КЛАСС МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (ASTEROIDEA)

Свободноживущие иглокожие со звездообразным телом, состоящим из центрального диска и пяти нерезко обособленных лучей. Рот с неподвижным скелетным кольцом расположен на нижней стороне тела, анус, мадрепорит и половые отверстия — на верхней (рис. 84). Большой мешковидный желудок способен выворачиваться и переваривать добычу снаружи. Полость тела, выросты кишечника и половые железы продолжают в лучи. Отходящие от рта открытые амбулакральные желобки состоят из двух рядов плоских табличек, по обе стороны которых располагается еще по ряду табличек, а к последним примыкает в свою очередь по два ряда так называемых краевых пластинок, образующих боковую стенку луча.

Многочисленные амбулакральные ножки выходят между амбулакральными табличками через особые отверстия.

На верхней стороне тела морских звезд часто развиваются известковые иглы и шипы, а также микроскопические известковые «щипчики» — педицеллярии.

Морские звезды известны с ордовика.

КЛАСС ОФИУРЫ, ИЛИ ЗМЕЕХВОСТКИ (OPHIUROIDEA)²

Свободноживущие иглокожие с телом в виде центрального диска и резко обособленных лучей или рук, иногда многократно ветвящихся. Мадрепорит и рот, имеющий подвижный скелет, расположены на нижней стороне тела. Анус отсутствует. Полость тела с различными органами в лучи не продолжается. Амбулакральные ножки служат для дыхания, в передвижении не участвуют, оно совершается с помощью тонких, змеевидных, членистых лучей. Скелет последних состоит из цельных, подвижно соединенных табличек, или позвонков.

Офиуры известны с ордовика до настоящего времени.

¹ *eleutheros*—гр.— свободный, *zoon*—гр.— животное.

² *ophios*—гр.— змея, *ura*—гр.— хвост.

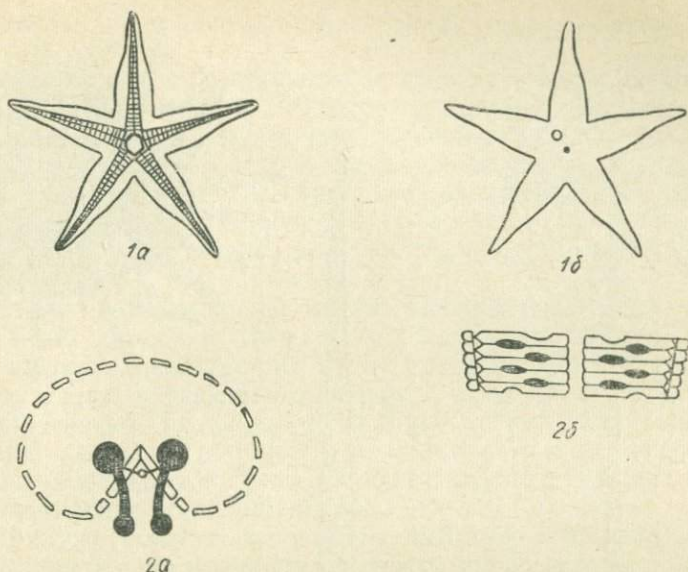


Рис. 84. Особенности строения морских звезд:

1 — морская звезда (схема) (*a* — вид со стороны ротовой поверхности: видны рот и амбулакральные пластинки, *b* — вид сверху: видны анус — точка в центре — и madreporит); 2 — строение луча морской звезды (*a* — поперечное сечение луча: посредине нижней стороны проходит лучевой канал амбулакральной системы, зачерненный на рисунке, с амбулакральным каналом соединены ампулы, лежащие внутри от амбулакральных пластинок, и амбулакральные ножки, *b* — длинные амбулакральные пластинки и поры между ними для выхода двурядных амбулакральных ножек)

КЛАСС ГОЛОТУРИИ (HOLOTHUROIDEA)

Свободноживущие иглокожие с удлинненным, червеобразным или мешковидным телом. Стенка тела мягкая, в толстой коже присутствуют лишь отдельные рассеянные микроскопические известковые тельца. Рот на передней стороне тела, анус — сзади. Видоизмененные амбулакральные ножки образуют около рта 10—13 щупалец. Вокруг глотки проходит кольцевой канал амбулакральной системы, от него отходит пять радиальных каналов: два — с верхней стороны тела, три — с нижней. Амбулакральные ножки верхних каналов служат для газообмена и осязания, нижних — для передвижения.

Голотурии известны с девона.

КЛАСС МОРСКИЕ ЕЖИ (ECHINOIDEA)

Свободноподвижные высшие иглокожие, тело которых, покрытое твердыми известковыми иглами (рис. 85—1), имеет шаровидную, конусовидную, яйцевидную и сердцевидную, нередко сильно упло-

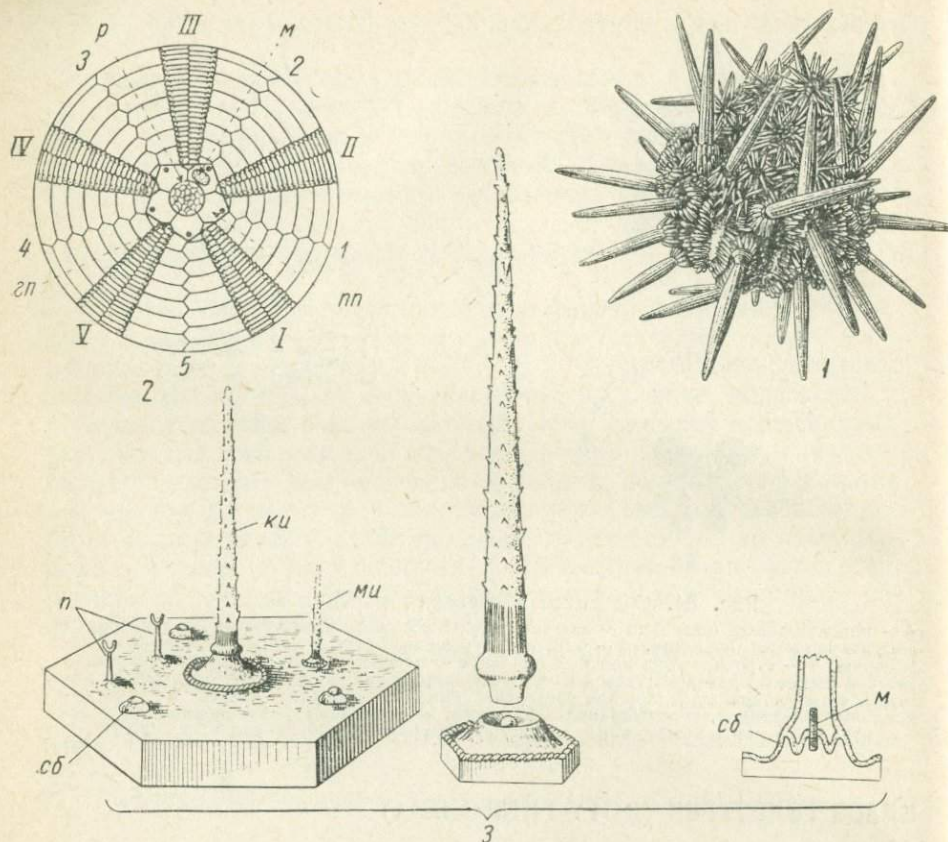


Рис. 85. Особенности строения морских ежей:

1 — современный морской еж (*Contoicidaris canaliculata*); 2 — аборальная сторона правильного ежа (I—V — амбулакральные поля, 1—5 — межамбулакральные поля, *p* — перипрокт, *m* — madreporит, *пп* — половые пластинки, *пп* — глазные пластинки); 3 — схема строения пластинки панциря морского ежа с педицелляриями, бугорками и иглами (*ки* — крупная игла, *ми* — мелкая игла, *п* — педицеллярии, *сб* — суставные бугорки, *м* — мускулы)

щенную форму. У так называемых правильных ежей в центре нижней (оральной) стороны располагается рот, в середине верхней — анус. У неправильных анус смещается из центра назад и вниз по заднему интеррадиусу.

Морские ежи обладают самым развитым скелетом среди всех остальных иглокожих. Тело их заключено в сплошной жесткий панцирь из известковых табличек, плотно примыкающих друг к другу своими краями, покрытых кожей (Рис. 85—2) и расположенных

вертикальными меридиональными рядами, заключающими каждый два ряда табличек.

Ряды табличек разделяются на пять двурядных пористых, состоящих из сравнительно небольших пластинок, называемых амбулакральными, и пять междуамбулакральных с двумя рядами непористых и более крупных пластинок в каждом ряду. Амбулакральные ряды располагаются над внутренними амбулакральными каналами, идущими по радиусам тела морского ежа. Через поры в амбулакральных пластинках высовываются наружу амбулакральные ножки.

На верхней аборальной стороне панциря располагается вершинный щиток (или апикальное поле), который у правильных ежей состоит из 10 табличек: пяти глазных, примыкающих к радиальным каналам и несущих отверстия для редуцированных щупалец, обладающих светочувствительностью, и пяти генитальных, или половых, прободенных порами, связанными с половыми железами. От генитальных табличек начинаются интерамбулакры.

Как уже было сказано выше, амбулакры правильных ежей лентовидны и протягиваются от перистомы до вершинного щитка. У неправильных ежей, панцирь которых резко делится на верхнюю и нижнюю поверхности, амбулакры верхней части нередко расширяются в середине и становятся лепестковидными, или петалоидными. Петалоидные части амбулакров бывают вогнутыми или выпуклыми.

Амбулакры нижней поверхности панциря некоторых ежей также способны расширяться, углубляться и становиться листовидными.

Таблички панциря морских ежей несут многочисленные бугорки, на которых прикрепляются иглы (рис. 85—3). Иглы представляют собой плотные известковые стержни, подвижно сочлененные с бугорками. В основании каждой иглы имеется суженная ямка, в ней игла сидит на полусферическом суставном бугорке. Все сочленение иглы с бугорком заключено в суставной сумке из мышечных волокон, управляющих движением иглы, которая может наклоняться в разные стороны. Размер игл иногда очень велик, превышает диаметр панциря морского ежа в два-три раза и достигает 45 см. На больших иглах морские ежи могут передвигаться, как на ходулях.

Между обыкновенными иглами на панцире ежей имеются еще видоизмененные, в виде щипчиков, иглы-педицеллярии (рис. 86—1), состоящие каждая из гибкого подвижного стебелька, с опорной известковой осью и трех подвижных концевых крючков. Концевые крючки с помощью особых мышц сжимаются подобно щипчикам. Форма педицеллярий и их функции различны: они очищают тело от экскрементов и защищают живст-

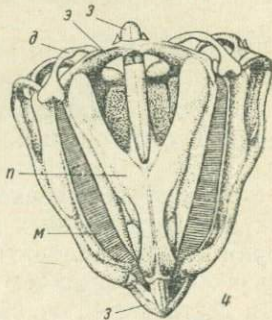
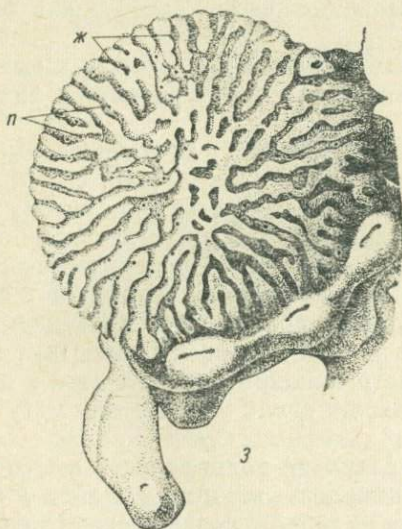
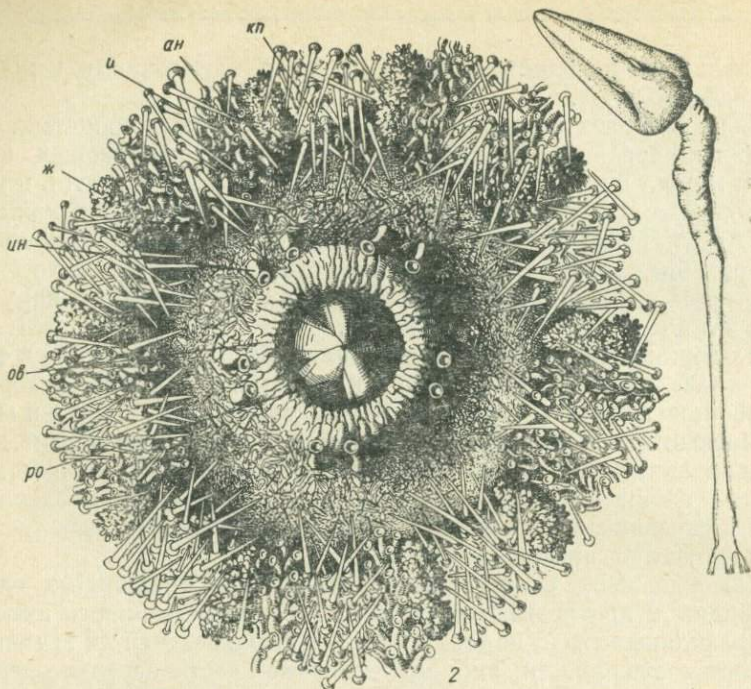


Рис. 86. Особенности строения неприкрепленных иглокожих:

1 — педицеллярия (сильное увеличение); 2 — перистомальное поле морского правильного ежа (кп — кожа перистомального поля, ан — амбулакральные ножки, и — иглы, ж — жабры, пл — перистомальные амбулакральные ножки, ов — околоротовый валик, ро — ротовое отверстие с высовывающимися зубами аристотелева фонаря); 3 — madreporовая пластинка — madreporит (ж — желобки на поверхности пластинки, п — поры); 4 — аристотелев фонарь, вид сбоку (з — зуб, э — элифизы, д — дужки (ушки), п — пирамидка, м — мышцы между пирамидками)

ное, для этого в трех ветвях щипчиков в стележке и в головке имеются три пары ядовитых желез. Некоторые тропические морские ежи имеют ядовитые железы на свободных концах обыкновенных игл.

В сплошном жестком панцире морских ежей имеются две небольшие мягкие кольцевые площадки: околоротовая — перистом (рис. 86—2) и околоанальная — перипрокт. Они лишены табличек. Лежащий вблизи перипрокта мадрепорит представляет собой одну из генитальных табличек, более крупную и сложнопористую (рис. 86—3).

Многие морские ежи имеют особый челюстной аппарат сложного строения из 25 известковых переключков и пластин, подвижно соединенных мышцами между собою. Пять пластинок в этом жевательном аппарате имеют форму длинного острого долота и образуют так называемые зубы, окружающие рот ежа. Жевательный аппарат подвижно соединяется с нижними межамбулакральными пластинками благодаря имеющимся на них особым *дужкам* — *ушкам*.

Описываемый сложный челюстной аппарат морских ежей носит название *аристотелевого фонаря* (рис. 86—4). Аристотелев фонарь вдается в обширный целом, заполненный целомической жидкостью. Пищеварительная система морского ежа (рис. 87) включает кишечник в виде очень длинной тонкостенной трубки, подвешенной к стенке тела и образующей в целоме сложную петлю. Кишечник сначала направляется кверху от аристотелева фонаря, а затем, приблизившись к стенке тела, делает полный круг по часовой стрелке, после чего поворачивает против нее и поднимается к анусу, описывая второй круг. Особых пищеварительных желез у морских ежей нет.

Дыхательными органами морских ежей являются обычно пять пар коротких разветвленных кожных жабр, помещающихся на перистоме. Амбулакральная система также принимает некоторое участие в процессе дыхания.

Амбулакральная, или водоносная, система имеет следующее строение (см. рис. 87). От мадрепорита, расположенного в межамбулакральном поле панциря, спускается книзу каменный канал, открывающийся около поверхности аристотелевого фонаря в кольцевой амбулакральный канал. От кольцевого канала отходит пять радиальных лентовидных амбулакральных каналов, сначала спускающихся книзу, к ротовой поверхности тела, а затем поднимающихся вверх по меридианам шаровидного тела до перипрокта.

От каждого радиального канала по обе стороны их располагаются парные мускулистые мешочки с ампулами. Каждая ампула имеет два тонких каналца, подходящих кверху к амбулакральным пластинкам. Канальцы пронизывают амбулакральные пластинки, соединяются между собой и впадают затем в одну из амбулакральных ножек. Благодаря раздвоению каналцев ножек амбула-

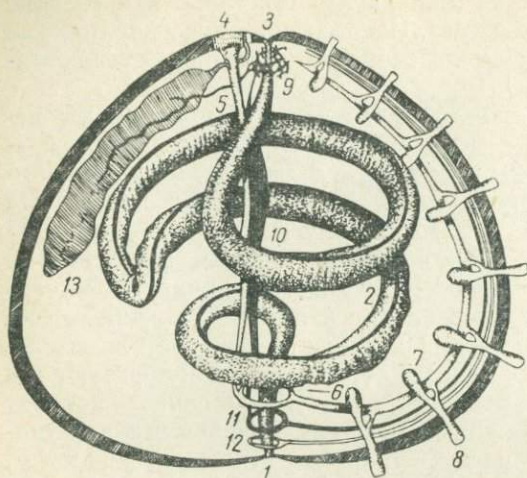


Рис. 87. Схематический разрез правильного морского ежа:

1 — рот; 2 — кишечник; 3 — анус; 4 — madreporit; 5 — каменистый канал; 6 — околоротовое кольцо водоносной системы; 7 — ампулы; 8 — присоски; 9 — аборальный кровеносный синус; 10 — осевой орган; 11 — околоротовое кольцо кровеносной системы; 12 — околоротовое нервное кольцо; 13 — гонада

кральные пластинки прободены двойными, а не простыми порами. Ножки морских ежей могут сильно растягиваться; на конце их имеется присоска.

В кровеносной системе морских ежей имеются два кольцевых сосуда — оральный и аборальный, при этом оральное кровеносное кольцо располагается параллельно амбулакальному и от него идут пять радиальных кровеносных сосудов. Аборальное кровеносное кольцо располагается вокруг задней кишки, от него протягиваются пять интеррадиальных сосудов к половым железам.

У морских ежей сильно развиты кровеносные сосуды кишечника, по бокам которого идут два продольных кровеносных сосуда, дающих богатую сеть разветвлений.

Нервная система ежей находится под панцирем и включает околоротовое нервное кольцо с отходящими от него пятью радиальными нервами, протягивающимися до глазных пластинок. Проходящий через пластинку нерв соединяется с небольшим глазком. Околоротовое нервное кольцо находится под амбулакральными и кровеносными кольцами на поверхности аристотелевого фонаря.

У морских ежей имеются органы чувств в виде примитивных глазков и так называемых сферидиев. Сферидии представляют собой очень небольшие шаровидные вздутые иглы, находящиеся на амбулакральных пластинках с оральной стороны. Каждый сферидий окружен нервным кольцом. Сферидии, по-видимому, являются аналогом статоцистов.

Морские ежи раздельнополы. Пять мешковидных яичников или семенников открываются у них вокруг ануса на пяти половых пластинках. Половые продукты выбрасываются в воду, где происходит наружное оплодотворение и развитие яиц.

Морские ежи известны с ордовика.

Систематика морских ежей основана на особенностях строения панциря, вершинного щитка, околочелюстного пояса и т. д.

Класс морские ежи разделяется на девять отрядов, три из них условно относятся к так называемым древним морским ежам, представители остальных шести отрядов — к «новым».

Древние, т. е. ордовичские, силурийские и каменноугольные, ежи имели ряд своеобразных характерных черт в отличие от мезокайнозойских, более поздних форм. Так, для палеозойских ежей характерно то, что в каждом межамбулакральном поле рядов табличек панциря либо меньше, либо больше двадцати, тогда как мезозойские и кайнозойские ежи имеют в каждом межамбулакральном поле по два ряда табличек и столько же в каждом амбулакральном, так что общее количество рядов у мезокайнозойских форм всегда равно двадцати.

Для палеозойских ежей характерно также черепитчатое налегание одних пластинок панциря на другие, тогда как мезозойские и кайнозойские ежи имеют панцирь, в котором пластинки с вертикальными боковыми гранями примыкают одна к другой как два брусочка, лежащие рядом. Так называемые новые ежи имеют панцирь в виде жесткой коробки из неподвижно соединенных табличек. Это помогло им вести активный образ жизни на твердых скалистых грунтах, где требуется интенсивная работа мускулов и игл. (Деление на древних и новых ежей, по-видимому, искусственно, так как в нем объединяются различные по происхождению группы ехиноидей.)

Древнейшим представителем морских ежей является род *Bothriocidaris*, живший в ордовике. Тело этого ежа было шаровидным, каждый амбулакр заключал два меридиональных ряда табличек, в каждом межамбулакре присутствовал только один ряд. Форма табличек почти шестиугольная, но амбулакральные таблички более вытянутые в меридиональном направлении. Амбулакральные таблички несли пару пор, расположенных, как правило, одна над другой (поры других ежей располагались на одной горизонтальной линии).

Род *Archaeocidaris* M'Coу (рис. 88—1)
(*archaeos*—гр.— древний, *cidaris*—гр.— тюбан)

Панцирь имел узкие амбулакры с двумя рядами весьма узких, широтновытянутых табличек. Межамбулакры заключали четыре ряда табличек, на каждой из которых находился крупный бугорок для большой иглы. Панцирь археоцидариса был несколько подвижным благодаря черепитчатому налеганию табличек друг на друга. Поздний девон, карбон и пермь.

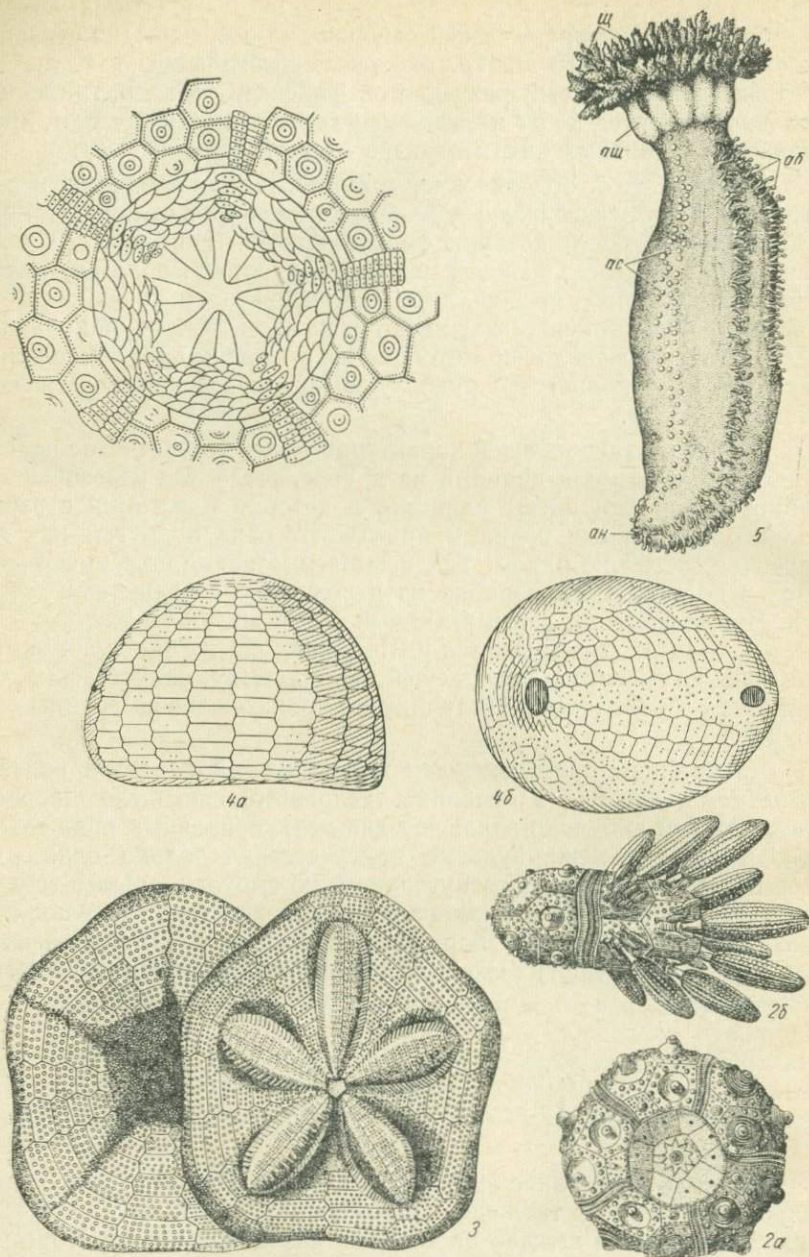


Рис. 88. Иголкожие:

1 — *Archaeocidaris wortenii*; 2 — *Cidaris coronatus*; 3 — *Clypeaster grandiflorus*; 4 — *Echinocorys ovatus*; 5 — современная голотурия (*Cucumaria frondosa*) (щ — щупальцы, щц — ампулы щупалец, ас — амбулакральные ножки спинной стороны, ан — анус, аб — амбулакральные ножки брюшной стороны)

Археоцидарис обладал большим количеством амбулакральных пластинок панциря, нежели ботриоцидарис и, следовательно, у него было больше ножек. Возможно, что тип амбулакральных пластинок археоцидариса более совершенен в сравнении с типом амбулакральных пластинок ботриоцидариса.

Новых, мезозойских, и кайнозойских ежей подразделяют на правильных (*Regularia*) и неправильных (*Irregularia*). В основе этого деления лежат расположение рта и ануса, а также некоторые другие признаки. У правильных морских ежей рот находится в центре нижней поверхности тела, анус — в центре вершинного щитка. Рот неправильных морских ежей расположен или в центре нижней поверхности, или сдвинут вперед, анус — вне вершинного щитка в заднем интеррадиусе. Зубы челюстного аппарата у правильных ежей расположены вертикально, зубы неправильных — наклонно или даже горизонтально, у некоторых форм — могут отсутствовать. Вершинный щиток правильных морских ежей имеет более или менее правильную форму и заключает пять половых и пять глазных табличек, располагающихся в два ряда, у неправильных — вершинный щиток, удлинённый или разорванный, одна половая табличка обычно редуцируется.

Примером новых правильных морских ежей может служить род *Cidaris*.

Род *Cidaris* Leske (рис. 88—2)

Панцирь приплюснут у полюсов. Перистом большой, округлый, на нем располагаются двадцать радиально расходящихся рядов табличек, черепитчато налегающих друг на друга. Околоанальное поле большое. В каждом амбулакре и в каждом межамбулакре по два ряда табличек. Амбулакральные поля слегка извилистые, тянутся от ротового поля до вершинного щитка. Амбулакральные таблички низенькие, вытянутые широтно, имеют по одной паре пор, которые располагаются ближе к наружному краю (прилежающему к соседнему межамбулакру). Межамбулакры значительно шире амбулакров и заключают очень крупные таблички, на каждой из которых сидит большой бугорок с прикрепляющейся к нему крупной иглой. Наряду с крупными имеются иглы меньших размеров. Форма игл чрезвычайно разнообразна: цилиндрическая, веретенообразная, гарпунообразная, копьевидная и т. д. Иглы несут скульптуру в виде бугорков, шипиков и тому подобных образований, располагающихся продольными рядами. Поздний триас — ныне.

Панцирь более сложно организованных правильных ежей со временем испытал изменения: на амбулакральных полях появились бугорки и достигли такого же развития, как на межамбулакрах. Кроме того, образовались сложные амбулакральные таблички

из двух или нескольких простых. Сложные таблички в противоположность простым, имеющим только одну пару пор, несут столько пар пор, сколько простых табличек слилось в преобразовании сложной. Имеются таблички с восемью, десятью и более парами пор. Строение сложных табличек (или пластинок), расположение и характер простых, слагающих сложные, является систематическим признаком правильных морских ежей.

Неправильные мезозойские и кайнозойские ежи, по-видимому, произошли от различных групп правильных ежей.

Нарушение пятилучевой симметрии, характерное для неправильных ежей, наблюдается уже у некоторых правильных. Оно сказывается сначала лишь в расположении глазных табличек и ануса, т. е. только в вершинном щитке панциря. Анус выходит из центра панциря и смещается в плоскости симметрии назад, в межамбулакральное поле. Начало этого процесса фиксируется тем, что анус выходит позади вершинного щитка. Позднее анальное поле с анусом движется книзу и, наконец, располагается на экваторе панциря или ниже него. К этому времени передний и задний концы тела морского ежа резко различны.

Перистом может быть на прежнем месте, несмотря на передвижение анального поля, но иногда перистом тоже смещается кпереди, и вместе с ним перемещается нижний конец переднего амбулакра. Верхняя поверхность панциря многих неправильных ежей несет измененные лепестковидные амбулакральные поля, в которых амбулакральные ножки несут усиленную функцию дыхания. Нижняя поверхность панциря имеет следы редукции амбулакральных ножек, передвижение выполняется иглами.

Среди неправильных ежей выделяют две группы: а) неправильные челюстные ежи, рот которых остается в центре нижней поверхности и несет аристотелев фонарь, амбулакральные поля развиты одинаково, пятилучевая симметрия еще не исчезла окончательно, но панцирь уже двустороннесимметричен, и б) неправильные бесчелюстные ежи. Рот их находится впереди, челюстей нет, переднее амбулакральное поле нерезко отличается от других. Представителями неправильных челюстных ежей может служить род *Clypeaster* и др.

Род *Clypeaster* Lamarck (рис. 88—3)
(*clypeus*—гр.— щит, *astero*—гр.— звезда)

Нижняя сторона панциря плоская, с вогнутой центральной частью. Перистом в центре, от него к периферии отходят пять радиальных прямых бороздок. Есть мощный аристотелев фонарь. Вершинный щиток включает пять половых пластинок, сросшихся в одну пластинку, в ней пять отверстий. Амбулакры лепестковид-

ные, анальное поле маленькое и расположено у края нижней стороны панциря. Интересно то, что внутри панциря сильно развиты известковые столбики. Поздний эоцен — ныне, особенно миоцен.

Род *Echinocorys* Бреуп (рис. 88—4)

Представитель бесчелостных неправильных ежей. Панцирь высок и более или менее конический. Рот смещен к переднему краю нижней стороны, анус — на нижней стороне тела. Амбулакры расширяются постепенно, от верхушки панциря к нижней его стороне. Амбулакральные поры очень малы, находятся по одной паре на каждой пластинке и образуют прямые ряды, протягивающиеся от вытянутого в длину вершинного щитка к нижней поверхности. Перистом полукруглый или почковидный, двугубый, ширина его больше длины. Наружная поверхность панциря несет мелкие бугорки, к которым прикреплялись мелкие, тонкие иглы. Поздний мел.

Некоторые современные ежи живут в волноприбойной зоне на скалах, как, например, широко распространенный в современных морях род *Echinus* (плиоцен — ныне), панцирь которого несет многочисленные однородные иглы. У ехинуса имеется свыше двух тысяч ножек, которыми он может плотно присасываться к твердому грунту.

Экология и тафономия. В современной фауне известно около 5000 видов иглокожих. Все они обитатели нормально соленых морей, и редкие из них переносят соленость ниже 3%. Этим объясняется их отсутствие в сильно опресненных морях, подобных Каспийскому, соленость которого колеблется от 1,2% до 1,4%, или Азовскому, где соленость 1,2% и менее. В Черном море соленость местами возрастает до 2,2%, и там сумели прижиться два вида голотурий и два вида офиур — выходцы из Средиземноморского бассейна.

Большинство иглокожих — 4878 видов — живет в теплых морях и только 122 вида — в арктических. Особенно широко и богато иглокожие представлены в Тихом океане и дальневосточных морях (Беринговом, Охотском, Японском), гораздо беднее ими Атлантический океан.

Иглокожие — типичные бентосные животные, обычно живущие на грунте и значительно реже в грунте. Пелагические формы среди них единичны (некоторые голотурии). Придонные иглокожие обитают на всех глубинах от зоны прибоя до пучин с батиметрическими отметками выше 8000 м. Многие из них живут в определенных батиметрических границах, образуя иногда огромные скопления и являясь руководящими формами биоценозов.

Распространение иглокожих зависит от солености и температуры воды, глубины, характера грунта и различных биологических факторов. Размножение половое; яйца откладывают в воду; в развитии имеется стадия планктонной личинки.

Прикрепленные формы иглокожих — малоподвижные животные, они могут лишь двигать «руками» и несколько менять форму тела, но свободноживущие ехинодерматы весьма подвижны. Так, змеехвостки передвигаются прыжками или толчками, совершая путь до 2 м за одну минуту. Морские звезды и морские ежи двигаются медленнее. На каменистых грунтах ежи и голотурии могут присасываться, ежи способны делать себе пещерки.

Многие из иглокожих — хищники, некоторые питаются растительной пищей и детритом. Морские лилии употребляют в пищу диатомовых водорослей и пелагических животных, морские звезды едят крабов, червей, моллюсков, рыб, а также других иглокожих; морские ежи — водоросли, мелких придонных организмов и детрит. Неправильные сердцевидные ежи, закапывающиеся в грунт, плотоядны.

Геологическое распространение. Иглокожие появились, вероятно, в докембрии, впервые остатки их известны из отложений раннего кембрия. Пельматозои, или стебельчатые, широко развивались в палеозое, но к концу его вымерли, за исключением представителей двух отрядов морских лилий. Первые представители карпоидей найдены в отложениях среднего кембрия, последние карпоидей известны из раннего девона.

Цистоидей известны с раннего ордовика, ордовик — время их расцвета, к концу девона они вымирают. Бластиоидей, произошедшие, по-видимому, от цистоидей, появляются в ордовике и достигают максимума развития в карбоне и ранней перми. К концу перми они вымирают. Текоидей, возможно представляющие боковую специализированную ветвь *Pelmathozoa*, были распространены с кембрия до раннего карбона.

Морские лилии в достоверных находках известны с ордовика. Широко распространившись в палеозое, они достигли расцвета в нижнем карбоне. К перми они стали постепенно сокращаться, в конце ее вымерли почти все, за исключением одного семейства. С триаса известны так называемые членистые лилии, являющиеся единственными представителями некогда многочисленных прикрепленных иглокожих.

Неприкрепленные иглокожие появились в древнем палеозое, широко развились в мезозое и достигли расцвета в настоящее время.

Голотурии появились, возможно, еще в докембрии, но для освещения истории их развития мало палеонтологических данных.

Первые морские ежи появились в ордовике и развивались позднее в палеозое, образуя несколько ветвей. Начиная с триаса морские ежи, по-видимому, захватывают новые жизненные области и развиваются в дальнейшем еще шире. Юра, мел и третичный период — время расцвета нескольких крупных групп *Echinoidea*. В настоящее время процветают представители отрядов *Diadematoida*,

Spatangoida и др. Остатки морских ежей имеют наибольшие значения для стратиграфии меловых и третичных осадков.

Условия захоронения иглокожих различны. Остатки карпоидей приурочены обычно к песчано-глинистым и известковым отложениям, иногда — к горючим сланцам. Цистоидеи встречаются в различных осадочных образованиях, иногда в массовых количествах некоторые слои названы по цистоидеям (эхиносферитовые слои — ордовик). Остатки криноидей распространены широко, они образуют целые слои, переполненные члениками стеблей и реже рук и чашечек.

Ископаемые остатки криноидей имеют большое стратиграфическое значение вследствие широкого распространения в различных породах члеников их стеблей.

Остатки морских звезд и офиур сохраняются плохо вследствие того, что скелет этих животных распадается после их смерти, разрозненные его части легко разрушаются, разносятся на большое расстояние. Голотурии в ископаемом состоянии очень редки, от них остаются только отпечатки, ядра, известковые тельца и экскременты.

Панцири морских ежей сохраняются хорошо и находятся иногда огромными скоплениями, переполняющими пласты пород.

Методика изучения ископаемых иглокожих. Наиболее важными в стратиграфическом смысле группами иглокожих являются морские лилии и морские ежи.

Для определения морских лилий существуют разные методы по отношению остатков чашечек и остатков стеблей криноидей.

Чашечка морской лилии изучается в развернутом виде при ориентировании стеблевой частью кверху. Изучению подлежат количество, характер и расположение базальных, инфрабазальных, радиальных и других пластинок чашечки, расположение места отвления рук, тип и характер их ветвления и другие характерные признаки. В стеблях криноидей изучается их сечение, характер сечения канала, характер строения отдельных члеников, скульптура наружной поверхности и поверхности смыкания двух соседних члеников и другие признаки.

При изучении и определении ископаемых морских ежей следует учитывать общий габитус панциря (скорлупы), ее размеры, характер апикального поля (вершинного щитка), форму и характер гепитальных пластинок, строение внутренних швов, характер, строение мадрепоровой пластинки, а также анального отверстия.

Следует учитывать характер амбулакров, табличек, слагающих их, а также — межамбулакров и их поры, бугры и т. д., площадки вокруг них.

Измерениям подлежат: диаметр скорлупы, высота скорлупы, диаметр перистома, диаметр ануса, число межамбулакравных бугорков и амбулакров, ширина интерамбулакра и др.

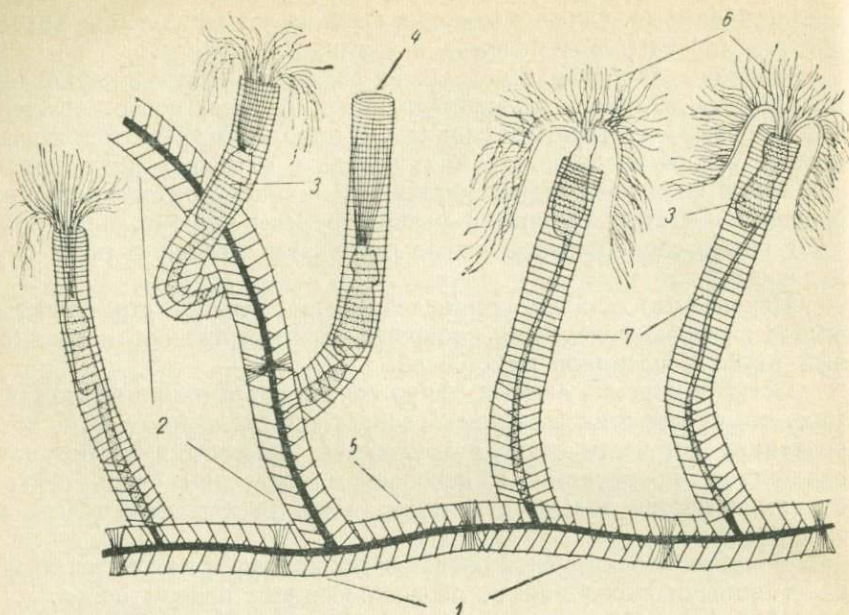


Рис. 89. Часть колонии *Rhabdopleura* (сильно увеличено):
 1 — основная трубка; 2 — боковая трубка; 3 — зооид; 4 — устье; 5 — черное stool; 6 — щупальца; 7 — ячейка

Тип полухордовые (Hemichordata)

Животные с признаками бесхордовых и хордовых животных, ведущих роющий или прикрепленный образ жизни. Как и хордовые, они имеют спинной нервный тяж и парные жаберные щели, но настоящей спинной струны у них нет. Лишь у некоторых из них есть особый выступ в стенке глотки, который принимается некоторыми исследователями за образование, соответствующее хорде.

Полухордовые включают два подтипа: стомохордовые и граптолиты.

Подтип стомохордовые (Stomochordata)

Для характеристики этого подтипа мы рассмотрим класс крыложаберных (Pterobranchia).

Крыложаберные представляют собой мелких морских колониальных животных, ведущих сидячий образ жизни и известных с ордовика. Древовидные колонии крыложаберных заключают прозрачные трубки из материала, подобного хитину. Особенно сложно строение рода *Rhabdopleura* (рис. 89). Основные трубки колонии,

состоящие из неполных колец, несут в своем центре тонкие трубочки — столонь, проходящие через центры основных и вторично ответвляющихся трубок по всей их длине. В трубках сидят зооиды, тело которых состоит из трех отделов: головного щита, воротничка и туловища. Воротничок представляет два выроста (жабры), которые несут два ряда перистых, покрытых ресничками щупалец. Между жабрами находится ротовое отверстие. Пищеварительный канал изогнут так, что анус находится на уровне ротового отверстия. Размножаются половым и бесполом путем.

В деталях строения, своеобразном характере почкования, а также в закономерностях роста колоний рода *Rhabdopleura* обнаружено много общих черт с колониями вымершей палеозойской группы граптолитов.

Подтип граптолиты (*Graptolithina*)

Палеозойские морские колониальные животные, жившие в морях с кембрия до карбона. Колонии граптолитов имели облик прямых, изогнутых или спиральных прутьев, иногда облик кустиков, на веточках которых располагались ряды ячеек, с сидящими в них зооидами.

Ископаемые остатки граптолитов обычно встречаются на плоскостях напластования, песчано-глинистых и глинистых сланцах и реже в известняках или других породах. Остатки граптолитов имеют вид сплюснутых веточек (или пленочек) из графитоподобного материала. В Польше при изучении ордовикских граптолитов, найденных в линзах халцедона, было установлено не только микроскопическое строение скелета граптолитов, но даже строение мягких частей тела. Так, выяснилось строение стенок прутьев, состоящих из двух тканей (рис. 90—1, 2). Основной (или внутренний) слой состоит из веретеновидных полосок и называется фузеллярным. Фузеллярный слой покрыт наружным кортикальным слоем, который сложен тончайшими пластинками. Кортикальный слой служил, по-видимому, для утолщения стенки прутьев и тек в колониях граптолитов. При рассмотрении микроскопического строения скелета колоний современных крыложаберных (р. *Rhabdopleura*) и строения прутьев граптолитов отчетливо видно весьма близкое сходство в строении хитиноподобного скелета тех и других животных. Несомненно, что из всех групп современной фауны ближе всех к граптолитам стоят крыложаберные.

Развитие колонии рабдосомы (*rhabdosoma*) начиналось с развития зародышевой ячейки, скелет которой называется сиколой (*sicula*) (рис. 90—3). Сикула имела форму маленького конуса, конец которого был заострен и вытянут в длинную полулю

нить — н е м у (nema), прикрепляющуюся, по-видимому, к дну или различным плавающим предметам. В сикуле образовывались почки, становившиеся затем особями колоний. Одновременно с развитием почек в особи прутик колонии нарастал в длину, и особи с их ячейками, или т е к а м и (thesa), — цилиндрическим или коническим трубчатым скелетом, имеющим устье сверху, а также открывающимся внизу в общий канал полого прута, располагались на нем в один, два и четыре ряда (рис. 90—4).

Теки могут быть одинаковыми или специализированными. В последнем случае выделяются автотеки, битеки и столотеки, отличающиеся друг от друга только по величине. Наиболее крупными являются автотеки, а самыми мелкими — столотеки. Предположительно считается, что в автотеках находились женские особи, а в битеках — мужские.

Граптолиты подразделяются на два класса: стереостолонаты и настоящие граптолиты.

КЛАСС СТЕРЕОСТОЛОНАТЫ (STEREOSTOLONATA)

Класс включает древовидные кустистые, сильно ветвящиеся формы колоний, прутья которых несут автотеки, битеки и столотеки.

Первые две группы ячеек короткими столонами присоединяются к основному столону (пруту).

Древнейшая по времени появления группа граптолитов. Кембрий — ранний карбон.

Род *Dictyonema* Hall (рис. 90—5)
(*diction*—гр.— сеть, *nema*—гр.— нить)

Колония кустистая, сетчатая, образованная пучком прутиков, расходящихся из одного центра и соединенных друг с другом поперечными перемычками. Прутики несут ячейки трех различных типов. Устья ячеек открываются на внутренней стороне прутиков, в направлении середины сетчатой воронкообразной колонии.

Остатки колоний рода *Dictyonema* весьма часто приурочены к черным тонкозернистым сланцам в низах ордовика (так называемые диктионемовые сланцы).

