

О.В.БОГОЯВЛЕНСКАЯ М.В.ФЕДОРОВ

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ



ВЫСШЕЕ
ОБРАЗОВАНИЕ

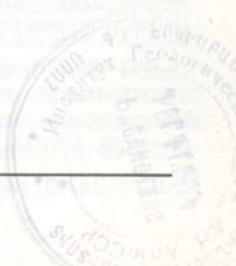
О.В.БОГОЯВЛЕНСКАЯ М.В.ФЕДОРОВ

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

*Допущено Государственным комитетом СССР
по народному образованию в качестве
учебника для студентов горно-геологических
специальностей вузов*



МОСКВА "НЕДРА" 1990



5253

ББК 28.1
Б 74
УДК 56(075.3)

Рецензенты

кафедра геологии и палеонтологии Тбилисского
государственного университета,
д-р геол.-минер. наук *Е.В. Владимирская*

Богоявленская О.В., Федоров М.В.

Б 74 208 Основы палеонтологии: Учеб. для вузов. — М.: Недра, 1990. —
с.: ил.
ISBN 5-247-01149-X

Рассмотрены предмет и задачи палеонтологии, связи организма и среды. Охарактеризованы основные группы ископаемых беспозвоночных и позвоночных (морфология, основы классификации, экология и тафономия, история развития и значение для геологии, методы). Подробно описаны отдельные группы ископаемых, имеющие большое значение для геологии (строматолиты, рыбы и рыбообразные и др.). Большое внимание уделено методике сбора палеонтологических материалов и подготовке их к определениям.

Для студентов горно-геологических специальностей.

1904000000 — 179

Б ————— 130—90
043(01) — 90

ББК 28.1

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

Богоявленская Олимпиада Васильевна
Федоров Михаил Васильевич

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Заведующий редакцией *В.А. Крыжановский*, редактор издательства *Т.П. Мыскина*,
технические редакторы *Л.А. Миронова*, *Н.С. Анашкина*, корректор *Е.С. Глуховская*,
оператор *Ю.А. Савельева*
ИБ № 7858

Подписано в печать с репродуцируемого оригинал-макета 18.04.90 г. Т - 07435.
Формат 60 x 88 1/16. Бум. офсетная № 1. Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная.
Усл.-печ. л. 12,74. Усл. кр.-отт. 13,10. Уч.-изд. л. 14,5. Тираж 5750 экз.
Зак. № 2281 /1933—2. Цена 55 коп.
Набор выполнен на наборно-пишущей машине

Ордена "Знак Почета" издательство "Недра".
125047 Москва, пл. Белорусского вокзала, 3.
Московская типография № 9 НПО "Всесоюзная книжная палата" Госкомитета СССР
по печати. 109033, Москва, Волочаевская ул., 40

ISBN 5-247-01149-X

© О.В. Богоявленская,
М.В. Федоров 1990

Палеонтология, о чем подробно будет рассказано далее, занимается изучением истории становления и развития животного и растительного мира Земли. Она является наукой биологического цикла и, тем не менее, включается в программу обучения геологов как в средних, так и в высших учебных заведениях всего мира. Возникает закономерный вопрос, почему же биологическую науку изучают геологи? Дело в том, что жизнь, возникнув на нашей планете многие и многие миллионы лет тому назад, затем постоянно изменялась. Эти изменения жизненных форм указывают на время протекания тех или иных геологических процессов — накопления полезных ископаемых (углей, нефти, бокситов и др.), образования горных систем и т.д.

Палеонтология как наука развивается уже в течение нескольких столетий, но именно в последние десятилетия достигнут значительный прогресс в познании многих групп ископаемых беспозвоночных и позвоночных животных, растительных остатков. На службу геологии поставлены такие проблематичные группы, как конодонты, хитинозои и т.д. Специализация палеонтологических исследований все более и более возрастает. Эти обстоятельства создают определенные трудности в преподавании палеонтологии на геологоразведочных факультетах горных институтов. Все возрастающий объем фактического материала трудно уложить в отведенное на изучение этого предмета время. В процессе преподавания необходимо сконцентрировать внимание студента на наиболее важных признаках той или иной группы окаменелостей. Излагая основы палеонтологии будущему инженеру-геологу, специалисту по геологической съемке, поискам и разведке, следует четко сформулировать морфологические признаки каждого крупного подразделения органического мира (не ниже отряда), наметив отличия близких по образу жизни групп (губок от археоциат, брахиопод от двустворчатых моллюсков и т.д.).

Классификации групп в предлагаемом учебнике в сравнении с другими подобными изданиями уделено меньше места; авторы пошли на это сознательно, так как анализ строения любого палеонтологического объекта, родовая и видовая диагностика требуют специальных углубленных знаний и доступны будущим специалистам-палеонтологам. В учебнике относительно большое внимание уделено характеристике значения тех или иных групп ископаемых как для установления возраста вмещающих отложений, так и для восстановления условий среды их обитания и захоронения; приводятся также краткие сведения о методике сбора и изучения окаменелостей, необходимые для будущего инженера-геолога, отбирающего окаменелости из естес-

твенных обнажений, керна буровых скважин и т.д. Подобные данные важны еще и потому, что культура сборов палеонтологического материала в последние 10—15 лет резко упала; это в свою очередь не могло не сказаться на качестве определений и заключений о возрасте.

Источником иллюстраций для данного учебника служили тома фундаментального справочника "Основы палеонтологии", "Палеонтологический словарь", а также некоторые специальные монографии. Большинство описанных типов имеют современных представителей, поэтому в ряде случаев для иллюстрации особенностей внутреннего строения и образа жизни приведены рисунки современных форм.

Разделы "Палеонтология и ее основные задачи", "Палеозоология", "Палеоботаника" и "Основные этапы развития жизни на Земле" написаны О.В. Богоявленской, в разделе "Палеозоология" М.В. Федоровым описаны позвоночные, а в составлении характеристики рыб и приматов принимала участие О.В. Богоявленская.

Палеонтология (в буквальном переводе — наука о древней жизни) — биологическая наука, изучающая органический мир прошлых геологических эпох и закономерности его исторического развития, воссоздающая историю эволюции жизни на нашей планете во всем ее многообразии. Большинство представителей животного и растительного мира прошлого можно найти только в ископаемом состоянии, но некоторые виды, появившись в отдаленном прошлом, без видимых изменений дошли до наших дней.

По объектам изучения палеонтология может быть подразделена на *палеозоологию* и *палеоботанику*. Первая объединяет палеозоологию беспозвоночных и позвоночных животных. Палеозоологические объекты могут быть доступны непосредственному визуальному изучению; но известны микроорганизмы, сохраняющиеся в больших количествах в ископаемом состоянии, изучение которых невозможно без микроскопов, в том числе и новейших, электронных. Исследованием подобных микроорганизмов занимается *микрпалеонтология*. Палеоботаника также является чрезвычайно дифференцированной отраслью палеонтологии. Одни исследователи изучают остатки ископаемой древесины, другие — листья или ископаемые споры и пыльцу.

Поскольку палеонтология является биологической наукой, овладение ею невозможно без знания основ зоологии и ботаники. Для чего же изучение палеонтологии необходимо геологу, специализирующемуся в области поисков и разведки месторождений полезных ископаемых, работающему над составлением геологических карт? Известный советский ученый, основатель Палеонтологического института АН СССР, академик А.А. Борисяк называл палеонтологию "служанкой геологии". Чем это вызвано?

Поглядите на любую геологическую карту и вы увидите, что поверхность континентов причудливо раскрашена различными цветами. Это объясняется тем, что все породы, независимо от их происхождения (генезиса) различаются по возрасту; породам каждого возрастного интервала придается на геологических картах определенный цвет.

По выражению академика Б.С. Соколова, "стержнем геологии является геохронология". С помощью быстро развивающихся радиоизотопных методов определения возраста минералов и горных пород установлен возраст нашей планеты — 4,5 млрд. лет. Но почти на всем этом гигантском интервале шкала геологического времени составлена в соответствии с эволюцией живых организмов — от цианобактерий (водорослей?) до высокоорганизованных позвоночных — и изме-

Таблица 1. Геохронологическая шкала фанерозоя

Эра	Продолжительность, млн. лет		Период	Эпоха
	2	3		
Кайнозойская	1,8		Антропогенный Q (четвертичный)	Голоцен Q ₂ Плейстоцен Q ₁
	65	22	Неогеновый N	Плиоцен N ₂ Миоцен N ₁
		41	Палеогеновый P	Олигоцен P ₃ Эоцен P ₂ Палеоцен P ₁
Мезозойская	70		Меловой K	Поздне меловая K ₂ Раннемеловая K ₁
	170	55-60	Юрский J	Позднеюрская J ₁ Среднеюрская J ₂ Раннеюрская J ₃
		40-45	Триасовый T	Позднетриасовая T ₃ Среднетриасовая T ₂ Раннетриасовая T ₁
Палеозойская	50-60		Пермский P	Позднепермская P ₂ Раннепермская P ₁
		50-60	Каменноугольный C	Позднекаменноугольная C ₃ Среднекаменноугольная C ₂ Раннекаменноугольная C ₁
	340-350	60	Девонский D	Позднедевонская D ₃ Среднедевонская D ₂ Раннедевонская D ₁
		25-30	Силурийский S	Позднесилурийская S ₂ Раннесилурийская S ₁
		45-50	Ордовикский O	Позднеордовикская O ₃ Среднеордовикская O ₂ Раннеордовикская O ₁
	90-100	Кембрийский E	Позднекембрийская E ₃ Среднекембрийская E ₂ Раннекембрийская E ₁	

нениями окружающей среды обитания этих организмов. Эта шкала называется геохронологической (табл. 1). Земля является единственной планетой Солнечной системы, обладающей стратисферой (лат. —

stratum слой; стратисфера — часть литосферы Земли, образованная осадочными и сформировавшимися в результате их изменения метаморфическими породами). История стратисферы делится во времени на две неравных части: криптозой (время скрытой жизни, греч. — криптос скрытый), длившийся около 4 млрд. лет, и фанерозой (время явной жизни, от гр. фанерос — ясный, четкий), абсолютная продолжительность которого составляет примерно 570 млн. лет. Наиболее полно исследована фанерозойская история Земли. В познании криптозойской истории сделаны только первые шаги, хотя и очень успешные.