КЛАСС НАСТОЯЩИЕ ГРАПТОЛИТЫ (GRAPTHOLOIDEA)

Колонии состоят из одной или нескольких ветвей (прутьев), не соединенных перемычками. Строение ячеек однотипно. Позади общих полых прутьев колонии у некоторых граптолитов имеется опорное образование в виде стерженька или оси, проходящее вдоль нем и называемое в и р г у л о й (*virgula* — лат.— розга, палоч-

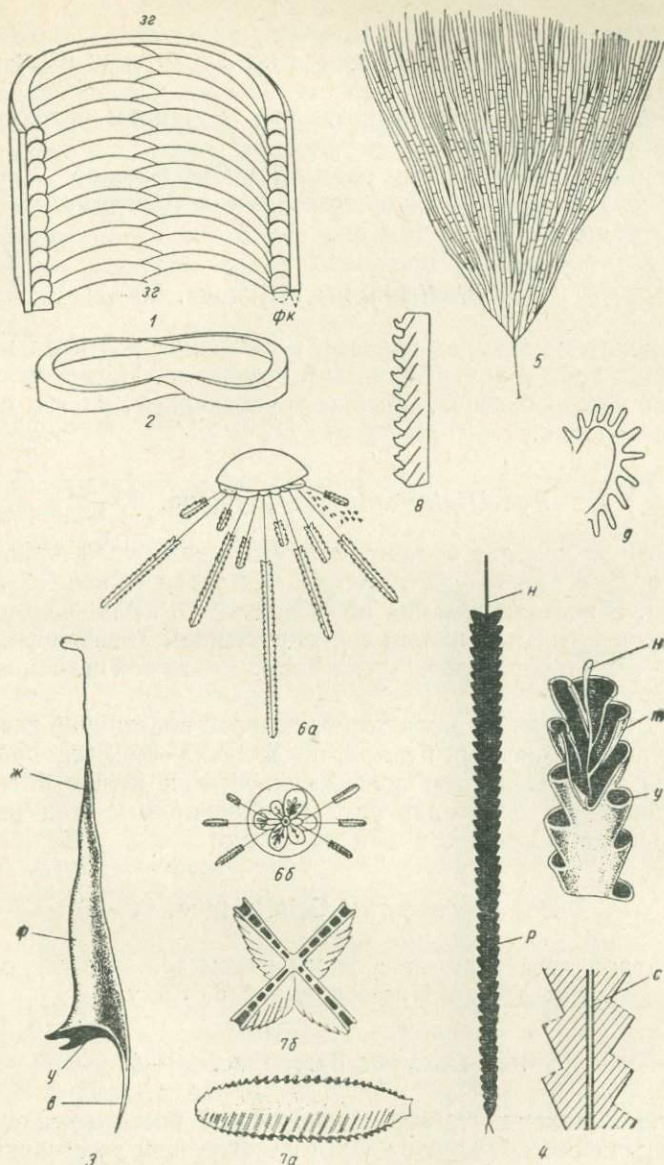


Рис. 90. Граптолиты:

1, 2 — схема микроскопического строения стенок граптолитов (к — кортикальный слой, ф — фузеллярный слой, зз — зигзагообразный шов, где фузеллярные полости смыкаются одна с другой, образуя кольца); 3 — сифула (ж — жгутик, ф — форамен, у — устье, а — виргула); 4 — рабдосома — общий вид; н — нема, т — тека, у — устье, р — рабдосома, с — срединная септа); 5 — *Dictyonema flabelliformis*, 6 — *Diplograptus* sp. (а — взрослая колония с воздухоносным пузырьком, б — то же, вид снизу); 7 — *Phyllograptus* sp.; 8 — *Monograptus* sp.; 9 — *Rastrites* sp.

ка). У более примитивных граптолитов виргула отсутствует. В связи с этим граптолиты разделяются на два отряда: безосные и осеносные.

Настоящие граптолиты появились в раннем ордовике, т. е. позднее стереостолонат.

Из родов граптолитов, рассматриваемых ниже, к безосным относятся *Phyllograptus*, а к осеносным — *Monograptus*, *Rastrites* и *Diplograptus*.

Род *Phyllograptus* Hall (рис. 90—7)

Колония из четырех прутьев, восходящих вертикально и примыкающих друг к другу тыльными сторонами. Поперечное сечение колонии крестообразное. Ячейки трубковидные, слегка согнутые. Ранний ордовик.

Род *Diplograptus* M'Coу (рис. 90—6)

Сложная колония состоит из прутьев различной длины, на которых с двух сторон сидят ячейки. Их устья обращены к центру колонии. В месте схождения прутьев имеется небольшая центральная четырехугольная пластинка, окруженная яйцевидными капсулами — гонотеками (*gonotheca*). В каждой из капсул находятся сикулы.

Над гонотеками и над четырехугольной пластинкой расположен большой воздухоносный пузырь, поддерживающий всю плавающую колонию в определенном положении. Стенки полых нитей сикул имеют опорную ось — виргулу. Ячейки прямые или изогнутые сигмоидально. Ордовик и ранний силур.

Род *Monograptus* Geinitz (рис. 90—8)

Колония несет прутья с одним рядом тек, вплотную примыкающих друг к другу. Имеется виргула. Силур.

Род *Rastrites* Barr. (рис. 90—9)

Путья колонии также с однорядным расположением ячеек, но последние отстоят друг от друга на некотором расстоянии. Ячейки довольно сильно вытянуты в длину. Имеется виргула. Силур.

Экология и геологическое значение граптолитов. Образ жизни граптолитов был различен. Стереостолонаты были, по-видимому, бентосными животными или селились на плавающих водорослях (псевдопланктон). Лишь редкие из них были планктонными формами.

Настоящие граптолиты вели пелагический образ жизни, были типичными планктонными и псевдопланктонными формами. Воздухоносный пузырь диплограптуса и общая форма колонии с ее радиально расходящимися прутьями подтверждают это.

Наиболее древними граптолитами являются, как мы уже отмечали, стереостоланаты, появившиеся в среднем кембрии. Они вымирают в раннем карбоне.

Очень крупную биостратиграфическую роль играют настоящие граптолиты, являющиеся незаменимой группой для дробного расчленения ордовикских и силурийских образований. В ордовике существенно преобладали бесосные граптолиты, а в силуре — осеносные.

Тип хордовые (Chordata)

Представителям типа хордовых присущи следующие характерные признаки.

1. Двусторонняя (билатеральная) симметрия.
2. Отсутствие внешней сегментации, метамерность выражается лишь в расположении некоторых внутренних органов, например частей скелета и мускулатуры.

3. Наличие хорды или спинной струны — гибкого упругого стержня, развивающегося из слоя энтодермы и играющего роль осевого скелета. Спинная струна сохраняется в течение всей жизни только у низших групп, у высших она с ростом вытесняется позвонками. Последние образуются из соединительной ткани, окружающей хорду. Хорда проходит через всё тело, располагаясь под нервной трубкой, и над трубкой кишечника.

4. Центральная нервная система (головной и спинной мозг) хордовых имеет форму трубки и расположена на спинной стороне тела. На переднем конце она расширяется и образует дифференцированный головной мозг, обложенный хрящевым или костным черепом.

Нервная трубка представляет собой продольное впячивание эктодермы на спинной стороне зародыша.

5. Жаберные щели хордовых — парные отверстия в стенках глотки (переднего отдела кишечной трубки), сообщающие полость глотки с наружной средой. Сохраняясь в течение всей жизни у водных хордовых, они присутствуют у наземных форм только в их зародышевой стадии.

Хордовые обладают также рядом свойств, общих с некоторыми другими типами. К ним относятся:

а) вторичный рот, который образуется благодаря прорыву стенок гастролы на противоположном от первичного рта конце. На месте

последнего позднее формируется анус. Этот признак сближает хордовых с иглокожими и некоторыми другими животными, которых объединяют в группу вторичноротых. Прочие типы многоклеточных являются первичноротыми;

б) вторичная полость тела — целом — общий признак с иглокожими, червями, плеченогими, мягкотелыми и членистоногими. Тип хордовых включает три подтипа.

Подтип оболочники (Tunicata)

Морские, одиночные и колониальные животные, сидячие (асцидии) или свободноплавающие (сальпы и аппендикулярии).

Сохраняют хорду лишь в личиночном состоянии. Обладают особой оболочкой на поверхности тела — туникой, которая по химическому составу представляет собою растительную клетчатку — целлюлозу. Это единственный случай наличия клетчатки у представителей животного мира.

Подтип бесчерепные (Acrania)

Самые примитивные из типичных хордовых. Характерные черты бесчерепных следующие:

- а) хорда продолжается вперед за передний конец мозга;
- б) имеется особая околожаберная полость, в которую открывается большое число жаберных отверстий;
- в) отсутствует ясно выраженный головной мозг и высокоразвитые органы чувств;
- г) выделительная и половая системы сегментированы.

Представитель бесчерепных — ланцетник — небольшое полупрозрачное, рыбообразное морское животное без обособленной головы. От заднего до переднего конца тела ланцетника протягивается хорошо развитая хорда, над ней располагается тонкостенная нервная трубка с расширяющейся передней частью. Жаберные щели многочисленны. Бесчерепные обнаруживают определенную близость к родоначальникам подтипа позвоночных, но некоторые особенности строения ланцетника (околожаберная полость) говорят о весьма большой специализации, обусловленной пассивным способом питания и зарыванием в ил. Это свидетельствует о том, что ланцетник не может являться прямым предком позвоночных.

Бесчерепные не сохраняются в ископаемом состоянии. (Некоторыми исследователями высказывается предположение, что бесчерепные — упростившаяся ветвь низших позвоночных, утративших череп, парные глаза, орган слуха, наружный скелет и другие признаки.)

Подтип черепные, или позвоночные (Vertebrata)

Представители позвоночных имеют следующие характерные признаки:

1. В головном отделе туловища нервный ствол выдается вперед по сравнению с передним концом хорды.

2. Вокруг спинной струны образуется хрящевой или костный скелет в виде позвоночного столба, служащего опорой туловищу.

3. Передний отдел центральной нервной системы расширяется, образуя сложно устроенный головной мозг. Это обуславливает формирование хрящевой или костной защитной коробки — ч е р е п а.

4. Сердце — центральный орган кровообращения — располагается на брюшной стороне тела.

5. Дыхательные органы представляют собой дифференцированные жабры или легкие.

Позвоночные, в отличие от представителей других подтипов, ведущих малоподвижную жизнь, пассивно питающихся (получающих пищу с током воды), пассивно размножающихся (т. е. выбрасывающих половые продукты прямо в воду), — активные животные. Они активно разыскивают самок и пищу, которую захватывают ротовыми органами. Эти важнейшие биологические отличия черепных от низших хордовых обусловлены высокой организацией позвоночных: их органы чувств и передвижения более совершенны, их головной мозг быстро воспринимает раздражения и регулирует быстрые, сложные движения тела. Совершенное развитие головного мозга, органов чувств и ротового аппарата привело к появлению черепа, состоящего из следующих частей:

а) черепной коробки — прочного футляра для головного мозга и органов чувств;

б) подвижного висцерального скелета, представляющего опору всей передней части кишечной трубки и ротового аппарата.

У позвоночных в большей или меньшей степени происходит замещение хорды позвонками, верхние костные дуги которых образуют надежную защиту для спинного мозга. Нижние дуги позвонков вместе с ребрами защищают внутренние органы. Характерный для позвоночных высокий уровень жизнедеятельности обеспечивается также наличием сердца, энергично прогоняющего кровь по телу, и присутствием почек, интенсивно выделяющих жидкие продукты распада. Современные позвоночные включают около 50 000 видов, разделяющихся на шесть классов: круглоротые (Cyclostomata); рыбы (Pisces); амфибии, или земноводные (Amphibia); пресмыкающиеся (Reptilia); птицы (Aves); млекопитающие (Mammalia).

Тело позвоночных очень разнообразно по форме. Представители низших классов (круглоротых и рыб) имеют удлиненное тело, делящееся на три отдела: г о л о в у, т у л о в и щ е и х в о с т. На теле

имеются и **е п а р н ы е** (спинной, хвостовой и анальный) плавники, к которым присоединяются парные (грудные и брюшные) плавники.

У представителей высших наземных позвоночных намечается еще один, четвертый, отдел тела — **ш е я**, сообщающая голове большую подвижность. Хвостовой отдел при этом становится меньше, непарные плавники исчезают, а парные замещаются передними и задними конечностями, каждая из которых включает три отдела (плечо, предплечье, кисть, бедро, голень, ступня) и заканчивается пятью пальцами.

К о ж н ы й покров защищает находящиеся под ним органы и части тела от механических повреждений, проникновения в организм различных бактерий, сильного светового раздражения и от губительной для организма излишней потери влаги. Кожный покров позвоночных, в отличие от такового у беспозвоночных, состоит из многих слоев клеток, слагающих верхний отдел кожи — многослойный **э п и д е р м и с**, или **н а д к о ж и ц у**, и нижний, более глубокий, — **с о б с т в е н н о к о ж у**, или **к у т и с**. Последний характеризуется толщиной, прочностью и растяжимостью благодаря наличию в нем соединительнотканых волокон. Отличаясь друг от друга строением и происхождением (эпидермис возникает из эктодермы, кутис — из мезодермы), оба слоя кожи способны формировать защитные приспособления в виде различных скелетных образований. Так, из клеток эпидермиса берет начало роговая чешуя рептилий с ее производными — перьями птиц и волосами млекопитающих, а в кутисе образуется плакоидная чешуя низших рыб и ее производные: зубы, кожные кости рептилий (черепахи, крокодилы) и млекопитающих (броненосцы), костная чешуя высших рыб. Окостенения, рождающиеся в кутисе, составляют **к о ж н ы й с к е л е т** некоторых позвоночных (наружный скелет).

Наряду с кожным скелетом позвоночные имеют в **н у т р е н н ы й с к е л е т**, встречающийся у них в трех состояниях: соединительнотканом, хрящевом и костном. Соединительная ткань характеризуется большим количеством промежуточного межклеточного, всегда волокнистого вещества, в котором располагаются отдельные клетки. Хрящ — относительно мягкая, просвечивающая ткань с округлыми клетками и плотным промежуточным веществом, состоящим из тонких, склеенных друг с другом нитей, мало эластичных, но имеющих большую прочность.

Костная ткань имеет промежуточное вещество, пропитанное извлекательными солями и обладающая поэтому большой прочностью и упругостью. Микроскопическое строение кости сложное, оно характеризуется наличием сильно ветвящихся клеток, располагающихся в волокнистой основной массе, пропитанной солями кальция. Кроме того, в отличие от хряща, растущего путем расширения, кость образует новые слои костного вещества на своей поверхности.

Многие низшие позвоночные имеют хрящевой скелет, более вы-

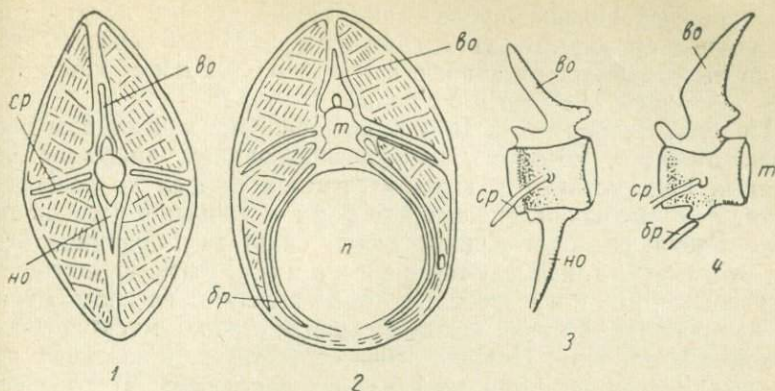


Рис. 91. Осевой скелет рыб:

1 — схематический поперечный разрез через хвост рыб; 2 — разрез через туловище (видно отношение позвонков и ребер к мускулатуре и к полости тела); 3 — схема хвостового позвонка у рыб отряда *Teleostei*; 4 — туловищный позвонок (*п* — полость тела, *т* — тело позвонка, *ср* — верхние (спинные) ребра, лежащие между спинной и брюшной группами мускулов, *но* — нижний остистый гемальный отросток, *во* — верхний остистый (невроляльный) отросток, *бр* — нижние (брюшные) ребра, окружающие полость тела

сокоорганизованные — скелет, состоящий главным образом из костной ткани.

Внутренний скелет позвоночных разделяется на осевой, череп, скелет конечностей.

Осевой скелет позвоночных представлен (рис. 91), в основном, позвоночником, состоящим из позвонков, которые, как правило, подвижно соединяются друг с другом. Кольцеобразное или дисковидное тело позвонка образовано группами небольших срастающихся хрящей, формирующихся в процессе развития особи.

Бесчелюстные имеют лишь зачаточные позвонки, и в позвоночные отделы не обособляются. В позвончнике рыб отчетливы туловищный отдел, несущий ребра, и хвостовой, лишенный их; позвончник наземных форм разделяется на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы. Ребра грудного отдела при этом сочленяются с грудиной и образуют грудную клетку. Позвончник служит опорой всему телу и вместе с ребрами создает вместилище для внутренностей. Помимо этого, осевой скелет наземных позвоночных служит опорой для парных конечностей, так как пояса конечностей сочленяются с позвоночным столбом. Спинная струна хорошо развита лишь у примитивных черепных.

Над рядом тел позвонков (или над спинной струной) располагается нервная трубка, которая защищена отходящими вверх от тел позвонков скелетными дугами (верхняя дуга позвонка). В хвостовой части тела позвоночных имеются нижние дуги

позвонков, защищающие кровеносные сосуды, которые проходят под позвоночным столбом. Верхние и нижние дуги в своей сводовой части сильно вытягиваются в длинные шипы — верхние или нижние остистые отростки.

Приблизительно в середине позвоночного столба от позвонков отходят ребра, которые у низкоорганизованных представителей черепных присутствуют в каждом сегменте от шеи до основания хвоста, а у высокоорганизованных форм — только в туловищном отделе. Ребра, располагающиеся между спинным и брюшным отделами мускулатуры, называются в е р х н и м и. Рыбы имеют еще так называемые н и ж н и е ребра, которые залегают не среди мускулов, как верхние, а ниже, между брюшным отделом мускулатуры и стенкой полости тела. Нижние ребра отсутствуют у наземных позвоночных. Череп (cranium) позвоночных заключает: а) хрящевую или костную м о з г о в у ю к о р о б к у, содержащую мозг, парные органы обоняния и слуха и защищающую глаза, и в) скелетные элементы передней части пищеварительной трубки, которые представлены рядом дуг. Эти дуги, как обручи, охватывают переднюю часть пищеварительной трубки. У рыб различаются: а) ч е л ю с т н а я д у г а, при помощи которой захватывается пища; б) п о д ъ я з ы ч н а я, способствующая прикреплению челюстей к черепной коробке; в) ж а б е р н ы е д у г и, несущие лепестки жабр.

У наземных позвоночных верхняя половина челюстной дуги сростается с дном черепной коробки, подъязычная дуга уменьшается и перемещается в сторону уха, жаберные дуги редуцируются, их остатки входят в состав скелета языка и гортани.

Скелет парных конечностей позвоночных подразделяется на скелет пояса конечностей и скелет свободной конечности. У рыб свободная конечность образована хрящевыми или костными палочками, расположенными внутри тела, и плавниковыми лучами, выступающими наружу.

Парные конечности наземных позвоночных отличаются по своему строению от таковых у рыб. Так, скелет плечевого пояса содержит л о п а т к у, к о р а к о и д, п р о к о р а к о и д и накладную кость — к л ю ч и ц у; скелет тазового — п о д в з д о ш н у ю, с е д а л и щ н у ю и л о б к о в у ю кости. Накладных костей нет.

В скелете свободных конечностей у наземных позвоночных не выделяется наружной части, а единственная, внутренняя, состоит в передней конечности из п л е ч а, п р е д п л е ч ь я и к и с т и, в задней — из б е д р а, г о л е н и и с т о л ы.

М у с к у л а т у р а позвоночных очень тесно связана со скелетом и, несмотря на то, что почти никогда не сохраняется в ископаемом состоянии, позволяет в некоторых случаях восстановить мышцы вымерших животных. Почти все мускулы прикрепляются к различным частям внутреннего скелета, и, например, у рыб мускулатура располагается метамерно, рядом сегментов вдоль тела. У

высших позвоночных развивается сложная мускулатура туловища и парных конечностей.

Головной мозг на ранних стадиях развития имеет вид трех расположенных друг за другом вздутых передней части нервной трубки. Затем переднее из вздутых разделяется на два и передняя его часть — продольной бороздой на правую и левую половины. Постепенно возникают пять основных отделов головного мозга позвоночных: передний мозг, состоящий из двух полушарий, промежуточный, средний, продолговатый, и располагающийся над продолговатым — мозжечок.

Продолговатый мозг без резких границ переходит в спинной, имеющий внутреннюю часть из серого мозгового вещества, а наружную — из белого. От спинного мозга отходят многочисленные спинномозговые нервы.

По поверхности кожи и различных органов позвоночных разбросаны простейшие органы, воспринимающие механические раздражения. У первичноводных позвоночных имеются особые специализированные кожные органы чувств — органы боковой линии, распределяющиеся продольными рядами по бокам тела и на голове.

Орган слуха позвоночных всегда парный. В простейшем случае он представлен только в н у т р е н н и м у х о м. Начиная от амфибий к внутреннему уху прибавляется второй отдел — с р е д н е е у х о, в котором помещается слуховая косточка — с т р е м е ч к о. У млекопитающих имеются три слуховые косточки; кроме того, у них образуется н а р у ж н о е у х о.

Органы зрения позвоночных представлены парными глазными яблоками. Органы обоняния, за исключением круглоротых, тоже парные, представленные в простейшем случае двумя обонятельными мешками. Позвоночные, дышащие только жабрами, имеют обонятельные мешки, заканчивающиеся слепо и сообщающиеся с наружной средой при помощи ноздрей. Дышащие легкими имеют обонятельные полости, которые сообщаются с наружной средой не только через ноздри, но и при помощи так называемых х о а н — внутренних ноздрей, ведущих в полость передней части кишечной трубки. Таким образом, обонятельные полости легочных позвоночных несут обонятельную функцию и одновременно служат дыхательными путями.

Кровеносная система позвоночных складывается из собственно кровеносной системы, всегда замкнутой, и лимфатической — незамкнутой. Сердце, характеризующееся поперечнополосатой мускулатурой стенок, разделяется на несколько камер (предсердие, желудочек). Сердце водных позвоночных содержит только одно предсердие и один желудочек, кровь в сердце венозная, круг кровообращения один, в котором венозная и артериальная кровь не смешивается. Высшие позвоночные (птицы и млеко-

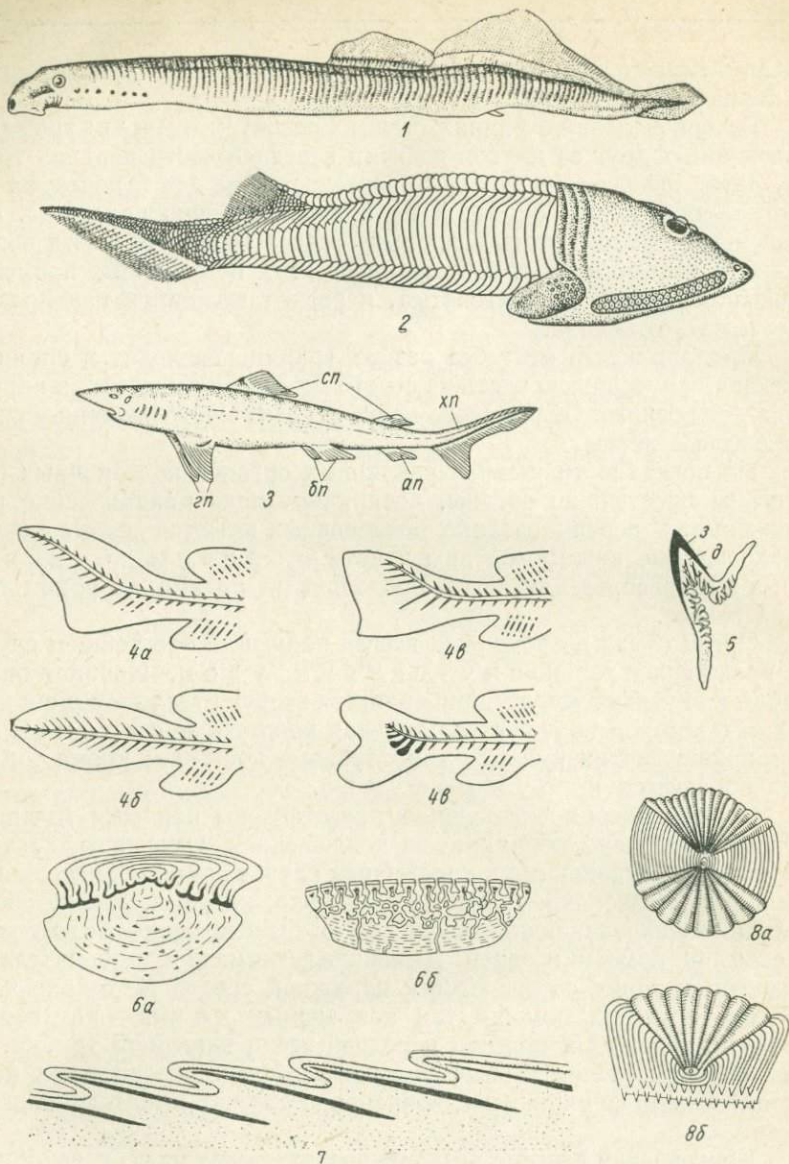


Рис. 92. Круглоротые и щитковые, строение плавников и чешуи рыб: 1 — ручьевая минога; 2 — *Cephalaspis lyelli*; 3 — схема расположения парных и непарных плавников у рыб (gn — грудные плавники, bn — брюшные плавники, xp — спинные плавники, xp — хвостовой плавник, an — анальный плавник); 4 — схема хвостовых плавников (а, в — гетероцеркальный тип, б — дифицеркальный тип, г — гомоцеркальный); 5 — кожный зубик акулы (д — дентин, э — эмаль); 6 — поперечные разрезы чешуи (а — ганойдная чешуя девонской лучеперой рыбы, б — космоидная чешуя каменноугольной кистеперой рыбы); 7 — разрез через кожу костистой рыбы (черные линии — костные чешуи, лежащие в коже); 8 — два типа костных чешуи (а — циклоидная, б — ктеноидная)

питающие) имеют сердце, в котором два предсердия и два желудочка, кровообращение тоже несмешанное, но присутствуют большой и малый круги кровообращения.

Органы выделения позвоночных — парные почки с их выделительными каналами — мочеточниками.

Половые железы присутствуют всегда в количестве одной пары.

КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

Единственные современные представители класса круглоротых — м и н о г и (рис. 92—1) и м и к с и н ы. Это самые примитивные формы позвоночных в настоящее время. У них отсутствуют челюсти, а рот расположен в глубине присасывательной воронки с многочисленными роговыми зубцами. Также отсутствуют настоящие зубы. Кроме того, они лишены парных конечностей.

Носовое отверстие круглоротых непарное. Органы дыхания представляют собой 5—15 пар своеобразных жаберных мешков. В течение всей жизни сохраняется хорошо развитая спинная струна. В ископаемом состоянии круглоротые, лишенные костей и настоящих зубов, не встречаются, но в нижнесилурийских и девонских отложениях найдены своеобразные животные, обнаруживающие несомненное родство с современными бесчелюстными.

Подкласс щитковые (Ostracodermi)

Вымершие палеозойские бесчелюстные, остатки которых представлены кусками костяных пластин, вероятно, покрывавших тело в виде панциря. Имеются находки частей скелетов щитковых, отдельные кожные зубы и др.

Среди щитковых обнаруживаются представители различных групп, выделяемых в отряды. Последних не меньше четырех: костнощитковые, бесщитковые, разнощитковые и телодонты. Из них лучше изучены костнощитковые, представителем которых является род *Cephalaspis* (рис. 92—2), живший в раннем силуре и раннем девоне.

Тело цефаласписа было облечено панцирем из настоящей кости, покрытой бугорчатым дентином. Единый костный щит покрывал голову; нижние, задние, углы щита образовывали плоские боковые отростки, направленные назад. Глаза были обращены кверху и приближены к плоскости симметрии тела. Между этими парными глазами располагался маленький теменной глаз, а впереди него — щель непарного носового отверстия. Уплощенный с брюшной стороны цефаласпис был, по-видимому, донным животным. На плоской нижней поверхности головы находился небольшой рот, лишенный челюстей. Наружные жаберные отверстия (по 10 с каждой стороны) круглые. Хвостовой плавник был разнолопастным (гетероцеркальным).

Брюшные плавники отсутствовали, но за головой, позади боковых отростков щита, имелись парные широкие придатки.

Представители других отрядов щитковых очень разнообразны: среди них были маленькие формы с панцирем, покрывавшим все тело и состоящим из чешуй, были также формы, напоминавшие цефаласписа и др.

КЛАСС РЫБЫ (PISCES)

Настоящие водные позвоночные, дышащие жабрами всю жизнь. Имеют хватательный орган — ч е л ю с т и. У рыб присутствуют парные конечности в виде грудных и брюшных плавников (рис. 92—3). Череп достигает большего развития, чем у круглоротых, и лучше защищает головной мозг и органы чувств. Все органы чувств у рыб более совершенны, нежели таковые у бесчелюстных.

Скелет рыб хрящевой или костный. Тело покрыто чешуей. Присутствуют настоящие зубы. Ноздри всегда парные.

С другой стороны у рыб, как и у круглоротых, черепная коробка неподвижно соединяется с позвоночником; сердце заключает одно предсердие и один желудочек, круг кровообращения один (с несмешанной кровью). В органе слуха — внутреннее ухо.

Рыбы — наиболее разнородный и многочисленный класс позвоночных, представители которого населяют почти все водоемы земного шара.

Класс рыб делится на три подкласса: 1) пластинокожие (Placodermi); 2) хрящевые рыбы (Chondrichthyes); 3) костные рыбы (Osteichthyes).

Пластинокожие рыбы — наиболее примитивные, отличающиеся своеобразным строением, представлены исключительно ископаемыми палеозойскими формами. К хрящевым относятся многочисленные палеозойские рыбы, а также ныне живущие акулы и скаты. Костные рыбы — наиболее прогрессивная группа, широко представленная в настоящее время.

Для ознакомления с наиболее важными палеонтологически группами рыб необходимо знать морфологические особенности этой группы позвоночных. К таковым относятся чешуи, характер челюстного аппарата, парные плавники, форма хвостовых плавников (рис. 92—4) и др.

Кожа рыб почти всегда покрыта чешуями — твердыми пластинками, защищающими тело животного. Наиболее примитивным типом чешуи является п л а к о и д н а я ч е ш у я. Это так называемые «кожные зубики» — полые конические образования из дентина (ткань, близкая к кости), возникающие в коже многих рыб и покрытые твердым эмалеподобным веществом. Плакоидная чешуя свойственна коже акул и близких к ним форм. Интересным являет-

ся то, что зубы на челюстях акулых представляют собой те же плакоидные чешуи более крупных размеров (рис. 92—5).

Так называемая *космоидная чешуя* имеет следующее строение: в основании ее залегает слоистая костная ткань, покрываемая слоем губчатой кости, пронизанной многочисленными кровеносными сосудами. Еще выше лежит слой космина (разновидность дентина), в котором много полостей, заполненных мякотью. От полостей сверху идут многочисленные тонкие каналы, космин покрыт эмалеподобным веществом. Космоидная чешуя встречается у двоякодышащих и примитивных кистеперых рыб (рис. 92—6б).

Ганоидная чешуя, характерная для большинства древних костных рыб, имеет слоистое строение, как и космоидная, и отличается от последней лишь тем, что в ней снаружи вместо тонкого эмалеподобного вещества лежит толстый покров так называемого *ганоина* (рис. 92—6а).

Костная чешуя, имеющаяся у большинства современных костных рыб, а также у некоторых ископаемых их представителей, является тонкими округлыми образованиями из кости, залегающими в коже одна на другой черепицеобразно. Чешуя с ровным задним краем называется *циклоидной*, с зазубренными — *ктеноидной*. Возможно, что чешуи этого типа произошли от ганоидных (рис. 92—7, 8).

Рыбы обладают вполне развитыми жабрами, число которых обычно не более пяти пар. У многих рыб имеется пара *жаберных крышек*, защищающих жабры.

Почти все рыбы имеют *парные плавники*.

1. Подкласс пластинокожие (Placodermi)

Наиболее примитивные рыбы, тело которых покрыто пластинками, образующими панцирь. Последний внешне сходен с панцирем древних щитковых, вследствие чего пластинокожие и щитковые иногда объединяются в одну группу «панцирных рыб».

Представители пластинокожих (р. *Coccosteus*) (рис. 93—1), жившие в среднем девоне, напоминали обыкновенных нектонных рыб, но нижняя сторона их тела была плоской, а голова и передняя часть туловища покрыты костяным панцирем. Этот панцирь состоял из двух отделов, соединенных особым сочленением, позволявшим голове производить некоторые движения вверх и вниз. В головном отделе панциря на верхней стороне имелось отверстие теменного глаза, на боках — глазницы. Кольцо тонких костных пластинок (*склеротическое кольцо*) защищало парные глаза.

Коккостеус имел длинный заостряющийся к концу хвост, мощный спинной плавник, парные брюшные и анальный плавники. Имелись также грудные плавники. Очень своеобразны были челюсти коккостеуса с острыми бивневидными выступами и режущими кра-

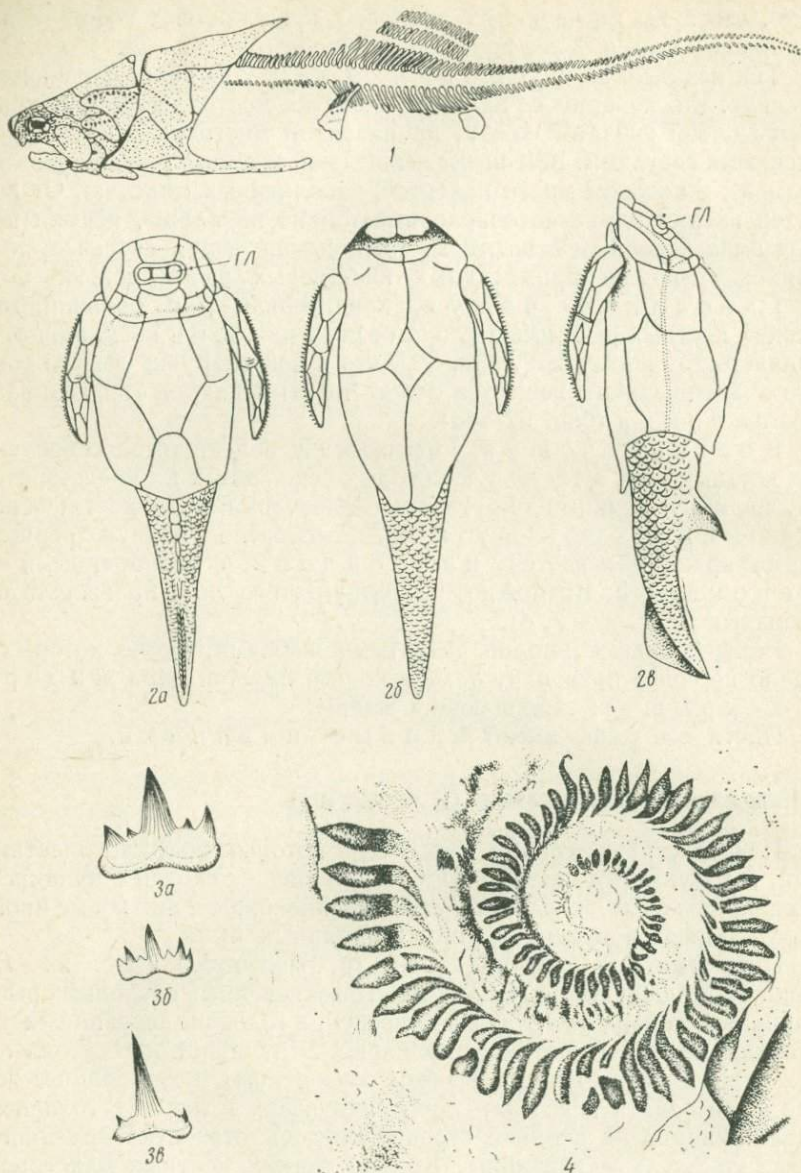


Рис. 93. Рыбы:

1 — *Coccoisius* sp.; 2 — *Pterichthys* sp. (а — вид сверху, б — вид снизу, в — вид сбоку, гЛ — глаза); 3 — зубы древних акулородных; 4 — *Hellicoprion* sp. (срединный спиральный ряд зубов)

ями. Характер челюстей говорит о том, что обладатель их был хищником. В среднем и позднем девоне в солоноватых и пресных бассейнах обитали рыбы из отряда *Antiarchi*. Наиболее распространенным представителем их был род *Pterichthys*, обитавший в водоемах среднего девона (рис. 93—2).

Головной отдел птерихтиса был покрыт панцирем из костных пластин так же, как и значительная часть туловища. Между головным и грудным отделами панциря имелось сочленение. Глаза птерихтиса были сильно сближены, располагаясь на верхней стороне головы, там же находился небольшой теменной глаз. Хвост и задняя часть туловища покрывались чешуей. На выпуклом сверху грудном отделе имелись своеобразные жесткие длинные придатки, закрытые костными пластинками и подвижно сочленяющиеся с панцирем туловища. Хвостовой плавник разнолопастный.

Антиархи были донными животными, об этом говорит уплощенная брюшная сторона панциря, своеобразные парные конечности-придатки и положение глаз. По-видимому, животные ползгли по дну с помощью описанных придатков.

В континентальных толщах девона, бедных ископаемыми, остатки панцирных рыб довольно часты и потому используются для стратиграфии девонских отложений.

2. Подкласс хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*)

К хрящевым рыбам относятся акулы, скаты и химеры. Это наиболее примитивные из современных рыб, для которых характерны следующие признаки: исключительно хрящевой скелет (иногда может пропитываться известью), плакоидная чешуя (может иногда недоразвиваться), непарные плавники и концевая часть парных поддерживаются «роговыми» лучами, отсутствуют легкие и плавательный пузырь, в головном мозгу сильно развиты полушария переднего мозга и др.

Некоторые ископаемые рыбы имели кожные скелетные элементы из костной ткани. Древнейшие представители обладали хорошо развитыми наружными защитными образованиями. Первые представители хрящевых рыб известны с силура, в карбоне они пышно развиваются, образуя несколько групп, в конце палеозоя количество видов сильно сокращается, ныне их очень мало.

В подклассе хрящевых рыб выделяется несколько отрядов, из которых интересны так называемые кладоселахии, встречающиеся с позднего девона до поздней перми, а также отряд селахий, или акул (*Selachii*).

Селахии появились в позднем девоне и существуют ныне. Современные представители имеют рот на брюшной стороне тела, расположенный поперек его оси, плакоидные чешуи, один-два спинных плавника, хрящевой внутренний скелет, хорошо развитую

мозговую коробку и пять пар жаберных щелей, не прикрытых крышкой или складкой кожи. Зубы (рис. 93—3) имели широкое основание, на котором располагался большой средний бугор и по бокам его пара маленьких бугорков, но у многих форм они превратились в широкие плоские зубы, приспособленные к раздавливанию моллюсков и других беспозвоночных. Некоторые рыбы имели дифференцированный зубной аппарат: спереди были заостренные зубы, в задней части челюсти — широкие плоские, иногда внутри челюсти находились согнутые ряды зубов. Акулы с дифференцированными зубами принадлежат к так называемым «разнозубым», представителем которых может служить род *Helicoprion*.

Геликоприон жил в нижней перми и был обладателем необыкновенных спиральных органов в виде плоской двустороннесимметричной спирали с не прикасающимися оборотами, усаженными зубами (рис. 93—4).

Разнообразные третичные и современные акулы составляют другую большую группу отряда селахий, например род *Lamna* и др. (рис. 94—1).

С поздней юры до ныне существуют представители отряда скатов — донных морских животных с уплощенным телом и чрезвычайно развитыми грудными плавниками, волнообразным движением которых совершается плавание ската.

3. Подкласс костные рыбы (Osteichthyes)

Появление костных рыб приурочено к среднему девону. Бурно развиваясь, они становятся в конце палеозоя господствующей группой пресноводных позвоночных и переходят к заселению морей. Подавляющее большинство современных рыб принадлежит к подклассу костных. Характерными признаками этих рыб являются костный внутренний и наружный скелеты, костные жаберные крышки, ганоидная или костная чешуя, одна пара наружных жаберных отверстий, плавательный пузырь или (редко) легкие.

Самые древние примитивные формы костных рыб характеризуются разнолопастным (гетероцеркальным) хвостовым плавником и значительным развитием замещающих костей. К кожным костям черепа относятся кости, покрывающие верхнюю и боковые стороны головы (рис. 94—2). К нижней поверхности комплекса этих костей прирастает мозговая коробка. У костных рыб имеется первичный плечевой пояс.

В подклассе костных рыб выделяют две большие группы.

Лучеперые и хоановые рыбы. Среди последних обособляются 2 надотряда: кистеперые (Crossopterygii) и двоякодышащие (Dipnoi).

К лучеперым рыбам принадлежит подавляющее большинство современных форм. Особенно богат представителями отряд собственно костистых рыб (Teleostei), число представителей которого пре-

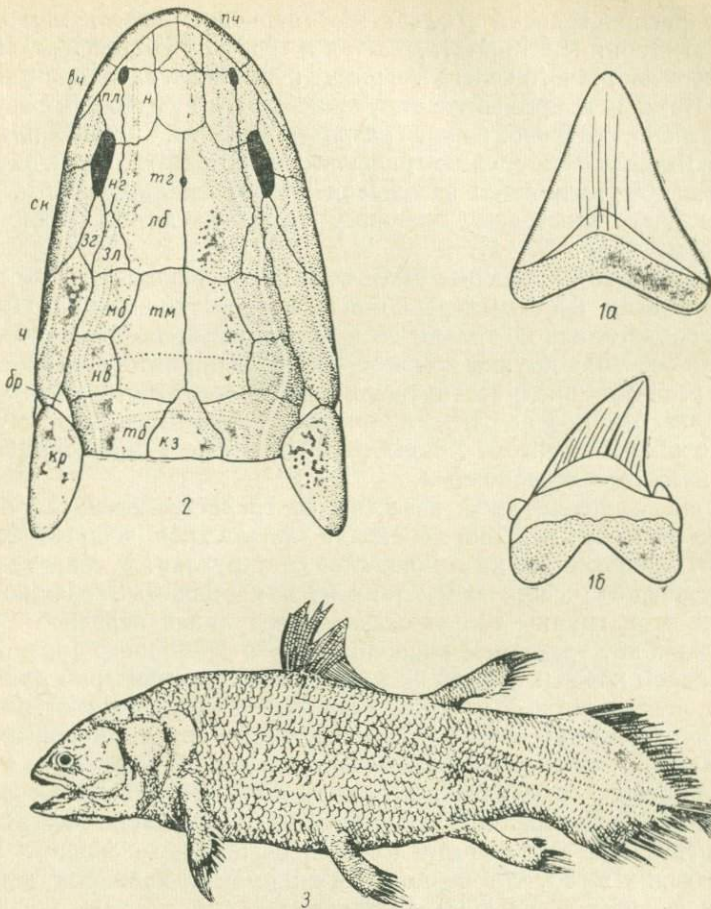


Рис. 94. Рыбы хрящевые и кистеперые:

1 — зубы третичных акул; 2 — строение черепа кистеперых рыб (пч — переднечелюстная кость, вч — верхнечелюстная кость, н — носовая кость, пл — переднелобная кость, лб — лобная кость, тм — теменная кость, нв — надвисочная, тб — табулярная, кз — кожная верхнезатылочная, кр — крыловидная, бр — отверстие для брызгальца, ч — чешуйчатая, ск — скуловая, зг — заднеглазничная, зл — заднелобная, нг — надглазничная, тг — теменной глаз); 3 — *Latimeria*

вышает 20 000 видов. Древнейшие костистые появились в позднем триасе, со середины мела занимают господствующее положение среди морских и пресноводных рыб и процветают ныне (сельдевые, лососевые, карпообразные, шукообразные, пучкожаберные, камбаловые, трескообразные и многие другие).

Интересной группой хоановых рыб являются кистеперые, от которых произошли первые четвероногие суши. Кистеперые были

широко распространены в девонском периоде, ныне к ним относятся латимерия (*Latimeria*), добытая в 1938 г. в Индийском океане около юго-восточного берега Африки, и др. Тело латимерии имеет длину 1,5 м и покрывается округлой космоидной чешуей. Парные плавники имеют хорошо развитую лопасть. Спинных плавников два. Широкий хвост симметричен не только снаружи, но и внутри. На конце хвоста имеется небольшая обособленная лопасть, придающая всему хвостовому плавнику характернейшую трехлопастную форму (рис. 94—3).

Древнейшие кистеперые были веретенообразны по форме тела, между лобными костями черепа имелось отверстие непарного глаза, зубы располагались не только по краю челюсти, но и на нёбе, где они были особенно крупны и своеобразного лабиринтового строения. Крыша рта несла впадины внутренних носовых отверстий, или хоаны. Хоаны были очень важным приспособлением к воздушному дыханию с закрытым ртом. Хоаны развиты также у двоякодышащих рыб и наземных позвоночных.

Двоякодышащие рыбы известны со среднего девона до ныне. Подобно кистеперым, они обладали космоидной чешуей, форма которой, однако, была не ромбическая, а округлая. У современных двоякодышащих чешуя стала тонкой, циклоидной. Эволюционное развитие этой группы сопровождалось редукцией переднего спинного плавника, развитием равнолопастного хвостового плавника и сокращением кожных костей на голове. Очень характерно для них наличие особых зубных пластин в верхней и нижней челюстях, образовавшихся из отдельных сросшихся зубов и приспособленных для раздавливания различных водных организмов. В настоящее время двоякодышащих сохранилось всего три рода. Это обитатели южноафриканских и австралийских пресноводных водоемов. Между двоякодышащими и кистеперыми имеется очень много сходных черт, указывающих на то, что первые, по-видимому, являются ветвью, отделившейся от древнейших кистеперых.

КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)

По своему образу жизни земноводные тесно связаны как с водной, так и с наземной средой. Они первыми из позвоночных приспособились обитать на суше, и это наложило яркий отпечаток на их строение. Одновременно с тем, что они сохранили много черт своих предков, живших в воде, у них появился ряд признаков, присущих настоящим наземным формам.

Для них очень характерен метаморфоз, заключающийся в том, что личинка, дышащая жабрами и не имеющая парных конечностей, превращается затем во взрослое животное, дышащее легкими и обладающее пятипальными конечностями. Кожа амфибий чрезвычайно богата железами, выделяющими обильную слизь, как у рыб, и

только очень редко в ней сохраняются остатки известковых или костных чешуек. Мочеполовая система амфибий имеет такое же строение, как у рыб, размножение происходит в воде, в которую выпускается обычно неоплодотворенная икра. Кровеносная система занимает промежуточное положение между таковой у рыб и пресмыкающихся. Она характеризуется трехкамерным сердцем с двумя предсердиями и одним желудочком и двумя дугами кровообращения со смешанной кровью.

Подавляющее большинство земноводных во взрослом состоянии дышат легкими, лишь у некоторых форм жабры сохраняются всю жизнь.

Скелет земноводных содержит много хряща. Череп, в котором небноквадратный хрящ прочно срастается с крышей черепной коробки, подвижно сочленен с первым позвонком посредством двух затылочных мышц е л о в. Верхняя затылочная кость не развита, большинство современных амфибий лишено основной затылочной кости, присутствовавшей у вымерших стегоцефалов.

Ребра редуцированы и с грудиной не соединяются.

Головной мозг амфибий включает довольно крупный передний мозг, больший, чем у рыб, обособленные друг от друга полушария и зачаточный мозжечок. Крыша переднего мозга содержит серое мозговое вещество.

Орган слуха, кроме внутреннего, имеет еще и среднее ухо со слуховой косточкой — стремечком, что является приспособлением к улавливанию звуковых волн в воздушной среде.

Амфибии — самый небольшой класс позвоночных, содержащий около 1900 видов, распространенных главным образом в тропической Америке, Индии и Африке. В своем образе жизни они связаны с прибрежными частями пресноводных водоемов, в море и на океанических островах их нет.

Современные амфибии относятся к беспанцирным и характеризуются голой кожей и отсутствием на черепе сплошного панциря из покровных костей. Последний был свойствен древним вымершим панцирным земноводным или стегоцефалам.

Стегоцефалы (Stegocephali) — древние амфибии, существовавшие до триаса. Они имели сплошную костную крышу на черепе, образованную тесно примыкающими друг к другу кожными костями. Крыша черепа несла отверстия для парных глаз, теменного глаза и ноздрей. Стегоцефалы — очень обширная группа древних земноводных, произошедших, вероятно, от различных предков.

У примитивных стегоцефалов расположение костей черепа и сам череп были похожи на череп примитивных костных рыб (кистеперых), но в отличие от последних, у которых теменной глаз был между лобными костями, первые имели отверстие теменного глаза (пинеальное) между теменными костями.

В позвоночнике стегоцефалов наблюдалось значительное окостенение тел позвонков, но тем не менее в них сохранилась хорда, прорабатывавшая позвонки. Верхние дуги позвонков были хорошо развиты так же, как и нижние, в хвостовом отделе позвоночника. Все позвонки несли ребра, наиболее длинные в грудной области.

Нижняя челюсть древних стегоцефалов напоминала таковую у кистеперых рыб, расположение зубов было, в основном, такое же, т. е., кроме внешнего ряда острых зубов, во рту находились сложные лабиринтовидные зубы.

Плечевой пояс древних амфибий у большинства из них уже не имел связи с головой. В нем возникла еще срединная кожная кость — м е ж к л ю ч и ц а. Элементы первичного плечевого пояса — л о п а т к а и к о р а к о и д — развились сильнее.

Тазовый пояс также был развит гораздо мощнее, чем у рыб. Это объясняется усилением мускулатуры ног. В тазовом поясе присутствовала п о д в з д о ш н а я кость (верхний элемент), седалищная и лобковая кости — нижние элементы тазового пояса.

Скелет передней конечности заключал плечевую кость и два элемента — лучевую и локтевую кости, за которыми располагались мелкие короткие косточки запястья. Следующая за ними п я с т ь несла длинные пястные кости, являвшиеся основанием пальцев, скелет которых состоял из нескольких члеников — фаланг.

Задняя конечность имела бедренную кость, большую и малую берцовые кости, предплюсну, плюсну и фаланги пальцев (рис. 95—1, 2).

В ходе эволюции древнейших земноводных произошли большие изменения в их ушной области, заключающиеся, в общем, в том, что в стенке внутреннего уха, в месте ее соприкосновения со с л у х о в о й к о с т о ч к о й появилось особое отверстие — «окошечко».

Примитивные амфибии обладали системой о р г а н о в б о к о в о й л и н и и, от которой на черепах стегоцефалов сохраняются бороздки каналов. Эта система присуща типичным водным животным (рыбам), и наличие ее у ископаемых амфибий говорит об их образе жизни.

Стегоцефалов разделяют на несколько отрядов, представители которых характеризуются строением позвонков, характером строения черепа, степенью окостенения скелета и другими признаками. Наиболее обширным отрядом группы стегоцефалов является отряд л а б и р и н т о д о н т о в (*Labirinthodontia*). Лабиринтодонты жили с конца раннего карбона до конца триаса.

Позвонки этих стегоцефалов состояли из нескольких отдельных элементов. Тела позвонков не срастались с верхними дугами. Представители лабиринтодонтов, по-видимому, довольно быстро приспособлялись к новым наземным условиям, и у них происходили большие морфологические изменения, особенно в строении конечностей.

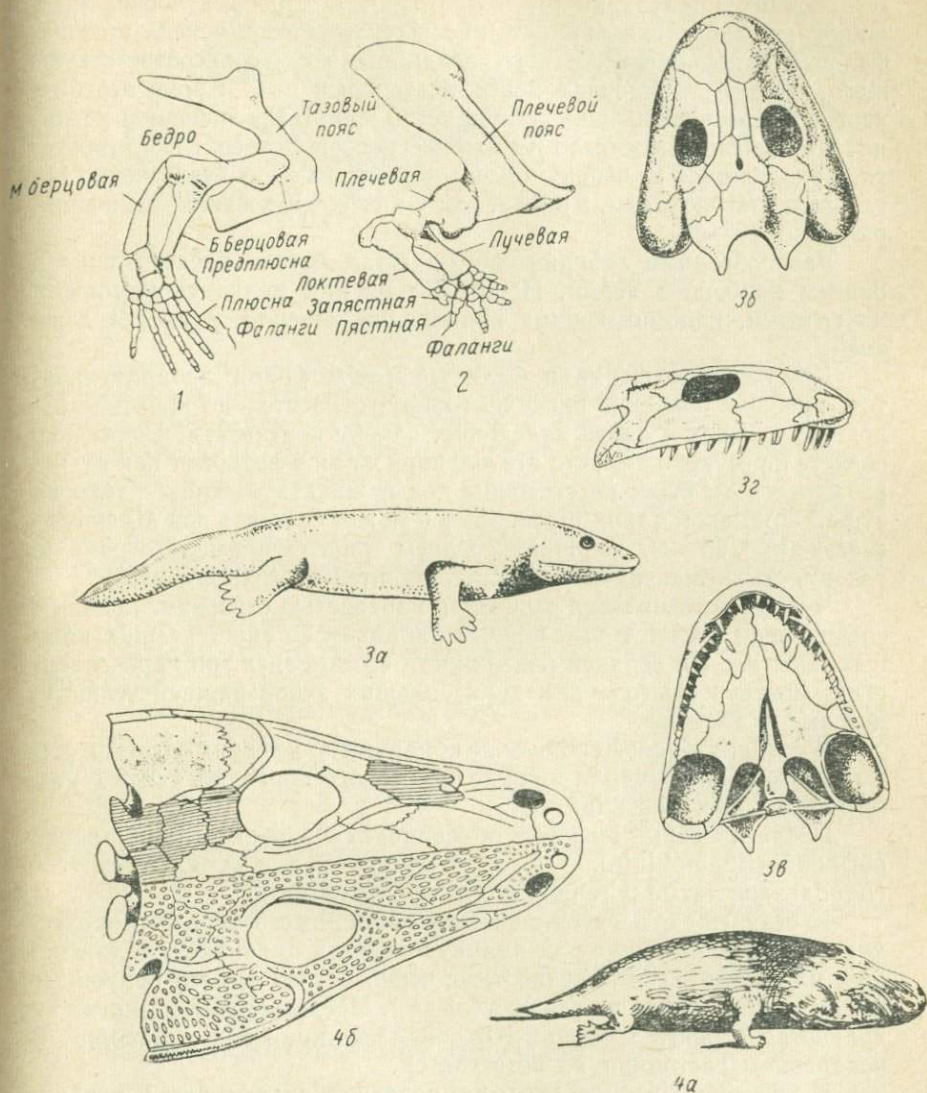


Рис. 95. Древние амфибии — стегоцефалы:

1, 2 — конечности лабиринтодонта, вид сбоку (1 — тазовый пояс и задняя конечность примитивного лабиринтодонта; 2 — плечевой пояс и передняя конечность *Eryops*); 3 — *Ichtyostega* sp. (а — реконструкция животного, б — реставрированный череп, вид сверху, в — то же, снизу, г — то же, сбоку); 4 — *Mastodonsaurus* (а — реконструкция животного, б — череп, вид сверху)

Древнейшие земноводные были обнаружены в верхнедевонских отложениях Гренландии (р. *Ichtyostega*). В строении черепа этих животных характерно присутствие всех элементов черепа стегоцефалов и одновременно одного непарного элемента, соответствующего верхней затылочной кости кистеперых рыб. Кроме этого, в черепе имелась небольшая парная кость — остаток жаберной крышки. Примечательным было положение носовых отверстий ихтиостеги, находящихся не сверху крыши черепа, как это свойственно остальным стегоцефалам, а внизу, как у кистеперых и двоякодышащих рыб (рис. 95—3).

Разнообразные лабиринтодонты были богато представлены в раннем карбоне и перми. Некоторые из них являлись крупными животными, напоминающими крокодилов, ящериц, а иногда даже змей.

Крупнейшими формами были триасовые формы лабиринтодонтов, имевшие большую плоскую голову, относительно короткие туловище и хвост и очень маленькие, слабые конечности. Последние свидетельствуют о том, что эти амфибии жили в воде, так как их неразвитые ноги были не способны поддерживать массивное тело на суше. Примером таких стегоцефалов может служить род *Mastodonsaurus* (рис. 95—4), живший в среднем триасе и имевший огромную голову, достигавшую по длине приблизительно $\frac{1}{3}$ всего тела.

Череп мастодонзавра отличался плотностью строения, прочным соединением костей и был покрыт панцирем из окостеневших кожных пластин. На верхней поверхности его имелись три пары отверстий: межчелюстные — для двух больших зубов нижней челюсти, носовые и глазные.

В осадках юрской системы не обнаружено никаких остатков стегоцефалов. Они вымерли в конце триасового периода в связи с развитием водных рептилий.

Послетриасовые амфибии объединяются в подкласс собственно амфибий (Euamphibia), в котором выделяют три отряда: безногие (Aroda), хвостатые (Urodela) и бесхвостые (Anura).

К безногим относятся специализированные безногие тропические амфибии, имеющие ряд примитивнейших признаков, сближающих их со стегоцефалами (костные чешуйки под кожей, покровные кости черепа, хорда в позвонках и др.). Представитель безногих — кольчатая червяга тропиков Южной Америки, Азии и Африки. В ископаемом состоянии не встречается.

К хвостатым земноводным принадлежат саламандры и различные тритоны, облик которых наиболее характерен для земноводных вообще.

В течение всей жизни у хвостатых сохраняется в той или иной степени зачаточная хорда, настоящие ребра отсутствуют, лобные и теменные кости не слиты друг с другом, очень сильно развито явление регенерации. В ископаемом состоянии также не встречаются.



Рис. 96. *Seymouria* (реконструкция)

Бесхвостые амфибии — наиболее высокоорганизованная и богатая представителями группа, заключающая пять подотрядов и около 1000 видов. В их строении обнаруживается значительная специализация, обусловленная особым способом передвижения — прыганьем. Туловище бесхвостых широкое и короткое, шеи нет, хвоста тоже, задние конечности больше передних. Лобные и теменные кости слиты в парную лобнотемennую кость, жаберные дуги изменены в подязычный аппарат, среднее ухо — с барабанной перепонкой.

К бесхвостым относятся лягушки и жабы.

Остатки бесхвостых в ископаемом состоянии известны с поздней юры.

Необходимо отметить еще одну группу верхнекаменноугольных и пермских животных, занимающих промежуточное (в известной мере) положение между амфибиями и рептилиями. Исследователи иногда объединяют их в отряд сеймуриаморф (*Seymouriamorpha*).

Представитель сеймуриаморф — род *Seymouria* (рис. 96) — был небольшим животным, строение которого близко к строению древних стегоцефалов. Массивные плечевой пояс и такие же конечности придавали облику сеймурии еще большее сходство с древними земноводными.

К сеймурии близок род *Kotlassia*, живший в поздней перми.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ (REPTILIA)

Рептилии — настоящие наземные позвоночные, вся организация которых имеет определенный отпечаток условий существования на суше.

Коренные экологические различия первичноводных и настоящих наземных позвоночных вызвали глубокие изменения и различия в строении последних, в частности у пресмыкающихся. Эти различия

выявляются уже при кладке яиц и на эмбриональных стадиях развития.

В противоположность рыбам и земноводным, связанным в своем существовании с водой, откладывающим в ней студенистые, маленькие, бедные питательным желтком яйца, пресмыкающиеся не зависят от водной среды и всегда кладут яйца на суше. Яйца их нуждаются в атмосферном воздухе для дыхания, они крупны, богаты питательным желтком и защищены плотной пергаментноподобной кожистой или известковой оболочкой.

Зародыши первичноводных и настоящих наземных позвоночных сначала развиваются более или менее одинаково, будучи окружены только яйцевыми оболочками. Затем зародыш первичноводных разрывает эти оболочки и продолжает свое развитие в воде, дыша жабрами, питаясь желтком яйца и выбрасывая продукты распада в воду.

Иначе развиваются наземные позвоночные на этой, второй стадии. Вокруг их зародыша с поверхности яйца рано начинается образовываться особая кольцевая складка, которая, увеличиваясь, полностью обрастает его двумя непрерывными листками — внутренним (амнион) и наружным (сероза). Зародыш оказывается заключенным в амниотическую полость, где и плавает, как в воде, в особой амниотической жидкости, предохраняющей его от механических повреждений и высыхания (рис. 97—1).

Для дыхания и выброса продуктов распада у зародыша образуется особый орган — аллантоис, или зародышевый мочевоупузырь. Он представляет собой сильно разросшееся выпячивание задней части кишки зародыша. Аллантоис располагается между серозой и амнионом, его наружная стенка, срастающаяся с серозой, очень богата кровеносными сосудами, через нее и пористую скорлупу яйца происходит газообмен с наружной средой. Таким образом, аллантоис, принимая в себя продукты распада, является одновременно и органом дыхания зародыша.

Описанные эмбриональные приспособления наземных позвоночных способствовали пресмыкающимся в приобретении независимости от водной среды. Благодаря этому рептилии, в противоположность земноводным, смогли окончательно расстаться с водной средой и расселиться на суше.

Кроме указанных эмбриональных различий, взрослые формы амфибий и рептилий также имеют большие отличия.

Вместо голый, слизистой, непрерывно увлажняемой кожи земноводных тело пресмыкающихся защищено роговым покровом, образующимся благодаря накоплению в эпидермальном слое кожи рогового вещества — кератогалина, чрезвычайно стойкого химически, предохраняющего нижележащие слои кожи от вредных воздействий воздушной среды и от высыхания.

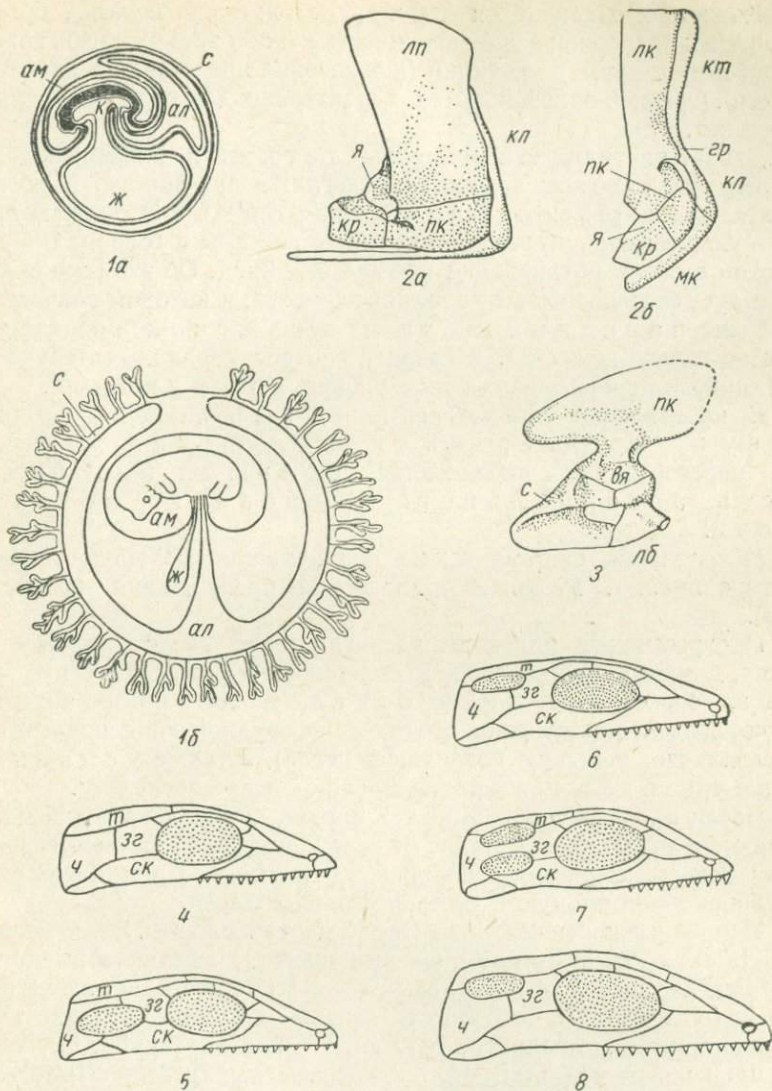


Рис. 97. Особенности строения наземных позвоночных:

1 — схема зародыша птицы (а), зародышевые оболочки плацентарного млекопитающего (б) (ам — амнион, ал — аллантоис, ж — желточный мешок, с — сероза, к — первичный кишечник); 2 — плечевые пояса звероподобных пресмыкающихся (гр — гребень на лопатке, кл — ключица, кр — кораконд, к — клейтрум, лп — лопатка, мк — межключица, ПК — передний кораконд, я — ямка для плечевой кости); 3 — тазовый пояс *Synognathus* (вя — вертлужная ямка, лб — лобковая кость, ПК — подвздошная кость, с — седалищная); 4 — анапсидный тип черепа рептилий; 5 — диапсидный тип черепа рептилий; 6 — синапсидный тип черепа рептилий; 7 — парапсидный тип черепа рептилий; 8 — звриапсидный тип черепа рептилий (ч — чешуйчатая кость, зг — заднеглазничная кость, зл — заднелобная кость, т — теменная кость)

Кожа пресмыкающихся суха, кожные железы, богато развитые и поддерживающие влажность кожи у земноводных, совершенно отсутствуют у рептилий (исключение представляет ядовитая железа). Органов боковой линии, характерных для первичноводных, также нет.

Дышат рептилии исключительно легкими, жаберное дыхание отсутствует во всех возрастах. К легким ведут хорошо развитые дыхательные пути в виде трахей и бронхов. Это показывает большую дифференцировку дыхательной системы и говорит о более высокой степени организации пресмыкающихся. Об этом же свидетельствует большое развитие головного мозга, в котором значительно развит передний мозг и мозжечок и появляется кора из серого вещества, в связи с чем вся нервная деятельность рептилий стоит на более высоком уровне, нежели у амфибий.

В кровеносной системе рептилий, заключающей сердце из двух предсердий и желудочка с неполной перегородкой, наблюдается большая разобщенность артериального и венозного потоков крови.

Мочеполовая система также обнаруживает большую степень дифференциации. Развитие протекает без превращения (метаморфоза).

Прогрессивные признаки развития несет скелет пресмыкающихся, для которого характерно сплошное окостенение черепа, обособление пяти отделов позвоночника (за счет разделения туловищного отдела на грудной и поясничный, что обуславливает большую подвижность тела), а также усиление конечностей и их прикрепления к осевому скелету.

Череп пресмыкающихся не так широк, как череп земноводных. Основание его узко. В отличие от черепа амфибий, он окостеневает почти нацело, дополняясь покровными костями. Хрящ занимает в нем лишь обонятельную и часть слуховой области.

Покровные кости черепа рептилий многочисленны. Это теменные (parietale), лобные (frontale), носовые (nasale), переднелобные (prae-frontale), слезные (lacrimale), заднелобные (postfrontale), заднеглазничные (postorbitale), чешуйчатые (squamosum), иногда надвисочные (supratemporale), квадратно-скуловые (quadrato-jugale), скуловые (jugale), челюстные (maxillare) и предчелюстные (praemaxillare) кости. Одной из характерных особенностей черепа рептилий является приращение квадратной кости таким образом, что она получает прочную опору на черепе, квадратная кость или подвижно соединяется с боковыми отростками черепа и с чешуйчатой костью (стрептостилия), или вклинивается между другими костями и остается неподвижной (монимостилия). Явление стрептостилии наблюдается у змей и ящериц, монимостилии — у гаттерии, черепах и крокодилов.

Для древних рептилий характерно первичное нёбо с длинными щелевидными хоанами, разделенными сошником. Позднее у высших рептилий развилось так называемое вторичное нёбо, образованное лежащими в одной плоскости выростами нёбных и верхнечелюстных костей. Полость между первичным и параллельным с ним вторичным нёбом разделена на два продольных канала вертикальным выростом сошника. При этом хоаны не располагаются в кровле ротовой полости — вторичном нёбе, а отодвинуты назад. В нижнем отделе челюстной дуги хорошо развиты покровные кости: зубная пластинчатая, угловая и др., а также особая венозная и сочленовная кости.

Зубы примитивных рептилий располагались не только по краю челюстей, но и на сошнике (vomer) и крыловидной кости (pterygoideum), у высших — на краю челюстей. Зубы могли прирастать к челюстям своим основанием (плевродонтный тип), боком с внутреннего края челюсти (акродонтный тип) или находиться в альвеолах (текодонтные зубы).

Позвоночник рептилий характеризуется вытеснением остатков хорды, сохраняющихся между телами позвонков лишь у некоторых низших форм. У подавляющего большинства современных пресмыкающихся хорда исчезает совершенно. Позвонки амфицельные, т. е. двояковогнутые (у многих ископаемых форм, современной гаттерии и гекконов), или прощельные, выпуклые сзади и вогнутые спереди.

С позвоночным столбом череп рептилий соединяется посредством одного затылочного мышцелка — сочленовного бугорка, образованного основной и боковыми затылочными костями. Непарный затылочный мышцелок очень характерен для пресмыкающихся.

Ребра рептилий изогнутые и длинные, окружают брюшную полость и соединяются на вентральной стороне тела, образуя грудную кость (sternum).

Плечевой пояс пресмыкающихся (рис. 97—2) состоит из коракоида, несущего сочленовную ямку для плечевой кости, из лопатки, приращенной сверху к коракоиду, из грудины, сочленяющейся с коракоидом снизу, прокоракоида, сращенного с коракоидом спереди, и ключицы, располагающейся впереди прокоракоида и лопатки. Кроме того, к брюшной стороне грудины, прокоракоидов и ключиц прикрепляется надгрудник — тонкая крестообразная кость, характерная для рептилий.

Передняя конечность включает длинную плечевую кость и предплечье, состоящее из локтевой и лучевой костей. В запястье содержится десять небольших косточек и пять длинных костей пястья, далее идут фаланги.

Газовый пояс наземных позвоночных (на примере р. *Cynognathus*, рис. 97—3) отличается от пояса водных позвоноч-

ных рыб сильным развитием спинного или подвздошного отдела. Подвздошный отдел прикрепляется к ребрам крестцовых позвонков, и благодаря этому весь пояс и задние конечности приобретают опору на осевом скелете. Как и у всех наземных позвоночных, спинной (подвздошный) отдел тазового пояса рептилий полностью окостеневаает, образуя удлинненную подвздошную кость (*os ilium*). В общем, тазовый пояс состоит из двух трехлучевых костей, которые с одной стороны причленяются к крестцу, с другой — соединяются друг с другом на брюшной стороне при помощи хряща. История развития показывает, что каждая из этих двух костей состоит из трех типичных элементов: подвздошной, седалищной и лобковой костей. Все они участвуют в образовании вертлужной впадины. В отличие от амфибий, седалищные и лобковые кости рептилий широко раздвинуты книзу, образуя большое лобково-седалищное отверстие, что способствует облегчению таза.

Заднюю конечность образуют: мощное бедро, слегка искривленная голень с составляющими ее большой и малой берцовыми костями, предплюсна, сложенная тремя косточками, плюсна с пятью удлинненными плюсневыми косточками и фаланги пальцев, среди которых третий и четвертый заметно длиннее других.

Фаланговые формулы пресмыкающихся, выражающие число фаланг пальцев от первого (соответствующего большому пальцу человека) до последнего (мизинца); на передней ноге 2—3—4—5—3; на задней — 2—3—4—5—4.

Таковы основные черты организации рептилий.

Древнейшие остатки рептилий известны с позднего карбона. В раннепермских отложениях найдены уже многочисленные и разнообразные формы, говорящие о развитии многих филогенетических ветвей.

Анатомическое строение представителей различных групп класса рептилий очень разнообразно. Для определенных групп типичны некоторые характерные черты в структуре черепа и особенно строение височной области (рис. 97—4—8).

Для черепа пресмыкающихся характерно наличие одной или двух пар височных отверстий: верхних и нижних. Последние иногда отсутствуют.

У древнейших рептилий состоящая из покровных костей наружно-боковая крышка черепа образовывала в височной области сплошную панцирь, как у стегоцефалов. В черепной коробке имелись отверстия лишь для глаз, ноздрей и теменного органа. Такой череп, называемый стегальным и свойственный группе Anapsida (рис. 97—4), был унаследован рептилиями от стегоцефалов, получивших его в свою очередь от древних кистеперых. В дальнейшем процесс эволюционных изменений шел по пути облегчения черепа, частичной редукции черепного панциря. Редукция совершалась в

двух основных направлениях: у одних рептилий (группа Diapsida) в височной области появились два — верхнее и боковое — отверстия (рис. 97—5). При этом возникли две костные перемычки: верхняя и нижняя височные дуги. Верхняя височная дуга состоит из чешуйчатой и заднеглазничной костей и разделяет верхнее и боковое отверстия друг от друга. Нижнюю височную дугу составляют квадратно-скуловая и скуловая кости, ограничивающие боковое отверстие снизу. Диапсидный череп некоторых чешуеносных пресмыкающихся, найденных в юре, обнаруживает дальнейшую редукцию костей. У некоторых современных ящериц сохранилась только верхняя дуга, у других (равно, как и у змей) исчезли обе дуги. Две височные дуги имеются у крокодилов и новозеландской гаттерии.

Второе направление изменений структуры черепа рептилий привело к образованию одной нижней височной впадины, расположенной так, что над ней смыкаются заднеглазничная и чешуйчатая кости (группа Synapsida, рис. 97—6).

Наличие или отсутствие височных отверстий, их число и расположение имеют большое значение для систематики рептилий. По этим признакам среди пресмыкающихся выделяют несколько больших групп или подклассов:

1. Подкласс анапсидные (Anapsida).
2. Подкласс парапсидные (Parapsida).
3. Подкласс эвриапсидные (Euryapsida).
4. Подкласс диапсидные (Diapsida).
5. Подкласс синапсидные (Synapsida).

1. Подкласс анапсидные (Anapsida)

Наиболее примитивные верхнепалеозойские рептилии, а также некоторые более поздние и современные формы. Подкласс включает несколько отрядов, из которых отряд котилозавров (Cotylosauria) представляет, вероятно, исходную группу других рептилий. Появление их приурочено к концу карбона, в ранней перми они образуют несколько ветвей, представленных богато и разнообразно. В поздней перми они сокращаются и окончательно исчезают в позднем триасе.

Котилозавры по строению своего черепа и скелета стоят близко к отряду сеймуриаморф, от которых отличаются отсутствием ушной вырезки и некоторыми другими признаками.

Представителем котилозавров является пермский род *Pareiasaurus* (рис. 98—1). Парейазавры были крупными животными с большим черепом, на крыше которого имелись костные выступы и бугорки. Зубы располагались вдоль краев рта и на небе. На спине



Рис. 98. Ископаемые рептилии верхнего палеозоя и мезозоя:

1 — *Pareiasaurus* sp.; 2 — *Cynognathus* sp.; 3 — *Inostrancevia* sp.; 4 — *Seymouria*; 5 — *Belodon* sp.; 6 — *Pteranodon* sp.; 7 — *Rhamphorhynchus* sp.; 8 — *Stegosaurus* sp.; 9 — представитель *Ornithosuchia*; 10 — *Diplodocus* sp.; 11 — *Brontosaurus*; 12 — *Ceratosaurus*; 13 — *Iguanodon*; 14 — *Areoscelis* sp.; 15 — *Triceratops* sp.; 16 — *Ichthyosaurus* sp.; 17 — *Mosasaurus* sp.; 18 — *Plesiosaurus* sp.

находились костные пластины, служившие защитой от хищников. Конечности, массивные и тяжелые, уже занимали положение, отнесительно близкое к вертикальному (у более примитивных форм ноги были растопырены в стороны). Пальцы снабжены когтями. Парейзавры были растительноядными животными.

В настоящее время к подклассу анапсидных рептилий относят черепахи, также обладающие сплошной крышей черепа без височных отверстий и существующие в геологической летописи с триасового периода.

2. Подкласс парапсидные (Parapsida)

Типичные представители этой группы — ихтиозавры, приспособившиеся к жизни в водной среде. Ихтиозавры представляли собой большую группу морских рыбообразных ящеров, произошедших от наземных форм. Эта вымершая группа известна от среднего триаса до позднего мела.

Род *Ichtyosaurus* (рис. 98—16)

Многочисленные целые скелеты ихтиозавров различного возраста обнаружены в юрских отложениях Франции, Англии, Германии, Южной Америки. Были найдены даже такие экземпляры, в которых заключались скелеты зародышей.

Передняя сильно вытянутая часть головы ихтиозавра имела различную ширину с очень тонкими носовыми и межчелюстными костями. Очень крупные глазницы окружены склеротическим кольцом. Многочисленные зубы располагались на внешнем краю челюстей в особом общем желобке, заменяясь другими по мере их стирания. Шея укорочена. Грудной пояс хорошо развит, в конечностях разнообразно число рядов костей пальцев — от пяти до десяти. Плечо и предплечье укорочены, внешний вид конечности ластообразный.

В строении хвоста различных ихтиозавров наблюдаются интересные изменения. У триасовых форм хвостовой отдел позвоночника протягивался прямо, и хвостовой плавник был довольно слабо развит, у юрских ихтиозавров нижние позвонки хвоста у его основания приобретают изгиб книзу, и лопасть плавника увеличивается, наконец, у третьих форм образуются сильно увеличивающиеся лопасти хвостового плавника, позвонки хвоста, сильно утончаясь, как бы надламываются и наклоняются книзу под тупым углом.

Расцвет ихтиозавров был в юре, в раннем мелу они встречаются реже и, по-видимому, задолго до окончания мелового периода вымирают полностью.

3. Подкласс эвриапсидные (Euryapsida)

Вымершие пресмыкающиеся с черепом эвриапсидного типа, приспособленные главным образом к жизни в водной среде. Представитель их — род *Plesiosaurus* (рис. 98—18). Плезиозавры — довольно многообразная группа, характеризующаяся единственной верхней височной впадиной, двояковогнутыми позвонками (амфицельными) или плоскими с обеих сторон (платицельными). Наружные носовые отверстия были отодвинуты далеко назад. Вдоль краев челюстей в особых ячейках сидели острые конические зубы. Бедренные и плечевые кости были длинными, предплечья и голени — сильно укороченными. В каждом пальце сильно увеличилось количество фаланг. Плезиозавры достигали 15 м в длину, имели очень длинную гибкую шею, ластовидные конечности и удлинённый хвост. Последние плезиозавры вымерли к концу мела.

4. Подкласс диапсидные (Diapsida)

Многочисленные пресмыкающиеся с диапсидным черепом, заключающим две скуловые дуги. К этому подклассу принадлежат современные гаттерии, чешуйчатые, крокодилы, а также вымершие динозавры и летающие ящеры. Наиболее древние диапсидные рептилии обнаружены в верхней перми. Они обладали многими примитивными признаками строения; у них был теменной глаз, зубы не только по краю челюстей, но и на небе, крыловидные кости подвижно сочленялись с мозговой коробкой.

Из современных рептилий к описанным древним формам близки так называемые клювоголовые (*Rhynchcephalia*), представленные одним родом — г а т т е р и е й.

Похожая на крупную ящерицу (до 75 см), гаттерия имеет ряд смешанных признаков, сближающих ее с одной стороны с рыбами и амфибиями, с другой — с рептилиями. Так, она обладает амфицельными позвонками (как у рыб и некоторых амфибий), позвоночные отделы ребер несут крючковатые отростки, налегающие на следующие ребра (как у птиц и крокодилов), под кожей вдоль брюха располагаются тонкие брюшные ребра покровного происхождения, присущие только крокодилам и варанам, но широко распространенные у вымерших пресмыкающихся и возможно являющиеся рудиментами брюшного панциря стегоцефалов. У гаттерий нет особой барабанной полости и барабанной перепонки.

Гаттерия — мало изменившаяся реликтовая форма древней филогенетической ветви, немногим отличающейся от юрских клювоголовых. Известна с триаса до ныне, ареал — только Новая Зеландия (рис. 99).

Второй группой подкласса диапсидных является отряд Squamata (чешуеносные пресмыкающиеся), по-видимому, произошедший

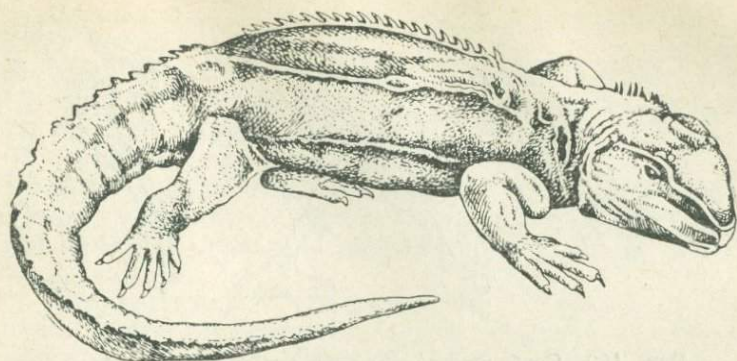


Рис. 99. Гаттерия (*Sphenodon punctatus*)

от древних клювоголовых и заключающий резко различающихся между собой своими морфологическими признаками ящериц и змей. Общие черты строения их: только одна височная впадина, подвижная квадратная кость, поперечно посаженная клоака и др.

Для обширного отряда змей характерны отсутствие конечностей, редукция грудины и поясов конечностей, отсутствие барабанных перепонок и особенно — полное отсутствие височных дуг, благодаря чему височная часть черепа сбоку совершенно обнажена. Также чрезвычайно характерно для змей особое строение челюстного аппарата, позволяющее им очень широко раскрывать рот. Это достигается подвижным соединением квадратной и височной костей с черепом, наличием растяжимой связки между половинами нижней челюсти и другими приспособлениями. В позвоночнике змей очень большое количество позвонков, число их варьирует от 200 до 430, позвонки сочленяются между собой с помощью особых добавочных выступов, благодаря чему позвоночник змей приобрел особую прочность и гибкость.

Змеи — наиболее молодая группа рептилий. Древнейшие формы их обнаружены в осадках нижнего мела (неоком).

Ящерицы — наиболее богатый в видовом отношении отряд пресмыкающихся, число видов их около 2000.

Своеобразными морскими ящерицами были так называемые мозазавры.

Представители рода *Mosasaurus* (рис. 98—17) имели крокодилообразное тело длина которого достигала 12 м и более. Длинная голова сидела на короткой шее, в черепе были сильно удлинены межчелюстные и челюстные кости. Носовые отверстия также длинные, конические крупные зубы сидели в желобе верхней челюсти на

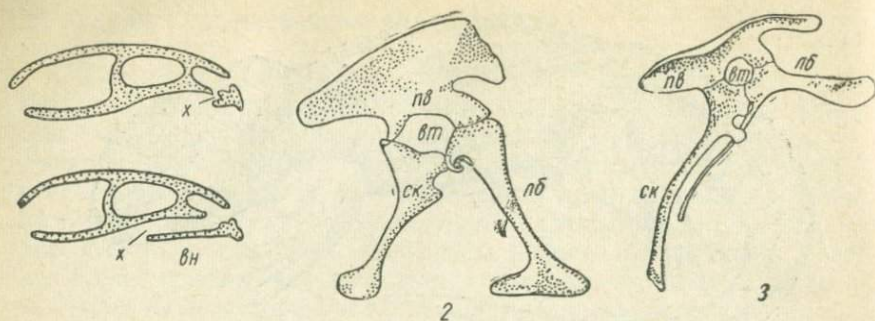


Рис. 100. Особенности строения скелета рептилий:

1 — схематические продольные разрезы черепов рептилий, показывающие развитие вторичного нёба (x — хоаны; вн — вторичное нёбо); 2 — таз ящеротазового динозавра; 3 — таз птицетазового динозавра (вт — вертлужная ямка, лб — лобковая кость, пб — подвздошная кость, ск — седалищная кость)

крыловидных костях. Число позвонков достигало 130, из них 100 принадлежали хвосту. Остатки мозазавров приурочены к верхнемеловым отложениям.

Представители отряда крокодилов (Crocodylia) появляются с ранней юры. Происхождение их связывают с одной группой триасовых пресмыкающихся — текодонтов (Thecodontia), от которых возможно произошли также летающие ящеры, динозавры и птицы. Примитивные текодонты ходили на двух ногах, что обусловило усиление их тазового пояса. Их зубы, сидевшие в особых ячейках, свидетельствуют о плотоядном образе жизни.

Крокодилы испытали значительные изменения в связи с тем, что им пришлось обитать в водоемах, будучи легочными позвоночными. У них развилось так называемое вторичное нёбо, т. е. костная перегородка, разделяющая первоначальную полость рта на верхний отдел или носоглоточный проход для вдыхаемого воздуха, и нижний — вторичную полость рта. Вторичное нёбо сформировалось из предчелюстных, челюстных и нёбных костей. Так возникли внутренние носовые отверстия (хоаны) крокодилов, расположенные на заднем конце носоглоточного прохода (рис. 100—1).

Диапсидные летающие ящеры (Pterosauria), остатки которых встречаются от раннего лэйаса до позднего мела, имели летательную перепонку и напоминали летучих мышей. У одних из них был укороченный хвост, у других — очень длинный. Дохвостовые позвонки — процельные, хвостовые — амфицельные. Многие кости были полыми, легкими, как у птиц. Большая грудина служила для прикрепления мускулов, участвующих в движении крыла. Очень характерно развивался четвертый палец передних конечностей, который был

утолщенным и чрезвычайно длинным. Он поддерживал кожную перепонку крыла.

Длиннохвостые формы, по-видимому, были более примитивными. Длинный хвост играл роль руля при летании так же, как тонкие и острые, не складывавшиеся крылья. Обычно были хорошо развиты зубы. Задние ноги несли пять коротких пальцев, на передних первый палец атрофировался, второй, третий и четвертый сильно укоротились, пятый был необычно длинным. Типичный род длиннохвостых летающих ящеров — позднеюрский *Rhamphorhynchus* (рис. 98—7).

Вторая группа — так называемые птеродактили (*Pterodactyloidea*) — была представлена короткохвостыми формами, с более широкими крыльями. Пятый удлинённый палец, поддерживавший кожную перепонку крыла, мог сгибаться. Зубы у многих сохранялись лишь в передней части челюстей, были и беззубые формы. Род *Pterodactylus* (поздняя юра) имел признаки редукции зубов. Размеры его тела очень малы, иногда не более воробья.

Крупнейшим из летающих ящеров был *Pteranodon* (поздний мел), имевший чрезвычайно специализированный череп, передняя часть которого, сильно вытянутая, без зубов, с ноздрями, находящимися перед глазами, достигала более полуметра. Задняя часть черепа имела вид большого надзатылочного гребня. В целом длина черепа равнялась одному метру или всей длине туловища с оттянутыми назад задними конечностями. Вокруг глаз было склеротическое кольцо. Пятый палец передней конечности был длиннее, чем череп. Расстояние между концами крыльев достигало 8 м (см. рис. 98—6).

Летающие ящеры существовали до середины позднего мела.

Динозавры (*Dinosauria*), или «ужасные ящеры», объединяют очень большую группу разнообразных наземных рептилий.

Общим признаком этих разнообразных животных является отсутствие пинеального отверстия, существующего лишь у диплодока и трицератопса, наличие двух пар височных впадин, ограниченных костными дугами и другие признаки.

Размеры, внешний вид и образ жизни динозавров необычайно различны. Некоторые из них были величиной с кошку или курицу, другие достигали 18 м высоты, некоторые из растительноядных форм были 40 м в длину. Хотя у всех динозавров были хорошо развиты четыре конечности, многие двигались только на двух задних, опираясь на мощный длинный хвост.

Среди динозавров выделяют два отряда: 1) ящеротазовые и 2) птицетазовые.

Ящеротазовые (*Saurischia*) характеризуются трехлучевым тазовым поясом, в котором подвздошная кость более или менее парал-

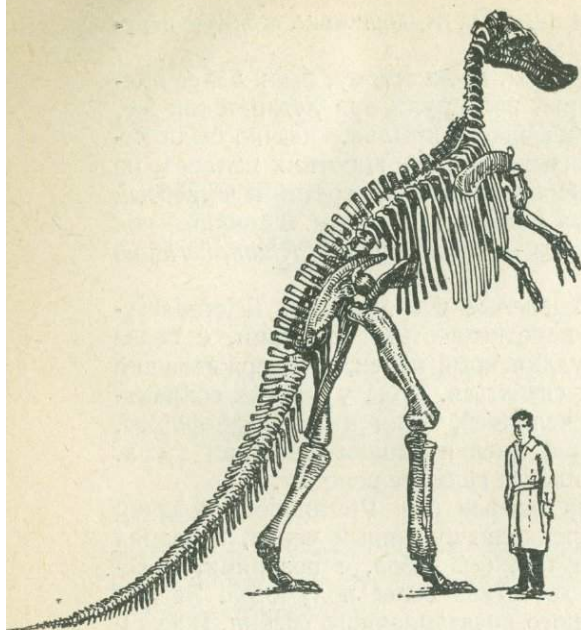


Рис. 101. *Mandschurosaurus amurensis*

лельна позвоночнику, седалищная направлена наискось назад, а лобковая — наискось вперед (рис. 100—2).

Примитивные ящеротазовые ходили на двух ногах, имели зубы на всем протяжении челюстей, многие из этих динозавров были хищными, на что указывает форма фаланг, сжатых с боков и изогнутых на конце.

Представители ящеротазовых, жившие в юре, относящиеся к роду *Ceratopsaurus*, имели крупное тело с массивными задними и меньшими передними конечностями, на которых наружные два пальца мало редуцированы. Характерной чертой цератозавра являлось развитие небольшо-

шого срединного рога на носовых костях.

Примером травоядного «четвероногого» динозавра из ящеротазовых может служить род *Diplodocus* (рис. 98—10, 11) и близкий к нему род *Brontosaurus*, представители которых жили в юре. Это были крупные, чрезвычайно массивные животные, обладавшие очень маленькой головой на длинной шее, массивным грузным туловищем на толстых столбообразных конечностях. Хвост имел очень большую длину. В черепе наблюдались крупные височные впадины и предглазничные ямки. Мозговая полость черепа очень мала. В области таза находилось расширение спинного мозга, объем которого превышал объем головного мозга в несколько раз.

Птицетазовые (*Ornithischia*) преимущественно растительноядные формы с плоскими, тонкими, тесно сидящими зубами. Подавляющее большинство их не имело зубов в передней части челюстей, нижняя челюсть была снабжена особой предзубной костью, выступавшей наподобие клюва.

Тазовый пояс имел четырехлучевое строение: утолщенная подвздошная кость часто была сильно вытянутой, лобковая состояла из двух ветвей: передняя, более толстая, направлялась вперед, задняя — более тонкая — протягивалась вниз и назад, параллельно седалищной кости (рис. 100—3).