Криптозой подразделяется на архей и протерозой, которые считаются эрами, хотя абсолютная их продолжительность в 4–5 раз превышает продолжительность эр в фанерозое. Поздний протерозой именуется рифеем. Завершается криптозой периодом, который получил название венда, его абсолютная продолжительность составляет 100–110 млн. лет.

Таким образом, одна из основных задач палеонтологии заключается в установлении возраста горных пород. Решение этой задачи имеет большое практическое значение при геологическом картировании, поисках и разведке различных полезных ископаемых. Для иллюстрации сказанного приведем несколько примеров.

При маршрутных исследованиях в бассейне р. Колымы геологи описали чередующиеся выходы песчаников, сланцев, пластов углей (рис. 1). В данном геологическом разрезе породы падают на северо-восток под углом 28–32°. Необходимо было выяснить, повторяется ли в разрезе один и тот же пласт угля, смятый в складки, или здесь фиксируется несколько разновозрастных пластов. Только тщательные сборы растительных остатков в угольных пластах, моллюсков в песчаниках и сланцах, вмещающих угольные пласты, позволили установить, что породы залегают моноклинально, и с запада на восток древние пласты сменяются более молодыми. Это дало возможность правильно оценить перспективы угленосности района.

Еще один пример. В процессе составления геологической карты в одном из районов восточного склона Северного Урала были обнаружены два выхода пласта бокситов, залегающих на светлых массив-

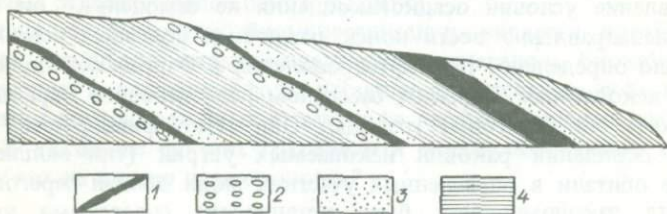


Рис. 1. Геологический разрез пермских отложений в долине р. Колымы:

1 — каменный уголь; 2 — конгломераты; 3 — песчаники; 4 — глинистые сланцы

ных известняках и покрывающихся темно-серыми слоистыми известняками. И в данном случае точно определить, имеем мы дело с одним или с двумя выходами бокситов, можно, изучив фауну и выяснив возраст подстилающих и перекрывающих известняков.

Вторая, не менее важная задача палеонтологии — способствовать восстановлению условий, в которых происходило образование тех или иных полезных ископаемых и вмещающих их пород. При решении этой задачи палеонтолог, изучающий ископаемые жизненные формы, использует метод аналогии. Так, в пластах каменных углей карбонового периода встречается большое количество стволов древовидных растений. Что можно сказать об условиях, в которых существовали эти растения? Очевидно, климат в период произрастания этих деревьев был теплым, влажным, почти тропическим. Это можно заключить потому, что стволы лишены годичных колец, присущих современным деревьям умеренного климата; кроме того, клетки древесины ископаемых стволов характеризуются относительно крупными размерами, что также типично для тропической растительности.

Рассмотрим пример с морскими отложениями. На юге европейской части СССР широко распространены отложения мелового периода, представленные толщами писчего мела. Если изготовить из мела тонкую прозрачную пластинку, то под микроскопом при увеличении от 20 до 50 раз мы увидим, что мел состоит из мелких раковинок фораминифер (тип простейших). О чем это говорит геологу? Меловые отложения сформировались в теплом морском бассейне, где среднегодовая температура была не ниже 20 °С — только при этой температуре простейшие могут использовать карбонат кальция, находящийся в растворенном состоянии в морской воде, для создания наружного скелета — раковины. Остается неясным, на какой глубине накапливались эти осадки. Долгое время считалось, что толщи писчего мела образовывались на больших глубинах, что это аналоги современных глубоководных илов. Однако в меловых осадках были обнаружены крупные раковины двустворчатых моллюсков (род *Inoceramus*), достигающие длины 20–30 см. Эти моллюски вели придонный образ жизни. Наличие их в морских меловых осадках позволяет считать эти отложения мелководными.

Выявление условий осадконакопления не самоцель — оно позволяет целенаправленно вести поиск различных полезных ископаемых. Так, было определено, что нефтепроявления в Ферганской долине связаны с ископаемым морским бассейном палеогенового периода. Как обнаружить его береговые границы? Они четко фиксируются по находкам скоплений раковин ископаемых устриц (тип моллюсков), которые обитали в опресненных участках моря вблизи береговой линии. Эта закономерность была установлена советскими учеными Р.Ф. Геккером, А.И. Осиповой, Т.Г. Бельской при изучении палеогеновых отложений Ферганы.

ОБЪЕКТЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Палеонтология изучает сохранившиеся в ископаемом состоянии остатки животных и растений, окаменелости, или фоссилии (от англ. *fossilia*). К окаменелостям относят также следы жизнедеятельности организмов (следы ползания и других видов перемещений, сверления). Следовательно, окаменелости представляют собой следы процессов, происходивших с организмами после их смерти.

Процесс фоссилизации (окаменевания) очень сложный; в последние годы его все чаще называют процессом биоминерализации. Развитие биоминерализации в геологическом прошлом можно изучать с помощью аналитических химических методов, благодаря чему палеонтология становится экспериментальной наукой. В настоящее время известно около 30 минералов, которые образуются организмами. Эти минералы обычно не могут формироваться и длительно существовать вне органической среды.

Выделение биоминералов может происходить внутриклеточно (у бактерий), вне- и межклеточно (большинство водорослей). Животные обладают "матрицируемым" типом биоминерализации. Матрицей, или основой будущего скелета, является органическое вещество, строение которого определяет структуру будущего скелета, сохранившегося в ископаемом состоянии и служащего объектом исследования в палеонтологии.

В Мировом океане обитают мельчайшие одноклеточные животные с наружным скелетом, сложным минералом целестином (SrSO_4). Именно эти микроорганизмы способствуют накоплению целестина в морях, где он не может возникать неорганическим путем и длительно сохраняться. Ниже определенного критического температурного уровня в морях не происходит отложение карбоната кальция (при $t \sim +20^\circ\text{C}$). Однако многие моллюски, морские ежи и лилии образуют и накапливают после своей смерти в осадках кальцит и арагонит на глубине более 7000 м. Магнетит (Fe_3O_4) формируется преимущественно неорганическим путем, чаще всего при гидротермальных процессах. Но он синтезируется и в результате процессов биоминерализации в клетках бактерий, в челюстях некоторых моллюсков, в височных отделах черепов некоторых птиц.

Важной особенностью биоминерализации является преобладание среди ее продуктов кальцийсодержащих минералов. Биохимические исследования в последние годы выявили значительную роль кальция в развитии внутриклеточных структур, в передаче нервных импульсов и т.д. В каких же формах сохраняются скелетообразующие организмы, или что же изучает палеонтология?

ФОРМЫ СОХРАННОСТИ

Переход организмов из био- в литосферу называется фоссилизацией. Этот переход очень сложен и проявляется в совокупности физико-химических и биохимических процессов. После гибели животных и растений мягкие ткани довольно быстро разрушаются — сгнивают, разлагаются и пожираются трупоедами. Лишь сравнительно небольшое количество животных сохраняется полностью — только в случаях скорейшего погребения их под осадком, предохраняющим организм от дальнейшего разложения. Наиболее часто в ископаемом состоянии встречаются скелеты и их части, внутренние и внешние ядра, отпечатки, следы жизни, или биоглифы; изучаются также особые формы сохранности растений и животных.

Скелеты и их части. Наружные скелеты (известковые, кремневые, реже органические — хитиновые, хитино-фосфатные, тектиновые) сохраняются либо полностью (полипняки кораллов, раковины брахиопод, моллюсков, панцири морских ежей), либо в виде отдельных фрагментов (спикулы губок, крышечки, прикрывающие устья раковин многих моллюсков, членики стеблей морских лилий, иглы морских ежей). Внутренние скелеты позвоночных наблюдаются в ископаемом состоянии чаще всего в виде разрушенных костей.

Внутренние и внешние ядра. Внутреннее ядро представляет собой слепок внутренней полости раковины, формирующийся при заполнении осадком полости, освобожденной от мягкого тела; нередко оно отражает наружную скульптуру.

Внешние ядра возникают после разрушения раковины, когда на месте створок образуются тонкие полости, заполненные впоследствии осадком. В основном они бывают песчаными, известковыми или фосфатными.

Отпечатки. Отпечатки скелетов или частей скелетов встречаются довольно часто. Они появляются в результате полного уничтожения скелетов. Отпечатки мягкого тела наблюдаются относительно редко, в связи с чем имеют значительную научную ценность. Наиболее древние отпечатки медуз, кольчатых червей, некоторых членистоногих и других групп животных были описаны впервые в Южной Австралии из отложений, возраст которых оценивается от 0,6 до 1 млрд. лет. В более молодых отложениях также известны отпечатки медуз, кальмаров и т.д.

Следы жизни, или биоглифы. К ним относятся все проявления жизнедеятельности. Следы могут быть оставлены как на поверхности осадка — *экзоглифы*, так и проникать внутрь его — *эндоглифы*. Экзоглифы — это следы ползания, лежания. К эндоглифам принадлежат норки зарывающихся организмов (некоторых губок, червей, моллюсков).

Следами жизнедеятельности являются также *копролиты* — ископаемые экскременты животных, которые дают ценный материал для

изучения пищи некоторых позвоночных, поскольку в последние годы выяснилось, что в них хорошо сохраняются семена, пыльца и споры. Следовательно, копролиты могут служить источником информации о наземной растительности пресных эпох.

Хемофоссилии, или молекулярные ископаемые. Это наиболее устойчивые фрагменты крупных органических молекул, ранее входивших в состав организмов, а затем распавшихся в процессе fossilization. Хемофоссилии обнаружены даже в породах, возраст которых ~ 3 млрд. лет.

Особые формы сохранности. Остатки растений, стволы, листья, плоды и семена встречаются в углефицированном состоянии. Процесс углефикации чрезвычайно сложен: он заключается в последовательном преобразовании растительных остатков в торф, бурый уголь, антрацит и графит. По мере увеличения степени углефикации происходит обогащение растительных фоссилий углеродом. В углях и вмещающих отложениях нередки углефицированные отпечатки листьев, остатки стволов, плодов и семян. Благодаря специальным методам исследования стало возможным не только изучение их внешних признаков, но и особенностей анатомического строения.

Одной из своеобразных форм сохранности являются включения насекомых в янтаре. В янтаре — окаменелой смоле сосны — наблюдаются различные насекомые, цветы, плоды. Иногда редкие, уникальные формы сохранности позволяют палеонтологу сделать интересные выводы об условиях обитания тех или иных форм.

Фоссилии встречаются преимущественно в осадочных породах (пески, песчаники, глины, аргиллиты, алевролиты, известняки, мергели и т.д.), в метаморфических (мраморы и сланцы), где сохранность их хуже. Окаменелости обнаруживают также в вулканогенных породах (туфы, лавы, туфопесчаники), довольно часто — в бокситах, медноколчеданных рудах, пластах угля. Их собирают в естественных и искусственных обнажениях (береговых обрывах, стенках карьеров, железнодорожных и шоссейных выемках, керне буровых скважин, различных горных выработках). При сборах совершенно необходимо с помощью топографической карты определить точное местоположение находки. Кроме этого, следует точно указать, в каком именно слое содержались данные окаменелости (привязать к слою). Особенности сбора и методы изучения будут охарактеризованы при описании каждой группы.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Природа фоссилий интересует человека давно. Размышления о их происхождении, попытки классификации принадлежат еще Аристотелю, который подразделял животных на позвоночных ("с кровью") и беспозвоночных ("без крови"). Среди беспозвоночных им выде-

лялись моллюски, ракообразные, насекомые, в состав которых включались и черви. Актинии, морские звезды и губки Аристотель относил к растениям и называл зоофитами. Он впервые предположил, что жизнь самозарождается из неорганической материи, считал, что новые жизненные формы возникают в процессе постепенного накопления качественно новых изменений в процессе индивидуального развития. Эти представления античного естествоиспытателя были использованы создателями теории эволюции органического мира много столетий спустя.

Однако взглядам Аристотеля была свойственна определенная двойственность. Так, он полагал, что биологические процессы изначально носят целесообразный характер. Впоследствии эти взгляды Аристотеля были положены в основу реакционной теории креационизма, сторонники которой утверждали, что источником целесообразности в мире является бог.

Золотой век античной науки сменился периодом господства феодально-церковной схоластики. Только во второй половине XV в., в эпоху Возрождения начался новый этап в развитии естественных наук, в том числе и палеонтологии. Титан науки, техники и искусства этой эпохи Леонардо да Винчи (1452–1519 гг.) рассматривал окаменелости как остатки морских животных. Он считал, что горные породы с окаменелостями образовались на морском дне, а потом внутренние силы Земли превратили море в сушу и смяли осадки с окаменелостями в складки. Эту точку зрения разделяли и некоторые другие исследователи в Италии и Франции.

Ошибочно было бы полагать, что во времена Возрождения материалистические представления, развиваемые отдельными исследователями, повсеместно утвердились и были общепризнанными. Значительно позднее, в XVIII в., еще существовало мнение о том, что окаменелости являются только "игрой природы", своеобразными "фигурными камнями", которые возникли под воздействием "пластических сил".

В появлении различных взглядов на окаменелости отразились также верования народов. Так, в XVIII в. распространились представления, согласно которым фоссилии считались остатками живых существ, погибших во время всемирного потопы. Следуя этому учению, швейцарский ученый И. Шейххер (1672–1733 гг.) описал остатки кайнозойской саламандры как остатки человека, также погибшего во время потопы. В тот период полагали, что Земля и ее обитатели существуют всего около 6000 лет.

Большую роль в формировании материалистического мировоззрения в XVIII в. сыграл наш соотечественник М.В. Ломоносов (1711–1765 гг.). Он отвергал представление о потопе и доказывал, что осадочные горные породы образовались в морях прошлого, о чем свидетельствуют остатки морских животных.

М.В. Ломоносов считал, что смена периодов на Земле обуславливалась наступлением и отступлением моря на сушу. Он, в отличие от многих авторитетов того времени, полагал, что история Земли насчитывает не менее 4–5 млрд. лет. М.В. Ломоносов содействовал открытию в Москве университета, первого крупного научного центра в России. Первые палеонтологические сборы в нашей стране поступали на хранение в Кунсткамеру, учрежденную в 1718 г. по приказу Петра I. Кунсткамера стала родоначальницей естественно-исторических музеев, в том числе и Палеонтологического музея АН СССР.

Большое значение для развития науки имели труды шведского естествоиспытателя Карла Линнея (1707–1778 гг.). Линней разделил всю природу на три царства: минералов, растений и животных, а царство животных в свою очередь на шесть классов (млекопитающих, птиц, земноводных, рыб, насекомых, червей). Классы делились на роды, роды – на виды, виды – на разновидности. Этим ученым описано свыше 4000 видов животных и около 10 000 видов растений. Он допускал изменчивость видов растений и животных под воздействием внешней среды и в результате скрещивания.

Идея об изменчивости видов, о возможности превращения одних видов в другие высказывалась такими известными учеными, как Ж. Бюффон (1707–1788 гг.) и П.С. Паллас (1741–1811 гг.). Ж. Бюффон полагал, что нет резкой границы между животными и растениями, допускал существование между отдельными видами переходных форм. П. Паллас предлагал изображать связь между видами в форме древовидных разветвлений, подчеркивал родственную близость между вымершими и ныне живущими организмами.

К началу XIX в. палеонтология накопила большой фактический материал и оформилась как самостоятельная естественно-научная дисциплина. Говоря о становлении палеонтологической науки, следует упомянуть об английском инженере и геологе У. Смита (1769–1839 гг.), французских биологах Ж.Б. Ламарке (1744–1829 гг.) и Ж. Кювье (1769–1832 гг.).

У. Смит, занимаясь геологическими и топографическими исследованиями на Британских островах, впервые попытался использовать окаменелости для сопоставления (корреляции) геологических разрезов и выявления возраста содержащих их горных пород. Он сформулировал основной принцип стратиграфии – раздела геологии, целью которого является определение последовательности формирования отложений. Этот принцип гласит, что одновозрастные отложения содержат одинаковые окаменелости. Впервые для Британских островов была установлена последовательность напластования осадочных пород; У. Смит выделил 23 слоя, каждому из которых было дано собственное название в основном по типичному местонахождению (лондонская глина) или по характерной горной породе (мел, карбон). Нанося выходы пород на топографическую карту, У. Смит закрашивал каж-

дый слой определенным цветом. Таким образом, в основу первой геологической карты Англии и Шотландии был положен стратиграфический принцип, используемый и в современном геологическом картировании. Палеонтология благодаря работам этого исследователя тесно соединилась с геологией, оставаясь тем не менее наукой биологической.

Биологические основы палеонтологии закладывались трудами Ж.Б. Ламарка и Ж. Кювье. Ж.Б. Ламарк, отрицая идею неизменности и постоянства видов, доказывал, что происходит их медленное и постоянное изменение, в связи с чем между отдельными видами существуют постепенные переходы. Он создавал свою систему органического мира, которая охватывала большее количество органических объектов, чем система К. Линнея: позвоночных и беспозвоночных животных делил на 16 классов, размещающихся на шести ступенях — от инфузорий и полипов до птиц и млекопитающих. Смену простых организмов более сложными этот ученый связывал с врожденным внутренним стремлением животных к совершенствованию. Такое стремление могло замедляться или ускоряться под воздействием окружающей среды. Он впервые сформулировал закон наследственности: все, что было приобретено или потеряно организмом в процессе индивидуального развития, передается потомству. Ж.Б. Ламарк известен также как крупнейший специалист по ископаемым кайнозойским (палеогеновым) моллюскам окрестностей Парижа. Он впервые в истории палеонтологии на основании изучения состава моллюсков высказал предположение о глубине бассейна и изменении климатических обстановок в течение палеогена.