Птицетазовые динозавры развились позднее ящеротазовых. Они появились достоверно с юры, но только в меловых отложениях они многочисленны и разнообразны. Представителями птицетазовых являются роды *Iguanodon* и *Stegosaurus*.

Представители рода *Iguanodon* (рис. 98—13) — громадные двуногие, пальцеходящие ящерицы, достигавшие 18 м длины от макушки черепа до кончика хвоста. Трехпалые задние ноги были крупнее передних. Последние несли пять хорошо развитых пальцев, третий из которых по длине преобладал над остальными, а первый противопоставлялся остальным и имел толстую, заостренную конечную фалангу, служившую, по-видимому, орудием защиты.

Череп игуанодона сравнительно небольшой, сжатый с боков, с крупными носовыми отверстиями, расположенными по сторонам конца морды и очень большими боковыми височными дырами, был расположен под почти прямым углом к позвоночнику. На внешней стороне челюстей, в общем желобе, располагались крупные, покрытые эмалью, листикоподобные зубы. Опистоцельные шейные позвонки не имели ребер и отростков. Ранний мел.

Представитель рода *Stegosaurus* (рис. 98—8) имел тело, опирающееся на четыре конечности, из которых передние были короче задних. На спине имелось до 12 больших треугольных пластин, расположенных в один или два ряда. На конце хвоста было четыре пары длинных шипов.

Небольшой череп напоминал птичий, многочисленные зубы располагались в один ряд. В позвоночнике передние позвонки амфицельные, спинные — платицельные (плоские с обеих сторон). Спинные отростки позвонков сильно развиты. В плечевом поясе лопатка имеет расширенный нижний конец. Расширенное сверху плечо сужено книзу, локтевая кость высоко поднята над лучевой. Подвздошные кости вытянуты по позвоночнику и плотно прилегают к крестцу, образованному четырьмя позвонками. Юра.

Кроме описанных форм, чрезвычайно интересны позднемеловой утконосый динозавр *Mandschurosaurus* (рис. 101), найденный в Сибири, а также рогатые динозавры позднего мела, типичным представителем которых был род *Triceratops* (см. рис. 98—15). Крайне своеобразный облик этого пресмыкающегося особенно подчеркивается наличием костного «воротника», образованного разросшимися в сторону шеи чешуйчатыми и теменными костями.

Динозавры вымерли в конце мезозоя.

5. Подкласс синапсидные (Synapsida)

Синапсидные рептилии — очень древние животные, остатки которых найдены в верхнем карбоне. Большинство пермских ископаемых форм принадлежит к этому подклассу.

Для синапсид характерно наличие одной, нижней, височной впа-

дины, которая у некоторых сильно увеличивается и доходит до теменной кости. Важнейший признак синапсид — дифференцированная зубная система. Среди синапсид совершенствовался четвероногий способ хождения.

Из нескольких отрядов, относящихся к подклассу синапсида, большое значение имеет отряд Therapsida (терапсидные, или звероподобные рептилии), жившие от середины перми до позднего мела. К представителям этого отряда относились многие плотоядные формы, например так называемые зверозубые синапсиды — подвижные хищные животные с дифференцированными зубами. Конечности их по строению напоминали конечности млекопитающих, и расположены они были под туловищем.

Представитель зверозубых *Inostrancevia* (см. рис. 98—3) — крупный хищник, достигавший 3 м длины. В верхней челюсти у него были сильно развиты клыки, спускавшиеся наружу до края нижней челюсти. Уплощенный череп заканчивался спереди межчелюстными, загнутыми вниз костями с острыми резцами. Носовые отверстия располагались на конце морды; глазницы были отодвинуты далеко назад. Конечности несли пять пальцев с мощными когтями. Поздняя пермь.

Синапсиды обладали многими прогрессивными признаками, которые отличают их от подавляющего большинства рептилий и сближают с млекопитающими. К таким признакам относятся: наличие двух затылочных мышцелков, расширение височной впадины, наличие вторичного нёба, дифференцированная зубная система, положение конечностей и связанные с ним изменения в плечевом и тазовом поясах.

КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

По своему строению птицы очень близки к своим предкам — рептилиям, представляя прогрессивную ветвь пресмыкающихся, которые приобрели постоянную температуру тела и приспособились к полету. Сходство с пресмыкающимися выражается у птиц в ряде характерных признаков: кожа их суха и абсолютно лишена желез, череп сочленяется с позвоночником посредством одного мышцелка, правая дуга аорты несет артериальную кровь, мочеполовая система сходна с таковой у рептилий, зародыш птиц развивается почти совершенно одинаково с зародышем пресмыкающихся, конечности имеют межзаястное и межпредплюсневое сочленение.

Наряду с этим у птиц появились прогрессивные черты: относительно очень большой головной мозг (с которым связаны высокая психика, совершенные инстинкты и легко приобретаемые навыки), четырехкамерное сердце, состоящее из двух предсердий и двух желудочков, исчезновение левой дуги аорты, что обусловило несмешанное кровообращение и постоянную высокую температу-

ру тела. Последняя стимулировала всю жизнедеятельность птиц и поставила их в меньшую зависимость от условий среды.

Приспособление к полету сопровождалось изменением общей формы тела, которое превратилось в плотно сбитый обтекаемый комок с облегченными конечностями. Передние из них превратились в крылья. Тело птиц покрылось перьевым покровом, легким и теплым, в костях образовались полости, заполненные воздухом, от легких отошли особые воздушные мешки, чрезвычайно важные при дыхании во время полета.

Класс птиц очень богат видами, их насчитывается около 8500, они представляют собой наиболее молодой класс позвоночных, особенно развившийся в настоящее время.

Характерными особенностями анатомического строения птиц являются следующие:

- 1) наличие перьев — производных эпидермиса, подобных чешуям рептилий;
- 2) передние конечности приспособлены исключительно для полета и преобразовавшиеся в крылья;
- 3) значительное усиление мускулов, действующих в полете (грудные мускулы);
- 4) увеличение поверхности прикрепления мускулов (т. е. грудной кости и ее срединного продольного киля);
- 5) увеличение количества позвонков в крестце, обусловленное тем, что вследствие устранения передних конечностей от поддержания тела на земле на долю задних выпало нести весь вес тела на твердой почве;
- 6) срастание всех позвонков длинного крестца между собой и с вытянутой длинной подздошной костью, что создало прочную опору в тазе для задних конечностей;
- 7) образование клюва, возникшего из твердых челюстей с роговым покровом;
- 8) увеличение подвижности шеи, в которой позвонки вместо первоначально амфицельных стали опистоцельными с особой, седлообразной формой сочленовных поверхностей; число позвонков тоже увеличилось;
- 9) облегчение и одновременно упрочение скелета, который имеет воздухоносные полости и испытывает сращение многих костей: черепной коробки, тазовых и хвостовых позвонков, шейных ребер с телами позвонков, ключиц, образующих дужку, и особенно костей конечностей, где срастаются большая берцовая с редуцированной малой, и голень — частью с предплюсной и частью с плюсной, образуя цевку (рис. 102).

В классе птиц выделяют два подкласса: древних птиц (Palaeognithes) и новых птиц (Neognithes).

Представители древних птиц найдены в юрских литографских

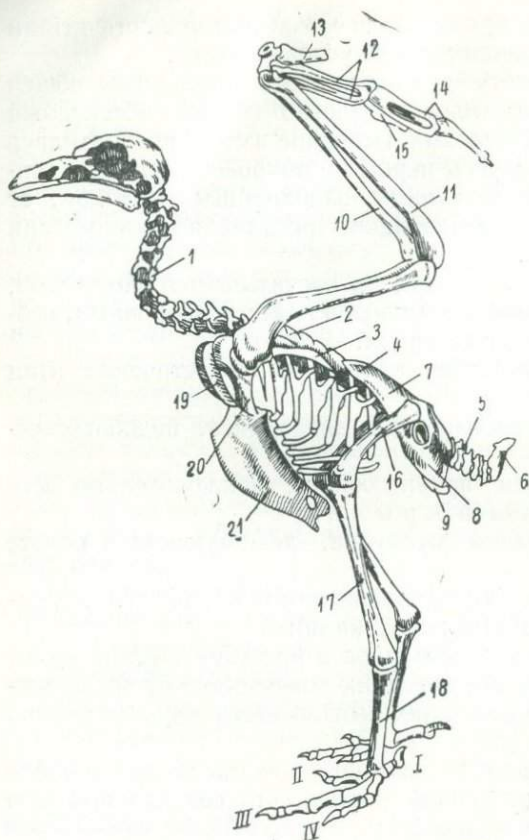


Рис. 102. Скелет стервятника (*Neophron percnopterus*)

1 — шейные позвонки; 2 — грудные позвонки; 3 — лопатка; 4 — крестцовая область; 5 — хвостовые позвонки; 6 — копчик; 7 — подвздошная кость; 8 — седалищная кость; 9 — лобковая кость; 10 — лучевая кость; 11 — локтевая кость; 12 — метакарпальные кости; 13 — фаланга первого пальца; 14 — второй палец; 15 — третий палец; 16 — бедро; 17 — голень; 18 — плюсна; 19 — вилочка (дужка); 20 — коракоид; 21 — киль грудной кости; I—IV — пальцы задней конечности

сланцах, близ города Золенгофена, в Германии. Строение этих первобытных птиц чрезвычайно близко к строению рептилий.

К древним птицам относится род *Archaeopteryx* (рис. 103 — 1). Представители этого рода имели голову без височных впадин с незаметными швами. Развиты удлиненные носовые и предглазничные отверстия, склеротические кольца в глазницах и многочисленные зубы, сидящие в альвеолах челюстных и межчелюстных костей. Амфицельные позвонки несут слабые отростки, ребра небольшие, грудная кость отсутствует. Кости плечевого пояса удлиненные. Передние конечности ящеричного типа, плечо, предплечье и кисть сильно удлинены. На кистях имеются три хорошо развитых пальца с когтями. Кости скелета непневматичные. Длинный хвост превосходил длину всего тела и состоял из

большого количества (около двух десятков) позвонков, каждый из которых поддерживал пару хвостовых перьев. Юра.

Новые птицы (*Neornithes*) включают всех остальных птиц, как ископаемых, так и современных.

Новые птицы характеризуются малым числом (менее десяти) срастающихся позвонков хвоста и веерообразным расположением хвостовых перьев. Среди новых птиц выделяют две группы: а) бегающие (*Ratitae*), имеющие грудную кость без ки-

ля и недоразвитые крылья; б) летающие (*Carinata*) с килеватой грудной костью и хорошо развитыми крыльями.

К первой группе относится род *Hesperornis*, достигавший высоты более метра. Относительно низкая черепная коробка, зубы хорошо развиты, расположены в общем желобке, конической формы, загнутые. Длинная шея заключала седлообразно сочленяющиеся позвонки с верхними и нижними отростками, широкая грудная кость не имела кия. От передней конечности осталась только тонкая плечевая кость. Бедро очень короткое, зато голень удлинена, и вся задняя конечность имела такое строение, при котором тяжесть тела падала на внешний ее край. Это было удобным при плавательных движениях ног. Перепонка, соединявшая все четыре пальца, обращенные вперед, окончательно подтверждает полное приспособление гесперорниса к плаванию, нырянию или хождению по берегу, как это делают современные типично водные птицы. Мел.

Ко второй группе относится род *Ichthyornis* (рис. 103—2).

Типичная летающая птица размером с голубя. Маленькая мозговая коробка, передние концы правой и левой половины нижней челюсти не срастались, скрепляясь хрящом, острые согнутые зубы сидели в отдельных ячейках, грудная кость несла киль, тазовый пояс отличался от такового у гесперорниса незначительной длиной всех костей и другими признаками. Мел.

В третичных и послетретичных отложениях найдены птицы, лишенные зубов. Находки их значительно более часты, но и здесь в ископаемом состоянии известны главным образом водные формы или крупные бегалые, обитавшие на открытых пространствах.

Облик и размеры кайнозойских птиц весьма разнообразны. Многие из них достигали 3—5 м. Громадным был род *Aeruornis*. Представители этого рода имели маленькую голову, короткую грудную кость и трехпалые ноги, берцовые кости которых достигали почти метра в длину. Целые скелеты и яйца эпиорнисов были обнаружены в болотистых отложениях на севере Мадагаскара, а также в других пунктах. Яйца эпиорниса в 3 раза больше яиц страуса, емкость их равна 7,5 л.

Род *Dinornis* (рис. 103—3) включал в себя бегалых птиц, достигавших 3,6 м высоты. Передние конечности атрофированы, задние очень массивны и тяжелы, бедро относительно короткое, четвертого пальца нет. Тяжеловесный таз напоминал таз динозавров. Плейстоцен Новой Зеландии.

Современные птицы известны уже с эоцена. В миоцене они представлены формами почти всех ныне существующих отрядов, которых насчитывают не менее 23 (гагарообразные, трубконосые, веслоногие, аистообразные, гусиные, дневные хищники, куриные, гоадины, журавлиные, голубиные, кукушковые, попуган, совы, дятловые, воробьиные и др.).

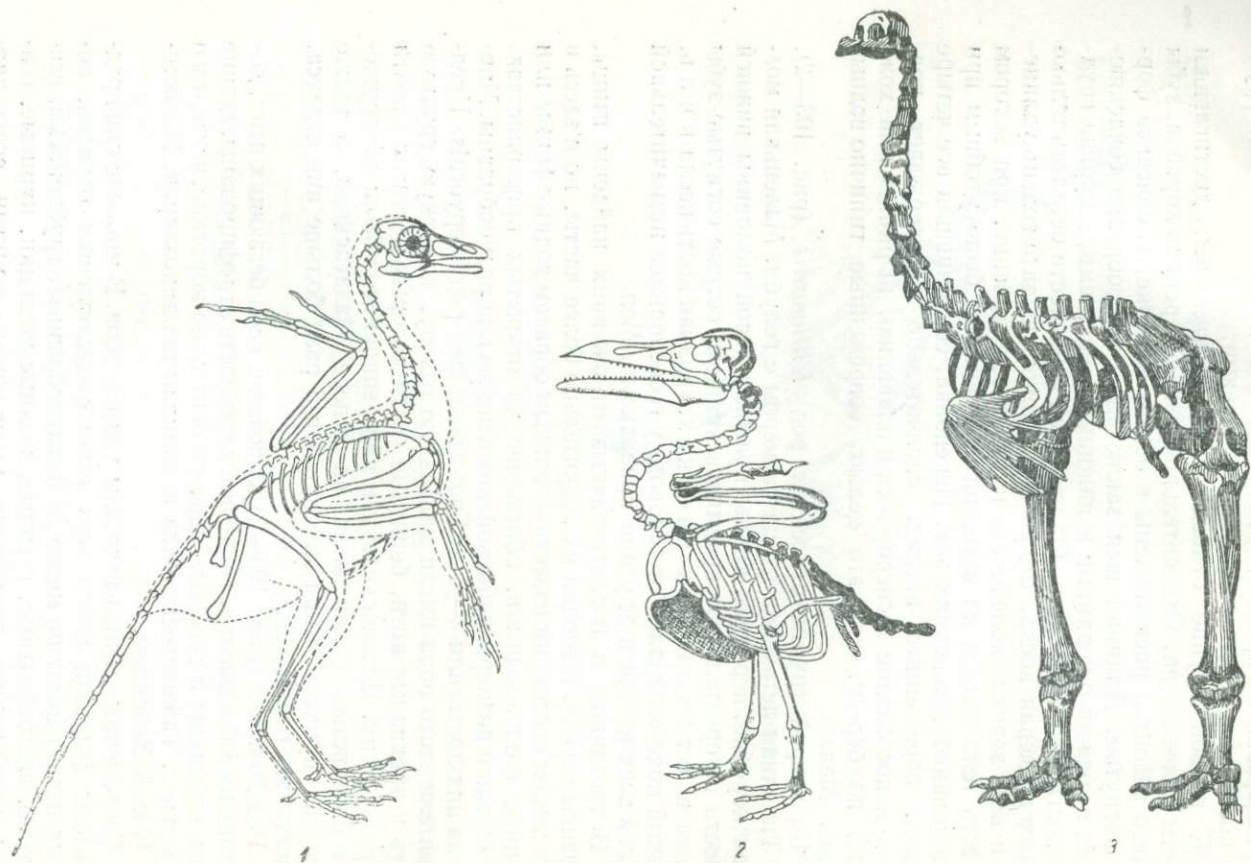


Рис. 103. ПТИЦЫ:

1 — *Archaeopteryx* sp.; 2 — *Ichthyornis* sp.; 3 — *Dinornis elephantopus*

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (MAMMALIA)

Системы органов достигают у млекопитающих наивысшей дифференцировки, а головной мозг очень велик. В мозгу особенно развита кора полушарий из серого мозгового вещества. Поэтому реакции поведения млекопитающих исключительно совершенны.

Млекопитающие имеют сложные органы обоняния и слуха. Орган слуха состоит из наружного, внутреннего и среднего уха, содержащего три слуховые косточки (стремечко, наковальня, молоточек). Наружный слуховой проход окружен барабанной костью. Объемистый орган обоняния заключает много обонятельных раковин и является органом обнаружения пищи, спасения от врагов и т. д.

Чрезвычайно важным моментом, характеризующим прогрессивное развитие млекопитающих, является дифференцировка зубов на резцы, клыки и коренные, а также то, что нижняя челюсть приляется непосредственно к черепной коробке. Пища перерабатывается уже в ротовой полости, отгороженной от носоглоточной полости вторичным нёбом.

Теплокровность, то есть постоянная температура тела, возникла благодаря тому, что млекопитающие приобрели несмешанное кровообращение, у них усилился газообмен и появились терморегулирующие приспособления. Несмешанное кровообращение обеспечивается четырехкамерным сердцем и сохранением одной дуги аорты. Усилению газообмена помогает особая альвеолярная структура легких и диафрагма — мышечная перегородка, делящая полость тела на грудной и брюшной отделы и участвующая во вдохе и выдохе. Появившийся у млекопитающих волосяной покров и кожные железы представляют собой терморегулирующие приспособления. Более совершенными стали пищеварительная, дыхательная и кровеносная системы млекопитающих. Весь обмен веществ и жизнедеятельность млекопитающих повышены, благодаря этому млекопитающие стоят в меньшей зависимости от условий среды, нежели пресмыкающиеся и земноводные.

Быстрому прогрессивному развитию млекопитающих способствовало также живорождение (его нет только у некоторых низших форм), а также питание зародыша в утробе матери через плаценту — особый орган в теле матери. После рождения детеныш млекопитающих вскармливается молоком, выделяемым специальными млечными железами.

В скелете млекопитающих характерно простое строение нижней челюсти (она состоит лишь из зубной кости), присутствие синапсидной скуловой дуги, наличие двух затылочных мышцелков, постоянное число (семь) шейных позвонков и наличие голеностопного и предплечно-запястного сочленения в стопе и кисти. Высокая организация и совершенная психика млекопитающих помогли им вытеснить господствовавших до кайнозоя пресмыкающихся и занять

основные среды обитания. Млекопитающие произошли от примитивных представителей синапсидных рептилий, имевших ряд общих черт с земноводными.

Подавляющее большинство ныне живущих млекопитающих — высшие млекопитающие — имеют плаценту. Плацента с ее кровеносными сосудами устанавливает тесную связь с сосудами зародыша, который снабжается через плаценту кислородом и питанием. Головной мозг млекопитающих характеризуется тем, что большие полушария мозга разрастаются вверх и назад и закрывают средний мозг и даже мозжечок.

Скелет млекопитающих во взрослом состоянии почти полностью окостеневаает и в нем почти не остается хряща. В противоположность костям, которые растут в длину и в сочленовных концах состоят из хрящей, сочленовные концы костей млекопитающих состоят из костных тканей, между которыми есть хрящевая прослойка. Рост кости продолжается до тех пор, пока она не достигнет определенных размеров, после чего хрящевая прослойка исчезает.

В шейном отделе позвоночника млекопитающих почти всегда семь позвонков с очень укороченными ребрами. В грудном отделе 12—15 позвонков с ребрами, ниже идут 5—7 поясничных позвонков, лишенных ребер. Еще ниже расположены крестцовые позвонки числом от двух до пяти. Хвостовых позвонков может быть до трех десятков.

Грудина млекопитающих выполняет более важную роль, чем грудина у рептилий, к ней прикрепляются самые длинные грудные ребра, называемые и с т и н н ы м и. Ребра, не доходящие до грудины, называются л о ж н ы м и. Для млекопитающих характерно увеличение мозговой коробки, обусловленное значительным разрастанием головного мозга. Непарный глаз отсутствует. Нет заднеглазничной кости, а у представителей примитивных млекопитающих глазница сзади не замкнута. У многих она впоследствии становится замкнутой, но заднеглазничная кость не восстанавливается.

У млекопитающих один краевой ряд зубов, в котором различаются р е з ц ы (incisivi), к л ы к и (canini), п р е д к о р е н н ы е (praemolares) и к о р е н н ы е (molares) (рис. 104—1).

Предкоренные и коренные зубы иногда называются щ е ч н ы м и. За исключением коренных, зубы высших млекопитающих сменяются: вместо м о л о ч н ы х появляются п о с т о я н н ы е. У примитивных плацентарных в каждой половине, каждой челюсти три резца, один клык, четыре предкоренных и три коренных зубов, т. е. 44 зуба.

Состав зубной системы выражается так называемой зубной формулой, имеющей вид дроби, числитель которой указывает количество резцов, клыков, предкоренных и коренных зубов в одной половине верхней челюсти, а знаменатель — то же для одной половины ниж-

ней челюсти. Примером может служить формула зубной системы примитивных млекопитающих:

$$\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3} \times 2 = 44.$$

Чтобы обозначить различные группы зубов, употребляют начальные буквы латинских названий зубов: I — резцы, С — клыки, Р — предкоренные и М — коренные. Нумеруют зубы спереди назад, прибавляя к буквенному обозначению номер зуба. При этом номер зуба ставят выше строки, если зуб в верхней челюсти, ниже строки ставят номер зуба нижней челюсти. Например, М² будет означать второй верхний коренной зуб.

Функция резцов — откусывание пищи, разрывание ее — падает на долю клыков, которые имеют остроконическую форму. Размельчение пищи на мелкие кусочки производят щечные зубы. Типичные зубы млекопитающих, по-видимому, развились из простых конических зубов пресмыкающихся, и это видно из простой формы резцов и клыков. Предкоренные и коренные зубы, по-видимому,

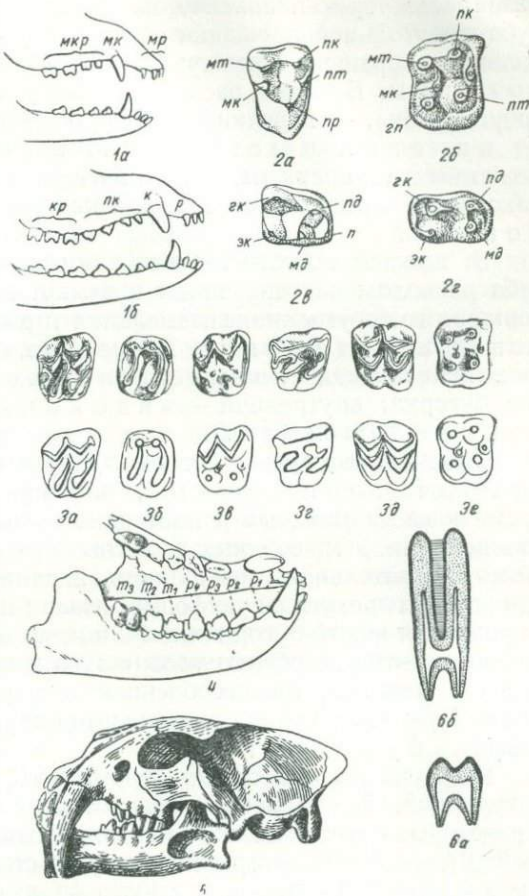


Рис. 104. Особенности строения зубов млекопитающих:

1 — типы зубов и количество их у примитивных плацентарных: а — молочные зубы (мр — молочные резцы, мк — молочные клыки, мкр — молочные предкоренные), б — постоянные зубы (р — резцы, к — клыки, пр — предкоренные, кр — коренные); 2 — коренные зубы примитивных плацентарных, а б — правые верхние коренные, в г — левые нижние коренные, гл — гипокон, мт — метакон, мк — метаколюль, пк — паракон, пт — протоколюль, пр — протокон, эк — эндоконид, эк — гипоконид, мд — метакоид, п — параконид, пд — протокоид); 3 — различные зубы верхних коренных зубов копытных: а — бунодонтный тип, б — селенодонтный, в — лофодонтный, г — буноселенодонтный, д — лофобунодонтный, е — лофоселенодонтный; 4 — *Canis lupus* (современный волк); хищные зубы заштрихованы; 5 — череп — саблезубого тигра (*Machairodus cultridens*); 6 — схема низкокоронкового (а) и высококоронкового (б) зубов; дентин показан точками; эмаль — черным; цемент — горизонтальной штриховкой

развились через появление на поверхности каждого коренного зуба треугольной площадки с тремя бугорками. Вершина треугольника обращена к языку, бугорок у вершины называется *протоконом*. Бугорки, расположенные у противоположного края треугольника, — передний и задний — называются соответственно *параконом* и *метакон*. Между описываемыми бугорками может быть еще пара маленьких бугорков: между протоконом и параконом — *протоконолюль*, а внутри от метакона — *метаконюль*.

В нижней челюсти треугольная площадка нижнего коренного зуба расположена основанием к языку, вершиной — к щеке. Бугорки этого треугольника называются *протоконид*, *параконид* и *метаконид*. Кроме этого, сзади зуба обычно есть пониженная площадка, называемая *пяткой*. На пятке могут быть два бугорка: внутренний — *эндоконид* и наружный — *гипоконид* (рис. 104—2).

Описываемые зубы с довольно острыми бугорками называются *бугорчатотрежущими*, они присутствуют в настоящее время у насекомоядных и плотоядных животных с очень слабыми изменениями. У травоядных животных этот тип зубов весьма усложнился. Жевательная поверхность верхних и нижних коренных приняла четырехугольную форму, позади протокона на верхнем зубе появился новый бугор *гипокон*, на нижних зубах произошло поднятие пятки до общего уровня зуба и исчез параконид. Эти изменения явились приспособлением к перетиранию растительной пищи. Зубы такого типа с невысокими округленными бугорками называются *бунодонтными*.

У других млекопитающих форма бугорков делается вытянутой полулунной. Такие зубы называются *селенодонтными*. В некоторых случаях между изолированными бугорками образуются гребни (*Iophos* — гр. — гребень), и зубы становятся *лофодонтными* (рис. 104—3).

Кроме описанных типов зубов млекопитающих, могут быть также смешанные их типы.

Строение поясов конечностей и самих конечностей у млекопитающих весьма изменилось по сравнению с таковыми у рептилий. Конечности удлинились и находятся под туловищем, в связи с чем колено обращено вперед, а локоть — назад. Конечности как бы подпирают туловище, избавляя мускулы от излишнего напряжения. Почти у всех млекопитающих плечевой пояс не имеет таких элементов, как коракоид и межключица. От коракоида есть лишь маленький остаток под лопаткой. На лопатке имеется длинный гребень. Тазовый пояс включает подвздошную кость, находящуюся впереди вертлужной ямки. В запястье и в предплюсне кости малы и коротки. Интересно отметить, что первый палец конечностей примитивных плацентарных имел отклонение от остальных пальцев, по-видимо-

му, потому, что эти плацентарные могли хвататься за ветви. Класс млекопитающих (Mammalia), заключающий около 4000 видов, в настоящее время делится на три подкласса, объем которых отличен друг от друга.

1. Подкласс первозвери (Prototheria) включает лишь ехидну, проехидну и утконоса. Это очень примитивные клоачные звери, откладывающие яйца. В их строении есть ряд черт, характерных для пресмыкающихся. До наших дней они сохранились только в Австралийской зоогеографической области.

2. Подкласс низшие звери (Metatheria). Небольшая группа млекопитающих, рождающих живых детенышей. Анальное отверстие обособлено. Детеныши рождаются недоношенными и проходят следующие этапы своего развития (донашиваются) в особой сумке на животе матери. Ныне они обитают только в Австралии и Южной Америке.

3. Подкласс высшие звери, или плацентарные (Eutheria). К этому подклассу относится подавляющее большинство современных млекопитающих. Для них характерно то, что у зародыша имеется особый орган — п л а ц е н т а, связывающая его с телом матери весь период утробного развития. Благодаря плаценте осуществляется дыхание и питание зародыша в теле матери, детеныши рождаются довольно высокоразвитыми. Плацентарные обладают хорошо развитым головным мозгом. Из многочисленных отрядов этого подкласса наиболее примитивным является отряд насекомоядных.

1. Подкласс первозвери (Prototheria)

Для первозверей характерны чрезвычайно примитивные черты: 1) размножение путем откладывания крупных яиц, богатых питательным желтком; 2) отсутствие сосков (млечные железы устроены как типичные трубчатые железы и открываются наружу многочисленными отверстиями на особых участках брюшной стороны тела, с которых детеныш слизывает молоко); 3) кишечник и мочеполовой синус не имеют самостоятельных отверстий, а впадают в клоаку; 4) в головном мозгу нет мозолистого тела (что является признаком, общим у первозверей с сумчатыми); 5) в плечевом поясе большое сходство с таковым у рептилий: есть надгрудинник, большая самостоятельная кость — коракоид, прокоракоид; 6) температура тела низкая, колеблющаяся от 26° до 34°C; 7) на лопатке нет присущего другим млекопитающим продольного гребня; 8) у некоторых форм к лобковым костям в тазовом поясе спереди причленяются парные сумчатые кости (как у сумчатых); 9) зубов у первозверей нет, мягких губ тоже, челюсти покрыты роговым клювом. Только у молодых утконосов имеются рудиментарные коренные зубы, весьма сходные с зубами древних многобугорчатых млекопитающих мезозоя.

Многобугорчатые — группа своеобразных животных, живших с поздней юры до раннего эоцена. Зубы ее представителей снабжены многочисленными бугорками, в верхней и нижней челюсти имеется по два сильных резца. Зубы многобугорчатых говорят о том, что эти животные питались корой, шишками и другими частями мезозойских растений, измельчая эту грубую пищу коренными зубами. Зубы молодых утконосов, похожие на коренные зубы многобугорчатых, являются в ряду других сходных черт признаком возможного происхождения современных первозверей от многобугорчатых.

2. Подкласс низшие звери (Metatheria)

По внешнему строению низшие звери (сумчатые) очень разнообразны, но у них имеется ряд общих и очень своеобразных признаков: 1) плацента есть лишь у некоторых форм и у большинства отсутствует, в связи с чем детеныши сумчатых рождаются очень маленькими и не могут даже сосать молоко матери. Насаженные матерью на соски, они повисают на них, держась благодаря срастанию краев рта; молоко вспрыскивается им в рот особой сократительной мышцей. При этом гортань детеныша имеет своеобразное строение: она приподнята и прижата к хоанам, но так, что это не мешает дыханию детенышей; 2) почти у всех сумчатых на животе имеется особая кожная сумка и пара сумчатых костей, отходящих от лобкового сочленения и поддерживающих брюшную стенку тела; 3) примитивный мозг не имеет мозолистого тела, которое характерно для всех высших млекопитающих; 4) в зубной системе сменяется лишь один предкоренной зуб, остальные вырастают однажды на всю жизнь; 5) температура тела не строго постоянная; она выше, чем у первозверей, но ниже, чем у плацентарных.

В современной фауне известно около 180 видов сумчатых, из которых большинство насекомоядных, но есть хищные и всеядные формы. Типичные представители — различные кенгуру, сумчатые белки, сумчатый волк, сумчатый крот, американский опоссум и др.

Первые сумчатые, по-видимому, были древолазающими формами, об этом говорят различные внешние признаки, особенно характер конечностей. Все сумчатые делятся на многорезцовых и двурезцовых.

Представители многорезцовых относительно примитивнее, нежели двурезцовые сумчатые. У них может быть до пяти верхних резцов, как это наблюдается у современного американского опоссума. Остатки животных, близких к опоссуму (р. *Didelphus*), были найдены в верхнем мелу.

В Южной Америке, отделившейся в мелу и долго существовавшей изолированно, сумчатые распространились очень широко, были крупными формами, и их зубная система близка к зубной системе плотоядных высших млекопитающих.

Австралийские сумчатые, очутившиеся в благоприятных условиях (в Австралии, обособившейся также в мелу, не было плацентарных), дали очень много разнообразных форм. Таковы, например, различные кенгуру, сумчатые белки, вомбат, сумчатый волк и др. Двурезцовые сумчатые имеют лишь один резец в каждой половине нижней челюсти. В верхней челюсти каждая половина несет от одного до трех резцов, клыки рудиментарны, коренные зубы с притупленными бугорками. Пищей им служат плоды.

3. Подкласс высшие звери (Eutheria)

В отличие от сумчатых, многочисленные и разнообразные высшие млекопитающие не имеют сумчатых костей и сумки, благодаря настоящей плаценте детеныши рождаются развитыми и могут сами сосать молоко из сосцов. В головном мозгу сильно развит вторичный мозговой свод. Половины этого свода соединяются мозолистым телом. Зубные смены (молочная или постоянная) хорошо выражены. Температура тела у высших млекопитающих высокая, строго постоянная.

В общем, строение плацентарных и психика их настолько высоки, что они заняли сушу земного шара и сумели приспособиться к существованию в океанах (ластоногие и китообразные), а также проникнуть в воздушную среду (летучие мыши). С начала третичного периода подкласс плацентарных становится господствующей группой наземных позвоночных.

Древнейшие остатки плацентарных известны с позднего мела. Зубная формула примитивных плацентарных следующая:

$$\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$$

увеличение зубов наблюдается редко.

ОТРЯД НАСЕКОМОЯДНЫЕ (INSECTIVORA)

Наиболее примитивные плацентарные, мелкие или небольшие животные (ежи, кроты и др.) со сплошными рядами заостренных зубов, слабо дифференцированных на группы. Передний мозг маленький, без извилин. Конечности обычно пятипалые с небольшими когтями. В ископаемом состоянии известны с позднего мела. Некоторые насекомоядные имеют сходные черты с древними приматами. Отряд насекомоядных — исходная группа, давшая начало другим основным группам высших млекопитающих.

ОТРЯД РУКОКРЫЛЫЕ, ИЛИ ЛЕТУЧИЕ МЫШИ (CHIROPTERA)

От древних насекомоядных, по-видимому, произошел очень специализированный отряд летучих мышей, или рукокрылых. Возможно, что они — ветвь насекомоядных, представители которых приспособились к полету. Между удлинненными пальцами передних конечностей они выработали кожную перепонку, лишенную волосного покрова. Все пальцы передних конечностей летучих мышей (за исключением первого) чрезвычайно удлинены, и между ними и между боками тела и задними конечностями натянута летательная перепонка, включающая в себя и хвост. Грудина летучих мышей несет невысокий киль, к которому прикрепляются мощные мышцы, опускающие крылья. Высокого развития достигли у летучих мышей ключицы. Строение зубов их близко к строению зубов древних насекомоядных. Коренные сохранили треугольную форму, что говорит, по-видимому, о происхождении от древнего типа с трехбугорчатыми зубами. Клыки хорошо развиты, первый предкоренной сократился.

ОТРЯД ХИЩНЫЕ (CARNIVORA)

Хищные представляют собой животных с закругленной или несколько удлинненной головой с пятипальными или четырехпальными конечностями, длинным хвостом и хорошо развитой своеобразной зубной системой. В ней имеются большие острые клыки, бугорчатые коренные зубы с острыми режущими краями и небольшие, относительно слабые, резцы. Первый истинный коренной зуб в нижней челюсти, а также задний ложнокоренной — в верхней выдаются своей величиной среди других зубов и называются х и щ н ы м и зубами (рис. 104—4).

Все передние и все остальные предкоренные зубы несут заостренные бугры. У хищных хорошо развита мозговая коробка и мозг, в котором сильно развиты полушария переднего мозга, покрытые извилинами. В передних конечностях три кости запястья слиты в одну кость, которая служит опорой лучевой кости. Некоторые из хищников хорошо бегают (представители семейства псовых), другие передвигаются быстрыми прыжками (семейство кошек). В связи с образом жизни у них хорошо развиты когти, иногда втяжные. В отряде выделяют три подотряда: 1) древние хищники, или креодонты (Creodonta), 2) новые хищники, или фиссипедии (Fissipedia), и 3) ластоногие (Pinnipedia).

1. Креодонты (Creodonta) появляются в начале палеоцена и достигают наивысшего расцвета в эоцене. После этого начинается их постепенное сокращение, параллельно которому шло распространение новых хищников (более совершенных) — фиссипедий. К олигоцену креодонты почти совершенно вымирают.

Мозговая коробка креодонтов была маленькой. Зубная система вначале была полной и коренные зубы в ней были бугорчато-режущими. Впоследствии в зубной системе произошли значительные изменения, в частности, редуцировались зубы, расположенные позади хищных.

2. Новые хищники, или фиссипедии, появившись в позднем эоцене, стали господствующими животными в олигоцене. К миоцену они представляли собой единственную группу хищных.

Начиная с олигоцена фиссипедии дали много новых форм, очень разнообразных по облику и строению, например семейство кошек (Felidae), существующее с олигоцена доныне. Представители кошек — наиболее специализированные хищники со втяжными когтями, с короткой мордой и исключительно сильными хищными зубами. Зубная формула кошек сокращенная:

$$\frac{3. 1. 3. 1}{3. 1. 2. 1} \times 2 = 30.$$

Отсутствуют зубы с перетирающей поверхностью.

С олигоцена до плейстоцена существовала группа саблезубых кошек, представителем которых является род *Machairodus* (рис. 104—5), живший со среднего миоцена до раннего плейстоцена (Евразия). Верхние клыки махайродуса были очень длинны, челюсти раздвигались почти до прямого угла. Скелет махайродуса типичен для кошачьих. Над коготными фалангами махайродуса были большие чехлы.

Из других форм к подотряду новых хищников относятся: семейство собак, семейство медведей, семейство куниц, семейство енотов, семейство гиен и семейство виверр.

3. Ластоногие (Pinnipedia) объединяют хищников, приспособившихся к обитанию в водной среде. Тело их стало удлинненным, вальковатым, а парные конечности изменились в плавательные ласты. Форма зубов однообразная, коническая (за исключением зубов моржей). Ластоногие — своеобразная ветвь хищных, представителями которой являются тюлени, моржи. Остатки их известны с миоцена.

Надотряд копытные (Ungulata)

К этому надотряду относятся парно- и непарнокопытные.

От примитивных меловых насекомоядных произошли, подобно хищным, различные травоядные копытные, самые примитивные из которых близки к древним хищникам. Копытные, по данным палеонтологии, не являются единой группой, однако между представителями отдельных отрядов имеется много сходных черт, приобретение кото-

рых обусловлено более или менее одинаковыми условиями существования.

Так, все копытные приспособились к быстрому передвижению и к питанию травой, что чрезвычайно сказалось на строении их конечностей и зубной системы.

На примере строения лошади можно видеть, как изменились конечности копытных в связи с приспособлением к жизни на открытых степных пространствах. Современная лошадь имеет тонкие и длинные ноги с роговыми чехлами на последних фалангах третьих пальцев — копытами. Копыто — видоизмененный коготь. Приводящие в движение конечности мускулы находятся главным образом в верхней части ног. Дистальным частям конечностей движение передается при помощи тонких сухожилий. Строение передней конечности таково, что локтевая кость сильно редуцирована и срослась с лучевой костью. Лучевая кость увеличена и принимает на себя всю тяжесть. В задней конечности всю тяжесть тела принимает на себя большая берцовая кость, тогда как малая почти совершенно отсутствует. Исчезновение малой берцовой и локтевой костей привело к тому, что нога лошади потеряла способность вращательного движения (такое движение возможно при совместном действии локтевой и лучевой костей). Поэтому суставы конечностей лошади движутся только в одной передне-задней плоскости, что является приспособлением для быстрого бега.

В процессе эволюции лошади одновременно с удлинением конечностей происходило постепенное удлинение шеи и головы животного, так как ему приходилось, стоя на длинных ногах, щипать траву на земле и при этом окидывать взглядом по возможности большее пространство. Поэтому череп лошади очень длинен. Удлиненная голова позволила поместиться высоким жевательным зубам. Передние зубы лошадей несут функцию захвата пищи, они довольно далеко отстоят от других (предкоренных и коренных) зубов, пережевывающих ее. Промежуток между передними и предкоренными зубами лошадей называется *д и а с т е м о й*.

Зубы лошади имеют очень высокую коронку (рис. 104—6), очертание их квадратное. Клыки редуцируются. На жевательной поверхности коренных зубов располагаются эмалевые гребни и площадки дентина и цемента. Эмаль представляет собой самое твердое вещество в теле животных. Будучи самым твердым элементом зуба, она выдается гребнями на его поверхности, когда зуб стирается, снашивается. Предкоренные зубы в большинстве своем тоже приобретают строение коренных. Оба типа зубов служат для перетирания жесткой пищи. Благодаря переходу к растительной пище бугорчато-режущие зубы преобразовались в бунодонтные с их четырехугольной жевательной поверхностью. Древние предки лошади имели бунодонтные зубы, но большинство копытных в процессе эволюции приобрели лунчатые (селенодонтные) и гребенчатые (ло-

фодонтные) зубы. Зубы древних копытных имели низкую коронку, но впоследствии у многих копытных развились высококоронковые зубы, в которых между гребнями находился цемент. Предкоренные зубы многих копытных расширились и жевательная поверхность их увеличилась, и это способствовало усилению жевательной функции зубов. Предкоренные зубы при этом становились похожими на коренные.

Типичные копытные касаются почвы только концами пальцев, среди которых боковые (относительно короткие) понемногу редуцируются, переставая опираться на землю. Редукции подвергся сначала первый внутренний палец, исчезнувший первым. Редукция других пальцев происходила у некоторых копытных так, что третий палец оставался самым длинным, а остальные исчезали. У других оставались третий и четвертый пальцы, постепенно увеличивавшиеся в длину, тогда как второй и пятый уменьшались и исчезали. Первый из описанных способов редукции присущ непарнокопытным, второй — парнокопытным.

Благодаря удлинению костей пясти и плюсны, увеличивавшихся соответственно остающимся длинным пальцам, у копытных появился новый сегмент конечностей — третий, благодаря которому конечность стала длиннее. Кости пясти и плюсны, соответствующие редуцирующимся пальцам, уменьшались и сохранялись, например, у лошади в виде тонких (грифельных) косточек (рис. 105—1).

Наиболее примитивными формами копытных палеоцена и эоцена являются так называемые кондилартры, представителем которых служит род *Phenacodus* (рис. 105—2), живший в раннем эоцене. Облик фенакодуса соединяет в себе черты хищных и копытных животных с преобладанием хищных черт. Фенакодус имел примитивные конечности с пятью пальцами, из которых средние три были крупнее двух боковых. Косточки пясти и плюсны немного удлинлись. Концевые фаланги пальцев несли копыта. Длинный низкий череп фенакодуса очень похож на череп примитивных креодонтов. Сходство с хищными еще более подчеркивается наличием сильно развитых клыков. Коренные зубы несли по шесть бугорков. Таким образом, фенакодус обладал зубной системой, в которой коренные зубы находились в начальной стадии приспособления к питанию жесткой растительной пищей.

Другими древнейшими копытными, встречающимися с раннего палеоцена до начала олигоцена, были так называемые амблиподы — массивные, крупные, тяжеловесные животные с пятипальными колоннообразными конечностями, маленьким головным мозгом и лофодонтными зубами с низкой коронкой (рис. 105—3).

Амблиподы были довольно скоро вытеснены более прогрессивными копытными в конце эоцена.