В отличие от Ж.Б. Ламарка, его современник, крупнейший зоолог и палеонтолог Жорж Кювье, был ярким выразителем идеи неизменности видов. Кювье систематизировал морфологические представления своего времени и по плану строения разделил всех животных на четыре типа: позвоночные (нервная система состоит из головного и спинного мозга), моллюски (имеются нервные узлы и отходящие от них нервы), членистые* (нервная система в виде двойной нервной цепочки), лучистые (радиальное расположение нервных стволов). Анатомическому изучению Ж. Кювье подвергал органы кровообращения, дыхания, размножения, что позволило ему убедиться в правильности подразделения животных на четыре группы. Он был добросовестным и тщательным исследователем, и поэтому, изучая позвоночных кайнозоя в Парижском бассейне, не мог не отметить, что различные слои земной коры содержат костные остатки, отличающиеся друг от друга. Фактические данные противоречили его представлениям о неизменности видов. Пытаясь увязать эти противоречия, Ж. Кювье сформулировал теорию катастроф, или катаклизмов: в органическом мире Земли происходили внезапные, скачкообразные изменения, вызывавшиеся катастрофами, которые захватывали обширные участки, но не были глобальными. В истории Земли он насчитыв-

вал три крупных катаклизма (последний из них по времени — библейский потоп). Несмотря на то, что теоретические представления Ж. Кювье были реакционными даже для своего времени, этот ученый вошел в науку как создатель сравнительной анатомии, как крупнейший исследователь кайнозойских млекопитающих Западной Европы.

В России идеи изменчивости видов развивались Х. Пандером (1794—1865 гг.), которого Ч. Дарвин считал своим предшественником. Х. Пандер опубликовал геологическое описание окрестностей Петербурга, сопроводив его изображениями палеозойских окаменелостей, описал коллекции силурийских и девонских рыб, впервые выделил конодонтов (см. далее).

Громадное влияние на дальнейшее развитие эволюционной палеонтологии имели труды академика Петербургской академии наук К. Бэра (1792—1876 гг.), основоположника сравнительной эмбриологии. Изучая зародышей позвоночных, К. Бэр установил следующий закон: зародыши высших животных напоминают зародышей низших организмов. Благодаря выявлению этой закономерности эмбриология совместно с палеонтологией и сравнительной анатомией стала источником доказательства эволюции жизни.

Крупнейшим российским ученым эволюционистом был профессор К.Ф. Рулье, читавший в Московском университете курс палеонтологии. Им заложены основы экологического направления в зоологии и палеонтологии, много внимания уделено стратиграфии юрских отложений Подмосковья.

Эволюционное учение было оформлено английским натуралистом Ч. Дарвином (1809—1882 гг.) в его труде "Происхождение видов путем естественного отбора". Современная синтетическая теория эволюции имеет в основе следующие положения, сформулированные и доказанные Ч. Дарвином: 1) для всех организмов характерна изменчивость признаков и свойств под воздействием условий окружающей среды; 2) размножение особей вида происходит в геометрической прогрессии, но до взрослого состояния доживает незначительная их часть, большинство погибает в результате "борьбы за существование" — естественного отбора.

Таким образом, Ч. Дарвин полагал, что естественный отбор — это основной механизм эволюции, развития жизни. Во времена Ч. Дарвина биология не располагала современными методиками изучения клетки и ее структур, поэтому в его теории оставался недоказанным механизм передачи признаков по наследству; в настоящее время механизм наследственных изменений организма изучает генетика. Великий ученый большое значение придавал палеонтологическим данным. Он впервые высказал предположение о неполноте палеонтологической летописи и сформулировал закон о необратимости эволюции.

Большую роль в распространении идей дарвинизма в Западной Европе сыграли такие палеонтологи, как Т.Г. Гексли (1825—1895 гг.),

М. Неймайр (1845–1890 гг.). Луи Долло (1857–1931 гг.), а в России – братья В.О. и А.О. Ковалевские, А.П. Карпинский (1846/47–1936 гг.), Н.И. Андрусов (1861–1924 гг.), К.А. Тимирязев (1868–1928 гг.), А.А. Борисяк (1872–1944 гг.), А.П. Павлов (1854–1929 гг.) и др.

Особенно широко развернулись палеонтологические исследования в нашей стране после Великой Октябрьской социалистической революции. Организатором палеонтологии в нашей стране с полным правом можно считать академика А.А. Борисяка, по инициативе которого создан Палеонтологический институт АН СССР, возглавляемый им с 1930 по 1944 гг. В палеонтологии А.А. Борисяк выделял три основных направления: изучение формы (морфологию), проблему вида (систематику), проблему взаимоотношений организма и среды (палеоэкологию).

В 1919 г. были созданы кафедры палеонтологии в Московском и Ленинградском университетах, а позднее – и в Томском. В настоящее время палеонтологические исследования сосредоточены в институтах Академии наук СССР, в системе Министерства геологии СССР, министерствах угольной, нефтяной и газовой промышленности. Успешно развиваются палеонтологические исследования в нашей стране и в высшей школе – на кафедрах университетов, горных институтов, в педагогических институтах. Большую роль в координации палеонтологических исследований играет Всесоюзное палеонтологическое общество, проводящее ежегодные сессии. Палеонтологи широко привлекаются к решению геологических задач в рамках межведомственного стратиграфического комитета СССР (МСК СССР). Результаты палеонтологических исследований в СССР публикуются в периодическом "Палеонтологическом журнале", в трудах сессий Палеонтологического общества, специальных совещаний и т.д.

Всесоюзное палеонтологическое общество является коллективным членом Международной ассоциации палеонтологов, включенной в Международный союз геологических наук. Накопление огромного фактического материала требует его обобщения. В связи с этим во многих странах мира были опубликованы сводки по палеонтологии (Франция, Канада, Австрия). В СССР опубликовано 15-томное издание "Основы палеонтологии" под редакцией академика Ю.А. Орлова. В 1967 г. этот труд был удостоен Государственной премии СССР.

ОРГАНИЗМ И СРЕДА

Взаимоотношения организма и среды в геологическом прошлом являются предметом палеоэкологии. Все организмы на Земле группируются в сообщества, которые называются *биоценозами*. Иными словами, биоценоз – это комплекс организмов, живущих совместно при определенных факторах среды. В результате сложных взаимо-

отношений между организмами и средой создается подвижная саморегулирующаяся система, которую академик В.Н. Сукачев, известный советский ботаник, предложил назвать геобиоценозом. Таким образом, биоценоз представляет собой единицу биосферы Земли. Каждый организм, входящий в состав биоценоза, занимает определенную экологическую нишу, т.е. определенное место в окружающей среде. Территория, на которой развит биоценоз, называется *биотопом*. Организмы, образующие биоценоз, по-разному реагируют на изменения условий среды – солености, температуры, давления и т.д. Они могут существовать либо в широком диапазоне изменяющихся условий, либо в строго заданных рамках. В зависимости от этого выделяются определенные группы:

<i>Фактор</i>	<i>Организм</i>
Глубина бассейна	эврибатный, стенобатный
Соленость	эвриталинный, стеногалинный
Температура	эвритермный, стенотермный

В первом случае прибавляется приставка эври (греч. *eury* – широкий), во втором – приставка стено (греч. *stenos* – узкий). Например, стеногалинные организмы – это те, которые не переносят изменения солености и т.п. Если для существования организма предпочтителен какой-то определенный фактор, то добавляется суффикс – фильный (от греч. *fileo* – люблю) или фобный (от греч. *fobos* – страх).

5253

Условия обитания животных на суше. Пространства суши занимают около трети поверхности нашей планеты. Условия жизни на суше крайне разнообразны. Распределение жизненных форм зависит здесь главным образом от климата. На суше обитают многие растения (подавляющее большинство), позвоночные животные (в том числе множество высших позвоночных), многие типы и классы беспозвоночных, о которых подробно будет рассказано далее. К беспозвоночным, живущим на суше, относятся черви, насекомые, легочные брюхоногие моллюски и т.д. К жизни в пресноводных водоемах приспособились некоторые губки, гидроидные полипы, двустворчатые и брюхоногие моллюски.

Температура окружающей среды обуславливает скорость индивидуального развития, продолжительность жизни. На суше температура резко колеблется, и у животных вырабатываются определенные приспособления, помогающие избежать губительного влияния как повышения, так и понижения температур. У многих животных температура тела связана с температурой среды; это холоднокровные животные – рыбы, земноводные, пресмыкающиеся. Только теплокровные животные – птицы и млекопитающие – обладают постоянной температурой тела. Для сохранения влаги в теле животные имеют различные приспособления.

Растения суши также могут служить показателями климатических условий (температура, влажность). Первая позднесилурийская

наземная растительность была влаго- и теплолюбивой, затем она перекочевала в более сухие и холодные участки суши.

Распределение жизни в Мировом океане. Для решения проблем геологии ископаемые морские животные имеют основное значение, поэтому следует несколько подробнее остановиться на характеристике Мирового океана.

Вблизи берегов континентов отчетливо выражена относительно ровная поверхность дна мелководья, окаймляющая край континента. Это *материковая отмель*, или *шельф*. Резким перегибом профиля шельф отделяется от зоны дна с крупными уклонами — *материкового склона*. Материковый склон заканчивается на глубине около 3000 м, а ниже до глубины 4000 м простирается наклонная равнина, или *материковое подножье*, которое сменяется ложем Мирового океана. Последнее отделяется от материкового подножья узкой впадиной — глубоководным желобом.

Рельеф океанического ложа очень неровный. Он состоит из крупных понижений (котловин) и поднятий (хребтов и возвышенностей). Вершины подводных хребтов могут подниматься над уровнем океана в виде островов. В срединной части Атлантического, Индийского и Ледовитого океанов выделяются крупные широкие поднятия дна с сильно расчлененным рельефом — это *срединные океанические хребты* (в Тихом океане хребет смещен в стороны американского континента, поэтому уже не является собственно срединным).

Таким образом, дно Мирового океана четко делится на следующие зоны: 1) материковая отмель (шельф), материковый склон и материковое подножье, образующие в совокупности подводную окраину материка; 2) переходная зона — это островные дуги и глубоководные желоба; 3) ложе океана — комплекс океанических котловин и поднятий; 4) срединно-океанические хребты.

В толще вод Мирового океана и на поверхности его сложно расчлененного дна обитает множество животных и растений. В настоящее время в океане насчитывается более 160 тыс. видов рыб, 15 тыс. видов одноклеточных и простейших, 5 тыс. видов губок, 9 тыс. видов кишечнополостных, 7 тыс. видов червей, более 100 тыс. видов змей, черепах, млекопитающих (китообразных и ластоногих) и т.д. Среди растений главнейшими являются водоросли. С океаном связана жизнь множества птиц.

Все разнообразие фауны и флоры Мирового океана по образу жизни делится на три группы: планктон, нектон, бентос (рис. 2). Планктону принадлежит самая значительная группа организмов: она состоит из микроскопическими растительными и животными организмами, свободно переносимыми током воды. Растительный планктон называется *фитопланктоном*. Он создает основную массу органического вещества — это продуцент океана. К фитопланктону относятся одноклеточные водоросли. Максимальная глубина его распространения — 100 м.

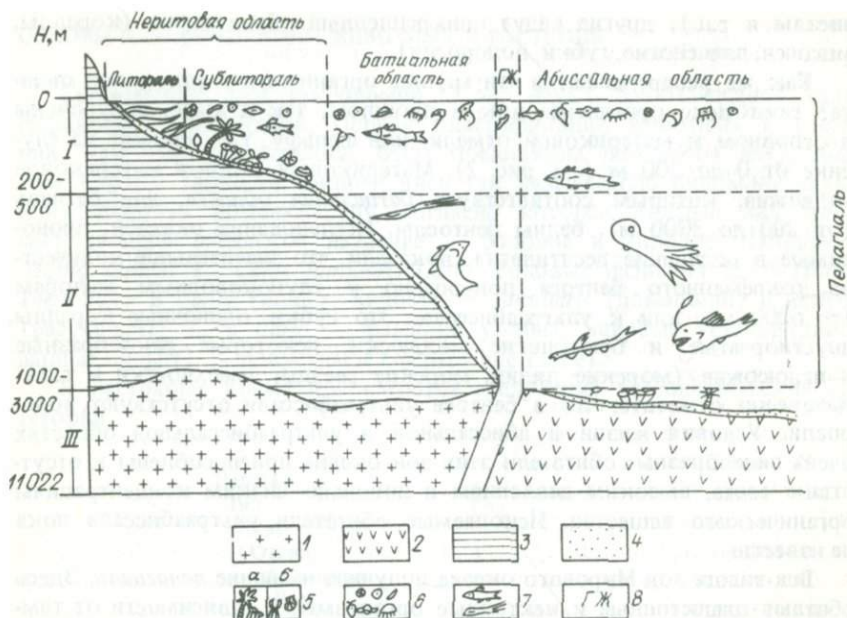


Рис. 2. Схема строения дна океана и распределения морских организмов:

1 – гранитный слой; 2 – базальтовый слой; 3 – осадочные породы; 4 – современные рыхлые осадки; 5 – бентос (а – прикрепленный, б – подвижный); 6 – фитопланктон; 7 – нектон; 8 – глубоководный желоб; I–III – зоны: I – хорошей освещенности, II – сумеречная, III – полного мрака

Зоопланктон питается фитопланктоном, т.е. принадлежит к группе консументов, потребителей органического вещества. Среди зоопланктона много микроскопических рачков, червей, медуз и других животных. В планктонный биоценоз входят также икра и личинки некоторых рыб, личинки губок, кишечнополостных, моллюсков, иглокожих. Личинки кораллов ведут планктонный образ жизни от 4 до 23 сут., иглокожих от 30 до 60 сут. и т.д. Зоопланктон, в отличие от фитопланктона, может активно плавать, однако это активное перемещение осуществляется лишь на небольшие расстояния. Он способен также к вертикальным передвижениям в толще океанических вод. Морские течения переносят планктонные организмы на значительные расстояния.

Группа активно плавающих животных объединяется под названием нектона: это рыбы, китообразные, кальмары и осьминоги, морские змеи и некоторые птицы (пингвины).

К группе бентоса относятся обитатели дна океана. Способы жизни бентоса разнообразны. Одни бентосные организмы способны передвигаться по дну (многие членистоногие, моллюски, морские ежи,

звезды и т.д.), другие ведут прикрепленный образ жизни (кораллы, мшанки, плечоногие, губки, водоросли).

Как же распределяются эти группы организмов в толще вод океана? Бентосные организмы как в прошлом, так и ныне, приурочены в основном к материковой отмели, или шельфу, т.е. обитают на глубине от 0 до 200 м (см. рис. 2). Материковый склон и материковое подножие, которым соответствует *батиальная область*, или батияль (от 200 до 3000 м), бедны бентосом. Исследования океанов, проводимые в последние десятилетия, показали, что значительное количество современного бентоса приурочено к глубоководным желобам (~ 6000 м), или к ультраабиссали. Это губки, одиночные кораллы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, некоторые ракообразные и иглокожие (морские лилии, морские звезды, змеехвостки и т.д.). Интересно отметить, что в бентосе ультраабиссали отсутствуют водоросли. Условия жизни в абиссальной и ультраабиссальной областях очень своеобразны: обитатели этих зон океана приспособлены к отсутствию света, высоким давлениям и довольно низким концентрациям органического вещества. Ископаемые обитатели ультраабиссали пока не известны.

Вся толща вод Мирового океана получила название *пелагиали*. Здесь обитают планктонные и нектонные организмы. В зависимости от температуры поверхностных слоев воды выделяются *тропическая*, или *экваториальная область*, к которой с севера прилегает *бореальная область*, а с юга — *нотальная*. У северного полюса находится *арктическая область*, у южного — *антарктическая*.

Особо следует остановиться на органическом мире островов и его особенностях. Типичные океанические острова расположены в центральных частях океана. Они имеют вулканическое происхождение (острова западной части Тихого океана). Нередко, привлеченные повышенным тепловым потоком, на склонах вулканического острова поселяются организмы, образующие *кольцевой риф*, или *атолл*.

Материковые острова расположены вблизи континентов и по геологическому строению тесно связаны с ними. Некоторые из них "откололись" от континента в результате тектонических движений (Мадагаскар, Шри-Ланка, Новая Земля, архипелаг Северной Земли). В этом случае растительный и животный мир постепенно обедняется.

Океанические острова и островные дуги заселяются через океанические пространства. Способы "доставки" растений и животных на вулканические острова разнообразны: это морские и воздушные течения, штормы и ураганы, "собственное активное передвижение", а в антропогене — деятельность человека.

ОСНОВЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

Систематика, или **таксономия** — это наука, занимающаяся классификацией организмов. Первая классификация животных и растений, как уже указывалось, была предложена шведским натуралистом Карлом Линнеем. Линней ввел так называемую бинаминальную, или бинарную, номенклатуру, согласно которой каждый вид получает двойное латинское название — родовое и видовое. Например, *Homo sapiens L.*, *Canis familiaris Carlo*. Родовые названия здесь *Homo* (человек) и *Canis* (волк), видовые — *familiaris* (домашний) и *sapiens* (разумный); *L.* и *Carlo* — фамилии ученых, впервые установивших данные виды (*L.* — допустимое сокращение *Linne*).

В настоящее время принимаются следующие таксономические категории:

Царство
Тип
Класс
Отряд
Семейство
Род
Вид

Вид объединяет группу особей, обитающую на единой территории (ареал обитания) и отличающуюся от другого вида особенностями строения, физиологическими, экологическими и другими признаками. Виды объединяются в род, роды — в семейство и т.д. Иногда возникает необходимость в дополнительных единицах — надотряд, подотряд, надсемейство, подрод и т.д.

Существуют искусственные и филогенетические классификации. *Искусственные классификации* основываются на отдельных условно взятых признаках. Так, иногда остатки ископаемых организмов, чаще всего их части (членики морских лилий, листья, споры и пыльца растений) классифицируются искусственно, вне связи с другими частями организма. *Филогенетическая*, или *естественная*, *классификация* базируется на сумме признаков, стремится к установлению родственных или генетических отношений в пределах одного типа. Вид, род, семейство в филогенетической классификации связаны друг с другом единством происхождения.