Чрезвычайно своеобразные копытные населяли Южную Америку в эоцене, миоцене и до конца плейстоцена. Эти копытные об-

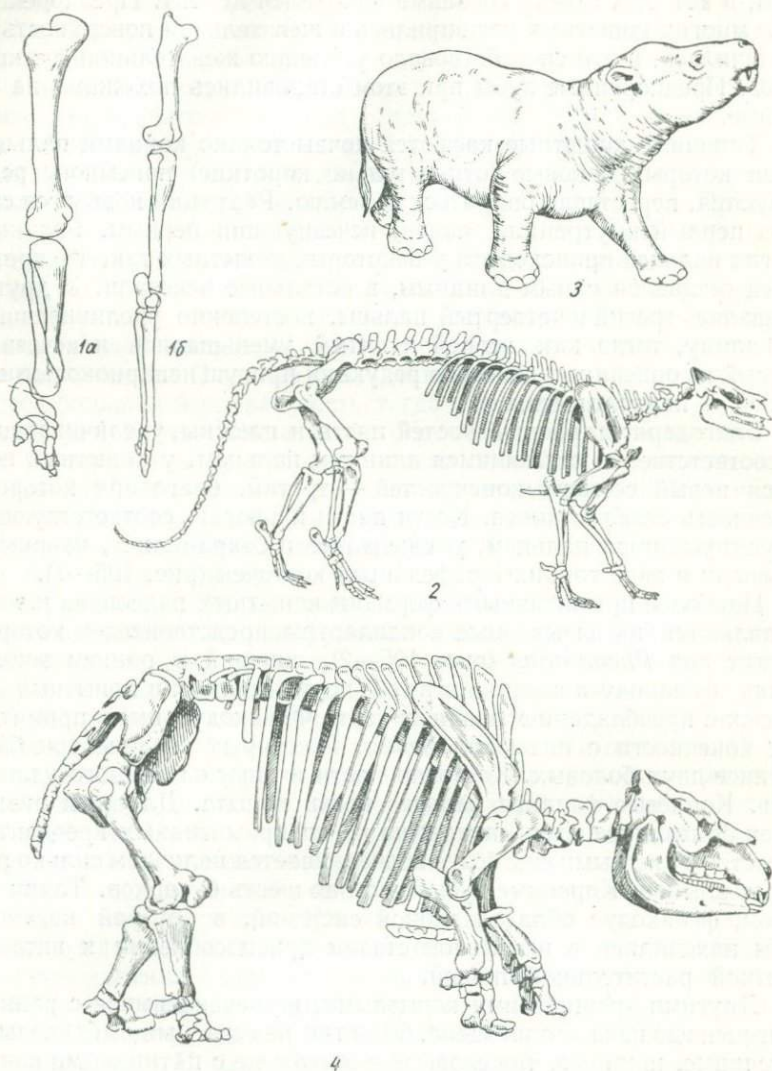


Рис. 105. Хоботные и копытные:

1 — задние конечности слона (а) и лошади (б); 2 — *Phenacodus* sp.; 3 — представитель амблипод (*Coryphodon* sp.); 4 — *Toxodon* sp.

разовали многочисленные и разнообразные формы, называемые нотоунгулятами, или «южными копытными». Среди нотоунгулят были формы, напоминавшие по своему облику таких копытных, как носороги, гиппопотамы и др. Примером может служить род *Toxodon*, живший в плиоцене и плейстоцене. Он напоминал некоторых носорогов, был крупным (до 3 м) носорогоподобным животным. У него были тяжелые, массивные локтевая и малая берцовая кости и в то же время имелись признаки типичных копытных — три пальца на каждой ноге и отсутствие ключицы (рис. 105—4).

ОТРЯД НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ (PERISSODACTYLA)

В современной фауне к непарнокопытным относятся лошади, тапиры и носороги. Туловище непарнокопытных опирается главным образом на третий палец конечности, через который проходит ее ось. Боковые пальцы большей частью исчезают нацело, оставляя лишь маленькие грифельные косточки. Древнейшие формы имели по четыре пальца на передних конечностях и по три — на задних. Впоследствии пальцы передней ноги редуцировались до трех, а у представителей семейства лошадей постепенно уменьшились и исчезли боковые пальцы на обеих ногах. У непарнокопытных нет ключицы.

Примитивные формы имели коренные бунодонтные зубы, на верхних было по шести бугорков, на нижних — по четыре. Позднее у более новых форм появились лофодонтные зубы. Древнейшие представители непарнокопытных обладали низкоронковыми зубами, а носовые кости черепа сильно выступали над носовыми отверстиями.

Семейство лошадей — наиболее изученная группа млекопитающих, филогения которых тщательно прослежена. Родоначалником является род *Eohippus* из нижнего эоцена. Эогиппус был маленьким животным, череп которого был относительно невелик, глазницы в нем были приблизительно на равном расстоянии от переднего и заднего его концов. Имелась короткая диастема, коренные зубы были квадратными, но с низкой коронкой. На передних ногах четыре пальца достигали земли, на задней было три пальца. На всех фалангах были копыта. В общем, ноги эогиппуса еще не были приспособленными к быстрому передвижению по степям и открытым пространствам, а зубы его позволяют сделать предположения, что эогиппусы обитали в лесах (рис. 106—1).

В нижне- и среднеолигоценовых отложениях Северной Америки были найдены остатки копытного (р. *Mesohippus*), достигавшего размеров крупной овцы. У него были трехпалые передние и задние ноги, но в них имелся остаток пятой пястной косточки. Кости лясти и плосны, соответствующие функционирующим трем пальцам, стали

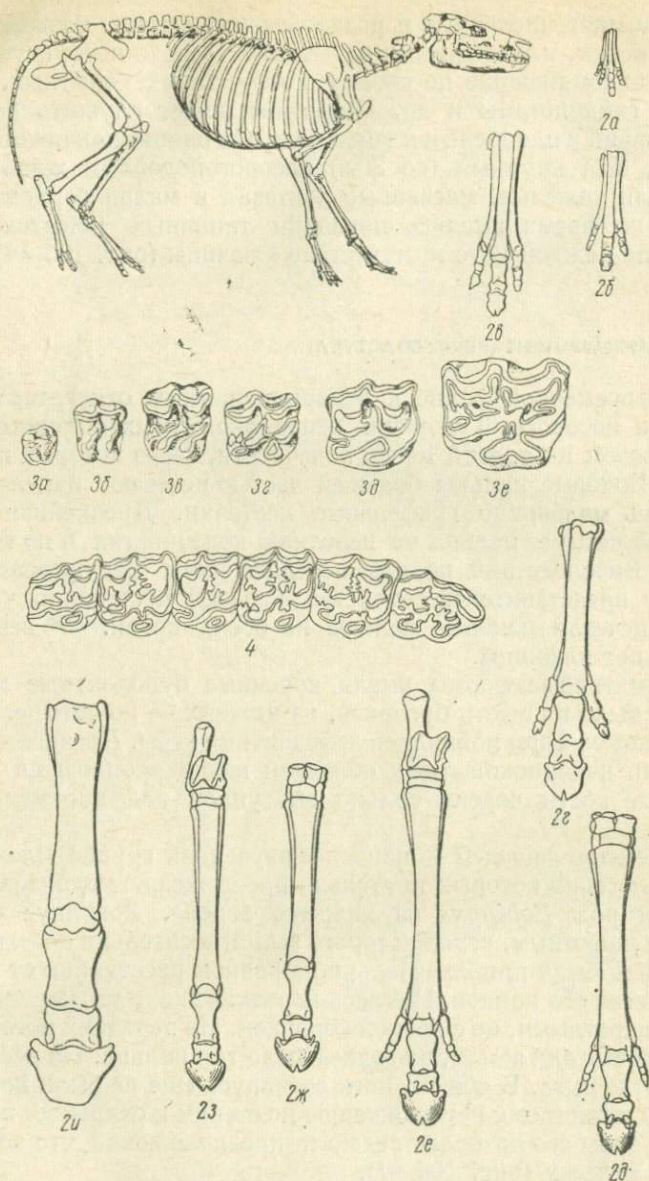


Рис. 106. Непарнокопытные:

1 — *Eohippus* sp.; 2 — передние конечности различных *Equidae* ($X^{1/2}$) (а — *Eohippus*, б — *Mesohippus*, в — *Miohippus*, г — *Meryhippus*, д — передняя и е — задняя конечности *Hipparion*, ж — передняя и з — задняя конечности *Pliohippus*, и *Equus*); 3 — правые верхние коренные зубы различных *Equidae* (а — *Eohippus*, б — *Mesohippus*, в — *Parahippus*, г — *Meryhippus*, д — *Pliohippus*, е — *Equus*); 4 — *Hipparion* (коренные и предкоренные зубы правой половины верхней челюсти)

у мезогиппуса длиннее. Более длинной стала диастема. Зубы были еще довольно низки, но почти все предкоренные уже стали походить на коренные, так как жевательная поверхность их увеличилась.

Род *Parahippus*, известный из нижнего миоцена Северной Америки, был уже отличен от предыдущих: лицевой отдел черепа удлинился, глазница, открытая сзади у древних форм, была у парагиппуса частично замкнутой отростком лобной кости, в челюсти образовалась длинная диастема, коренные зубы стали выше и сложнее — между их гребнями появился цемент.

Парагиппус дал род *Meryhippus*, остатки которого приурочены к среднему и верхнему миоцену и нижнему плиоцену Северо-Американского континента. Меригиппус имел высокие коренные зубы призматической формы с хорошо развитым цементом. Ноги меригиппуса были длиннее, а боковые пальцы в них стали еще короче. От меригиппуса, по-видимому, произошел гиппарион (р. *Hipparion*), появившийся в миоцене Северной Америки. Он быстро мигрировал в Азию, Европу и даже в Африку, где жил до начала плейстоцена. Гиппарион имел размеры ослика, зубы его были сложноскладчаты, с высокой коронкой. На передних и задних конечностях было по три пальца.

По-видимому, также от меригиппуса произошел род *Pliohippus*, у которого редукция боковых пальцев зашла очень далеко. Некоторые виды плиогиппуса стали однопальцами, от костей пясти и плосны сохранились только длинные тонкие грифельные косточки. Зубы плиогиппуса имели высокую коронку. Плиогиппус, вероятно,— прямой предок современного рода *Equus*, появившегося в конце плиоцена. В начале плейстоцена род *Equus* распространился в Америке и Европе, но в Америке к концу плейстоцена семейство лошадей полностью вымерло. История развития лошадей показывает, что эти копытные испытали изменение в связи с необходимостью приспособиться к жизни на обширных открытых пространствах, где пришлось питаться травами. В общем, эволюционное изменение лошадей шло по линии увеличения абсолютных размеров тела, удлинения конечностей, исчезновения всех пальцев, кроме одного, утраты способности к вращательному движению конечности, совершенствования зубов и усложнения их строения (рис. 106—2, 3, 4). Наконец, эволюция лошадей показывает, что их головной мозг испытал прогрессивное развитие: в нем увеличались большие полушария, их поверхность (бывшая у эогиппуса гладкой) стала извилистой, складчатой.

Носороги представляют собой семейство неуклюжих, толстокожих и безволосых животных с одним или двумя рогами на носовых или лобных костях. (Рог образуется из эпидермиса кожи и отваливается после смерти животного.) Для носорогов характерны массивные столбообразные трехпалые ноги. Резцы и клыки сильно редуцированы. Современные носороги Индии, Индонезии и Африки пред-

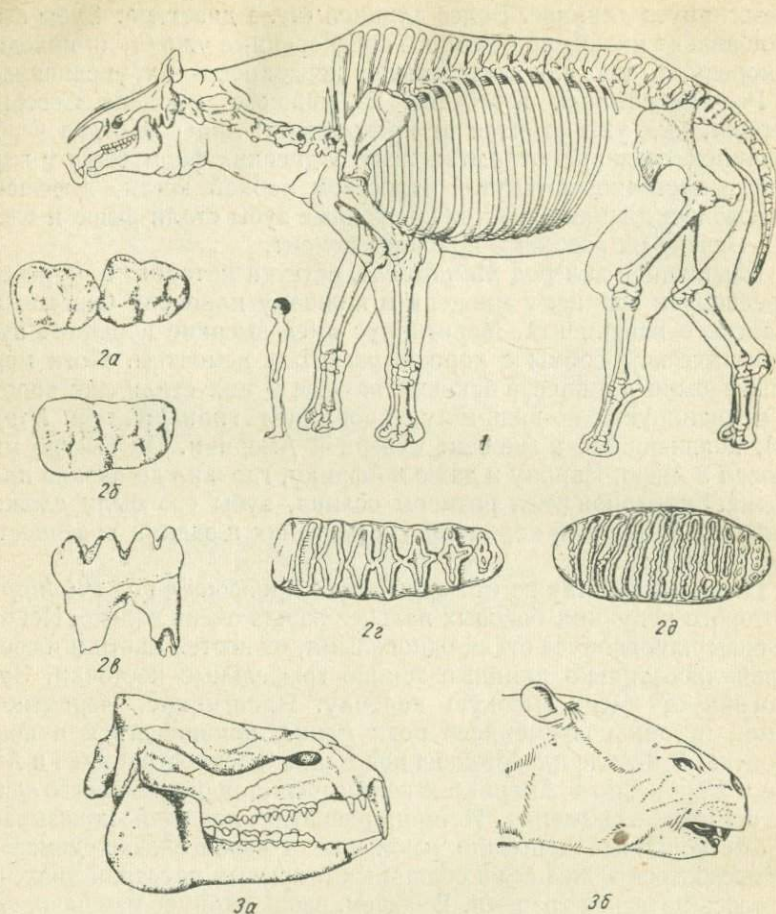


Рис. 107. Носороги и хоботные:

1 — *Indricotherium* sp.; 2 — различные типы зубов хоботных (а — верхние коренные зубы *Paleomastodon beadnelli*, б — коренной зуб *Mastodon longirostri* со стороны жевательной поверхности и в — сбоку, г — коренной зуб африканского слона, д — коренной зуб индийского слона); 3 — *Moeritherium* sp. (а — череп, б — реконструкция головы)

ставляют остатки очень богатой группы, заключавшей разнообразные формы, которые принадлежали, по-видимому, к различным семействам. Так, эоцен и олигоцен был временем, когда на Земле жили примитивные и совершенно непохожие на современных носороги. Они не имели рогов, зубы их (резцы и предкоренные) не были специализированными. Особенно интересно, что некоторые носороги обладали длинной шеей и тонкими ногами, передняя из которых

несла четыре пальца, а задняя — три. Эти носороги были, по-видимому, бегающими животными.

Представители рода *Indricotherium* (рис. 107—1) были гигантскими безрогими носорогами олигоцена и нижнего миоцена. Их длинная шея и конечности, похожие на колонны, позволяли доставать листву высоких деревьев. Рост индрикотерия был свыше 5 м. Настоящие носороги (сем. *Rhinocerotidae*) известны с эоцена. Это были крупные животные с толстыми ногами, на каждой челюсти с каждой ее стороны имелся большой резец в виде бивня.

Предкоренные зубы их были увеличены и уподоблялись коренным.

ОТРЯД ПАРНОКОПЫТНЫЕ (ARTIODACTYLA)

Растительоядные копытные довольно крупных размеров. Третий и четвертый пальцы развиты наиболее сильно и равны между собой. Ось конечности проходит между этими двумя пальцами. Первого пальца нет, второй и пятый маленькие или недоразвитые. Ключица отсутствует. К парнокопытным относятся нежвачные, мозоленогие и рогатые копытные. К нежвачным принадлежат свиньи, и бегемоты, к мозоленогим — верблюды и ламы. К рогатым относятся многочисленные представители парнокопытных, коренные зубы которых имеют плоские жевательные поверхности с хорошо развитыми «лунками». Верхние резцы и клыки отсутствуют. Нижние клыки имеют долотообразную форму резцов. Рогатые имеют сложно устроенный желудок из четырех отделов.

Самые древние остатки парнокопытных найдены в нижнем эоцене.

В конечностях парнокопытных наблюдается парнопалый тип редукции, у многих из них число пальцев сократилось до двух на каждой ноге, при этом пястные или плюсневые кости, соответствующие двум пальцам, слились в одну кость. От других копытных парнокопытные отличаются характером таранной кости (одна из костей предплюсны, противоположная большой берцовой кости, которая подвижно сочленяется с ней). Таранная кость парнокопытных имеет две блоковидные суставные поверхности, в то время как у непарнокопытных суставная поверхность таранной кости имеет только одну блоковидную поверхность, примыкающую к большой берцовой кости. Некоторые парнокопытные имеют примитивный характер зубной системы. Наиболее примитивные из них обладали трехбугорчатыми бунодонтными коренными зубами, в дальнейшем у большинства форм эти зубы стали четырехбугорчатыми.

Большинство парнокопытных имеют селенодонтные или буноселенодонтные зубы, в которых бугорки стали полулунными гребнями.

В начале неогена господствующей группой парнокопытных становится семейство оленей (Cervidae).

Семейство оленей представляет собой одно из важнейших семейств жвачных. Почти все они имеют рога, представляющие сплошные костные ветвящиеся образования, ежегодно отпадающие. Коренные зубы оленей имеют низкую коронку в связи с питанием мягкой растительной пищей. Передняя нога несет маленькие боковые пальцы, значительно уменьшившиеся, но сохранившие свою первоначальную форму. Олени были обильны в позднем плиоцене и плейстоцене. В осадках плейстоцена Западной Европы и СССР часто встречаются ископаемые остатки гигантского оленя (р. *Megaceros*), имевшего огромные рога, расстояние между боковыми концами обоих рогов было более 3 м.

Жирафы имеют небольшие рога, которые не отпадают. Длинные ноги и шея жирафа — приспособление к питанию листьями на деревьях. Их коренные зубы поэтому сохранили низкую коронку. Древнейшие представители известны с миоцена.

Очень важным семейством рогатых парнокопытных является семейство полорогих (Cavicornia). Представители его (быки, бизоны, антилопы, козы, овцы) имеют неветвящиеся рога, состоящие из костного ядра и покрывающие это ядро рогового чехла. Ни чехол, ни костный стержень не отпадают. Зубы полорогих имеют высокую коронку вследствие питания жесткой растительностью. Наиболее древние полорогие известны со среднего миоцена Евразии.

ОТРЯД СИРЕНЫ (SIRENIA)

К сиренам (полукопытным) принадлежат некоторые ископаемые, а также современные травоядные животные, облик которых, а также скелет конечностей и зубная система напоминают копытных. Эти животные — сирены, или морские коровы, даманы.

Сирены — водные животные, тело которых торпедовидно, передние конечности их превращены в плавники, задние редуцировались и не видны снаружи тела. Известны с эоцена, когда представители сирен имели хорошо развитый таз и полную зубную систему. Сирены, по-видимому, произошли от какой-то предковой группы, давшей начало другим полукопытным.

ОТРЯД ХОБОТНЫЕ (PROBOSCIDAЕ)

Хоботные характеризуются особым мускулистым органом — хоботом, представляющим собой сильно удлинённую верхнюю губу и нос, сросшиеся вместе. Кроме того, хоботные обладают сильно развитыми верхними резцами, превращёнными в бивни. Зубная система их в высшей степени своеобразна: кроме бивня в верхней челюсти, с каждой стороны нижней и верхней челюсти имеется по одному боль-

шому коренному зубу. Поверхность коренного зуба плоская, жевательная, зуб по мере снашивания заменяется новым. Тело хоботных велико, очень тяжело и опирается на массивные пятипалые колонноподобные конечности. Пальцы конечностей более или менее срастаются между собою, одеты толстой кожей, лишенной волос, и несут небольшие копытца. В современной фауне к хоботным относятся только два вида слонов: *Elephas indicus* и *Elephas africanus*.

Слоны обладают огромной головой, сидящей на плечах. Длинную шею, при помощи которой слон мог бы дотянуться до почвы, заменяет длинный гибкий мускулистый орган — хобот, им слон набирает воду для питья и может брать очень маленькие предметы с земли. Укороченная шея слона перенесла центр тяжести головы назад, ближе к передним ногам. Вес головы увеличен весом хобота и массивных бивней, достигающих свыше 3 м длины. Голова слонов укорочена в передне-заднем направлении, но увеличена в высоту, и это дает приближение центра тяжести ее к затылочным мышцам, посредством которых голова соединяется с позвоночником. Позвонки, идущие за шеей, имеют длинные отростки, к которым прикрепляются мощные шейные мускулы и протягивающийся от головы эластичный тяж. В черепе сильно утолщены его стенки (особенно верхняя стенка мозговой полости), но при этом стенки черепа имеют ячеистое строение. Крупные ячейки воздухоносны. В общем же мозговая полость в черепе слона относительно невелика в сравнении с огромными размерами черепа.

Бивни являются вторыми спереди верхними резцами. Коренных зубов четыре (в каждой половине каждой челюсти). Это показывает резкое сокращение числа коренных зубов вследствие укорачивания челюстей. Зубная формула слона следующая:

$$\frac{1.0.0.3}{0.0.0.3}$$

Очень крупные зубы слонов несут многочисленные гребни из дентина и эмали, отделяющиеся друг от друга слоями цемента. На изнашивающейся поверхности зубов выступают слои эмали, и зубы состоят из чередующихся гребней и желобков. Такое строение зубов очень помогает перетирать грубую растительную пищу (рис. 107—2).

Наиболее древние представители хоботных известны с позднего эоцена Египта. Это был род *Moeritherium* (рис. 107—3). Животное имело довольно длинный череп, глаза его располагались ближе к переднему концу черепа. Большое носовое отверстие находилось, несколько отступая от края черепа: видимо, область носа была уже подвижна и гибка. Меритернум имел длинную шею, размеры его были с нынешнюю свинью. Зубная формула.

$$\frac{3.1.3.3}{2.0.3.3}$$

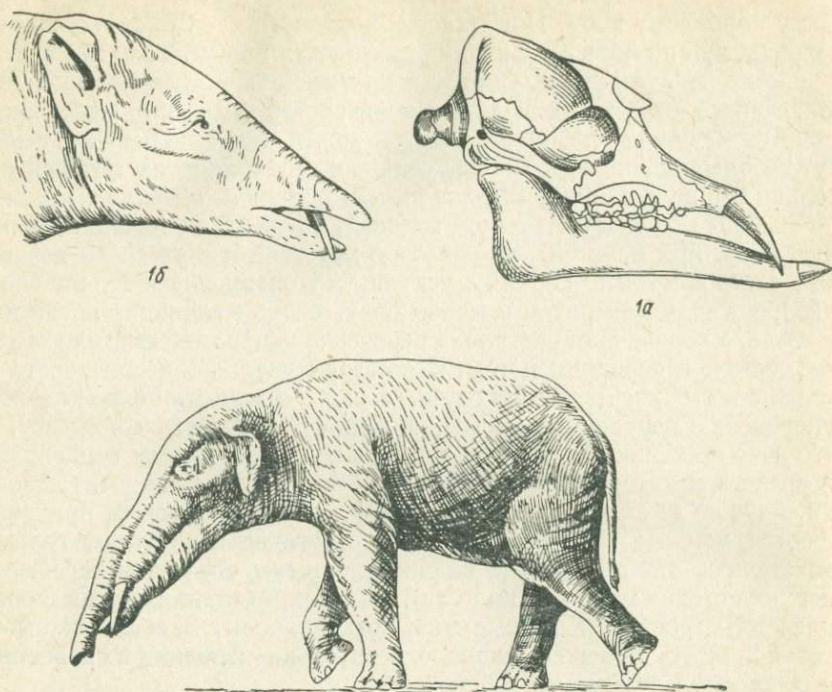


Рис. 108. ²Хоботные:

1 — *Paleomastodon* (а — череп, б — реконструкция головы); 2 — *Mastodon angustidens*

Второй верхний и второй нижний резцы были сильно увеличены и несколько походили на бивни. Коренные зубы имели низкую коронку и четыре бугорка, располагавшиеся на поверхности зуба в два поперечных ряда.

Дальнейшую эволюцию хоботных можно наблюдать, рассматривая палеомастодонтов (рис. 108—1), которые были крупней мери-териума и достигали величины современного слона, но еще имели довольно длинную шею. Передняя часть нижней челюсти и верхняя челюсть были вытянутыми, череп был выше, носовое отверстие отодвинулось еще дальше назад. Последнее обстоятельство позволяет думать, что палеомастодонты уже имели небольшой хобот.

Большие изменения претерпели зубы мастодонтов: резцы исчезли, кроме пары верхних и пары нижних, преобразовавшихся в крупные бивни. Клыки, которые были у меритериума в верхней челюсти, тоже редуцировались. Количество предкоренных зубов в нижней челюсти сократилось на одну пару. На коренных зубах было по шесть бугорков, попарно сливавшихся в поперечные гребни.

В неогене существовали крайне разнообразные хоботные, облик которых отличался от облика современных форм.

Так, своеобразным животным был динотерий из миоцена и плиоцена Евразии и Африки. Его большие нижние бивни круто отгибались вниз, верхних бивней не было.

Обширную группу миоценовых хоботных обычно называют мастодонтами. Мастодонты (рис. 108—2) существовали в плиоцене и дожили до четвертичного периода. Мастодонты характеризуются очень крупными размерами, двумя парами бивней (из которых нижние были короче верхних или отсутствовали), сильным хоботом и характером коренных зубов, бугорки которых слились в поперечные гребни (на каждом зубе три-четыре гребня). Крупные коренные зубы имели низкую коронку.

От мастодонтов слоны отличаются высокой коронкой коренных зубов и более высокими и узкими гребнями на зубах. Кроме того, число гребней значительно больше, пространство между ними заполнено цементом. При снашивании зуба вместо гребней образуются длинные петли из узких полосок эмали, между которыми располагаются желобки. Появление слонов приурочено к плиоцену. Современником доисторического человека был мамонт (*Mammuthus primigenius*), живший в четвертичном периоде от Западной Европы до Северной Америки. Приспособление мамонта к холодному климату четвертичного периода — длинная шерсть, сохранившаяся на трупах мамонтов, захороненных во льдах севера Сибири. Один из трупов, вывезенный из Северо-Восточной Сибири в 1901 г., хранится в Зоологическом музее Академии наук СССР.

ОТРЯД КИТООБРАЗНЫЕ (СЕТАСЕА)

Очень своеобразной ветвью млекопитающих являются китообразные. Эти млекопитающие приспособились к водному образу жизни и так специализировались, что не могут существовать на суше. Мозговая коробка в скелете китообразных широкая, но укороченная, зато лицевая часть черепа вытянута в длину. Большинство китообразных имеют зубы, но они просты, форма их уплощенноконическая. Число зубов достигает 250 (у дельфинов), что связано, видимо, с захватыванием скользкой добычи. Другие китообразные не имеют зубов. Передние конечности преобразованы в плавники, задние исчезли, шерсти нет. Покровом, сохраняющим тело, служит слой подкожного жира. В связи с легочным дыханием ноздри китообразных отодвинуты высоко назад, на более высокую часть головы. Последнее является приспособлением для дыхания животных, не имеющих подвижной шеи.

Первые представители китообразных известны из среднеэоценовых отложений Северной Америки. Строение древних китов позволяет думать, что они произошли от креодонтов.

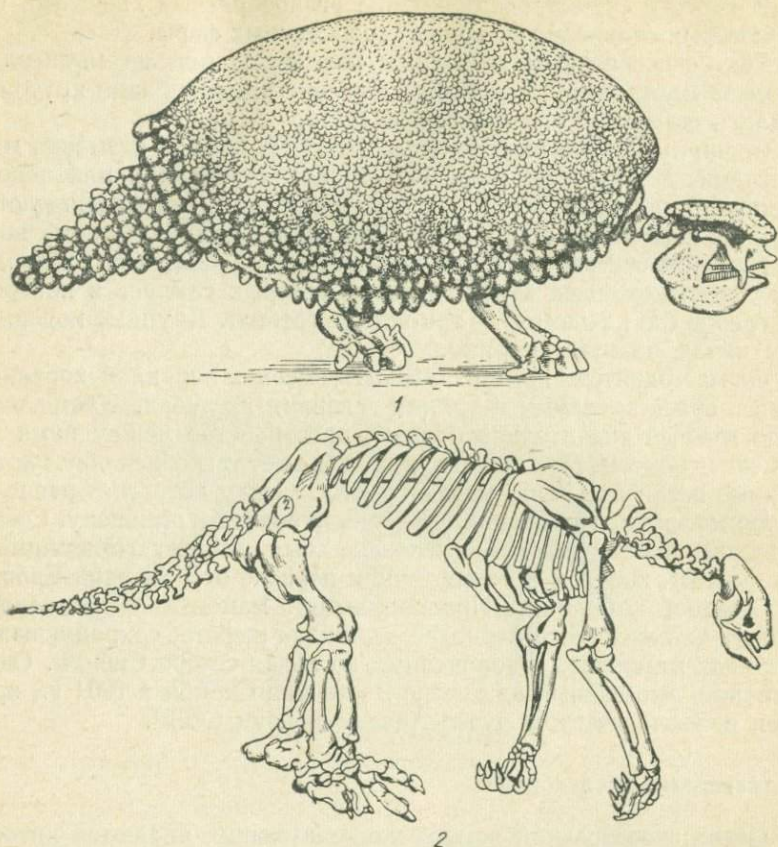


Рис. 109. Неполнозубые:
1 — *Glyptodon* sp.; 2 — *Nothrotherium* sp.

Современный синий кит является самым крупным животным (33 м длины, 120 т веса).

ОТРЯД НЕПОЛНОЗУБЫЕ (EDENTATA)

К неполнозубым принадлежат броненосцы, ленивцы и муравьеды, обитающие в Южной Америке. Лишь один представитель броненосцев живет в Северной Америке.

К неполнозубым относятся многие своеобразные ископаемые животные, известные главным образом тоже из Южной Америки. Для них характерна цилиндрическая трубковидная форма мозговой коробки и малый объем головного мозга, а также либо полное от-

сутствие зубов (у муравьедов), либо упрощенное их строение. Упрощенность сказывается в том, что эмали на зубах нет, корни их не развиты и зубы по форме довольно однородны. Поясничные и грудные позвонки снабжены своеобразными придаточными сочленениями. Пальцы конечностей имеют склонность к сокращению, но некоторые из них очень сильно развиты и несут мощные когти. Неполнозубые — это небольшой, но очень своеобразный отряд млекопитающих — имеет много примитивных признаков. Главные из них — слабо развитые полушария переднего мозга, почти полное отсутствие на них извилин и наличие большой вороньей кости, которая срастается с лопаткой в поздней стадии развития животного. Крестец неполнозубых удлиннен, конечности, как правило, короткие, массивные. Примитивные неполнозубые известны с позднего палеоцена Северной Америки. Они не имели дополнительных сочленовных сростков на задних туловищных позвонках. Возможно, что первые неполнозубые появились раньше палеоцена. Представителями ископаемых форм неполнозубых являются вымершие глиптодонты (р. *Glyptodon*), имевшие панцирь из множества мелких пластинок (рис. 109—1). На хвосте был костный чехол с заостренными отростками. Глиптодонты близки к современным броненосцам и развились, по-видимому, из их примитивных предков, к концу плейстоцена они вымерли.

Другими представителями ископаемых неполнозубых являются вымершие наземные ленивцы — тяжелые, крупные, неуклюжие животные с очень массивными задними ногами и роющими или хватающими передними. Стопа задних ног была широкой и плоской: по-видимому, ленивцы стояли на задних ногах, когда щипали листву деревьев. Древнейшие формы известны из олигоцена Южной Америки, расцвет группы был в плиоцене и плейстоцене.

Крупными своеобразными ленивцами являлись плейстоценовые: нотротериум (р. *Nothrotherium*) длиной около 2,5 м (рис. 109—2), мегатерий (р. *Megatherium*), достигавший в длину 5 м, и др.

ОТРЯД ГРЫЗУНЫ (RODENTIA)

Наиболее богатый представителями отряд млекопитающих, число видов которого составляет около одной трети всех видов современных млекопитающих. Для грызунов характерно строение зубов, при котором с каждой стороны нижней и верхней челюсти имеется один огромный, лишенный корня резец. Основание резца входит далеко в глубь челюсти. Некоторые грызуны, кроме этой пары крупных резцов, имеют еще одну пару резцов небольших размеров. В связи с тем, что у грызунов исчезли задние резцы, клыки и передние предкоренные, в челюсти у них имеется длинная диастема. Примитивные грызуны обладали четырехбугорчатыми коренными зубами, более поздние формы приобрели высококоронковые зубы, на по-

верхности которых трудно различаются первоначальные бугорки. Грызуны с одной парой верхних резцов (двурезцовые) известны с раннего эоцена. Четырехрезцовые (с двумя парами верхних резцов) найдены в олигоцене.

ОТРЯД ПРИМАТЫ (PRIMATES)

К приматам относятся наземные или древесные животные, питающиеся в большинстве случаев смешанной пищей. Многие обладают хватательным хвостом, лапы несут когти или (у многих) ногти. Большой палец конечностей имеет способность противопоставляться другим. Орбиты глаз обращены вперед и совершенно замкнуты сзади. Полушария головного мозга так велики, что покрывают мозжечок, на них имеются бугры и извилины. Приматы имеют одну пару грудных сосков и рожают одного-двух детенышей. Зубная система приматов менее специализированная, нежели у большинства млекопитающих, в ней наблюдается укорачивание зубного ряда и уменьшение количества предкоренных зубов.

Древесный образ жизни отразился на развитии органов чувств приматов: у них прекрасное зрение, без которого животным, прыгающим в лесу, было бы невозможно существовать.

Из первоначального положения глаз — по бокам головы — они переместились вперед. Зрение стереоскопическое, воспринимающее предметы в трех измерениях. Слух приматов очень острый, зато обоняние развито несколько слабее в сравнении с обонянием форм, обитающих на земле. Передвижение прыжками с дерева на дерево потребовало от приматов предельной четкости движений, а это вместе с высокообразованным зрением привело к усложнению психики, усовершенствованию слуха и зрения и выработке необыкновенных функций передних конечностей. Развитие указанных особенностей приматов шло одновременно с усложнением головного мозга, его увеличением и увеличением мозговой коробки.

Примитивной группой приматов являются полуобезьяны, или лемуры, обитающие в большинстве своем на Мадагаскаре, некоторые полуобезьяны — обитатели Южной Азии и тропической Африки. От обезьян они отличаются меньшим объемом мозговой коробки и более вытянутой лицевой частью черепа. Их глазницы не полностью отделены костной перегородкой от височных ям и направлены больше в сторону и лишь несколько вперед. К полуобезьянам относятся маки-домовой, крайне своеобразный долгопят (*Tarsius tarsius*) и другие. Долгопят — небольшое древесное животное величиной с большую крысу, задние ноги его длинны. Глаза очень большие, направленные вперед. Лицевая часть черепа короче, чем у других представителей этой группы. Древнейшие из представителей долгопятов известны со среднего эоцена. Они обнаруживают высокую специали-

зацию, что позволяет предположить более раннее появление этих животных—возможно с мела.

К наиболее высокоорганизованным человекообразным приматам относятся обезьяны. Характерными признаками являются глаза, обращенные вперед, вполне стереоскопическое зрение и укороченная лицевая часть черепа. У некоторых хвост служит хватательным органом, у высших форм он недоразвит. Мозговая коробка человекообразных велика.

Ископаемые остатки первых обезьян найдены в олигоцене. Они подразделяются на широконосых и узконосых обезьян.

Широконосые обезьяны более примитивны, ноздри у них обращены наружу и отделяются друг от друга широкой носовой перегородкой. В зубной системе имеются три предкоренных зуба в каждой половине каждой челюсти. Зубная формула:

$$\frac{2.1.3.3}{2.1.3.3} \cdot$$

Узконосые обезьяны имеют узкую перегородку между носовыми отверстиями, ноздри, сближенные друг с другом, первый предкоренной зуб исчезает, хвост укорочен или редуцируется.

К человекообразным обезьянам относятся гориллы, шимпанзе, орангутаны, гиббоны. Строение их тела довольно близко к строению тела человека. Большой палец ноги противостоит остальным пальцам, что является отличием от строения ноги человека. Древнейшие представители человекообразных обезьян жили еще в раннем олигоцене.

В Южной Африке были открыты ископаемые остатки высших человекообразных, которые возможно были предками человека. Таков род *Australopithecus*, обнаруженный в верхне-плиоценовых отложениях Южной Африки. Австралопитек имел более высокий лоб и более короткое лицо, чем современные человекообразные обезьяны.

Другие находки высших человекообразных, сделанные там же, показали, что они представляют собой промежуточное звено между обезьянами и древнейшими людьми. Об этом говорит, например, то, что у человекообразных обезьян увеличилось различие в функциях рук и ног (у обезьян ноги короче, а руки длиннее, чем у человека, и служат для разных функций, когда обезьяна садится и ее туловище занимает вертикальное положение).

По-видимому, предками человека был какой-то вид человекообразных обезьян.

Древнейшими людьми следует считать, во-первых, питекантропа (рис. 110—1), остатки которого были обнаружены на острове Ява, а также синантропа (*Pithecantropus sinensis*) (рис. 110—2), найденного во многих пунктах Китая вместе с изготовленными им

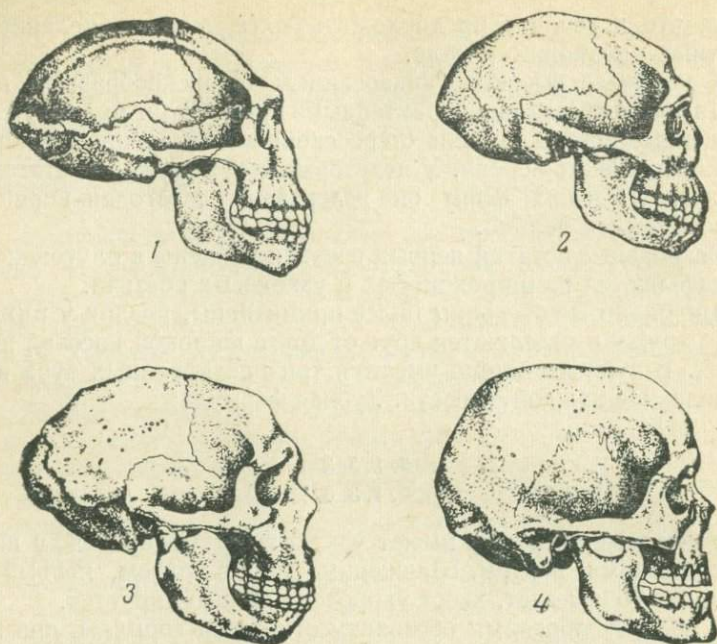


Рис. 110. Черепа ископаемых людей:

1 — *Pithecanthropus*; 2 — *Sinanthropus* (*Pithecanthropus sinensis*); 3 — *Homo neanderthalensis* — неандертальский человек; 4 — *Homo sapiens* — кроманьонский человек

каменными орудиями и следами огня. Остатки этих древних людей приурочены к нижнечетвертичным отложениям.

В различных пунктах Европы, Азии, Африки, а также на территории СССР были обнаружены остатки неандертальского человека (*Pithecanthropus neanderthalensis*) (рис. 110—3), названного так по одному из мест нахождения — долине Неандерталь, близ города Дюссельдорфа. Неандерталец имел большую черепную коробку, объем которой не уступал объему черепной коробки современного человека, за счет расширения ее затылочной части. Лицо его было более длинным в сравнении с лицом современного человека. На низком лбу резко выступали надглазничные валики. Корпус тела был слегка наклонен, колени несколько согнуты, руки длиннее ног. Неандерталец уже пользовался кремневыми орудиями грубой выделки, т. е. был человеком древнего каменного века (ранний палеолит).

На границе раннего и позднего палеолита появился кроманьонский человек — человек нового типа: высокого роста, с высоким лбом без надбровных валиков, объем его черепной коробки был не меньше, чем у современных людей (рис. 110—4).

Остатки его были найдены впервые во Франции (Кроманьон). Кроманьонцы умели пользоваться не только кремневыми, но и костяными орудиями тщательной отделки. Они оставили после себя настоящие произведения искусств в виде разнообразных картин на стенах пещер и гротов, а также в виде изображений на костяных и других орудиях. Кроманьонский человек принадлежит уже к виду *Homo sapiens*, к которому относится все современное человечество.

Дальнейшее изучение исторического развития людей составляет предмет палеоантропологии, так как оно выходит за рамки подчинения общебиологическим законам эволюции благодаря вновь возникшему социальному фактору. Последующие этапы развития человека научно освещены в труде Ф. Энгельса «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека».

Экология и тафономия позвоночных. Первые позвоночные появились в водной среде. Самые древнейшие местонахождения остатков позвоночных, принадлежащих к панцирным рыбам, были обнаружены в ордовикских и силурийских образованиях. Они встречены в самых разнообразных породах — песчаниках, глинистых сланцах, известняках, доломитах и конгломератах. По мнению большинства исследователей, панцирные рыбы были обитателями лагун или пресноводных водоемов.

В девонском периоде значение рыб возрастает; огромную роль, помимо панцирных, играют двоякодышащие и кистеперые. Огромное большинство остатков девонских рыб обнаружено в породах, известных под названием древнего красного песчаника (красноцветные песчаники, песчано-глинистые сланцы, конгломераты), являвшихся осадками больших лагун, возникавших в областях с засушливым климатом. Вместе с рыбами встречаются остатки евриптерид, пластинчатожаберных и псилофитов.

Известны также местонахождения рыб и в морских осадках. К ним относятся сланцы и доломитовые известняки с раковинами морских беспозвоночных и остатками акулых рыб и артродир.

Эволюционное развитие кистеперых рыб приводит к появлению в позднем девоне земноводных — амфибий, которые в каменноугольном периоде приобретают огромное значение. В этот период расцветают стегоцефалы, расселяющиеся в лесах по берегам болот и озер или в самих водоемах, поскольку их жизнь и продолжение потомства были тесно связаны с водной средой.

В каменноугольном периоде появляются первые рептилии, которые, в отличие от стегоцефалов, обладали ороговевшей кожей, предохранявшей их от потери влаги. Кроме того, прогрессивной особенностью новых животных было то, что размножение их не зависело от водной среды. Они откладывали яйца, надежно защищенные известковой скорлупой, на суше.

Большинство всех известных местонахождений остатков каменноугольных амфибий и рептилий обнаружено в паралических

угленосных толщах, т. е. в толщах, где слои, содержащие уголь, перемежаются с прослоями и горизонтами с морской фауной. Частое переслаивание типичных морских и континентальных угленосных отложений свидетельствует, что последние сформировались из торфяников, образовавшихся в прибрежной области.

Остатки наземных позвоночных находятся не в самих угольных пластах, а в их кровле или почве. Костеносные породы состоят из битуминозных сланцев и углей с примесью глинистого, карбонатного и железистого материала. В некоторых случаях кости обнаруживаются совместно с остатками растений и насекомых в песчано-глинистых линзах, прорезающих угольные пласты.

Таким образом, в самих углях остатки животных, живших в болотных условиях, не встречаются, поскольку они разрушались здесь кислотными водами.

Кости сохранялись или в озерах, в которых известняковые и железистые растворы нейтрализовали действие кислот, или в руслах временных потоков пресных вод, возникавших в области углеобразования (линзы, прорезающие угольные пласты). Совместно с костями амфибий и рептилий встречаются остатки рыб, насекомых, моллюсков и растений. В позднем карбоне и ранней перми теплый, влажный климат сменяется сухим, жарким. Это, естественно, вызывает сокращение областей угленакопления и смену угленосных толщ красноцветными отложениями. Изменение климата и других физико-географических условий в первую очередь отражается не только на накоплении осадков, но и на изменении состава растений и животных. Часть стегоцефалов вымирает, часть же приспосабливается к существованию в районах с засушливым климатом. Рептилии достигают большого разнообразия в своих приспособлениях к окружающей среде.

Местонахождения остатков пермских наземных позвоночных известны в пределах всех континентов. Например, в Северной Америке они распространены в так называемых красных слоях, связанных постепенным переходом по простирацию с угленосными фациями. В состав красных слоев, являющихся в основном лагуновыми и дельтовыми отложениями, входят глинистые сланцы, красные песчаники и прослой известняка, доломита, гипса и соли.

Обычным типом захоронения является захоронение в глинистых сланцах или в конкрециях глинистых песчаников. Более редко встречаются послойные скопления костей. Остатки амфибий и рептилий обнаруживаются частями скелетов или даже целыми скелетами. Совместно с остатками наземных позвоночных встречаются зубы, чешуя и части скелетов рыб.

В Советском Союзе остатки важнейших представителей пермских позвоночных были найдены в знаменитом Северодвинском местонахождении и в ряде пунктов вдоль западных предгорий Урала.

Намечается несколько типов местонахождений. Главнейшие из

них следующие. Первый тип представляет собой выполнение при затоплении низменных надводных частей дельт. Остатки животных выносятся часто в виде целых трупов. Кости и скелеты залегают в песчаниках и конгломератах, располагающихся в виде линз среди глин и песчаников. Отмечается тесная связь с морскими слоями.

Во втором типе остатки животных примерно одного размера располагаются во всей толще костеносного пласта. Такое захоронение свидетельствует, по-видимому, о массовой гибели группы животных, приспособившихся к определенным условиям существования и погибших при внезапном изменении их (например, сезонные наводнения).

В третьем типе остатки животных располагаются в песчаных линзах, прорезающих красноцветные линзы и являющихся осадками подводных русел в пределах больших дельт. Хорошим примером этого типа может служить Северодвинское местонахождение, где в конкрециях среди песков было обнаружено большое количество полных скелетов рептилий (парейазавров, иностранцевий и др.) и отдельных костей, а также хорошо сохранившиеся отпечатки растений.

В мезозое отмечаются следующие особенности в захоронении позвоночных.

В триасовых образованиях встречаются местонахождения как в морских, так и в континентальных породах. Местонахождения названных позвоночных в морских слоях представляют собой выносы трупов амфибий, динозавров и древних млекопитающих в прибрежную зону моря.

Среди юрских образований огромное большинство находок остатков позвоночных встречено в морских и лагунных отложениях, в которых находятся кости морских рептилий, динозавров, птерозавров и первых птиц.

Местонахождения рептилий мелового возраста приурочены к континентальным морским и лагунным образованиям. Остатки сухопутных динозавров находятся в отложениях дельт, озер и болот. Совместно с ними встречаются наземные млекопитающие и птицы, а также яйца рептилий, захороненные на месте их отложения.