ПРАВИЛА ПРОИЗНОШЕНИЯ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Изучающий палеонтологию должен четко представлять, что все научные названия пишутся и произносятся в латинской транскрипции. Для названия крупных таксонов приняты слова греческого или латинского происхождения. Иногда используются географические наз-

вания или собственные имена. Ниже приводится латинский алфавит с указанием произношения латинских букв:

Aa – а	Nn – н
Bb – б	Oo – о
Cc – ц, к	Pp – п
Dd – д	Qq – к
Ee – э	Rr – р
Ff – ф	Ss – с, а
Gg – г	Tt – т
Hh – г	Uu – у
Ii – и	Vv – в
Jj – й	Ww – в
Kk – к	Xx – кс
Ll – ль	Yy – и (ипсилон)
Mm – м	Zz – з, ц

Следует отметить и некоторые особенности произношения. Так, С, с перед звуками е, і, u, у принято произносить как ц, в остальных случаях как к: cephalopoda – цефалопода, cystis – цистис (пузырь), conularida – конулярида, cranium – краниум (череп). Е, е произносится как русское э: pes – пэс (нога, ступня), значительно реже как е. G, g соответствует русскому (московскому) г в слове год, например, gastropoda – гастропода, а H, h украинскому (мягкому) г в словах Ганга, гора, например, homo – гомо (человек), hexapoda – гексапода (шестиногие). L, l произносится мягко, как русское ль: Lagena – лягна (бутылка). Q, q соответствует русскому к, всегда сочетается с буквой u и произносится как кв: aqua – аква (вода), quercus – кверкус (дуб). S, s звучит как русское с: Spongia – спонгия (губка), а в середине слова между двумя гласными – как з: nasus – назус (нос), rosa – роза. X, x обозначает двойной звук кс: maxilla – максилля (челюсть), hex – гекс (шесть).

Y, y – ипсилон, известный под названием игрек, употребляется только в словах греческого происхождения и произносится как русское и: ichtys – ихтис (рыба), а Z, z в словах греческого происхождения – как русское з: zona – зона (пояс), zoop – зоон (животное).

Сочетания гласных звуков произносятся следующим образом: ae – как русское э: rhaeophyta – фэофита (бурые водоросли); oe – как русское е: coelenterata – целентерата (кишечнополостные); au – как ау (с кратким у): aulos – аулос (трубка); eu – как эу (с кратким у) или эв: teuthis – теутис (кальмар), eurynterus – эвриптэрус.

Сочетания согласных букв ch, th, rh и ph произносятся соответственно как х, т, р и ф. Употребляются они обычно в латинизированных словах греческого происхождения.

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое палеонтология? Каковы ее цели и задачи?
2. Почему палеонтология необходима геологу?

3. Перечислите основные этапы развития палеонтологии.
4. Расскажите о значении работ У. Смита, Ж.Б. Ламарка и Ж. Кювье для развития палеонтологии.
5. Назовите русских ученых, развивающих идеи изменчивости видов.
6. Каковы основные положения теории эволюции, разработанные Ч. Дарвиным? Расскажите о русских ученых-дарвинистах.
7. Что такое окаменелости? В каких формах они сохраняются?
8. Что такое биоминерализация, биоглифы, хемофоссилии?
9. Дайте определение биоценоза, биотопа, экологической ниши.
10. В чем отличие эврифациальных и стенофациальных организмов?
11. Какова геоморфология дна Мирового океана?
12. Как классифицируются острова?
13. Как разделяются организмы по образу жизни?
14. Расскажите о распределении бентоса в Мировом океане.
15. Могут ли одни и те же организмы вести бентосный и планктонный образ жизни?
16. Что такое бореальная и нотальная области пелагиаль?
17. Дайте определение вида.
18. Приведите таксономическую последовательность от вида к царству.
19. Расскажите о бинарной номенклатуре Линнея.
20. Чем отличаются искусственная и естественная классификации?

ПАЛЕОЗООЛОГИЯ

Одноклеточные

ТИП PROTOZOA. ПРОСТЕЙШИЕ

К типу простейших относятся одноклеточные животные микроскопических размеров. Простейшие — Protozoa — отличаются от многоклеточных — Metazoa — не только микроскопическими размерами, но и весьма существенными особенностями развития. У многоклеточных животных развитие идет по пути усовершенствования целой совокупности клеток — тканей и органов, внутриклеточные структуры у них меняются мало, а у одноклеточных усложняются внутриклеточные образования — протоплазма и ядро. Различные физиологические функции у простейших выполняются в пределах одной клетки внутриклеточными органоидами или их сочетаниями. Деятельность органоидов координируется протоплазмой, из которой в основном состоит клетка.

Существенным вопросом биологии, в том числе и палеонтологии, является вопрос о происхождении многоклеточных. Некоторые исследователи полагают, что многоклеточные возникли вначале как колонии простейших одноклеточных. Однако известный советский специа-

лист по ископаемым и современным Protozoa А.В. Фурсенко отмечал, что ". . . самые примитивные одноклеточные, известные нам, стоят на очень высокой ступени развития; их появлению предшествовала длительная история развития более примитивных живых существ, вероятно, значительно более длительная, чем тот отрезок времени, в течение которого успели развиться все известные нам основные группы простейших". Простейших нельзя считать примитивной группой органического мира: против этого свидетельствует сложное строение ядра и других внутриклеточных структур, способность многих организмов рассматриваемого типа к образованию очень сложного скелета.

Следовательно, простейшие – это такая ветвь органического мира нашей планеты, развитие которой идет по пути совершенствования внутриклеточных структур, чем они принципиально отличаются от многоклеточных. В настоящее время ранг простейших повышается до царства.

Согласно классификации, принятой в нашей стране, тип Protozoa включает четыре класса: Mastigophora (жгутиконосцы), Sarcodina (саркодовые), Sporozoa (споровики), Infusoria (инфузории). Для геологии наибольшее значение имеет класс Sarcodina, представители других классов встречаются в ископаемом состоянии чрезвычайно редко.

Класс Sarcodina. Саркодовые

К классу Sarcodina относятся ископаемые и современные одноклеточные, обладающие органоидами движения – выростами протоплазмы, или псевдоподиями.

Подкласс Foraminifera. Фораминиферы

Фораминиферы – это саркодовые с тонкими сложно разветвленными псевдоподиями, или ложноножками. Клетка фораминифер обладает наружным скелетом – раковиной различного строения, обычно микроскопических размеров. Раковины снабжены отверстиями – устьями, при помощи которых клетки сообщаются с внешней средой. Отверстия в стенках раковин называются *фораменами* и выполняют ту же функцию, что и устье. Фораминиферы проходят в своем индивидуальном развитии сложный жизненный цикл, в течение которого чередуются поколения, возникшие половым и бесполом путем.

История изучения. Некоторые фораминиферы были описаны еще античными учеными Геродотом (V в. до н.э.) и Плинием (I в. н.э.), упоминались в трудах естествоиспытателей средневековья. Многие видовые названия ископаемых фораминифер были предложены К. Линнеем (XVIII в.). В России фораминиферы карбона были исследованы профессором Петербургского университета В.И. Меллером в конце семидесятых годов прошлого века. Он впервые отметил, что отдель-

ные виды фораминифер свойственны определенным слоям и горизонтам горных пород; тем самым В.И. Мёллер подчеркнул значение этой группы животных для геологии.

В связи с тем, что фораминиферы, в отличие от других окаменелостей, характеризуют почти любой геологический разрез без перерывов, их геологическое значение постоянно возрастает. В нашей стране фораминиферы впервые начали изучаться в Донбассе и в районе Баку в связи с разведкой и поисками месторождений угля и нефти около столетия назад. С начала 30-х годов XX в. в связи с широко-масштабным проведением геологосъемочных и поисково-разведочных работ фораминиферы интенсивно исследуются во всех подразделениях фанерозоя. В СССР пионерами в изучении фораминифер были А.В. Фурсенко и Д.М. Раузер-Черноусова, создавшие школу советских микропалеонтологов в 30-е годы текущего столетия.

Общая характеристика и морфология. Как и у всех простейших, у фораминифер клетка заполнена протоплазмой. Протоплазма подразделяется на внутреннюю — *эндоплазму* и наружную — *эктоплазму* (рис. 3). Эндоплазма неоднородна по строению и содержит неоднородные включения — ядра, иногда распыленное ядерное вещество. Эктоплазма более однородна по строению. *Ложноножки*, или *псевдоподии*, фораминифер являются органоидами захвата пищи и передвижения и представляют собой подвижные, сократимые тонкие выросты эктоплазмы. Длина их может в 100 раз превышать толщину и в несколько раз — диаметр клетки. При передвижении животное распускает сеть ложноножек, концами их прикрепляется ко дну (в

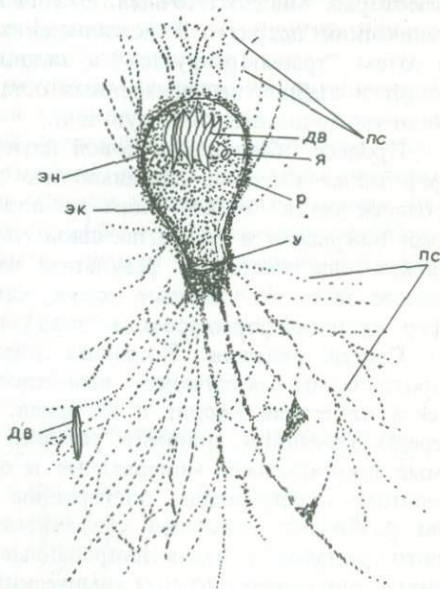


Рис. 3. Строение современной *Allogromia ovoidea*:

эк — эктоплазма; эн — эндоплазма; я — ядро; р — раковина; у — устье; пс — псевдоподии, захватившие раковину диатомовых водорослей (дв), оболочки которых видны и в протоплазме

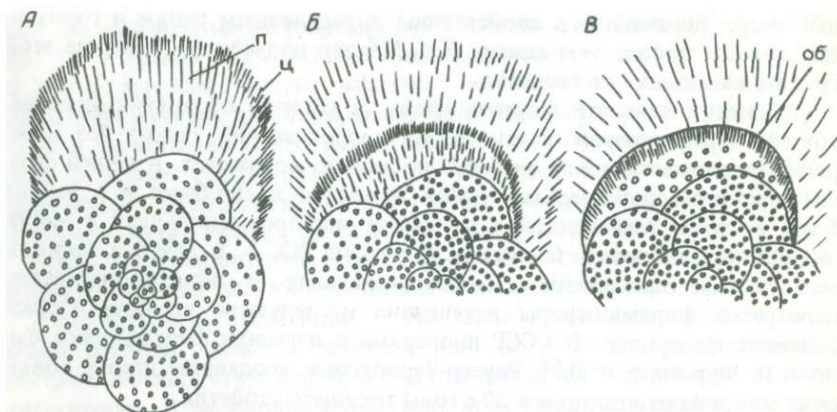


Рис. 4. Образование новой камеры у современной *Discorbis berthelothi* (с упрощениями):

А — сокращение и уплотнение пучка псевдоподий (п), образование на его поверхности оболочки — цисты (ц); Б — последующее сокращение псевдоподий; В — появление прободенной оболочки (об)

субстрату), а затем, сокращая ложноножки, подтягивается. Скорость передвижения фораминифер варьирует от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в сутки.