Кайнозойские местонахождения позвоночных отличаются от более древних разнообразием их типов. Помимо отмеченных выше типов, здесь встречаются местонахождения в речных наносах, эоловых отложениях, вулканическом пепле, асфальтовых озерах и т. д. Среди позвоночных преобладают остатки наземных млекопитающих, господствовавшей в кайнозое группы животных. В меньшем количестве встречаются остатки водных форм. Это явление связано с тем, что, поскольку очертание кайнозойских материков близко к современному, постольку преобладающее большинство дельтовых и морских отложений и заключенные в них органические остатки остаются под уровнем воды.

Из сказанного видно, что огромное большинство остатков позвоночных захоронялось за пределами места их обитания и только среди кайнозойских отложений известны залегания остатков животных на месте их гибели. В более древних отложениях случаи погребения без переноса отмечаются для личинок амфибий и яиц рептилий.

Геологическое значение позвоночных. Биостратиграфическое значение позвоночные приобретают начиная с девонского периода, когда максимального расцвета достигают пластинокожие (панцирные), акантодовые и костные (кистеперые, двоякодышащие, лучеперые). Остатки панцирных и костных рыб имеют огромное значение при расчленении красноцветных (лагунно-континентальных) отложений.

В позднем девоне от кистеперых рыб произошли первые стегоцефалы, и следующие каменноугольный и пермский периоды были временем их расцвета.

Среди позднепалеозойских стегоцефалов выделяется много форм, характерных для определенных стратиграфических горизонтов. Например, исключительно пермские формы — *Dimetrodon*, *Saurops* и др.

В середине каменноугольного периода появляются первые рептилии, относящиеся к анапсидам, а в позднем карбоне — синапсидные. В пермском периоде среди пресмыкающихся, достигших большого разнообразия, развивались растительноядные, хищные и всеядные представители. Примером пермских травоядных рептилий может служить род *Pareiasaurus*, а хищных — *Inostrancevia*. Среди рыб в перми вымирают акантоды, древние лучеперые и резко сокращаются кистеперые и двоякодышащие. Из акул в пермских отложениях часто встречаются формы, обладающие спиральным свернутым зубным аппаратом (*Helicorion*).

В мезозойскую эру наивысшего расцвета достигают рептилии. В триасе на суше распространяются текодонты (являющиеся предками ящеротазовых динозавров), а в морской среде — черепахи, ихтиозавры. В юрском периоде наземные рептилии были представлены ящеротазовыми динозаврами, как хищными, так и травоядными.

Юрские моря и океаны населялись ихтиозаврами и плезиозаврами, а в воздушной среде господствовали хвостатые и бесхвостые летающие ящеры.

В меловом периоде рептилии продолжают удерживать господствующее положение. Сухопутные рептилии были представлены ящеротазовыми и особенно птицетазовыми динозаврами (*Iguanodon*, *Triceratops*, *Mandschurosaurus* и др.).

В морях мелового периода существовали крокодилы, ихтиозавры, черепахи, плезиозавры, а в воздухе — птеродактили.

В конце мела динозавры, ихтиозавры, плезиозавры и летающие ящеры полностью вымирают; рептилии приобретают современный облик и теряют свое геологическое значение. Остатки амфибий слабо используются для биостратиграфии мезозоя.

В поздней юре в результате развития диапсидных появляются первые птицы, строение скелета которых несет ряд признаков рептилий (*Archaeopteryx*). В меловом периоде птицы уже достигли высокой степени развития — появляются представители веерохвостых, или новых, птиц.

В морской среде триасового, юрского и мелового периодов, помимо водных рептилий, развиваются костистые лучеперые, двоякодышащие, кистеперые и хрящевые рыбы. Остатки рыб встречаются редко и имеют слабое биостратиграфическое значение.

Очень важным моментом в эволюционном развитии позвоночных является возникновение в триасе первых многобугорчатых млекопитающих, от которых в меловом периоде возникают клоачные, сумчатые и плацентарные.

В кайнозойскую эру особенного расцвета достигают плацентарные млекопитающие, обнаруживающие эволюционное развитие по всем направлениям. В связи с этим остатки их имеют огромную ценность для стратиграфии кайнозойских, особенно четвертичных континентальных образований.

Особенности сборов ископаемых костей позвоночных. Найдя кости ископаемых наземных позвоночных, необходимо соблюдать особую осторожность при их сборах, поскольку кости бывают настолько хрупкими, что могут рассыпаться при неосторожном обращении с ними. Чтобы избежать безвозвратной потери костей для науки, лучше всего их не трогать, а сообщить о находке в Палеонтологический институт Академии наук СССР, указав точное местонахождение.

Если же придется самим собирать кости амфибий, рептилий и млекопитающих, необходимо придерживаться следующих правил.

Обнаружив обломки костей в осыпях, необходимо собрать все найденные кусочки и попытаться найти размывающийся костеносный пласт.

Кусочки укладывают группами так, как они были найдены, на подстилку из ваты, пакли или мха, закрывают мягким слоем, этикетируют и упаковывают в бумагу.

При обнаружении кости непосредственно в породе делают заготовку выше кости и ее осторожно расчищают при помощи ножа или тонкого зубила, а также кисти или щетки. Таким образом, определяется граница кости и выясняется ее сохранность. Если кость плотная, небольшого размера и порода не трещиноватая, то кость окапывают со всех сторон, выпиливают с глыбной породы и упаковывают в мягкую обертку (вагу) и бумагу. Если после отделения куска выяснится, что кость уходит дальше в породу, то повторяют опера-

цию и берут вторую глыбу породы с остатком кости. К этикеткам прикладывают чертеж контура кости и соотношения обеих глыбок.

В случае обнаружения рыхлой кости или залегания ее в трещиноватой породе после расчистки кости сверху заливают ее со всех сторон слоем гипса (не менее $\frac{1}{3}$ толщины куска оконтуренной породы). После затвердения гипса кость подкапывают снизу и кусок породы с ней отделяют от пласта. Затем для большей прочности заливают гипсом нижнюю сторону открытого цоколя.

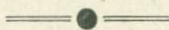
Вместо гипса могут быть использованы столярный клей и глина. Клей в количестве 4—5 плиток разводят в половине ведра горячей воды. Этим горячим раствором пропитывают расчищенную сверху кость, а вынутую затем породу с костью обматывают намоченными в растворе тряпками или бинтами и высушивают.

При использовании глины кусок породы с костью обмазывают со всех сторон толстым слоем глины и высушивают. Как в гипс, так и в глину для большей прочности замешивают траву, паклю, куски шпагата или нарезанные тряпки.

Иногда приходится брать из костеносных слоев куски пород весом в десятки килограммов и больше. В этом случае обкапывают сверху глыбу породы, где заключены совместно залегающие кости, которые необходимо взять. Обкопанной глыбе породы придают по возможности прямоугольную форму. Затем по размерам глыбы изготовляют из толстых досок раму без дна и крышки, которую надевают на глыбу и внутрь ее заливают гипс (глину). После затвердения гипса верх зашивают досками и породу подсекают снизу под ящиком, отделяют ее от пласта и ящик переворачивают. Затем породу выравнивают, пустоты заливают гипсом (глиной) и заколачивают крышкой. Такой способ упаковки называется взятием образца монолитом.

Взятые тем или иным способом кости направляют в Палеонтологический институт Академии наук СССР или другое научное учреждение, где имеются специалисты, занимающиеся изучением ископаемых позвоночных животных.

После тщательной препарировки костей в камеральной обстановке они определяются по соответствующим монографиям.



П а л е о б о т а н и к а

Палеоботаника — наука, изучающая растительный мир прошлых геологических периодов. Предметом ее исследований служат те же разделы науки, что и в ботанике: морфология растений, их анатомия, физиология, систематика, география и др., так что палеоботаника является как бы расширенной во времени ботаникой.

Философская задача палеоботаники — воссоздание истории растительности на нашей планете как в развитии целых групп растений, так и в образовании морфологических и анатомических форм. Воссоздание истории растительного мира и построение естественной филогенетической системы растений требует знания всех групп флоры (современной и вымершей), знания их внешнего и внутреннего строения, экологии, распространения во времени и пространстве.

Изучение растительного мира прошлых геологических эпох имеет не только огромное теоретическое, но и большое практическое значение.

Ископаемые растения — образователи многих полезных ископаемых (каменный и бурый угли, торф, нефть, горючие газы, трепелы, доломиты и другие), очень важных в современном народном хозяйстве.

На основе изучения растений возможно определение геологического возраста пород, установление происхождения горючих полезных ископаемых, определение их качества, распространения, а также составление прогнозов на поисковые и геологоразведочные работы.

Кроме этого, остатки ископаемых растений играют важнейшую роль при изучении стратиграфии континентальных толщ, а также при сопоставлении и синхронизации морских и континентальных осадков.

СОХРАНЕНИЕ РАСТЕНИЙ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ И ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

В ископаемом состоянии растения сохраняются целиком очень редко, обычно от них остаются листья, семена, куски древесины и т. п.

подавляющее большинство водных и наземных форм, отмирая, разрушается нацело. Более или менее хорошая сохранность обеспечивается лишь особыми благоприятными условиями захоронения. Лучше всего сохраняются некоторые минерализованные при жизни части растений, которые, захороняясь, переходят в ископаемое состояние и сохраняются в течение долгих геологических периодов, подвергаясь химическим изменениям перекристаллизации или замещению. В зависимости от условий фоссилизации остатки растений изменяются различно. Иногда от растения остается только его отпечаток, в других случаях — обугленные или окаменелые остатки. Нередко условия сохранения комбинируются.

Отмершее растительное вещество обычно подвергается фотохимическому воздействию света, разрушающему ткани, и прямому химическому окислению, интенсивно протекающему при свободном доступе кислорода (особенно озона). Под влиянием многочисленных грибков и бактерий в растительном веществе, состоящем, в основном, из белков и углеводов, начинаются процессы брожения. Они протекают различно, проходя разные стадии, в зависимости от присутствия кислорода, от наличия кислорода и воды, продолжительности их притока или их отсутствия, растительные вещества изменяются в зависимости от этого. Грибки и бактерии в среде с присутствием кислорода производят так называемое аэробное брожение (или просто брожение), при этом вещество окисляется и в числе продуктов образуется углекислота.

Если в процессе брожения, производимого почти исключительно бактериями, отсутствует свободный кислород, происходит так называемое анаэробное брожение, или гниение.

Упомянутые процессы крайне редко протекают в чистой форме, обычно они претерпевают изменения, находясь в зависимости от условий среды, и дают в результате различные продукты.

Растительное вещество, сначала измененное биохимическим воздействием, покрытое толщей осадков, при переходе в ископаемое состояние продолжает затем испытывать дальнейшие превращения уже под влиянием динамометаморфизма, теплоты земли и других факторов.

Растениями, минерализующимися при жизни, обладающими твердым скелетом, являются преимущественно водоросли с их

известковым или кремнистым скелетом, инкрустированным известью; багрянки, харовые и другие.

Хорошо сохраняются также ткани растений с плотными и стойкими органическими веществами: смолой, лигнином, кутином, пектином и др.

Остатки растений с более или менее сохранившимся растительным веществом называются *ф и т о л е й м а м и*. Примерами фитолемм могут служить споры, пыльца, семена, плоды, клеточные оболочки водорослей и т. п.

В случае полного разрушения органического вещества в ископаемом состоянии от растений сохраняются только плоские отпечатки коры, листьев и т. п., а также слепки внутренних полостей (ядра) стволов деревьев, плодов и других частей растений.

В тех случаях, когда растительное вещество минерализуется благодаря циркуляции горячих или холодных растворов в пластах земной коры, происходит образование настоящих окаменелостей. Часто окаменевают древесина, плоды, семена, некоторые листья и т. п.

Иногда остатки растений сохраняются в ископаемой смоле хвойных — янтаре, этот тип сохранности представляет собой *к о н с е р в а ц и ю*.

Различные условия захоронения и сложность процессов окаменения обуславливают большое своеобразие и многообразие в методике изучения ископаемой флоры. К числу основных методов изучения ископаемых растений принадлежат методы: *органографический*, *эпидермально-кутикулярный*, *палеоксикологический*¹, *палеокарпологический*², *палинологический*³ (*споро-пыльцевой*).

Органографический метод — метод изучения отпечатков коры деревьев, плодов, листьев и других частей растений — один из главнейших палеоботанических методов, основанный на изучении морфологических (размеры, формы и др.) признаков растительных остатков, доступных для непосредственных наблюдений.

Эпидермально-кутикулярный метод основан на изучении эпидермиса и кутикулы растений. Последняя представляет собой очень устойчивое, плотное воскообразное вещество не клеточного строения, покрывающее снаружи клетки эпидермиса наземных растений. Внутренняя сторона кутикулярного покрова сохраняет отпечатки и скульптуру клеток эпидермиса, эти элементы могут быть изучены после обработки кутикулы азотной кислотой, бертолетовой солью и раствором аммиака, а также с применением люминесцентного микроскопа.

Основанный на анатомическом изучении ископаемой древесины *палеоксикологический метод* выявляет путем изготовления шлифов

¹ *xylon* гр.— древесина.

² *carpos* гр.— плод.

³ *palinos* гр.— пылинка.

из минерализованных образцов форму и строение различных элементов проводящей ткани, пор, трахеид и других анатомических особенностей наземных растений.

Палеокарпологиическим методом изучают семена, плоды, мегаспоры ископаемых растений, извлекая их из породы при помощи различных операций (размачивания породы, процеживания полученного раствора через сита с диаметром отверстий в 0,25 мм и высушивания полученного остатка) и изучая их затем под бинокулярной лупой.

Споро-пыльцевой (палинологический) метод, получивший очень широкое распространение, изучает пыльцу (микроспоры) и споры, от которых в ископаемом состоянии сохраняется внешняя кутинизированная оболочка. Остатки пыльцы и спор наиболее часты в различных каустобиолитах, но содержатся также и в различных осадочных породах. Для извлечения спор и пыльцы породу размельчают, отделяют органические остатки от минеральных с помощью тяжелых жидкостей, после чего определяют споро-пыльцевой состав.

Определяющими признаками спор и пыльцы служат форма, структура и текстуры их оболочки (экины), ее скульптура, наличие щели и пр.

Стойкость экины позволяет ей хорошо сохраняться в ископаемом состоянии в отложениях всех систем, начиная с верхнего докембрия. Кроме того, положительной стороной является массовая встречаемость спор и пыльцы в изучаемых толщах, допускающая применение статистических подсчетов.

Растительный мир нашей Земли делится на две большие группы: 1) низшие растения (Thallophyta) и 2) высшие растения (Cormophyta).

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Тело низших растений состоит из клеток, более или менее одинаковых по функциям и внешнему виду, за исключением клеток, служащих для размножения, и называется *слоевым*, или *талломом*, или *таллусом*. Таллом не расчленяется на стебель, корень и листья, не имеет проводящих пучков и не разделяется на ткани.

Низшие, или слоевцовые (они же талломные), растения включают водоросли, бактерии, слизевики, или миксомицеты, грибы и лишайники.

В ископаемом состоянии грибы, бактерии и лишайники встречаются очень редко, известны лишь следы их жизнедеятельности. Так, бактерии участвуют в биохимических процессах образования железных руд, серы, известняков.

Грибы, питающиеся готовыми органическими веществами, не

имеющие хлорофилла и ведущие сапрофитный или паразитический образ жизни, в ископаемом состоянии встречаются редко и главным образом в виде спор, спорангиев¹, плодовых тел и гиф². Слизистые грибы, или миксомицеты, представляют собой протоплазматические голые образования, почти не известные в ископаемом состоянии.

Лишайники — симбиоз грибов и водорослей — известны в ископаемой смоле третичных деревьев (янтаре).

В отличие от вышеуказанных организмов, водоросли, обладающие хлорофиллом и самостоятельно вырабатывающие органические вещества из неорганических, хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Они образуют очень большую самостоятельную группу растений, заключающую десять обособленных друг от друга типов. Водоросли — очень древний тип хлорофиллоносных растений, образующих в современных водоемах пресноводный и морской фитопланктон и фитобентос. Фитопланктон состоит из многочисленных микроскопических форм в огромных количествах, скапливающимися в поверхностных слоях воды во взвешенном состоянии. Пресноводный и морской фитобентос представляет собой водоросли, живущие на дне в прикрепленном состоянии.

Строение тела водоросли очень разнообразно: оно может быть одноклеточным, чрезвычайно простым и сложно дифференцированным, многоклеточным, с различными ответвлениями, похожими на листья, корни и стебель высших растений. У некоторых водорослей образуются ткани: проводящая, механическая, ассимиляционная и другие.

Клетки водорослей содержат так называемые хроматофоры — особые тельца, в которых, кроме хлорофилла, имеются различные дополнительные пигменты, обуславливающие разнообразную окраску растений.

После бактерий водоросли являются наиболее древними растениями, известными из отложений протерозойской эры.

Тип синезеленые водоросли (Cyanophyta)

Одно- и многоклеточные, микроскопические, зачастую колониальные растения. Колонии имеют разнообразную форму в виде пластинок, шариков, пучков, нитей, лепешек и т. п. Многоклеточные формы, особенно нитчатые, окружены слизистой оболочкой, в которой вне клеток отлагается известь, облегающая нити тонким известковым чехликом. Корковидные колонии обычно свободно разрастаются по субстрату и облекают различные донные предметы, образуя слоистые желваки.

¹ Спорангии — вместилища для спор.

² Гифы — нити грибницы.

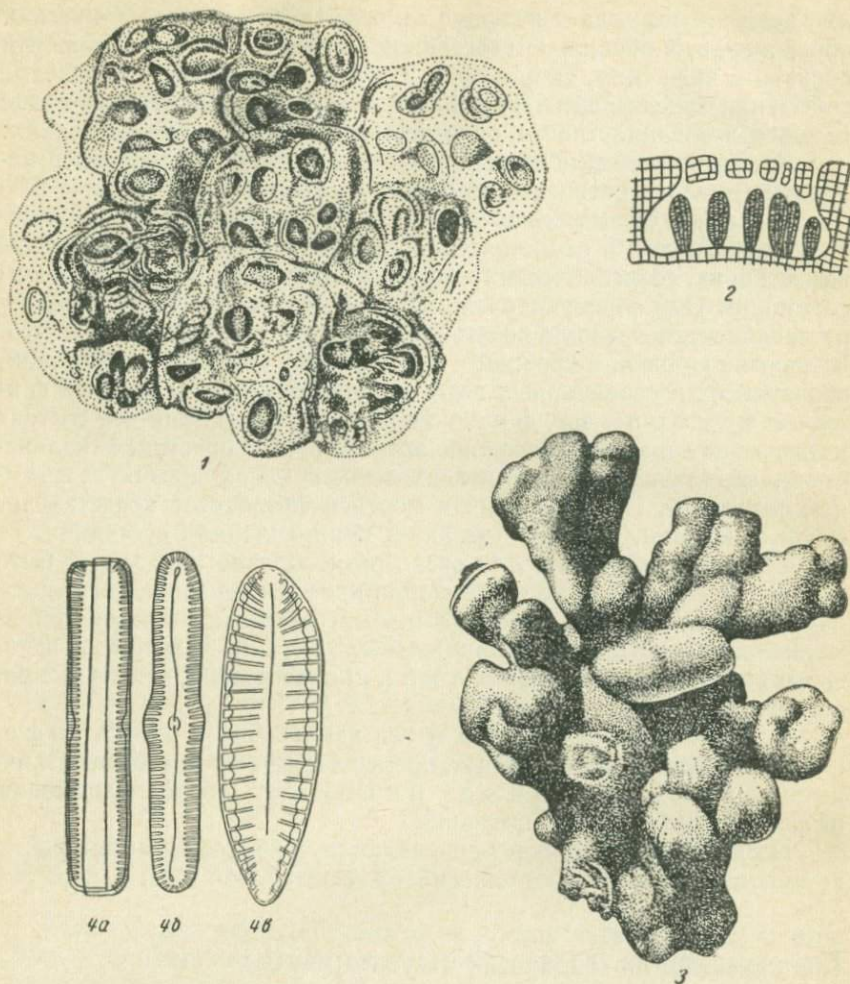


Рис. 111. Синезеленые и диатомовые водоросли:

1 — *Gloeocapsomorpha prisca*; 2 — тетраспоры *Lithothamnium* — в углублениях таллома; 3 — *Lithothamnium valens*; 4 — представители различных диатомовых

Клетки синезеленых водорослей не имеют оформленного ядра и хроматофор. Ядерное вещество рассеяно внутри клетки. Хлорофилл распределяется в плазме диффузно. В дополнение к хлорофиллу имеется еще особый синий пигмент — фикоцианин. Кроме фикоцианина, присутствуют красный — фикоэритрин и желтый — каротин — пигменты.

Синезеленые водоросли распространены преимущественно в пресных водах, несколько реже в морях и еще реже на суше. Некото-

рые виды приспособились к существованию во льдах, а также могут переносить условия горячих источников с температурой до 80°C.

Наиболее многочисленные остатки синезеленых водорослей известны в морских осадках протерозоя и нижнего палеозоя. Один из представителей их *Gloecapsomorpha prisca* из балтийского ордовика образует залежи горячих сланцев-кукерситов промышленного значения (Эстонский сланцевый бассейн).

Gloecapsomorpha представляет собой гроздевидные колонии микроскопических клеток, одетых слизистой слоистой оболочкой (рис. 111—1).

В протерозойских и нижнепалеозойских отложениях Сибири и других мест широкое распространение имеют своеобразные известковистые слоистые образования, называемые строматолитами. Форма их разнообразна: конусовидная, цилиндрическая, куполообразная и т. п. По-видимому, строматолиты — продукты жизнедеятельности колониальных синезеленых водорослей.

Тип красные, или багряные, водоросли (Rhodophyta)

Многоклеточные, сложного строения водоросли, в клетках которых присутствуют хроматофоры и дифференцированное ядро. Хроматофоры содержат хлорофилл, фикоцианин, фикоэритрин, кантофилл и каротин, комбинация которых обуславливает различную окраску водорослей от голубоватой и зеленой до желтой и преимущественно красной. Тело красных водорослей разнообразно по форме, имея вид то простой неветвящейся нити, то лентовидной пластинки, то кустика с многочисленными ветвями. Слоевидно, таким образом, напоминает облик листостебельного растения.

Багряные водоросли размножаются вегетативно, а также бесполом и половым путями. Бесполое размножение происходит при помощи так называемых тетраспор (рис. 111—2). Тетраспорангии — вместилища тетраспор — располагаются в примитивных формах непосредственно на поверхности слоевища, у более высокоорганизованных они погружены внутрь таллома в особые углубления. Гаметы резко различны по величине, форме и характеру; мужская гамета переносится водой и прилипает к женскому половому органу.

Характерной особенностью багрянок является то, что их гаметы совершенно лишены жгутиков, присущих гаметам многих других водорослей.

Красные, или багряные, водоросли — обитатели главным образом морей, реже они встречаются в пресных водоемах. В морях различных широт они могут жить на различных участках дна,

прикрепляясь к каким-нибудь твердым предметам. В теплых морях, где лучи солнца глубже прогревают воду и хорошо освещают ее, багрянки находятся на глубинах даже свыше 180 м.

Некоторые багряные водоросли имеют способность отлагать в стенках своих клеток карбонат кальция и магния; они образуют известковые корки на камнях и скалах, на раковинах моллюсков, а также нарастают шаровидные желваки и массивные кустистобразные формы. Хорошо сохраняясь в ископаемом состоянии, они имеют большое геологическое значение как важнейшие породообразователи. Они принимают очень большое участие в постройке коралловых рифов, образуя основную их массу.

Важную группу багрянок образуют так называемые нуллипоры. Нуллипоры существуют с нижнего мела доныне, представителями их является род *Lithothamnium* (мел—ныне), слоевище которого имеет вид крупного желвака или толстой корки или кустистое по облику. Желваки обычно прикрепляются к субстрату, но могут также свободно лежать на морском дне, перекатываемые водой. При этом они получают освещение с разных сторон, и это обуславливает равномерное нарастание желвака по всем направлениям. На поверхности *Lithothamnium* (рис. 111—3) обычно бывают наросты в виде ветвей, бугорков и т. п.

Нуллипоры обитают не только в тропиках, но и в морях умеренного пояса, а некоторые — даже в Арктике. Это современная господствующая группа известковых водорослей.

Тип диатомовые водоросли (Diatomeae)

Одноклеточные микроскопические растения, обычно одиночные и реже образующие микроскопические колонии в виде шариков, кустиков цепочек и нитей. Клетка диатомовых имеет ядро и хроматофоры, в которых, кроме хлорофилла, ксантофилла и каротина, присутствует особый золотисто-желтый пигмент — д и а т о м и н. Тело водоросли покрыто тесно прилегающим панцирем из кремнезема. Панцирь тонкий, легкий, пористый, состоит из двух половинок, прикрывающих одна другую, как крышка коробочки. Верхняя половинка называется э п и т е к о й, нижняя — г и п о т е к о й. Створки могут быть самой разнообразной формы: треугольной, круглой, игловидной, звездчатой и т. д. (рис. 111—4). На них имеется сложная, очень характерная скульптура в виде ребер, шипов и различных выростов, которая служит определяющим признаком родов и видов диатомей. К разряду таких признаков относится также диск и ободковый поясок створок, построенные весьма сложно.

Диатомовые размножаются бесполом и половым путями. Большинство их — планктонные формы, населяющие пресные, солоно-

ватые и морские водоемы различных широт. В настоящее время морские диатомеи приурочены главным образом к приполярной и умеренной зонам земного шара.

Классификация диатомей основана на форме створок, характере их скульптуры, наличии так называемого шва (канал, проходящий посередине створки и служащий для сообщения протоплазмы с внешней средой), особенностях этого шва, а также других признаков.

Диатомеи — самые многочисленные остатки из всех водорослей, иногда они нацело составляют некоторые типы пород: опоки, трепелы, диатомиты. Известны с юры.

Тип желтозеленые водоросли (*Xanthophyta*)

Одно- и многоклеточные, подвижные и неподвижные водоросли, клеточная оболочка которых состоит из пропитанных кремнеземом двух половинок. Подвижные формы несут два неравных жгутика. Размножаются делением или образованием так называемых зооспор, несущих два жгутика. Желтозеленые водоросли — обитатели влажных мест суши, пресноводных водоемов, а также верхних слоев воды северных морей. В ископаемом состоянии известны с карбона. Составляют главную массу в горючих сланцах, богхедах и кеннелевых углях.

Тип бурые водоросли (*Phaeophyta*)

Всегда многоклеточные, разнообразные по форме, строению и величине, прикрепленные к субстрату водоросли. Среди них известны формы, достигающие длины 300 м, а также некоторые древовидные, очень напоминающие высшие растения. В строении тела бурых водорослей наблюдается тканевая структура: в центре слоевища группы клеток выполняют проводящую функцию, периферическая часть его образует коровый слой. В числе добавочных пигментов присутствует бурый, называемый фукоксантином. Он обуславливает темную окраску бурых водорослей. Размножение бурых водорослей различно: бесполое с образованием зооспор, половое с попарно сливающимися гаметами, а также вегетативное.

Бурые водоросли широко распространены в океанах и морях, где они образуют густые заросли в прибрежных мелководных зонах, особенно у скалистых побережий. Представителями их являются ламинария (*Laminaria*), цистозира (*Cystoseira*), саргассум (*Sargassum*, см. рис. 113—1), фукус (*Fucus*) и много других. В ископаемом состоянии бурые водоросли встречаются относительно редко в палеогеновых и неогеновых отложениях.

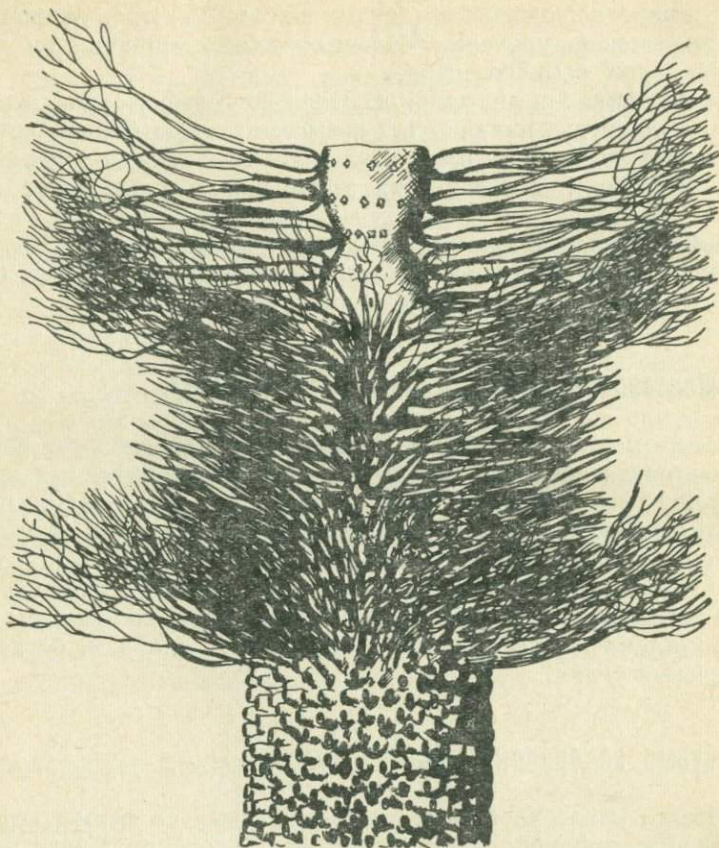


Рис. 112. *Diplorora phanerospora* (реконструкция, вид сбоку)

Тип зеленые водоросли (Chlorophyta)

Одно- и многоклеточные, одиночные и колониальные растения. Имеются формы неклеточного строения, слоевище которых, достигая крупных размеров, состоит из одной клетки, лишенной перегородок и содержащей много ядер, например у сифоновых водорослей.

В хроматофорах, содержащих несколько пигментов, хлорофилл не замаскирован другими красящими веществами и поэтому описываемые водоросли имеют почти всегда яркую зеленую окраску. Оболочка клеток некоторых водорослей из этого типа инкрустируется кремнеземом или углекислым кальцием.

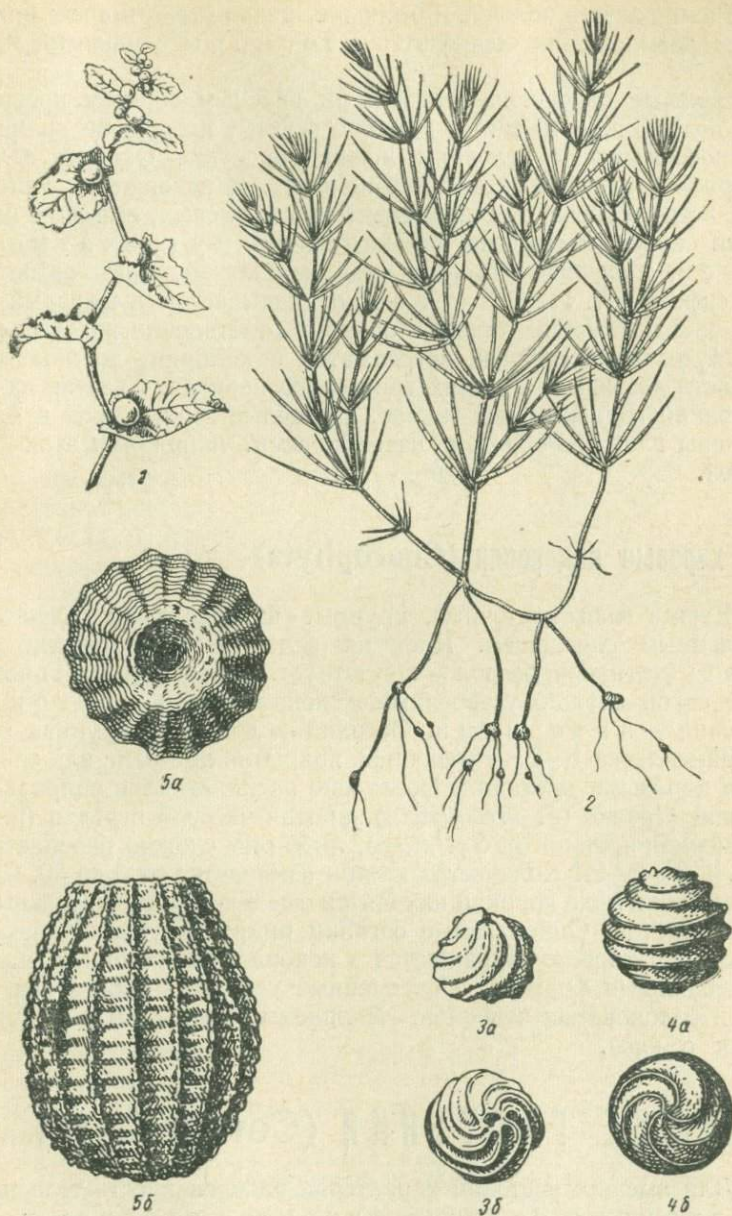


Рис. 113. Бурые и харовые водоросли:

1 — *Sargassum crispum*; 2 — *Chara fragifera*; 3 — *Trochiliscus* sp.;

4 — *Chara* sp.; 5 — *Sycidium* sp.

Размножение половое и бесполое, редко вегетативное; при бесполом размножении образуются зооспоры с равными жгутиками.

Зеленые водоросли — обитатели главным образом пресноводных водоемов, есть также морские формы; небольшое количество приспособилось к условиям жизни на суше. Остатки зеленых водорослей известны с раннего кембрия. В ископаемом состоянии чаще всего встречаются представители сифоновых, имеющие известковый скелет. Интересны так называемые мутовчатые сифоней, слоевище которых представляет мутовчато-разветвленный сифон (рис. 112). Вокруг него откладывается углекислый кальций, захватывающий также и боковые ответвления водорослей.

Мутовчатые сифоней встречаются с кембрия, но наивысшего расцвета достигают в морях триасового периода. Участие их в образовании горных пород таково, что целые горные цепи в Альпах сложены главным образом известковыми панцирями этих водорослей.

Тип харовые водоросли (Charophyta)

Всегда многоклеточные, крупные водоросли с мутовчато-разветвленным слоевищем. Цвет их зеленый. Размножение половое и вегетативное, бесполое отсутствует. Половые органы представляют собой сложно устроенные женские клетки — оогонии и мужские — антеридии. Оогоний — довольно крупная овальная яйцеклетка 1—2 мм величины, покрытая прямыми или спиральными коровыми клетками. Последние располагаются спирально по часовой стрелке (р. *Trochiliscus*), против часовой стрелки (р. *Chara*), меридионально (р. *Sycidium*), либо они сложно переплетаются (рис. 113—2—5). Количество клеток изменяется от 5 до 30. Сверху на оогонии в виде коронки находятся еще 5—10 дополнительных коровых клеток. Описываемые оогонии инкрустируются углекислой известью и хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, являясь руководящими формами. Современные харовые — обитатели пресных и солоноватых водоемов. Ископаемые формы встречаются, начиная с юры.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (Cormophyta)

Для высших растений характерна расчлененность тела на вегетативные органы: листья, стебель и корень. Примитивные наземные растения имели строение тела в виде дихотомически разветвленной оси, конечные ветви которой соединялись промежуточными участками. На конце оси имелось корневище-

подобное образование. Из системы конечных веточек дихотомически разветвленной оси, через их уплощение и соединение образовались листья. Листья плаунов, мхов и некоторых псилофитовых сформировались из выростов эпидермиса и потому называются филоидами¹. Листья — чрезвычайно важные специальные органы фотосинтеза, газообмена и транспирации, а также хранилище различных запасных веществ. Развившийся из корневищеподобных веточек корень выполняет функцию прикрепления растения, поглощения и доставки растению воды с растворенными в ней минеральными солями и также стал вместилищем запасных питательных веществ.

Осевой орган — стебель выполняет функцию морфологически связывать друг с другом основные органы питания растения — корень и лист.

Высшие растения — наиболее высокоорганизованные

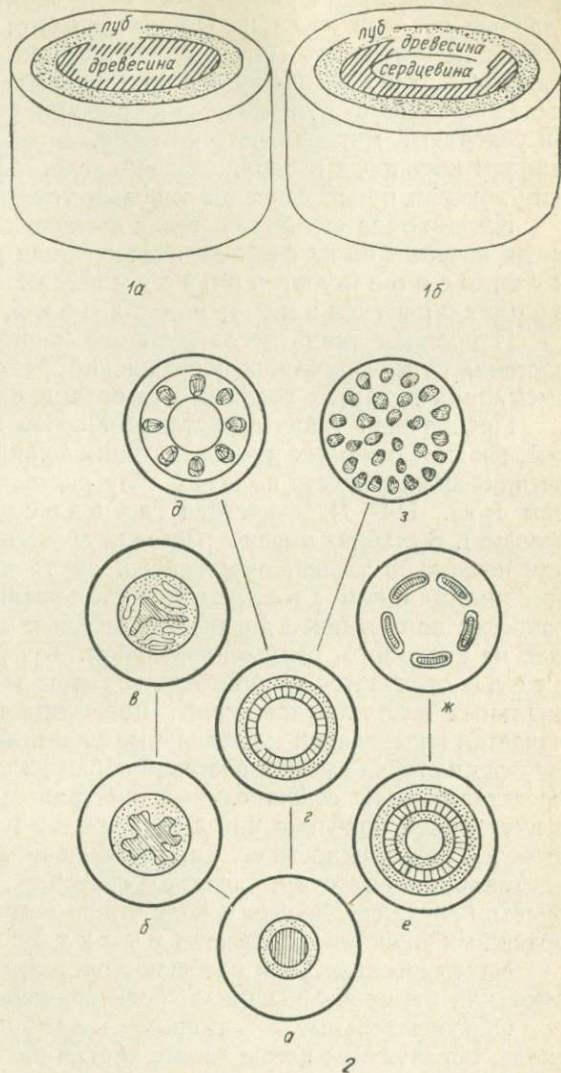


Рис. 114. Особенности строения высших растений:

1 — проводящие ткани высших растений, 2 — схема эволюции стелы (а — протостела, б — актиностела, в — плектостела, г, д — сифоностела, е — артростела, ж — диктиостела, з — атактостела)

¹ *phyllon* — гр. — лист, филлоид, подобный листу.

и широко распространенные многоклеточные растения, обитающие главным образом на суше. Произошли они, вероятно, от относительно примитивных морских водорослей, находившихся ближе всего к бурым. Эволюция высших растений была обусловлена выходом их на сушу и жизнью в условиях воздушной среды с иными условиями минерального питания, водоснабжения, иным содержанием кислорода в окружающей среде. Изменение их пошло в направлении приспособления к новым условиям.

Клетки тела высших растений дифференцированы на ткани, среди которых по их физиологической роли различают покровную, основную, проводящую, механическую, образовательную, или камбий, и др.

Покровная ткань несет функцию защиты внутренних тканей растения от механических повреждений, от колебаний температуры, высыхания и других вредных для организма условий.

Проводящая ткань представляет собой несколько типов тканей, взаимосвязанных и выполняющих функцию проведения воды и органических веществ по всему телу растения. К проводящим тканям (рис. 114—1) относятся древесина (ксилема), луб (флоэма). В стеблях высших растений древесина и луб образуют один или несколько тяжей, окруженных внутренней корой и образующих цилиндр, или стелу. Среди стел различают несколько типов, наиболее примитивной древней является протостела, состоящая из древесины, окруженной лубом. Так называемая активностела отличается от протостелы главным образом наличием радиальных выступов древесины. Древесина плектостелы отличается разделением на отдельные пластинки. В ходе дальнейшей эволюции стебля высших растений образовалась сифоностела, представляющая собою единый центральный проводящий пучок с внутренней полостью или сердцевинной. Среди сифоностел имеются разновидности ее. Так называемая артростела имеет центральную полость и членистое строение. Строение стебля с разбросанными в сердцевине и коре отдельными изолированными проводящими пучками называется атактостелой (рис. 114—2).

Механические ткани сообщают растению прочность, они образуют как бы прочный каркас среди основных тканей.

Образовательные ткани — камбий — жизнедеятельная ткань, образующая новые живые клетки растений.

В размножении высших растений характерно чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений. Отдельные поколения некоторых растений могут преобладать, например у моховидных преобладающую роль несет гаметофит, для остальных высших растений характерно преобладание спорофита, тогда как гаметофит упрощается и редуцируется. Спорофиты обычно несут многоклеточные вместилища спор, дифференцированные на мега- и микро-

спорангии. Гаметофиты являются соответственно носителями мужских и женских гаметангий. Одиночная женская яйцеклетка высших растений крупных размеров и обычно неподвижна. Первые стадии развития зародыша проходят внутри женского гаметофита, или архегония. Мужские гаметы не имеют питательных веществ, мелки, многочисленны, иногда неподвижные, но чаще несут жгутики, способствующие передвижению.

Высшие, или листостебельные, растения делятся на семь типов. Приводим описание основных типов.

Тип псилофитовые (Psilopsida)

Псилофиты были, по-видимому, первыми известными наземными растениями, обладавшими стеблем с наиболее простой системой проводящих пучков — протостелой. По облику это были травянистые и деревянистые мелкие растения, обитавшие главным образом в болотистых участках суши. Их дихотомически ветвящиеся стебли были голы или покрыты примитивными зачаточными чешуйчатыми (иногда щетиновидными) листьями — филлоидами, являющимися выростами поверхностных частей стебля.

На концах последних разветвлений стебля псилофитов располагались споровместилища, или спорангии, прямостоящие или повисающие, колосковидные. Спорангии имели многослойную стенку, образованную тонкостенными клетками, приспособления для раскрытия у них отсутствовали. Находящиеся в спорангиях и собранные в четверки — тетрады — споры покрывались упругой оболочкой.

Нижняя часть стебля представляла собою корневищеподобные, прямые или клубневидные веточки с отходящими от них нитями — ризоидами.

В примитивном стебле псилофитов присутствовал один проводящий пучок, в центре которого находилась древесина — ксилема, окруженная снаружи кольцом луба — флоэмы. Сердцевины в середине пучка не было, лишь у некоторых псилофитовых она наблюдается в нижней части стебля.

Пучок занимал центральное положение в стебле, его окружала кора, наружная часть которой состояла из более плотных, а внутренняя — более рыхлых клеток ткани губчатого строения — паренхимы.

В коже псилофитов с ее толстой кутикулой и утолщенными наружными стенками имелись устьица, количество которых было относительно невелико. Устьица, или поры, образованные парой особых замыкающих клеток, отсутствовали у водорослей, и появление их у псилофитов в качестве приспособления для газообмена служит бесспорным доказательством наземного образа жизни их.

Происхождение псилофитов связывают с бурными водорослями. Переселившись из водной среды с малым содержанием кислорода в среду наземную, богатую им, оказавшись в условиях, при которых воду и минеральное питание надо было получать из почвы и уже не всей поверхностью тела, а дифференцированными его участками, высшие растения должны были выработать новые приспособления, необходимые для жизни в условиях суши. Так, появились защитные приспособления от испарения, механических повреждений (особенно — зародыша, высыхания гамет) и т. д. Возникли новые ткани и органы: кожа с устьицами, стела, архегоний, многоклеточные спорангии и пр., с появлением ветвей и листьев увеличилась фотосинтезирующая поверхность, многочисленные хлоропласты обеспечили большую площадь соприкосновения с лучистой энергией и углекислотой.

Отдельные представители их весьма сходны с папоротниками, плауновидными, хвощевидными и другими растениями.

Остатки псилофитов известны с кембрия. Расцвет их в раннем и среднем девоне, вымирание приурочено к началу позднего девона. Наиболее характерный представитель — род *Psilophyton*, живший в раннем и среднем девоне (рис. 115).

Тип моховидные (Bryopsida)

Наземные, реже водные, мелкие по размерам растения, в развитии которых гаметофит преобладает над спорофитом. Он представляет собой разветвленное слоевище или стебель, покрытый листьями. Моховидные растения не имеют корней, прикрепляясь к субстрату ризоидами. В стебле имеется слабо развитая проводящая система. Спорангии несут сложные приспособления для раскрытия и рассеивания спор. Пронзошли, по-видимому, от псилофитовых, в настоящее время достигли высокой специализации. Известны с карбона, ископаемые формы редки.

Тип плауновидные (Lycopsida)

Характеризуются дихотомически разветвленным стеблем с типом строения протостелы или сифоностелы. Представляют собой травы, кустарники и деревья. Последние характеризуются вторичным ростом стеблей и корней. Листья плауновидных представляют собой филлоиды, они мелкие (хотя в некоторых случаях могут быть до 1 м), просты по форме, несут одну простую жилку и располагаются спирально. Формирование их связано с образованием выростов поверхностной части стебля. Спорангии часто собраны в колосовид-

ную шишку, или стробилу¹, располагаются они на верхней стороне листа или в его пазухе. Плауновидные произошли, вероятно, от псилофитов, остатки их достоверно известны с силура. В карбоне и перми они были распространены очень широко и резко сократились к началу мезозоя. В настоящее время известны представители всего четырех родов, например лycopодий (р. *Lycopodium*) (рис. 116, 117).

Среди ископаемых плауновидных большое геологическое значение имеют представители лепидодендроновых.

Лепидодендроны (рис. 118) были крупными деревьями с прямым, дихотомически разветвляющимся стволом, поверхность которого покрыта рубцами от оснований опавших листьев. Реже встречаются деревья с гладкой корой. В строении стебля лепидодендроновых наблюдается тип протостелы или сифоностелы (редко актиностелы). Основание ствола имело дихотомически разветвленные корни (с т и г м а р и и) с тонкими придаточными корешками, в местах прикрепления которых обычно остаются круглые рубцы. Листья лепидодендроновых были шиловидными, линейными или мечевидными с одной продольной жилкой, размеры их достигали иногда до 1 м. На нижней стороне листьев имелись у с т ь и ц а. После опадения листьев на коре оставались спирально расположенные листовые подушки с листовым рубцом. Листовые подушки ромбической формы, расположенные по вертикали ствола, характерны для рода *Lepidodendron* при неразвитых листовых подушках, характерных для сигиллярии (*Sigillaria*), на ребристой или гладкой коре снаружи находились листовые рубцы (рис. 119—1).

Посредине листового рубца имеется след проводящего пучка, по бокам, от него два следа от тяжелой особой воздухоносной ткани — а э р е н х и м ы, такие же два тяжа имелись в нижней части листовых подушки. Тяжи аэренхимы служили для усиления газообмена растения в условиях влажного жаркого климата. В особой ямке над листовым рубцом располагался так называемый я з ы ч о к, или

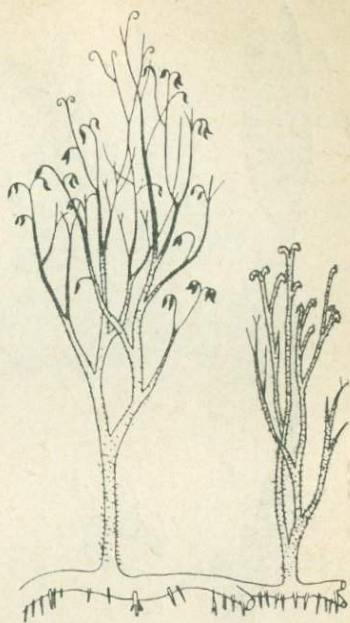


Рис. 115. *Psilophyton princeps*

¹ *strobila* — лат. — колосок.

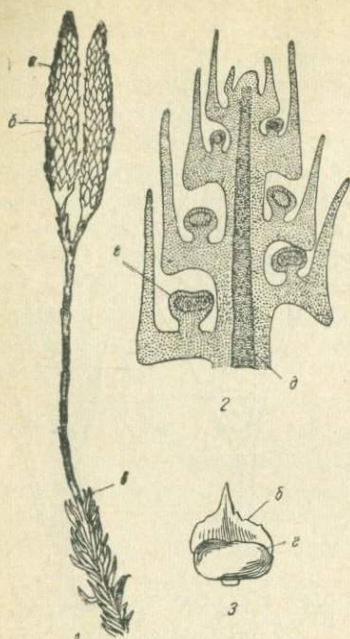


Рис. 116. *Lycopodium*, современная форма:

1 — ветка с двумя шишками — стробилами; 2 — схематический продольный разрез верхушки стробила; 3 — спорофилл со спорангием у его основания (а — шишка, б — спорофилл, в — листья, г — спорангий, д — центральная ось)

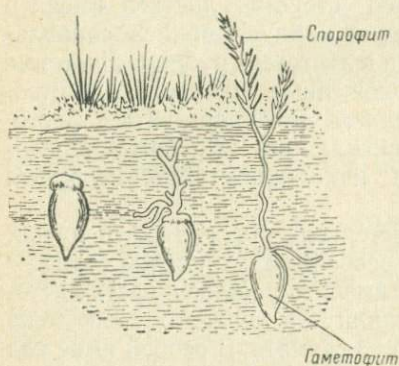


Рис. 117. Подземные заростки (гаметофиты) *Lycopodium*; два заростка справа несут спорофиты

лигула — секреторный орган, помогавший росту молодого листа.

Стробилы лепидодендроновых были образованы из спирально расположенных спорофиллов, заключающих горизонтальную часть и загнутую вверх пластинку. Микро- и мегаспорангии находились на горизонтальной части спорофилла. Кора лепидодендроновых сложного строения, дифференцированная на первичную кору (первичную внутреннюю и первичную наружную) и так называемую перидерму — ткань, выполнявшую опорную функцию. Лепидодендроновые найдены в верхнем девоне, широко известны в среднем и верхнем карбоне. Вымирание их приурочено к концу перми.

Тип членистостебельные (Sphenopsida)

Многочисленные ископаемые споровые растения в виде трав, кустарников и деревьев. До настоящего времени от них остались только хвощи.

Стебель членистый, в котором различаются междоузлия, разделенные друг от друга узлами. На узлах развиваются ветви и листья. Последние имеют мутовчатое расположение и обычно мелки. Спороангии собраны в колоски. Членистостебельные произошли от псилофитовых, остатки их известны с девона, в карбоне и перми наблюдается их расцвет, когда они зачастую представлены крупными деревьями. В мезозое они встречаются реже, к концу эры постепенно вымирают, за исключением рода *Equisetum*, существующего ныне (рис. 119—2).

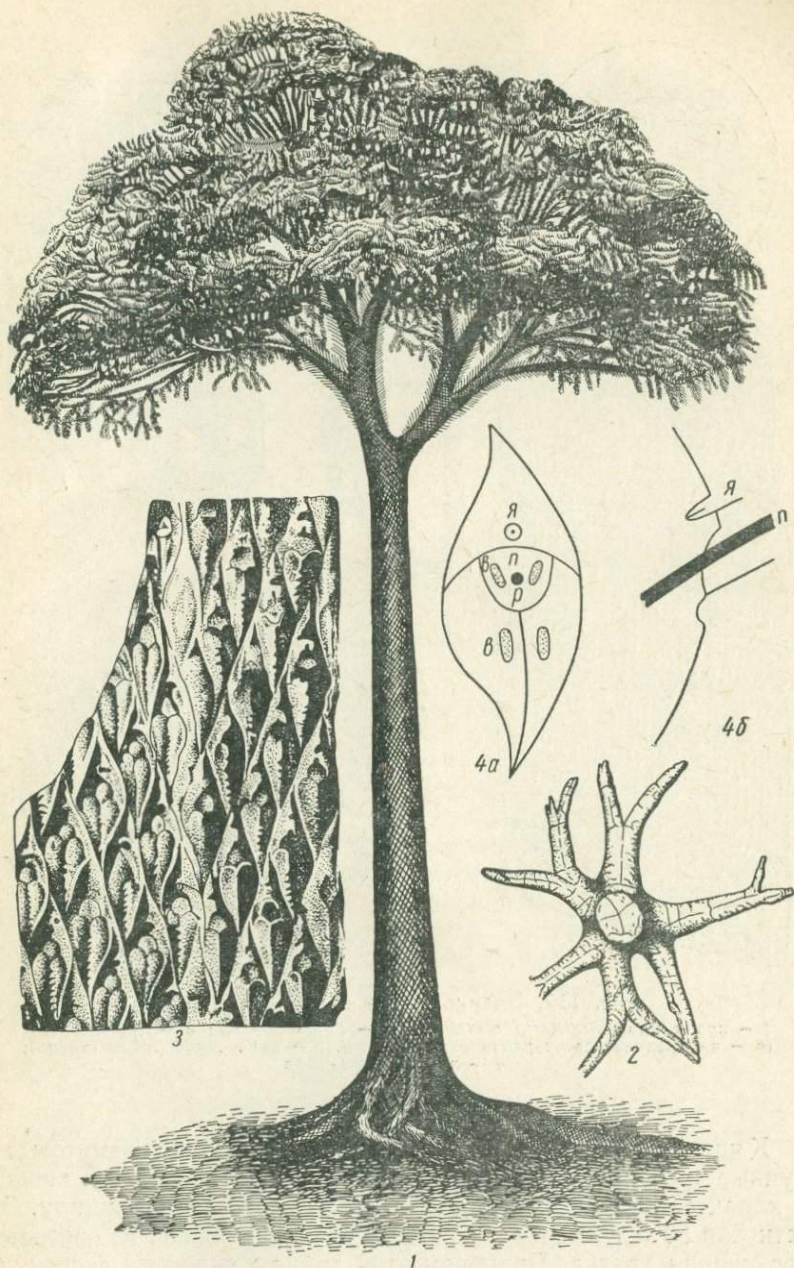


Рис. 118. Плауновидные:

1 — *Lepidodendron obovatum* (общий вид); 2 — стигмария; 3 — кусок коры *Lepidodendron aculeatum*; 4 — схема листовой подушки (а — вид снаружи; б — продольный разрез, в — тяжи воздухоносной ткани (аэренхимы), п — пучок листового следа; р — листовый рубец, я — язычок — лигула)

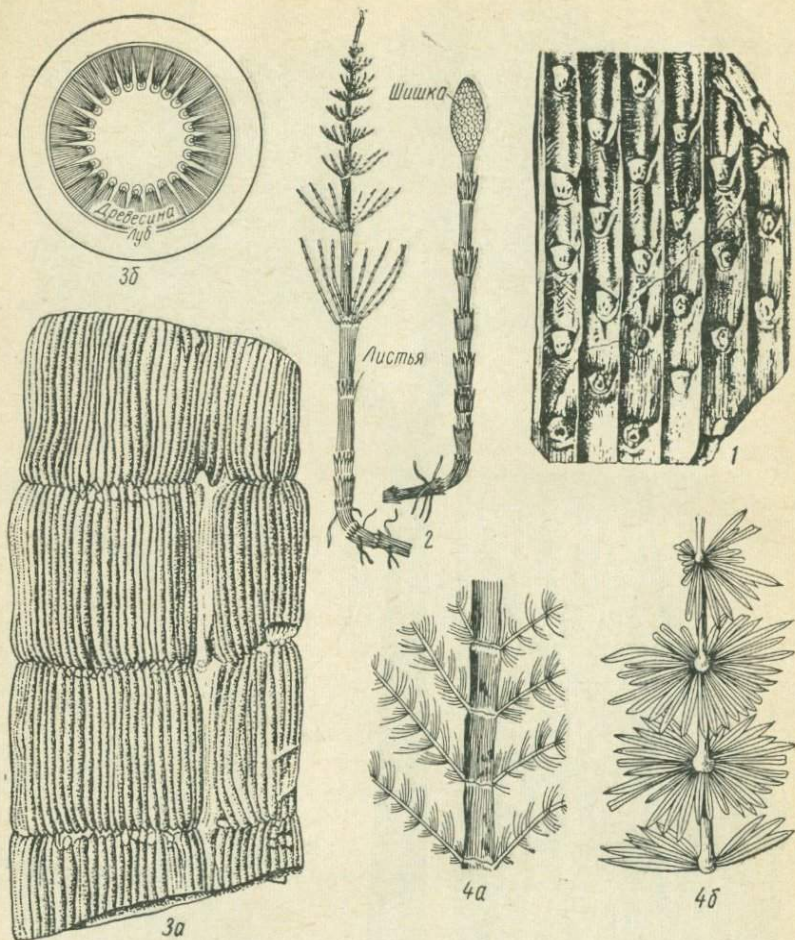


Рис. 119. Плауновидные и членистостебельные:

1 — кусок коры *Sigillaria scutellata*; 2 — *Equisetum* sp.; 3 — *Calamites* sp.;
 (а — внутреннее ядро сердцевинной полости, б — поперечный разрез ствола);
 4 — листья каламитов

К числу групп, важных геологически, относятся каламитовые — крупные древовидные растения, напоминающие нынешних хвощей, но характеризующиеся вторичным ростом стебля в толщину. Они достигали 30 м в высоту и несли небольшие сидячие, не сросшиеся у основания листья. Примером этой группы являются формы, относящиеся к роду *Calamites* (рис. 119—3, 4). Каламиты были высокими деревьями, листья которых, заостренные и узкие,

несли один проводящий пучок — ж и л к у. В центральной части стебля каламитов имелась полость, занятая у молодых особей нежной сердцевинной тканью. Плость в местах, соответствующих узлам, делилась на отделы особыми перегородками, отвечающим в расположении междоузлиям. Кольцо проводящих пучков окружало эту центральную полость. По мере роста каламитов сердцевинная ткань разрушалась и в середине их стебля образовалась пустота, заполняемая нередко различными минеральными веществами. В ископаемом состоянии довольно часто находятся минерализованные ядра центральной полости каламитов, на поверхности которых имеются бороздки, или р е б р а. Последние представляют собой борозды, соответствующие так называемым сердцевинным лучам (нежной, тонкостенной ткани, являющейся продолжением сердцевины в сторону коры). Сердцевинные лучи имели вид пластин, разделенных клиновидно формировавшейся между ними вторичной древесины (ксилемы). Появившись в позднем девоне, каламиты широко распространились в карбоне. В перми они вымерли.

Тип папоротниковидные (Pteropsida)

Наиболее многочисленная группа споровых растений, богато и разнообразно представленная в ископаемой и современной флоре. Сюда относятся разнообразные морфологические и анатомические растения, характеризующиеся у некоторых форм чрезвычайно крупными сложно расчлененными листьями и наличием листовых прорывов в стебле (рис. 120—1, 2). Последние являются «оконцами» в проводящем цилиндре стебля над местом выхода в лист проводящего пучка. Эти «оконца» заняты тонкостенными клетками.

Спорангии некоторых папоротниковидных располагаются обычно на нижней стороне листа и у большинства представителей собраны в кучки, называемые с о р у с а м и. Бесполое поколение представляет крупный спорофит, гаметофит, наоборот, очень мал и прост по своему строению. Происхождение папоротниковидных связывают с псилофитами.

Как уже было сказано выше, папоротниковидные — разнообразный тип растений, объединяющий различные группы. Так, одни из них — бессеменные растения, половое и бесполое поколения которых существуют раздельно. К ним относятся папоротники. Другие размножаются семенами, которые развиваются при отсутствии цветка из г о л о й с е м я п о ч к и (голосеменные). Третья группа растений достигла наиболее высокого развития и характеризуется тем, что семена их находятся внутри замкнутого плода. Кроме того, в их развитии имеется ц в е т о к. Сюда относятся широко распространенные покрытосеменные растения.

Папоротниковидные делятся на три класса: бессеменные (As-

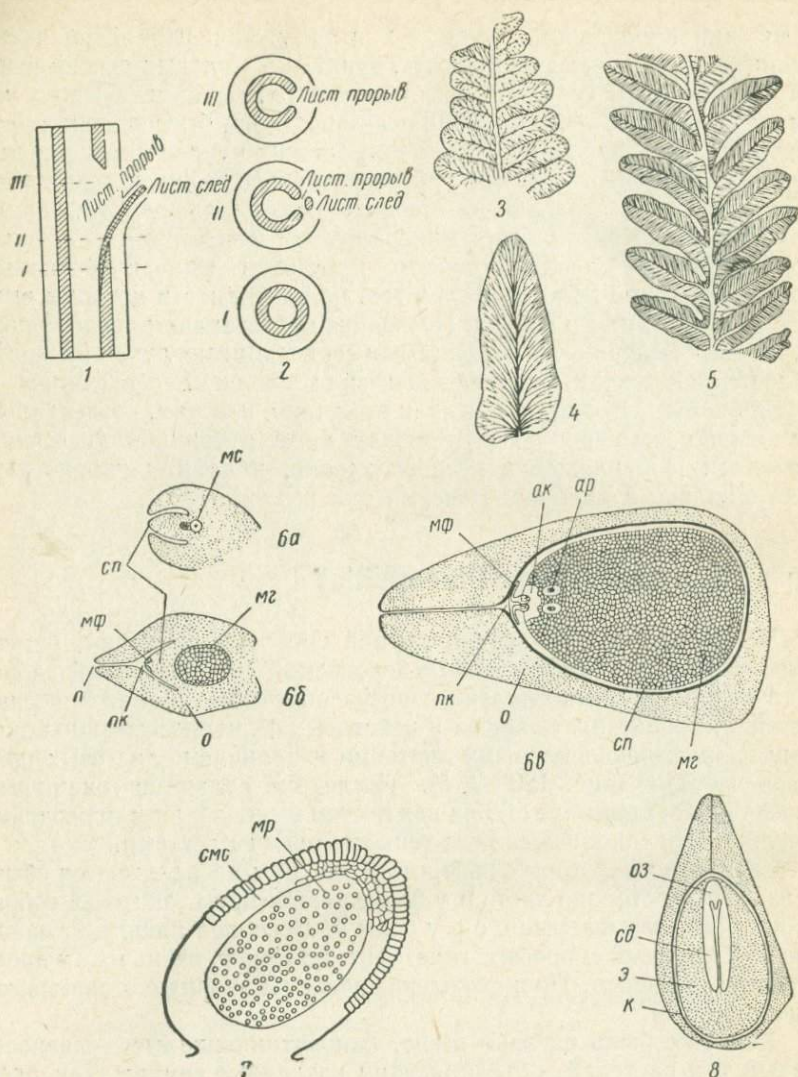


Рис. 120. Папоротниковидные и особенности их строения:

1, 2 — схема листовых прорывов в проводящем цилиндре (I — продольный, срединный разрез оси в области листового следа и листового прорыва, I, II и III — три поперечных разреза той же оси на уровнях I, II и III; проводящая ткань показана косой штриховкой); 3 — *Pecopteris*; 4 — *Neuropteris*; 5 — *Alethopteris*; 6 — развитие мегаспорангия (семяпочки) и мегagamетофита (заростка, развившегося из крупной споры мегаспоры) у современного цикадового *Zamia*; а — образование мегаспор, б — прорастание одной мегаспоры и образование мегagamетофита, в — дальнейшее развитие мегagamетофита (мс — мегаспоры, сл — семяпочка, мф — микрогаметофит, п — пыльцевход, пк — пыльцевая камера, о — обертка, мг — мегagamетофит, ак — архегонияльная камера, ар — архегоний, мр — микроспоры, смс — стенка микроспорангия, оз — осевая часть зародыша, сд — семядоля, з — эндосперм, к — кожура); 7 — разрез зрелого микроспорангия *Zamia*; 8 — продольный разрез семени *Zamia*

регмае), голосеменные (Gymnospermae), покрытосеменные (Angiospermae).

К бессеменным (Aspermae) относятся папоротниковидные растения, широко распространенные в геологическом прошлом, а также и ныне. Размножаются спорами и характеризуются чередованием полового и бесполого поколения, существующих самостоятельно. Папоротники — растения с крупными сложными листьями, с перистым и сетчатым жилкованием. Спорангии образуют сорусы. Гаметофит мал, имеет вид зеленой сердцевидной пластинки, спорофит представляет крупное растение с листьями, стеблем и корнями. Среди нескольких групп разнообразных папоротников: археоптеридных, мараттиевых, лептоспорангиатных, последние являются самыми многочисленными, распространенными во всех частях света и в разнообразных условиях. Появились в карбоне, широко развиваются, начиная с мезозоя.

В отложениях верхнего палеозоя, а также мезозоя часто находят остатки различных папоротниковидных листьев, систематическое положение которых неясно. Их объединяют в искусственные группы с выделением отдельных условных родов: *Pecopteris* (рис. 120—3), *Neuropteris* (рис. 120—4), *Alethopteris* (рис. 120—5) и др. В тех случаях, когда папоротниковидные листья находятся вместе со спорангиями, или с семенами, или с другими частями растений, их удается отнести к соответствующей единице естественной классификации. Находки папоротниковидных листьев используются при стратиграфическом расчленении различных, главным образом верхнепалеозойских континентальных толщ.

Голосеменные (Gymnospermae) представляют собой чаще всего деревья, реже — кустарники и лианы. Они характеризуются семяпочкой (рис. 120—6, 7, 8), представляющей собой один мегаспорангий, окутанный особым покровом, вырастающим из основания мегаспорангия кверху. В последнем остается лишь узкое трубкообразное отверстие — пыльцевход, через который на мегаспорангий попадают микроспоры. Микроспоры, или пыльца, или пыльцевые зерна имеют различную (эллипсоидальную, сферическую и др.) форму и покрыты дву- или трехслойной скульптурированной оболочкой — экзиной. Пыльцевые зерна принимаются в небольшую полость мегаспорангия, расположенную у основания пыльцевхода и называемую пыльцевой камерой. Оплодотворенная семяпочка голосеменных образует зародыш, не отделяющийся от материнского растения и питающийся за счет эндосперма (многоклеточная ткань внутри зародышевого мешка, или мегаспоры). Когда семяпочка, питаясь за счет эндосперма, разрастется и превратится в семя, она отделится от материнского организма и прорастет, образуя спорофит. Примитивные голосеменные не имели настоящего семени с зародышем в нем.

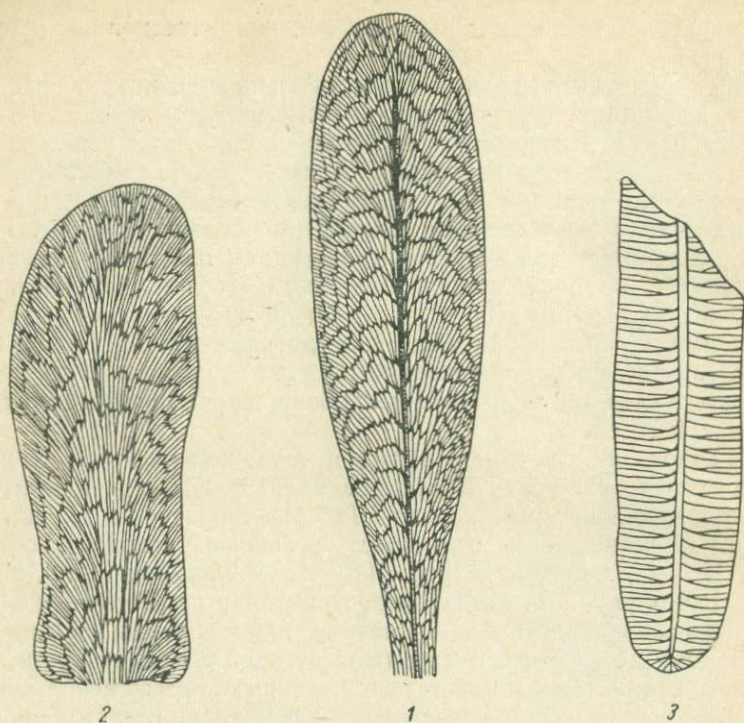


Рис. 121. Прimitивные голосеменные:
1 — *Glossopteris* sp.; 2 — *Gangamopteris* sp.; 3 — *Taeniopteris* sp.

Семяпочки голосеменных располагаются либо на спороносных листьях, либо образуют крупные стробилы.

Размножение семенами — важный шаг вперед в эволюционном развитии наземных растений. Семя является вместилищем большого количества питательных веществ, обеспечивающих ранние стадии развития спорофита. Защищенные кожурой и твердой оболочкой семена долгое время остаются жизнеспособными. Семенные растения достигли поэтому более высокого уровня развития по сравнению со споровыми. Появившись в девоне, голосеменные широко распространились в мезозое и существуют ныне (цикадовые, хвойные и др.).

Среди нескольких подклассов класса голосеменных геологическое значение имеют птеридоспермиды и др.

Птеридоспермиды представляют собой примитивных голосеменных с папоротниковидными листьями, на которых расположены одиночные семяпочки. Стробил нет. Оплодотворение, по-видимому, шло вне материнского растения перед самым прорастанием семени, кото-

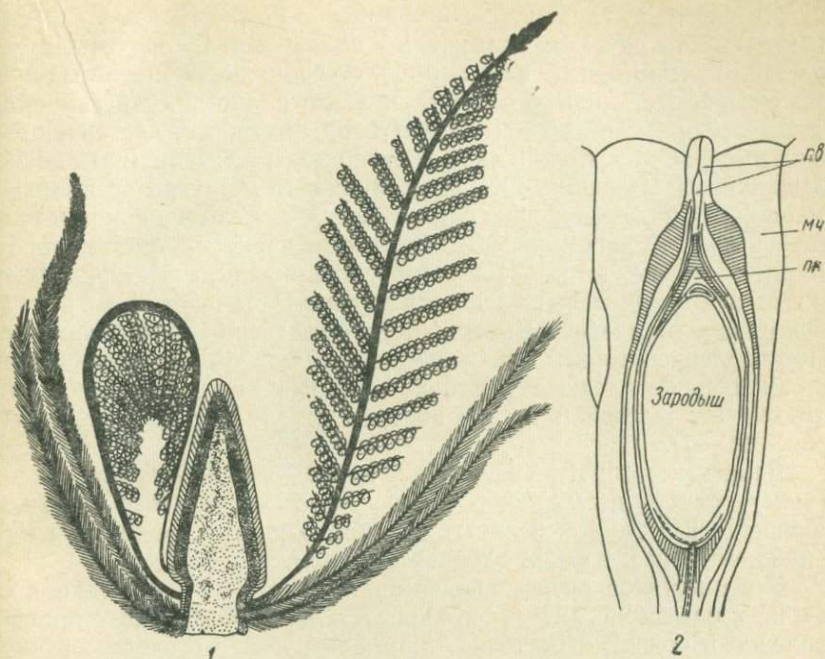


Рис. 122. Строение семени беннеттитовых:

1* — распутившаяся стробила беннеттита, 2 — продольный срединный разрез зародыша семени беннеттита (лв — пыльцевход, лк — пыльцевая камера, мч — межсеменные чешуи, представляющие собой покров на семени)

рое еще не было настоящим семенем, вследствие отсутствия периода покоя между моментом оплодотворения и прорастания.

К птеридоспермидам принадлежат наиболее примитивные и древние папоротникообразные семенные, появившиеся в среднем девоне и вымершие в мезозое (*Medullosa* и др.), а также глоссоптеридовые, распространенные в карбоне и перми Гондваны. Глоссоптеридовые были небольшими растениями с ланцетными, линейными и яйцевидными цельнокрайними листьями, жилкование которых было сетчатым со срединной жилкой (р. *Glossopteris*, рис. 121—1), или без нее (р. *Gangamopteris*, рис. 121—2).

Группа цикадовых (*Cycadales*) представляет собой довольно крупные растения с толстым клубневидным или цилиндрическим стеблем, на вершине которого располагаются крупные жесткие, кожистые, двоякоперистые или цельные листья с параллельным или дихотомическим жилкованием. Цикадовые известны в ископаемом состоянии с триаса до кайнозоя. Представителем их является род *Taeniopteris* (рис. 121—3).

Интересная группа голосеменных — беннеттитовые. Облик этих растений напоминает таковой у цикадовых. Беннеттиты имели толстый клубневидный или прямой стебель, двоякоперистые или простоперистые, иногда цельные кожистые листья. Чрезвычайно интересными были стробилы беннеттитов, похожие на цветок покрытосеменных. Они состояли из прицветников, густо покрытых волосками и прикрывающих органы размножения. Внутри от прицветников располагалось кольцо сложно построенных тычинок или микроспорофиллы, напоминающих по форме перистый лист папоротника. Каждая перистая тычинка несла два ряда перышек, на каждом из которых находилось по два ряда пыльцевых мешков, состоящих из нескольких отделений. Внутри от кольца тычинок располагались многочисленные тонкие ножки, несшие семяпочки. Между последними имелись бесплодные чешуйки, прикрывающие семяпочки, так что наружу выходили только верхние их части с пыльцевходами (рис. 122—1).

Беннеттитовые (так же, как и цикадовые) произошли, по-видимому, от семенных папоротников из семейства медуллозовых. Появившись в триасе, беннеттиты широко распространились в юре и нижнем мелу и в конце мезозоя вымерли.

У беннеттитов впервые появляется п о к р о в, з а щ и щ а ю щ и й с е м я (рис. 122—2), что представляет собой важное приспособление в развитии растений. Морфологическое сходство органов размножения беннеттитов и покрытосеменных дает основание предполагать происхождение покрытосеменных от беннеттитов.

Крупной группой голосеменных являются так называемые стахиоспермиды, к которым принадлежат кордаитовые (*Cordaitales*), гинкговые (*Ginkgoales*) и хвойные (*Coniferales*).

Кордаитовые представляли собой высокие деревья, достигающие в высоту 30 м при диаметре ствола до 90 см. Листья кордаитов были очень длинные и располагались на ветвях спирально, форма их была простая, саблевидная. Ветвление кордаитов начиналось очень высоко от основания ствола. Мужские и женские шишки резко отличались от ветвей, размеры их были невелики. Стробилы образовывали «сережки» (рис. 123—1). Кордаитовые произошли от папоротникообразных семенных. Появившись в раннем карбоне, они широко распространились в среднем и позднем карбоне и перми, но затем резко сократились в начале триаса. В начале юры кордаиты исчезли с лица земли. Представителем их является род *Cordaites*, представители которого произрастали с раннего карбона до ранней перми (рис. 123—2).

Группа гинкговых представлена в современной флоре одним родом и видом — *Ginkgo biloba* (рис. 123—3), сохранившимся сейчас лишь в Восточной Азии. Это деревья, достигающие высоты 30 м, листья которых очень своеобразны. Каждый лист имеет тонкий длинный черешок и широкую веерообразную листовую пластинку с вы-

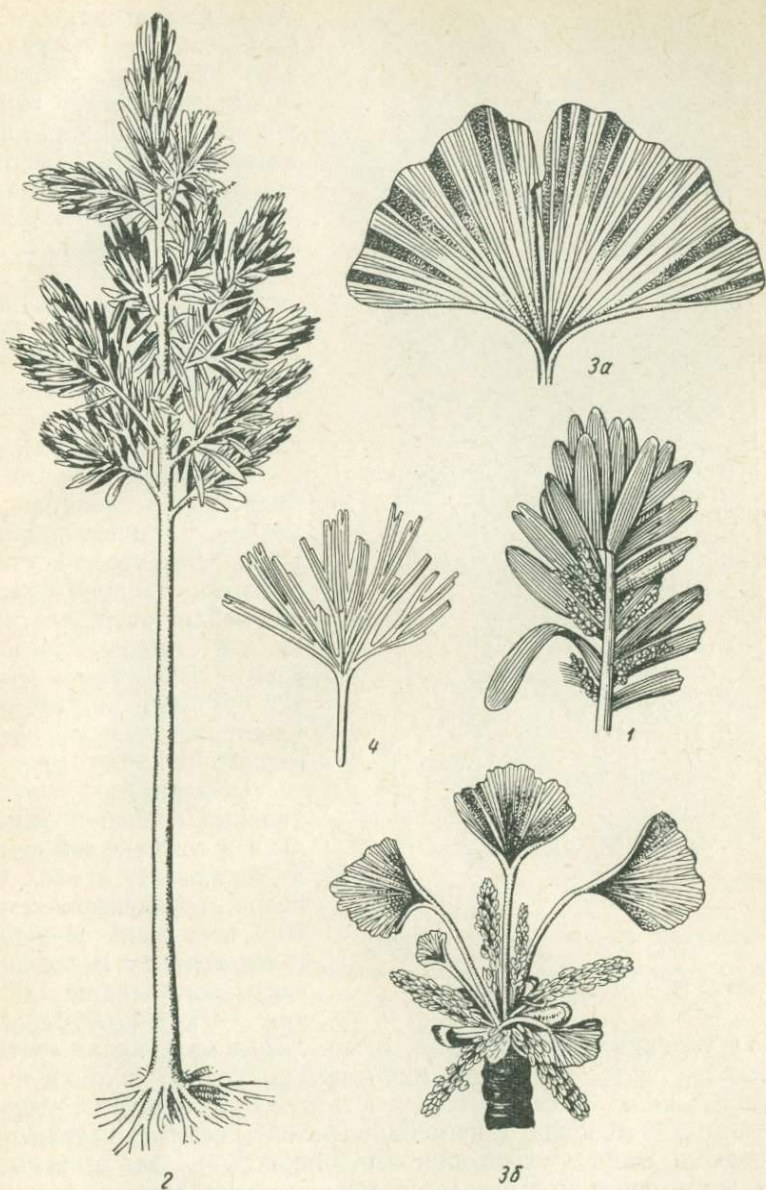


Рис. 123. Кордаитовые и гинкговые:

1 — дистальная часть ветви кордаита с шишками; 2 — общий вид *Cordaites* (реконструкция); 3 — *Ginkgo biloba* (а — лист, б — веточка с пыльниковыми колосками — мужскими шишками); 4 — *Baiera* sp.

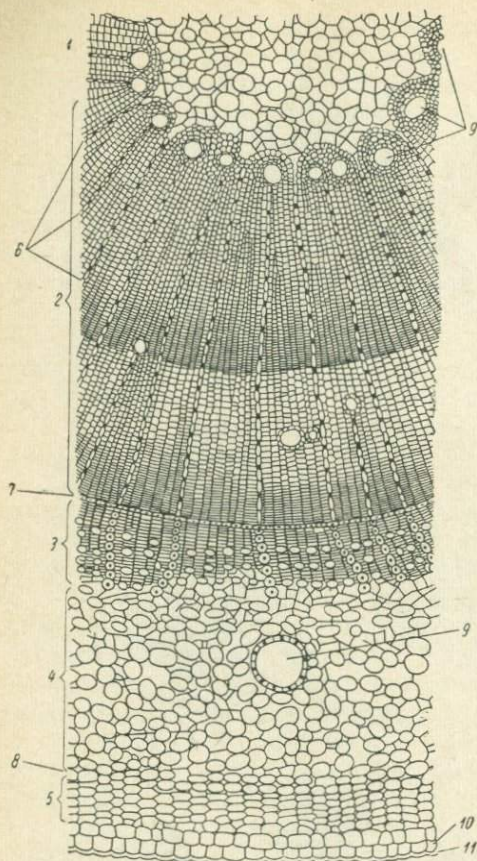


Рис. 124. Поперечный разрез ствола сосны:

1 — сердцевина; 2 — древесина; 3 — луб; 4 — кора; 5 — пробка; 6 — сердцевинные лучи; 7 — камбий; 8 — пробковый камбий; 9 — смоляные ходы; 10 — кожица; 11 — кутикула

резом посередине. От основания листовой пластинки идут тяжи (два), делящиеся надвое и затем многократно ветвящиеся дихотомически. Получающееся при этом веерное жилкование не имеет никаких признаков сетчатости.

Известные в ископаемом состоянии роды *Baiera*, *Czekanovskia* близки к описанному современному гинкго, отличаясь от него главным образом тем, что их листовые пластинки многократно делятся на узкие, длинные лопасти. Кроме того, черешок листа *Baiera* не так ясно обособлен от листовой пластинки, как у гинкго. Представители рода *Baiera* (рис. 123—4) были широко распространены в юре и вымерли к концу мела.

Обширная группа хвойных широко представлена в современной флоре и включает около 600 видов, образующих почти 80% всех ныне живущих голосеменных. В подавляющем большинстве хвойные — крупные деревья

или кустарники с чешуйчатыми, игловидными маленькими листьями. Иногда листья имеют вид небольших чешуек. В листьях только одна жилка. Стебель хвойных (ствол) характеризуется вторичным ростом в толщину, в нем сильно развиты ксилема и трахеиды (проводящие сосуды, узкие, длинные и пористые). Для ознакомления с анатомическим строением стебля хвойных следует рассмотреть поперечный и радиальный разрезы ствола сосны (рис. 124).

Древесина хвойных имеет ясно выраженные годичные кольца. Стробилы некоторых примитивных хвойных напоминают «сережки» кордаитов, но у большинства они имеют вид плотных компактных

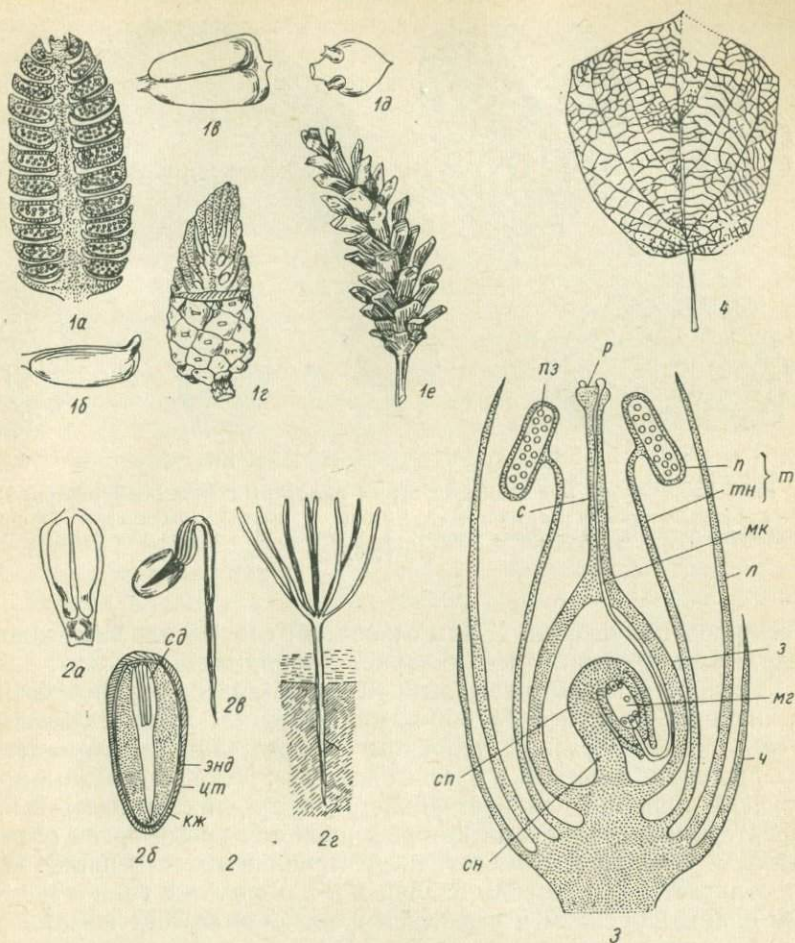


Рис. 125. Строение семени хвойных и покрытосеменных:

1 — развите семени сосны; а — продольный разрез мужской шишки, б — микроспорофилл сбоку, в — то же, снизу, г — женская шишка, д — чешуя с двумя семяпочками, е — раскрывшаяся женская шишка сосны; 2 — прорастание семени сосны: а — чешуя с двумя семенами, б — продольный разрез семени, в, г — прорастание семени (кж — кожура, сд — семядоли, цт — центральное тело, эн — эндосперм); 3 — схема цветка покрытосеменного растения в вертикальном разрезе; 4 — *Cedrelia triacuminata* (пз — пыльцевое зерно, с — столбик, сп — семяпочка, сн — семяножка, ч — чашелистик, мг — мегагаметофит, з — завязь, л — лепесток, мк — микрогаметофит, тн — тычиночная нить, п — пыльник, т — тычинка, р — рыльце)

шишек. Форма и величина семян (рис. 125—1—2) различны, часто они имеют крыловидные придатки. Происхождение хвойных связывают с кордантами; появление их приурочено к карбону, в мезозое они были очень разнообразны, ныне они многочисленны, особенно

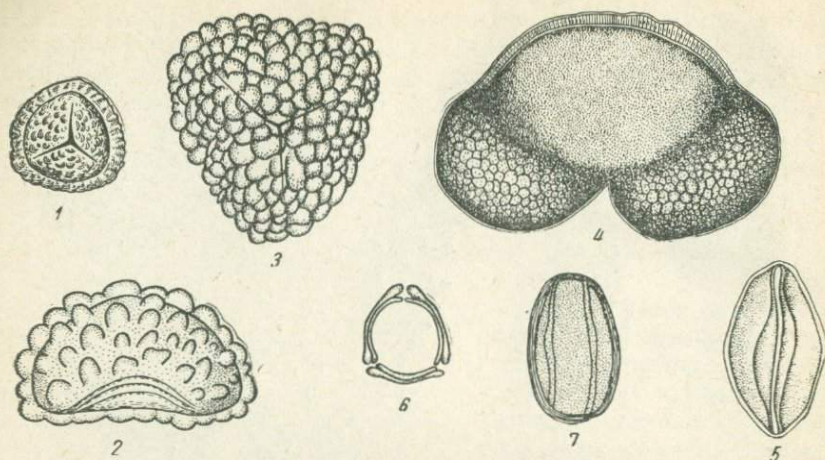


Рис. 126. Споры и пыльцевые зерна некоторых наземных растений:
 1—3 — споры споровых растений; 4—7 — споры и пыльца голосеменных и покры-
 тосеменных растений: 4 — *Pinus* (сосна); 5 — *Ginkgo*, 6 — *Betula* (береза), 7 — *Quer-*
qus (дуб)

в северном полушарии. К ним относятся: ель, сосна, лиственница, кедр, можжевельник, тисс, кипарис, секвойя и др.

Господствующий в современной флоре класс покрытосеменных насчитывает не менее 300 000 видов растений, приспособившихся к самым разнообразным условиям существования. Некоторые из них проникли в моря и в пресные водоемы. Покрытосеменные представлены травами, полукустарниками, кустарниками и деревьями, характерными признаками которых является новый орган размножения — ц в е т о к (гомологичный стробиле голосеменных). Цветок отличается от стробилы наличием п л о д о л и с т и к о в, двойным оплодотворением и развитием плода. Он состоит из ц в е т о л о ж а (укороченная ось цветка), о к о л о ц в е т н и к а (чашечка и венчик), т ы ч и н о к (состоящих из п ы л ь н и к а и т ы ч и н о ч н о й н и т и). Пестик цветка состоит из завязи, столбика и рыльца (рис. 125—3). Внутри завязи находится одна или несколько семязпочек, прорастающая на рыльце микроспора (пыльцевое зерно образует мужской гаметофит). Явление д в о й н о г о о п л о д о т в о р е н и я покрытосеменных представляет собой процесс слияния одного из мужских ядер с двумя ядрами центральной клетки гаметофита, в результате которого из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из оплодотворенной центральной клетки — мегagamетофита — эндосперм.

После оплодотворения завязь с находящимися внутри семязпочками образует п л о д, свойственный только покрытосеменным и представляющий собой приспособление для защиты и распростра-

нения семян. Последние чрезвычайно разнообразны. Происхождение покрытосеменных не вполне ясно. Возможно, что ближайшими их предками являются беннеттиты. Появившись в юре (а может быть, и в триасе), покрытосеменные начали широко распространяться в поздне меловую эпоху и в настоящее время занимают господствующее место среди остальных растений.

Среди покрытосеменных выделяют два подкласса: двудольные (*Dicotyledones*) и однодольные (*Monocotyledones*). Для первых характерно наличие двух семядоль в зародыше, хорошо дифференцированные на черешок и пластинку листа с преобладающим сетчатым жилкованием и очень разнообразными контурами. Строение стебля по типу сифоностелы. Представителем является род *Credneria* (рис. 125—12), живший в поздне мелу. Для однодольных характерно наличие одной семядоли в зародыше, слабо дифференцированные на черешок и пластинку листа с равными краями и параллельно-неровным или дугонеровным жилкованием. Представители однодольных — современные пальмы (род *Sabal*), злаки, лилейные и др.

В стратиграфии при сопоставлении слоев или целых свит большое значение имеет изучение ископаемых пыльцевых зерен и спор.

Формы, размеры и характер оболочки (э к з и н ы) спор и пыльцевых зерен настолько характерны, что позволяют устанавливать виды растений. Утолщенная, слоистая экзина состоит в основном из углевода п о л л е н и н а ($C_{90}H_{144}O_{24}$) и клетчатки. Поверхность ее в большинстве случаев несет бугорки, шипики, ямки и тому подобные рельефные образования. Экзина пыльцы и спор весьма стойка и очень плохо сохраняется в ископаемом состоянии.

Споро-пыльцевой анализ заключается в статистическом изучении этих микроскопических образований из каждого данного слоя (или свиты) и выяснении числовых соотношений между пыльцевыми зернами (или спорами).

На рис. 126 изображены пыльцевые зерна и споры некоторых кайнозойских наземных растений.



История эволюционного развития растений и животных

Жизнь на Земле зародилась очень давно, вероятно, в архейскую эру, а может быть и ранее.

Жизнь возникла в водной среде первичных океанов. Это были белковые комочки, не дифференцированные на ядро и протоплазму, лишённые оболочек и опорного скелета, до того примитивные, что в сравнении с ними простейшие современные организмы являются сложнейшими и совершенными.

Никакого разделения на животных и растений вначале между ними не было, но позднее оно появилось благодаря тому, что некоторым организмам для своего существования пришлось создавать органические вещества из неорганических. Они дали начало развитию царству растений, которые, кроме паразитических форм, и в настоящее время не связаны с органическими веществами, питаются автотрофно, т. е. самостоятельно, беря из окружающей среды неорганические соединения и превращая их при помощи солнечной энергии в сложные органические (белки, жиры, крахмал, сахар и др.). Автотрофное питание — характерная черта растений. Животные характеризуются гетеротрофным питанием, при котором в пищу употребляют готовые вещества, создаваемые другими организмами.

Таким образом, можно сделать заключение, что первыми возникли растения, а животные, по-видимому, отделились от них в виде боковой ветви, т. е. примат в существовании живой материи принадлежит растительным формам.