В процессе передвижения ложноножки захватывают пищу. Ею служат отдельные микроорганизмы — водоросли, простейшие, личинки некоторых многоклеточных, различные обрывки живых тканей (органический детрит). В ложноножках пища частично переваривается, а затем "транспортируется" в эндоплазму. Через ложноножки происходит и выброс непереваренных остатков пищи. Ложноножки выполняют также дыхательные функции.

Процесс образования новой камеры у многокамерных фораминифер также связан с деятельностью ложноножек (рис. 4). Сначала в области устья "старой" камеры появляется веер ложноножек, который покрывается слоем песчинок, детрита и т.п. Далее масса ложноножек уплотняется, в результате чего возникает плотное плазматическое тело, заполнившее новую камеру. У современных фораминифер процесс формирования новой камеры длится несколько часов.

Состав раковин. Раковины образованы продуктами выделения протоплазмы органическим веществом и минеральными солями. Иногда в их состав входит и материал, заимствованный из окружающей среды (песчинки, обломки раковин и т.д.). В этом случае выделяемые протоплазмой минеральные и органические вещества служат цементом, скрепляющим посторонние частицы (рис. 5). Соответственно различают раковины секреторные (органического и минерального состава) и агглютинированные (от лат. *agglutinare* — приклеивать); они имеют и разный химический состав (табл. 2).

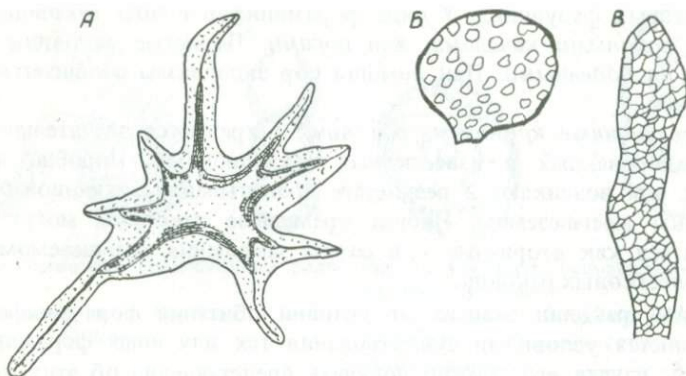


Рис. 5. Раковины различной формы: неправильные (А), шаровидные с песчанистой (Б) и цилиндрические с агглютинированной (В) стенками

С переходом раковин в ископаемое состояние (процесс фоссилизации, или биоминерализации) происходит перекристаллизация слагающих их минеральных частиц. Очень часто ископаемые раковины представляют собой псевдоморфозы, образующиеся в результате доломитизации или окремнения известковых скелетов фораминифер. Кремнистые раковины замещаются углекислой известью. У агглютинированных форм перекристаллизации подвержен только цемент.

В состав *агглютинированных* раковин могут входить различные частицы — зерна кварца, полевых шпатов, частицы слюды и т.д. Очень часто такими частицами являются фрагменты скелета других организмов — спикулы губок, раковины других фораминифер и т.д.

Известковые секреторные раковины состоят из органической (хитиновой) основы, пропитанной углекислой известью, а также из наслоений извести, формирующей дополнительные скелетные образования. При определении минерального состава раковины оказывается, что она сложена кальцитом. Стенки известковых раковин могут быть однородными по строению (бесструктурными), зернистыми, тонкослойными, волокнистыми, иногда многослойными, как

Т а б л и ц а 2. Химический состав раковин современных простейших, %

Компоненты	Раковины	
	агглютинированные	секреторные
SiO_2	92,5–80,5	0,3–0,2
$\text{Fe}_2\text{O}_3 + \text{Al}_2\text{O}_3$	2,0–8,9	1,9–1,4
$\text{CaO} + \text{MgO}$	2,2–2,9	} 92,9–93,6
$\text{CO}_2 + \text{органическое вещество}$	2,9–7,4	

у некоторых фузулинид. У ряда фораминифер стенка раковины пронизана *поровыми каналами*, или *порами*. Пористые раковины называются *прободенными*. При помощи пор эндоплазма сообщается с эктоплазмой.

Секреционные кремневые раковины встречаются значительно реже агглютинированных и известковых секреционных. Подобно известковым, они возникают в результате пропитывания хитиновой основы раковины кремнеземом. Иногда кремневые раковины могут сформироваться как вторичные — в случае замещения кремнеземом кальция известковых раковин.

Состав раковин зависит от условий обитания фораминифер. Он определяется условиями существования тех или иных фораминифер, поэтому, изучая его, можно получить представление об этих условиях, а следовательно, и об условиях осадконакопления и образования вмещающих горных пород.

Редкие фораминиферы, обладающие хитиновым скелетом, обитают в пресноводных водоемах. Агглютинированные и непористые (непрободенные) известковые раковины являются представителями бентоса (придонными морскими животными). Известковые пористые раковины свойственны как бентосным, так и планктонным фораминиферам. Раковины фораминифер, живущих в теплых морях, богаче известью, чем холодноводные формы. В случае опреснения водоема скелеты фораминифер обедняются известью. Агглютинированные формы в больших количествах развиваются в холодных водах, в южных широтах они присутствуют на больших глубинах. Среди ископаемых фораминифер количество известковых раковин по отношению к агглютинированным в органогенных породах выше, чем в глинистых и более грубообломочных.

Типы строения раковин. Под типом строения раковины понимается закономерность в пространственном расположении ее частей, что придает раковине определенную характерную форму. Закономерное строение раковины фораминифер, подчас очень сложное и в большинстве случаев геометрически правильное, обусловлено высокой степенью развития клетки, структур протоплазмы и ядра. Рассматривая сформировавшуюся раковину, следует помнить, что она возникла в результате сложных физико-химических процессов, протекающих в течение всего времени существования организма во взаимодействии с определенными изменяющимися условиями среды. Применение геометрических понятий при описании типов строения раковины в значительной степени условно. К ним приходится прибегать, чтобы наглядно охарактеризовать строение раковины.

Раковины неправильного строения (см. рис. 5) наблюдаются у некоторых примитивных фораминифер. Такие раковины, как можно предположить, образовались в результате отложения скелетного вещества на поверхности неправильного амёбовидного тела. У них имеется бо-

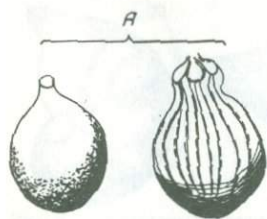


Рис. 6. Одноосные секреторные раковины:

А — однокамерные — *Lagena*; Б — многокамерные — *Nodosaria*



Рис. 7. Раковины неправильно-клубковидного строения:

А — *Glomospira* (внешний вид), Б — *Endothyra* (продольное сечение через начальную камеру)

лее или менее четко выраженное центральное тело и отходящие от него лучи, или руки. Некоторые исследователи полагают, что неправильные фораминиферы являются предками более сложно устроенных раковин. Подавляющее большинство микропалеонтологов считают, однако, что неправильная форма раковины возникает при переходе к прикрепленному образу жизни.

Одноосные раковины (рис. 6) в целях наглядности могут рассматриваться как тела вращения, приближающиеся по форме к шару, эллипсоиду, цилиндру. В простейшем случае, когда любое перпендикулярное оси сечение раковины представляет собой круг, ось симметрии будет бесконечно большого порядка. В исключительных случаях одноосные раковины имеют одинаковые окончания по обоим концам оси. Такие раковины называют двоякоротыми. Они не являются в строгом смысле слова одноосными, поскольку у них отмечается большое количество осей второго порядка, расположенных в плоскости симметрии, перпендикулярной продольной оси.

В большинстве случаев окончания одноосных раковин по обоим концам оси разные, т.е. раковины как бы разнополюсны. В этом случае на одном из их окончаний находится устье (окончание роста). Рост раковины, по-видимому, начинался с противоположного конца. В зависимости от характера роста различаются *однокамерные* и *многокамерные раковины*. Одноосные однокамерные раковины имеют агглютинированные и известковые стенки. У многокамерных раковин выделяется *начальная камера*, или *прокулюм*.

Форма одноосных раковин может быть различной. Известны шаровидные раковины, у которых положение оси симметрии определяется только по местонахождению устья. При удлинении раковины вдоль оси возникают овоидные (яйцевидные) или эллиптические формы. При значительном удлинении образуются веретено-, палочковидные, трубчатые формы и т.д. Одноосные раковины присущи донным (бентосным) фораминиферам, приспособленным к лежачему или ползающему образу жизни. Редкие шаровидные формы относятся к планктону.