Возможно, что первичные формы растительных организмов были похожими на самостоятельно питающихся бактерий, но может быть, что это были формы каких-то примитивных синезеленых водорослей. По мнению одних ученых, существование автотрофных бактерий, которые могли обходиться без органического углерода, дает основание считать, что это, возможно, самая примитивная груп-

па растений, быть может, исходная. Другие ученые обращают внимание на то, что углекислые соединения, потребляемые бактериями, требуют для своего возникновения участия других организмов, и, следовательно, бактерии не могут быть первичными существами.

Согласно мнению этих ученых, бактерии представляют собой лишь боковую ветвь синезеленых водорослей, которые, хотя и стоят выше по своей цитологической организации, но вполне автотрофны. Однако путь развития синезеленых водорослей показывает, что они с древнейших времен и доныне сохранили свои основные черты и особенности и поэтому вряд ли могли дать начало другим, более сложно устроенным организмам.

В общем, вопрос о наиболее древних организмах к настоящему времени еще не разрешен.

Есть еще одна группа древнейших организмов, которую предполагают исходной для других, — это жгутиковые, к которым принадлежат разнообразные существа микроскопических размеров с различными способами питания. Некоторые из них питаются твердой органической пищей, другие — жидкой, но те и другие употребляют готовые органические вещества. Но есть такие жгутиковые, которые обладают способностью разлагать на свету CO_2 , находящийся в воде, и потреблять его углерод, всасывая в то же время всей поверхностью тела растворенные в воде соли. Эти жгутиковые содержат в себе хлорофилл и близкие к нему пигменты, способ их питания автотрофный. По-видимому, от этих жгутиковых произошли различные группы водорослей и в первую очередь низшие зеленые водоросли. Есть также основания предполагать, что от жгутиковых произошли грибы.

Возможно также, что жгутиковые с гетеротрофным способом питания дали начало первым примитивным животным.

Водоросли относятся к числу древнейших обитателей нашей планеты, развитие их проходило еще в архее. В большом числе водоросли известны из кембрия, ордовика и силура, эти периоды были для них уже временем полного развития и расцвета.

В кембрии, ордовике и силуре на Земле происходили крупнейшие палеогеографические изменения, благодаря которым в развитии растений наступил новый эволюционный этап. Горообразовательные движения каледонской складчатости приводили к поднятиям морского дна, регрессии морей, образованию горных массивов, возникновению лагун, озер и болот. Эти водоемы опреснялись и высыхали, находившиеся в них растительные организмы были вынуждены приспосабливаться к новым условиям, резко отличным от прежних, растения должны были выйти из воды на сушу. Переход этот означал коренные изменения в природе водных растений, разнообразные, изменчивые условия жизни на суше заставили их выработать ряд новых приспособлений. В теле растений появились

ткани, предохраняющие от высыхания, поддерживающие тело и др. Возникли специальные органы для поглощения из почвы воды с растворенными в ней минеральными веществами, выработались специальные приспособления для газообмена кислорода и углекислоты — устьица, и т. д. Водные растения стали наземными. Древнейшие представители их — *псилофиты* — самые примитивные сосудистые растения. Появившись в кембрии, они широко распространились на всех материках в раннем и среднем девоне. Вымирание их приурочено к позднему девону.

Псилофиты дали начало основным типам высших сосудистых растений: *плауновидным, членистостебельным и папоротниковидным*.

Первые весьма примитивные представители плауновидных очень напоминали псилофитов. В начале девона появляются мелкие травянистые протолепидодендроновые, а с конца девона распространяются *лепидодендроновые* — древесные формы от мелких до очень крупных.

Лепидодендроновые были характерными представителями огромных лесов карбона, пышно развившимися в условиях теплого и влажного климата, в атмосфере, богатой углекислым газом. Последнее объясняется бурной вулканической деятельностью, сопровождавшей горообразовательные процессы следующей за каледонской — герцинской складчатости.

Одновременно с богатой растительностью плауновых в лесах каменноугольного периода процветали также представители членистостебельных — гигантские *каламиты*. Появившись в позднем девоне, каламиты широко распространились в карбоне и вымерли в перми. От каламитов в конце карбона произошли *хвощевые*, широко развившиеся позднее, в мезозое, и резко затем сократившиеся в кайнозойскую эру.

Кроме гигантских плауновых и членистостебельных, в лесах каменноугольного периода пышно развились мхи, хвощи и разнообразнейшие папоротники, а также низшие голосеменные — *птеридоспермы*. Особенно многочисленными и разнообразными были *папоротниковидные*, представленные *бессеменными*, или *папоротниками*, и наиболее примитивными *голосеменными*.

Первые папоротники появились в девоне, в карбоне и перми, они достигли широкого распространения, в мезозое сменились формами, еще более разнообразными в морфологическом и экологическом отношении, и сохранили свою пластичность и приспособляемость доныне. Папоротники представляют собой так называемую крупнолистную линию эволюционного развития растений.

Следует сказать о прогрессивных чертах развития плауновых, членистостебельных и папоротниковых в сравнении с псилофитами.

Первые выработали у себя настоящую хорошо развитую корневую систему, позволяющую значительно повысить усвоение питательных веществ из почвы. Этому же способствовало пышное развитие листьев, очень слабо развитых у псилофитов, и более совершенная, нежели у псилофитов, система проводящих тканей.

Благодаря своему более высокоорганизованному строению плауновые, членистостебельные и папоротниковые одержали верх над псилофитовыми растениями и стали господствующей группой растительного мира на протяжении всего каменноугольного периода и ранней перми.

В поздней перми они в свою очередь уступили главенствующее положение голосеменным растениям, стоявшим на следующей, более высокой, ступени эволюционного развития.

Древнейшие голосеменные растения или семенные папоротники имели разительное внешнее сходство с папоротниками; их сложно-рассеченные веерообразные листья были очень крупны. Вместо характерных для папоротников спорангиев со спорами птеридоспермиды имели *семена*. Это имело огромное значение и ознаменовало начало новой эры в эволюции наземных растений.

Птеридоспермиды появились в позднем девоне, максимума развития достигли в карбоне и перми; их последние представители вымерли в меловом периоде.

Близкой к птероспермидам была еще одна, преимущественно палеозойская, группа голосеменных растений *кордаиты*.

Они появились в начале каменноугольного периода и широко распространились в среднем и позднем карбоне. Крупные, высокие деревья с большими линейными листьями, они были одними из главных членов обширных лесов карбона и перми. В триасе кордаиты резко сокращаются, полностью исчезая к началу юры.

Как уже было сказано выше, появление *голосеменных* было важнейшим прогрессивным этапом в эволюции растений. Значение этого события очень велико. Дело в том, что споровые растения, как ранее существовавшие, так и современные, были зависимы от водной или очень влажной среды, необходимой для процесса оплодотворения (без воды мужская половая клетка не может проникнуть в архегоний).

Семенные растения, появившись в позднем девоне, ознаменовали собой начало процесса освобождения растений от жизни исключительно во влажных участках земной коры, начало приспособления их к существованию в других, более сухих местах обитания, начало их широкого распространения на континентах. Прогрессивными чертами строения семенных растений явились следующие.

Семя развивалось на самом растении, пыльца переносилась ветром, и, таким образом, процесс оплодотворения не требовал обязательной влажной среды.

В противоположность одноклеточной споре с весьма небольшим запасом питательных веществ семя представляло собой многоклеточное образование с большими запасами для питания и развития молодого растения на ранних стадиях развития.

Семя имело защитную оболочку, охранявшую зародыш от неблагоприятных условий внешней обстановки.

Кроме этого, организм семенных растений приобрел усовершенствования в способе распространения питательных веществ, строении тканей, у него появилась вторичная древесина и т. д.

Благодаря упомянутым прогрессивным чертам строения, выработанным в процессе эволюции, голосеменные растения не только выдержали резкие от влажных к сухим климатические изменения позднего карбона и ранней перми, но смогли широко распространиться на огромных пространствах мезозойских материков, где они господствовали почти до конца мезозоя.

Эра их господства, называемая мезофитной, охарактеризовалась расцветом *гинкговых*, *хвойных*, *беннеттитовых* и *цикадовых* (или *саговых*).

Появившись в конце карбона, вероятно, от птеридоспермид, гинкговые испытали расцвет в юре и довольно быстро сократились к концу мелового периода. В настоящее время известен лишь один вид.

Хвойные произошли от кордаитов, первое их появление приурочено к позднему карбону, в мезозое они были очень разнообразны и образовывали обширные леса, в составе которых весьма примечательны своеобразные араукарии, сохранившиеся до наших дней лишь в Андах Южной Америки.

Хвойные лучше всех голосеменных выдержали изменения климата кайнозойской эры — похолодание конца третичного периода и ледниковые эпохи плейстоцена. Наиболее холодостойкие их формы хорошо приспособились к неблагоприятным условиям холодных и умеренных климатических поясов. Успешное развитие современных хвойных объясняется тем, что они сумели выработать в своем строении ряд приспособлений, позволяющих в высшей степени экономно регулировать водный баланс растения (так, в зимнее время хвойные, одетые хвоей, испаряют воду в несколько десятков раз меньше, нежели сбросившие листву, оголенные покрытосеменные).

Новая эра развития растений — кайнофитная — началась с позднего мела и продолжается доныне, знаменуясь вначале быстрым развитием, а позднее — полным господством *покрытосеменных*.

Покрытосеменные растения произошли от голосеменных. Появившись в юрском периоде, они очень быстро распространились на поверхности Земли и уже к началу позднего мела стали господствующей группой растений. В своем эволюционном развитии они стоят значительно выше голосеменных; их отличительным признаком яв-

ляется то, что семена их скрыты внутри плода. Последний развивается из особого органа — пестика, являющегося частью цветка. Пестик и плод представляют собой новые органы, присущие только покрытосеменным растениям. Развитие цветка, его сложные и многочисленные эволюционные изменения, усовершенствованная сосудистая система, предельная пластичность вегетативных органов и особенно листьев, а также многообразные приспособления к связи с животными — разносчиками плодов и семян и животными опылителями наряду с появлением нектарников — все это явилось важнейшими особенностями покрытосеменных, позволившими им стать победителями в борьбе за существование.

Следует сказать, что победа покрытосеменных была важнейшим этапом и в развитии животного мира Земли; она оказала большое влияние на ход эволюции насекомых, птиц и млекопитающих. Одновременно с этим покрытосеменные вступили в сложные и многообразные взаимоотношения с животным населением земного шара и эволюционировали в свою очередь с бесчисленными приспособительными изменениями формы, функций и химического состава. На Земле появился новый растительный покров из разнообразных деревьев, кустарников и трав. Некоторые из высших растений приспособились к жизни в водоемах. Обширные луговые пространства запертели цветами, различными многолетними и однолетними травами. Повсеместно теплый и влажный климат раннетретичной эпохи способствовал пышному расцвету растительности, эоцен и олигоцен были временем, когда тропическая и субтропическая флора занимала не только всю Центральную Европу, но даже в полярных областях (Шпицберген, Гренландия) росли лавры, магнолии, каштаны и другие теплолюбивые растения.

Похолодание, начавшееся в поздне третичное время и постепенно увеличивавшееся до наступления ледниковых эпох в плейстоцене, привело к вымиранию большей части третичной флоры. Оставшиеся растения постепенно приспособлялись к условиям периодических похолоданий и потеплений, пока в тяжелой борьбе за существование в четвертичном периоде не сформировалась современная флора (рис. 127).

О начале развития первых животных и о них самих почти ничего неизвестно. Отложения древнейшей архейской эры не сохранили почти никаких явных остатков животных. Однако жизнь в архее была несомненной, об этом говорят не только породы органического происхождения, но и то, что в осадках протерозоя найдены ископаемые остатки высокоорганизованных животных, для эволюционного развития которых потребовалось чрезвычайно длительное время.

Можно думать, что в архейских морях существовали не только бактерии и водоросли, но и простейшие животные. Вероятно, тогда же, в архее, возникли и первые многоклеточные.

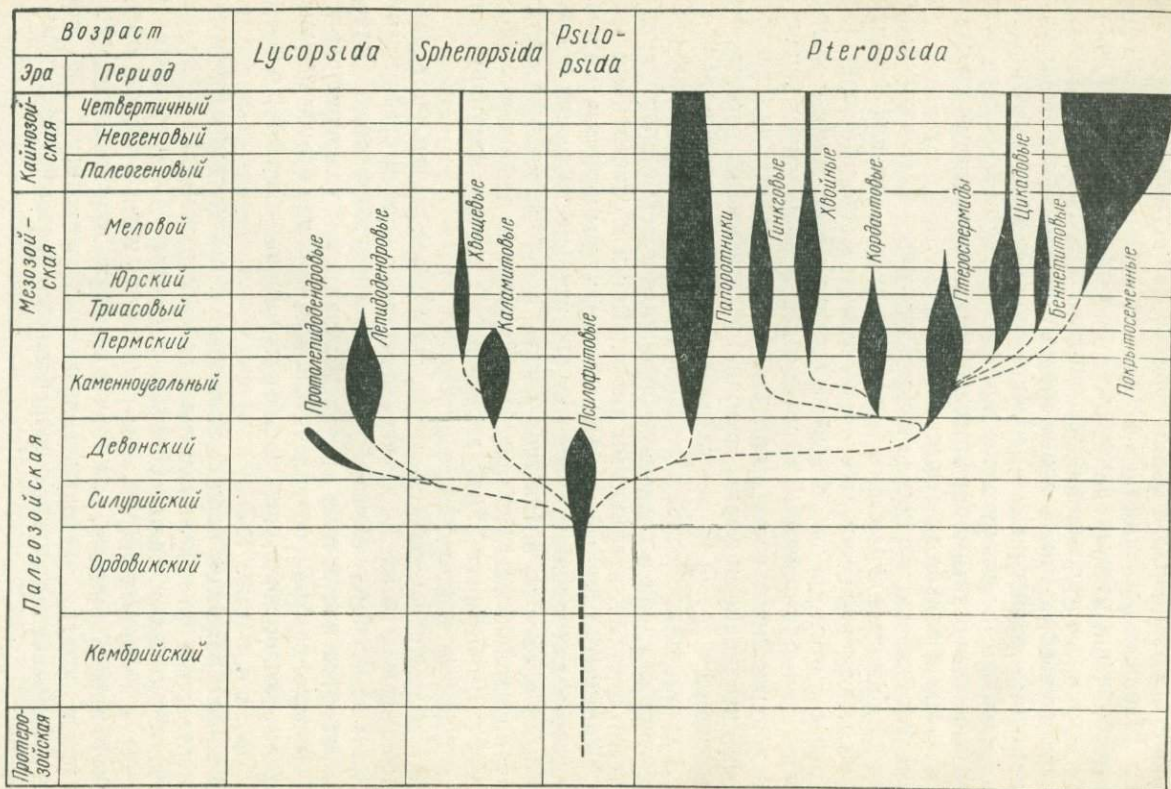


Рис. 127. Филогенетическая схема высших растений

Эволюционное развитие организмов в более позднюю, протерозойскую эру, известно значительно лучше, отчетливее благодаря довольно многочисленным и разнообразным находкам ископаемой фауны. В протерозое известны фораминиферы, губки, кишечнопольстные, древние членистоногие и иглокожие. Остатки этих организмов позволяют сделать заключение о том, что животный мир протерозойской эры отличался древностью и своеобразием, в нем существовали типы, не похожие ни на одно современное животное, с признаками двух или большего числа различных групп. По-видимому, развитие беспозвоночных шло быстрым путем во многих направлениях.

Позднее, в отложениях кембрийского периода, встречены остатки почти всех типов беспозвоночных. Ход эволюционного развития известных нам групп животных от примитивных простейших до высокоорганизованных млекопитающих представляется следующим образом.

Происхождение *саркодовых*, к которым относятся фораминиферы и радиолярии, связывают с древними жгутиковыми. Об этом говорит ряд фактов: большинство саркодовых в цикле своего развития проходит стадию жгутиконосца, гаметы корненожек имеют тоже форму жгутиковых и др. В протерозое и кембрии развивались примитивные формы корненожек.

Начиная с ордовика среди фораминифер появляются более совершенные одно- и многокамерные формы, в силуре и девоне идет дальнейшее развитие различных ветвей фораминифер. В среднем и позднем карбоне необычайно широко распространяются фузулииды, вымершие в конце перми. В мезозое, кроме ранее развившихся текстулярид, мипиолид и др., широко известны разнообразные лагениды. В кайнозое пышно расцветают представители самого большого отряда фораминифер — роталииды, появившиеся еще в юре.

Нуммулитиды, возникшие в конце мела, крайне многочисленны в палеогене.

Радиолярии известны с докембрия. В палеозое широко развиты представители со сферическим скелетом, мезозой — время развития сферических и башенковидных форм.

Кайнозойские отложения наиболее богаты остатками радиолярий, их родовой состав близок к современному.

Губки представляют собой, вероятно, самостоятельную обособленную ветвь многоклеточных. Некоторые черты их строения (наличие воротничковых клеток со жгутиками) говорят о возможной родственной связи губок с группой *воротничковых жгутиконосцев*.

Появившись в докембрии, *губки* существуют доныне. Периодами особенного развития губок были ордовик, силур, карбон, юра и мел. В кайнозое губки встречаются реже.

В филогенетическом развитии *кишечнополостных* наиболее примитивными являются *гидрозои*, строение которых напоминает гастролу. Остальные группы кишечнополостных организованы выше и приобрели в своем строении многие прогрессивные черты. Однако общий план их строения очень сходен с таковым у гидрозой. Вследствие этого можно считать их находящимися в безусловной генетической связи.

Гидрозои и сцифозои известны с кембрия доныне, современные формы их разнообразны и широко распространены в морской среде. *Коралловые полипы* появились в конце кембрия. Табуляты, ругозы и гелиолитиды существовали в палеозойскую эру. В начале мезозоя появляются гекса- и октокораллы, широко распространившиеся, давшие много разнообразных форм и представляющие ныне главные группы кишечнополостных.

Обширный тип *червей* филогенетически связан с обособленной группой одиночных свободноплавающих или ползающих *нестрекающих кишечнополостных* (гребневиков), которые отличаются от других целентерат присутствием зачатка мезодермы и возникновением билатеральной симметрии. Черви — первые *трехслойные* животные.

Остатки наиболее высокоорганизованных *кольчатых червей* известны с кембрия.

Самый многочисленный тип животного мира Земли — *членистоногие* — имеет в своем строении много характерных черт, ясно указывающих на происхождение их от примитивных кольчатых червей из класса многощетинковых.

Строение личинок у представителей отдельных подтипов членистоногих говорит о том, что эти подтипы — отдельные филогенетические ветви, отделившиеся от какого-то общего предка. Одна из ветвей — *трилобиты* — самые примитивные палеозойские формы членистоногих, известные с раннего кембрия. Время их расцвета — кембрий и ордовик, вымирание приурочено к концу палеозоя.

Хелицеровые представляют собой, вероятно, видоизмененных потомков трилобитов. Из них *мечехвосты* известны с кембрия доныне, *скорпионообразные* в виде водных форм (эвриптерид) приурочены исключительно к палеозою, близкие к современным скорпионы появляются в карбоне. *Паукообразные* так же, как и *клещи*, известны с девона доныне.

Жабернодышащие, представленные классом ракообразных, — вторая ветвь членистоногих. Ракообразные известны с кембрия доныне.

Третья ветвь членистоногих *трахейные*. Ее представители — насекомые. Бескрылые формы насекомых появились в девоне, крылатые — в каменноугольном периоде, где достигли большого разнообразия и крупных размеров. Ныне крылатые насекомые достигли необычайного расцвета, разнообразия и количества видов.

Тип *моллюсков*, второй по количеству видов в современной фауне Земли, филогенетически также связан с червями. Отдельные классы моллюсков, вероятно, отошли от гипотетической группы двустороннесимметричных моллюсков. Эта группа в свою очередь связана с малощетинковыми кольчатыми червями через так называемых моноплакофор¹.

Двустворчатые и *брюхоногие моллюски*, представлявшие, по видимому, вначале одну ветвь, в дальнейшем развитии пошли по линии расхождения, постепенного удаления друг от друга. Эволюция пелеципод охарактеризовалась, в основном, образованием двустворчатой раковины и редукцией головы, брюхоногие обособились благодаря появлению и развитию асимметрии.

Первые из известных пелеципод — рядозубые и связкозубые — найдены в кембрийских отложениях. В ордовике и силуре появляются остальные группы — беззубые, расщепленнозубые и, наконец, разнозубые. С начала мезозоя наблюдается резкое увеличение количества разнообразных двустворчатых моллюсков, в кайнозое этот процесс развивается еще шире, пелециподы вместе с гастроподами становятся важнейшей группой. В настоящее время пелециподы широко распространены во всех водоемах. Гастроподы представляют собой группу моллюсков, находящуюся в расцвете, распространенную очень широко, представители которой расселились не только в морях, озерах и болотах, а также и на суше.

Головоногие среди других моллюсков развивались обособленно.

Эволюционное развитие головоногих было многообразным и прошло несколько крупных этапов. *Наружнораковинные головоногие* появились в кембрии. Среди них четырехжаберные были несомненно более древними и примитивными в сравнении с двужаберными. В мезозое они имели огромное разнообразие и количество видов; в конце позднего мела, пройдя несколько ступеней развития и достигая при этом все большего расцвета и широкого географического распространения, они полностью вымерли.

Происхождение *внутреннераковинных моллюсков* предположительно связывают с вымершей группой бактриитоидей из подкласса наружнораковинных. Самыми древними внутреннераковинными являются *белемниты*, известные с раннего карбона.

В юре и раннем мелу они достигли разнообразия и широкого распространения, это было время их расцвета. В конце мела большинство белемнитов вымерло, последние из них существовали еще в палеогене.

¹ Группа примитивных моллюсков, долго причислявшаяся к гастроподам, выделена в самостоятельный класс в 1940 г. Нами не рассматривается.

Более совершенными формами внутреннераковинных являются современные сепии, осьминоги и др. Первые появились с юры, вторые — с мела.

Происхождение и развитие *мшанок* пока не выяснено. Они известны с раннего ордовика и доныне, существуя в современных морях в очень большом количестве.

Плеченогие, по-видимому, находятся в родстве с мшанками; об этом говорят наличие щупалец около рта и другие признаки. Наряду с этим плеченогие обнаруживают черты более высокой организации (кровеносная система, сердце и т. д.). Известны, по-видимому, с докембрия. Палеозойская эра была временем их расцвета, в мезозое и кайнозое они сильно сократились. В настоящее время насчитывают всего около 200 видов плеченогих, обитающих в современных морях.

Происхождение *иглокожих* — очень своеобразных животных — остается пока не выясненным. Вероятно, предком иглокожих было какое-то двустороннесимметричное, свободноподвижное животное, обладавшее тремя парами целомических мешков и расположением рта и ануса у концов тела.

Личинка иглокожих очень близка к личинке полухордовых. Гипотетический предок иглокожих в своем развитии, возможно, перешел от свободноподвижного к сидячему образу жизни, так как все низшие иглокожие — прикрепленные формы.

Морские пузыри — наиболее просто организованные иглокожие. От них или близких к ним форм, по-видимому, произошли остальные прикрепленные эхинодерматы.

Эдриоастероидеи, возможно, явились исходной группой для морских звезд и офиур. Происхождение морских ежей неясно. Предположительно его связывают с цистоидеями или эдриоастероидеями. Голотурии, занимающие несколько обособленное место среди других иглокожих, произошли, вероятно, от морских пузырей.

Самый молодой тип животного царства — *позвоночные*, эволюция которых началась значительно позже эволюции беспозвоночных. О среде возникновения первых позвоночных существуют разные точки зрения. Согласно одной, позвоночные появились в море, это доказывается тем, что все низшие хордовые, а также круглоротые и рыбы обитают в морской среде. Вторая точка зрения, согласно которой появление позвоночных произошло в текущих пресных водах, основывается на том, что их древнейшие ископаемые остатки нигде не обнаружены совместно с остатками типичных морских беспозвоночных.

Позвоночные разделяются на две группы: *бесчелюстные* и *челюстноротые*. Бесчелюстные известны с ордовика. Они не имели челюстей и парных конечностей и были значительно примитивнее, нежели более высокоорганизованные челюстноротые, обладающие челюстями, парными конечностями и другими прогрессивными чертами строения.

Челюстноротые в свою очередь делятся на *первичноводных* и *наземных* позвоночных. Наземные, или высшие, позвоночные, благодаря особым приспособлениям в своем зародышевом развитии перестали зависеть от водной среды, расселились по всей суше, а некоторые из них вторично вернулись к водному образу жизни.

Наиболее примитивными среди позвоночных являются *круглоротые*, у них в течение всей жизни сохраняется хорда и все строение тела носит примитивный характер.

В ископаемом состоянии они неизвестны.

Наиболее древние остатки ископаемых позвоночных — *щитковых*, — весьма сходных с круглоротыми, но обладавших, кроме того, еще и наружным костным панцирем, встречены в ордовике. В позднем силуре и начале девона они широко распространились, но к концу девона их уже не стало.

Рыбы — самая разнообразная и многочисленная группа первичноводных позвоночных — в эволюционном развитии стоит значительно выше бесчелюстных: они имеют челюсти, настоящие зубы, парное носовое отверстие, парные конечности и т. д.

Первые находки рыб в виде шипов, чешуй и т. п. известны из силурийских отложений. В девонском периоде они стали господствующей группой животных во всех водоемах.

Весьма своеобразной специализированной ветвью рыб были *пластинокожие*, или *панцирные*, рыбы, занимающие обособленное положение среди других. Необычного строения костные челюсти, скелет, почти полностью состоявший из хряща, удивительные парные придатки — конечности, покрытые костными пластинами, — все говорит о том, что эти рыбы были весьма специализированными и примитивными.

Остатки панцирных рыб известны главным образом из континентальных и реже морских отложений позднего силура и девона, в конце которого они вымерли.

Хрящевые рыбы появились впервые в девоне и были представлены уже в то время несколькими группами. Некоторые из них имели в своем строении ряд примитивных признаков (своеобразные парные конечности, отсутствие тел позвонков, строение челюсти и т. п.).

Настоящие акуловые, близкие к современным, появились в карбоне. В юрском периоде от акуловых обособились *скаты*. Происхождение химер неясно, появились они в триасе.

В настоящее время хрящевые рыбы немногочисленны.

От древних хрящевых рыб произошли *костные рыбы* с тремя крупными группами *кистеперых*, *двоякодышащих* и *лучеперых*.

Кистеперые появились, по-видимому, в среднем девоне. В среднем и позднем девоне они представляли самую большую группу костных рыб. Это крайне своеобразные рыбы с внутренними носовыми отверстиями в крыше рта, указывающими на легочное дыхание, и

совершенно необычными парными плавниками, эволюционировавшими позднее в конечности первых наземных позвоночных.

В своем происхождении они, по-видимому, близки к предкам двоякодышащих рыб. Подавляющее большинство кистеперых вымерло в перми, лишь одна группа в виде немногих реликтовых форм дожила доныне. Современные кистеперые найдены в Индийском океане в 1938 г.

Двоякодышащие — тоже весьма специализированная ветвь костных рыб — очень сходны с древними кистеперыми (строение плавников, расположение покровных костей черепа, присутствие хоан, космоидная чешуя). Возможно, что в ходе эволюционного развития они разделились на основе различных способов питания. Кистеперые продолжали питаться рыбой, двоякодышащие приспособились поедать моллюсков и ракообразных.

Появившись в среднем девоне, двоякодышащие существуют и ныне.

Лучеперые представляют собой наиболее высокоразвитую группу рыб. Из них *хряцекостные* уже во второй половине палеозоя заняли главенствующее положение.

Эта группа сменилась в мезозое другой, представители которой по сравнению с первой, палеозойской, были более высокоорганизованными (большее окостенение внутреннего скелета, зубы различной формы и т. д.).

В середине мелового периода появились *лучеперые, имевшие совершенно костный скелет*, в котором хрящ сохраняется лишь между костями, костную чешую и другие прогрессивные признаки. Громадное большинство современных рыб (до 95%) принадлежит к этой группе, разнообразные представители которой заселили всю толщу океанических вод от береговой линии до морских пучин, все пресные водоемы и даже подземные воды и горячие ключи.

Между водными и наземными позвоночными промежуточное положение занимают *амфибии*, или *земноводные*, древнейшие остатки которых были обнаружены в позднедевонских отложениях. Найденные неполные скелеты этих амфибий обнаруживают, с одной стороны, несомненные характерные черты строения первых наземных позвоночных (два затылочных мыщелка в черепе, ушная вырезка в черепном панцире и др.), с другой стороны — признаки близкого родства с рыбами (рудиментарная жаберная крышка, свойственные двоякодышащим и кистеперым рыбам наружные ноздри на краю верхней челюсти и др.). Земноводные произошли от древних кистеперых рыб, что доказывается удивительным сходством покровных костей в черепе тех и других, сходством кровеносных систем и другими признаками.

Палеозойские амфибии — *стегоцефалы* — с их характернейшим, состоявшим из кожных костей, панцирем на черепной коробке, а также брюшным панцирем, присущим большинству их представите-

лей, сильно развились в течение карбона и перми, достигнув большого разнообразия и численности. Из нескольких групп стегоцефалов наиболее разнообразными по облику, строению и размерам были *лабиринтодонты*. Это были почти все крупные формы амфибий карбона, перми и триаса.

Чрезвычайно примечательно то, что примитивные лабиринтодонты по своему строению несомненно очень близки к первым рептилиям. Вероятно, лабиринтодонты дали также начало современным хвостатым и бесхвостым амфибиям, появившимся в юре и мелу. Последние очень своеобразные специализированные лабиринтодонты жили еще в триасе, прочие вымерли к концу перми. Современные хвостатые и бесхвостые амфибии утратили головной и брюшной панцири. Экологически им необходимы определенные условия жизни: непосредственная близость пресных водоемов, тепло и влажная атмосфера. Поэтому ныне они богато представлены во влажных тропиках, где могут размножаться даже на высоких деревьях. Очень немногие амфибии приспособились к жизни в условиях холодного климата.

Пресмыкающиеся начинают собой ряд высших позвоночных, т. е. настоящих наземных животных, не зависящих от водной среды в противоположность низшим, неуклонно связанным с нею.

Большие различия, обнаруживающиеся уже в развитии зародышей низших и высших позвоночных, свидетельствуют о том, что предки высших были обитателями суши, выработавшими ряд приспособлений, которые позволили им совершенно покинуть водную среду.

Исключительный интерес представляют ископаемые рептилии. Они образовали очень много различных групп, представители которых в течение ряда периодов безраздельно господствовали над всеми другими позвоночными. Они дали начало самым разнообразным ветвям позвоночных: современным пресмыкающимся, птицам и млекопитающим.

Благодаря наземному способу размножения, высокоразвитому мозгу, коже, защищенной от испарения роговой чешуей и костяными щитками, прогрессивному развитию костного скелета и другим чертам высокой организации пресмыкающиеся хорошо выдержали крупнейшие геологические и физико-географические изменения конца карбона и перми. Они приспособились к изменениям климата в направлении от влажного к сухому и жаркому, смене растительности, появлению пустынь, они оттеснили земноводных на второй план и стали владыками морей, суши и воздуха в мезозойскую эру.

Древнейшие рептилии известны из отложений позднего карбона. Общеизвестны многочисленные остатки ископаемых пермских, триасовых и особенно юрских и меловых рептилий, крайнее разнообразие которых, а также гигантские размеры свидетельствуют о необычайно пышном расцвете этой группы позвоночных. Описывае-

мое пышное развитие пресмыкающихся несомненно находится в связи с благоприятными условиями жизни в течение мезозоя, когда изменения климата и ландшафтов были, в общем, незначительны. Когда же в конце мезозойской эры на Земле начались грандиозные процессы нового горообразования и резкие коренные изменения физико-географических условий, подавляющее большинство «властителей суши, воды и воздуха» не могло выдержать этого, а также борьбы за существование с другими животными — птицами и млекопитающими — и вымерло.

Современные рептилии сравнительно немногочисленны (около 500 видов) и представляют собой отдельные группы, произошедшие от различных групп ископаемых пресмыкающихся.

Предками *черепах*, существующих с триаса доныне, являются по-видимому, древние котилозавры; происхождение *чешуйчатых* остатки которых известны с конца юры, еще недостаточно выяснено и вызывает полемику; *крокодилы*, появившиеся в юре, ведут свое существование, вероятно, от триасовых рептилий — текодонтов.

Ящерогады (гаттерия) — реликт очень древней филогенетической ветви своеобразных клювоголовых триасовых рептилий.

Самая специализированная ветвь позвоночных — птицы — имеют столько несомненных признаков ближайшего родства с рептилиями, что происхождение их от последних можно считать твердо установленным. Все анатомическое строение птиц свидетельствует об этом: строение кожи, один затылочный мышцелок, межпредплюсневое и межзапястное сочленение конечностей, тождественное строение зародышей, сходство мочеполовых систем и т. д. Особенно много у птиц сходных черт строения с динозаврами: пневматичные кости, сильное развитие трех пальцев на передних конечностях, хождение на одних задних ногах и, наконец, строение тазового пояса, почти одинакового с таковым у птицетазовых наземных ящеров.

Птиц можно считать прогрессивной ветвью рептилий, представители которой выработали приспособления к полету и приобрели постоянную температуру тела. Главнейшие отличительные признаки птиц связаны с выработкой приспособлений к полету. Наряду с этим прогрессивные признаки птиц (очень большой головной мозг, четырехкамерное сердце, несмешанное кровообращение и др.) обусловили им победу над летающими рептилиями мезозоя и дальнейшее их развитие.

Палеонтологическая история птиц фрагментарна. Ископаемые остатки первых очень примитивных птиц известны из отложений поздней юры, в мелу найдены более высокоорганизованные формы. В конце мела и начале палеогена появляются бескилевые и килевые птицы, затем плавающие (пингвины). В кайнозое число видов птиц сильно возрастает, появляется много форм, близких к современным, класс птиц в своем развитии идет по пути к расцвету. Расцвету птиц в кайнозое способствует пышное развитие покрытосеменных

растений и их плодами и семенами, и насекомых, и их личинок, являющихся основной пищей птиц.

Предками *млекопитающих* были пермские зверозубые ящеры, заключающие в себе с одной стороны примитивные признаки (небольшая полость мозговой коробки, подвижные шейные и поясничные ребра, двояковогнутые позвонки и др.), с другой — прогрессивные признаки, сближающие их с млекопитающими (зубы сидели в ячейках и были дифференцированы на резцы, клыки и коренные, затылочный мыщелок был двух- и трехраздельным, многие формы имели вторичное нёбо и т. д.). Наиболее древние остатки млекопитающих найдены в отложениях позднего триаса.

В течение мезозоя млекопитающие были еще примитивными и небольшими формами, не игравшими большой роли среди остальной фауны. Развитие млекопитающих тормозилось процветанием рептилий. Но благодаря прогрессивному развитию мозга, теплокровности и живорождению млекопитающие в борьбе за существование оказались к концу мезозоя и началу кайнозоя более приспособленными и стойкими, нежели пресмыкающиеся.

В меловом периоде от первозверей отошли *сумчатые*. В начале кайнозоя они широко распространились на Земле, но вскоре стали уступать *плацентарным*, приобретшим ряд преимуществ.

Начиная с позднего мела и особенно палеогена идет бурное развитие млекопитающих, постепенно становящихся господствующей группой позвоночных (рис. 128).



Введение

Палеонтология, ее предмет и значение. Условия сохранения остатков организмов в ископаемом состоянии. Недостатки и достоинства палеонтологической летописи	3
Значение ископаемых организмов для исторической геологии и палеогеографии. Палеонтологический метод стратиграфического расчленения и установления относительного возраста осадочных толщ. Палеонтология и тектоника. Палеонтология и биология	7
Исторический очерк	14
Организм и его жизненные отправления	18
Скелет беспозвоночных	25
Классификация	32
О некоторых принципах и правилах зоологической номенклатуры	35

Палеозоология

Одноклеточные	40
Тип простейшие (Protozoa)	—
Многоклеточные	62
Низшие многоклеточные	—
Тип губки (Porifera)	—
Тип археоциаты (Archaeocyatha)	69
Высшие многоклеточные	71
Тип кишечноротовые (Coelenterata)	—
Тип черви (Vermes)	108
Тип членистоногие (Arthropoda)	112
Тип мшанки (Bryozoa)	150
Тип плеченогие (Brachiopoda)	162
Тип моллюски (Mollusca)	191
Класс двустворчатые (Bivalvia)	192
Класс брюхоногие (Gastropoda)	219
Класс головоногие (Cephalopoda)	232
Тип иглокожие (Echinodermata)	262
Тип полухордовые (Hemichordata)	286
Тип хордовые (Chordata)	291

	Стр.
Класс круглоротые (Cyclostomata)	299
Класс рыбы (Pisces)	300
Класс земноводные, или амфибии (Amphibia)	306
Класс пресмыкающиеся (Reptilia)	311
Класс птицы (Aves)	326
Класс млекопитающие (Mammalia)	331

П а л е о б о т а н и к а

Сохранение растений в ископаемом состоянии и основные методы их изучения	364
Низшие растения	366
Тип синезеленые водоросли (Cyanophyta)	367
Тип красные, или багряные, водоросли (Rhodophyta)	369
Тип диатомовые водоросли (Diatomeae)	370
Тип желтозеленые водоросли (Xanthophyta)	371
Тип бурые водоросли (Phaeophyta)	—
Тип зеленые водоросли (Chlorophyta)	372
Тип харовые водоросли (Charophyta)	374
Высшие растения (Cormophyta)	—
Тип псилофитовые (Psilopsida)	377
Тип моховидные (Bryopsida)	378
Тип плауновидные (Lycopsida)	—
Тип членистостебельные (Sphenopsida)	380
Тип папоротниковидные (Pteropsida)	383
История эволюционного развития растений и животных	394



А. Н. ХОДАЛЕВИЧ
А. Ф. ТОРБАКОВА

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Переплет художника
И. С. Клейнард

Редактор
В. С. Капышева

Технический редактор
Н. И. Коробкова

Корректор Э. В. Солдатенкова

Т-02468

Сдано в набор 17/VI—64 г.

Подписано к печати 6/III—65 г.

Формат 60×90^{1/16} д. л.

Объем 25,75 + одна вклейка —
0,5 п. л.

Уч.-изд. л. 25,11

Индекс Е-16/62

Тираж 3500 экз.

Цена 84 коп.

Заказ 478

Сводный тематический план
1965 г. учебников для вузов и
техникумов. Позиция № 339.

Москва, И-51, Неглинная ул.,
д. 29/24, Издательство «Высшая
школа»

Ярославский полиграфкомбинат
«Главполиграфпрома»
Государственного комитета
Совета Министров СССР
по печати, г. Ярославль,
ул. Свободы, 97.

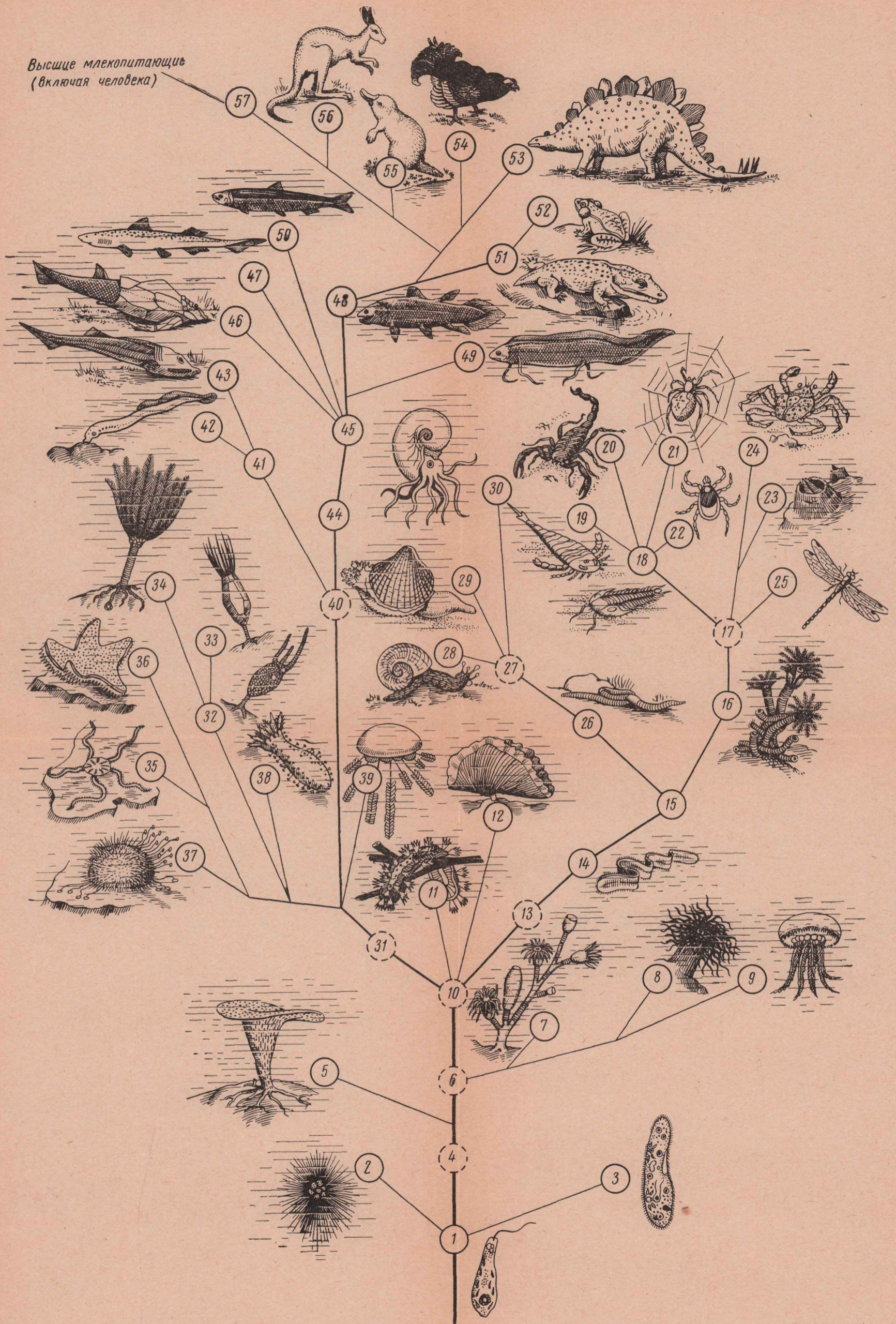


Рис. 128. Родословное древо животного мира:

1 — жгутиковые (Glagella ta); 2 — корненожки (Rhizopoda); 3 — инфузории (Infusoria); 4 — первичные многоклеточные (Prometazoa); 5 — губки (Porifera); 6 — двуслойный предок кишечнополостных (Coelenterata); 7 — гидрозои (Hydrozoa); 8 — коралловые полипы (Anthozoa); 9 — сцифоиды (Scyphozoa); 10 — двусторонне-симметричный предок (Bilateralia); 11 — мшанки (Bryozoa); 12 — брахиоподы (Brachiopoda); 13 — первичноротые (Protostomia); 14 — гребневники (Stenophora); 15 — черви (Vermes); 16 — многощетинковые черви (Polychaeta); 17 — предок членистоногих (Arthropoda); 18 — трилобиты (Trilobita); 19 — мечехвосты (Merostromata); 20 — скорпионообразные (Scorpionomorpha); 21 — подковообразные (Arachnoidea); 22 — клещи (Araneae); 23 — низшие раки (гнатостраки — Inathostaca), лисногие — Phyllopora, раковинчатые — Ostracoda, максиллоподы — Maxilloroda; 24 — высшие раки (Malacostraca); 25 — насекомые (Insecta); 26 — малощетинковые черви (Oligochaeta); 27 — предок мягкотелых (Mollusca); 28 — брюхоногие (Gastropoda); 29 — двусторчатые (Bivalvia); 30 — головоногие (Cephalopoda); 31 — вторичноротые (Deuterostomia); 32 — морские пузыри (Cystoidea); 33 — морские бутоны (Blastoidea); 34 — морские лилии (Crinoidea); 35 — змеехвостки (Orhiuroidea); 36 — морские звезды (Asteroidea); 37 — морские ежи (Echinoidea); 38 — голотурии (Holothuroidea); 39 — полухордовые (Hemichordata); 40 — предок позвоночных (Vertebrata); 41 — бесчелюстные (Agnata); 42 — круглоротые (Cyclostomata); 43 — щитковые (Ostracodermi); 44 — челюстноротые (Gnathostomi); 45 — рыбы (Pisces); 46 — пластинокожные рыбы (Placodermi); 47 — хрящевые рыбы (Chondrichthyes); 48 — кистеперые рыбы (Crossopterigii); 49 — двоякодышщие (Dipnoi); 50 — костистые (Teleostei); 51 — панцирноголовые амфибии (Stegoccephali); 52 — современные амфибии (Eucemphibia); 53 — пресмыкающиеся (Reptilia); 54 — птицы (Aves); 55 — первозвери (Prototheria); 56 — низшие млекопитающие или сумчатые (Metatheria); 57 — высшие млекопитающие (включая человека)

Цена 84 коп.

5288



ВЫСШАЯ ШКОЛА

1965