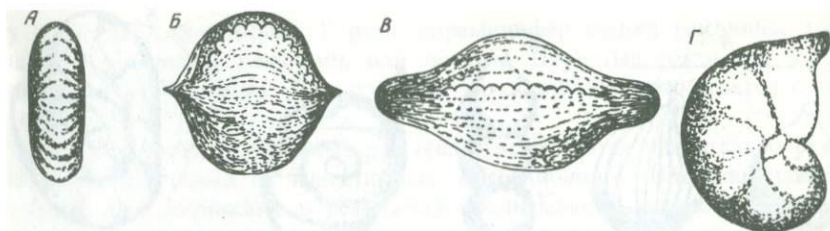


Рис. 8. Спирально-плоскостные раковины фузулиний:

А — *Stafella* (чечевицеобразная), Б — *Schwagerina* (шаровидная), В — *Fusulina* (веретеновидная), Г — *Lenticulina* (свернутая в одной плоскости)

Спиральные раковины можно представить себе как результат видоизменения одноосных раковин при скручивании оси. Такое определение имеет не только геометрический смысл, но и отражает особенности исторического развития фораминифер, так как одноосные раковины своим появлением предшествуют спиральным.

Спиральные раковины разделяются на неправильно-клубковидные, спирально-плоскостные, спирально-конические, спирально-винтовые и правильно-клубковидные.

Неправильно-клубковидные раковины (рис. 7) являются наиболее примитивными. Они возникают в результате как бы беспорядочного навивания одноосного скелетного образования в нескольких направлениях.

Спирально-плоскостные раковины (рис. 8) могут быть как собственно многокамерными, так и двухкамерными, состоящими из трубчатой неразделенной камеры и расположенной в центре начальной. Раковины этого типа могут иметь агглютинированную или известковую стенку, прободенную или непрободенную. Спиральная ось у подобных раковин расположена в одной плоскости, которая и является плоскостью симметрии. Раковины этого типа очень изменчивы по форме: среди них отмечают диско-, линзо-, веретеновидные, чечевицеобразные и даже шаровидные. При наличии нескольких оборотов они могут налегать один на другой. В таком случае снаружи видны все обороты, называемые необъемлющими. Раковины с необъемлющими оборотами называются эволютными. Нередко каждый последующий оборот как бы охватывает, объемлет предыдущий. Раковины с объемлющими оборотами называются инволютными.

Спирально-конические раковины также могут быть агглютинированными и известковыми. В большинстве случаев это раковины многокамерные. Спиральная ось расположена у них не в плоскости, а на воображаемой конической поверхности. Подобные раковины полностью асимметричны.

Спирально-винтовые раковины — это раковины спирально-конического типа, значительно вытянутые по оси навивания — их высота в 3–4 раза превышает диаметр основания (рис. 9). Этот тип строения

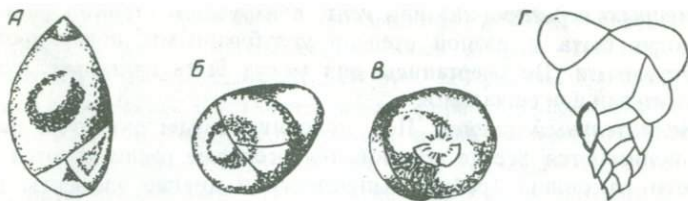


Рис. 9. Спирально-винтовые раковины:

A – *B* – *Globulina lacrima*, различные виды: *A* – сбоку, *B* – со стороны начальной камеры, *B'* – со стороны устья; *Г* – схема строения спирально-винтовой раковины

характеризует агглютинированные и известковые раковины, как правило, многокамерные. Спирально-конические и спирально-винтовые раковины встречаются исключительно у бентосных форм, свободно передвигающихся по дну.

Правильно-клубковидные раковины по типу строения занимают несколько обособленное положение среди фораминифер. Камеры, составляющие раковину, располагаются в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, образуя правильный клубок (рис. 10, *a–в*).

Циклические раковины. Циклическое расположение оборотов раковины по концентрическим окружностям в одной плоскости представляет довольно редкий случай (см. рис. 10, *г*); при этом начальный отдел раковины имеет спиральное строение. Это обстоятельство доказывает, что спирально-конический тип строения предшествует циклическому и является более древним.

Циклические раковины, как и правильно-клубковидные, принадлежат к подвижному бентосу.

Устьем, или *апертурой*, называется отверстие, при помощи которого внутренние полости раковины сообщаются с внешней средой. При формировании следующего оборота устье предыдущего становится отверстием, соединяющим две камеры. У некоторых фораминифер при появлении следующего оборота устье зарастает.

Последовательные камеры фораминифер отделяются друг от друга *септальными швами*, которые соответствуют линиям сочленения

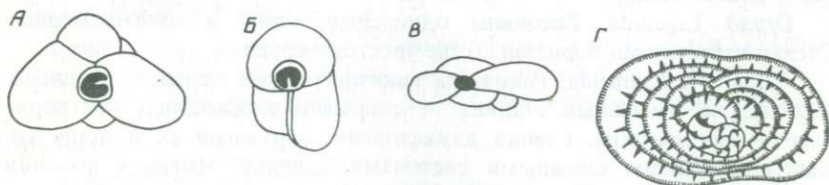


Рис. 10. Правильно-клубковидные (*A–B*) и циклические (*Г*) раковины фораминифер:

A – *Miliolina*, *B* – *Triloculina*, *B'* – *Sigmoilina*, *Г* – *Discorsiprina tenuissima* (вид сбоку)

межкамерных перегородок, или *септ*, с наружной стенкой раковины. Швы могут быть в разной степени углубленными, поверхностными или выпуклыми. По очертаниям они могут быть прямыми, дуговидно изогнутыми или сетчатыми.

Дополнительный скелет. Под дополнительным скелетом фораминифер понимаются все те образования, которые располагаются на поверхности раковины (ребра, выпуклости и другие элементы наружной скульптуры). На перегородках камер нередко находятся утолщения, которые также принадлежат к дополнительному скелету.

Классификация фораминифер основана на изучении индивидуального развития и типа строения раковин. В составе подкласса фораминифер в настоящее время выделяется 12 отрядов. Далее кратко рассматриваются представители тех отрядов, которые имеют наибольшее значение для геологии.

Отряд Astorhizida. Раковины прикрепленные, неправильного типа строения с обособленной центральной частью и одним устьем. Стенка агглютинированная. Распространение — кембрий — пермь, преимущественно ордовик — силур.

Отряд Ammodiscida. Раковины спирально-плоскостные двухкамерные; первая камера (начальная) — шаровидная, вторая — трубчатая. Стенка агглютинированная с кремневым, реже карбонатным цементом. Распространение — силур — ныне.

Отряд Fusulinida. Раковины спирально-плоскостные от веретенообразных до шаровидных. Стенки известковые, нередко с агглютинированными частицами, состоящие из нескольких слоев, обычно прободенные. Перегородки (септы) внутри оборотов — многочисленные прямые. В основании перегородок одно или несколько устьев. Внутри раковины имеются дополнительные скелетные образования. Распространение — девон — пермь.

Отряд Miliolida. Раковины правильно-клубковидные многокамерные, фарфоровидные без пор. Камеры длинные, занимающие половину оборота спирали. Обороты навиваются в нескольких плоскостях, ориентированных под определенными углами друг к другу. Устье простое. Известны с девона, максимальное распространение — неоген.

Отряд Textulariida. Раковины спирально-винтовые двухрядные, агглютинированные с простым щелевидным устьем. Распространение — девон — ныне.

Отряд Lagenida. Раковины одноосные, одно- и многокамерные. Стенка известковая пористая. Устье простое округлое.

Отряд Nummulitida. Раковины многокамерные от шаро- до диско- видных, на начальных стадиях — спирально-плоскостные, на взрослых — циклические. Стенка двухслойная, наружный слой пористый. Септы пронизаны сложными системами каналов. Имеются дополнительные скелетные образования. Распространение — мел — ныне, преимущественно — палеоген.

Экология* и **тафономия**** фораминифер. Фораминиферы играют существенную роль в фауне современных морей, особенно в планктоне тропической и субтропической зон, за пределы которых они выносятся течениями. Континентальные фораминиферы обитают между песчинками грунта в заполненных водой капиллярных пространствах с поперечником 0,25–1,5 мм. Они связаны со слабосолеными и пресными бассейнами. На развитие морских фораминифер влияет освещенность, в основном из-за того, что в их протоплазме обитают водоросли – симбионты. Большое значение имеет пища – одноклеточные водоросли и некоторые бактерии. При недостатке пищи развиваются карликовые формы. Попадая в осадок после своей гибели, раковины фораминифер приносят в него вещества, являющиеся продуктами их жизнедеятельности: углекислый кальций, реже магний, оксиды железа и т.д. В современных осадках тепловодных бассейнов бентосные фораминиферы играют небольшую роль – их количество таково, что они представляют собой лишь примесь к основной части осадка. Только в рифогенных отложениях современных морей фораминиферы относятся к породообразующим наряду с кораллами, известковыми водорослями и другими организмами. Меньшее породообразующее значение имеют бентосные фораминиферы в осадках батимальной области. В абиссали подобные агглютинированные фораминиферы составляют до 20 % осадка.

В геологическом прошлом фораминиферы неоднократно являлись породообразующими. Карбонатные породы среднего карбона на Русской платформе и на западном склоне Урала почти нацело сложены крупными фузулинидами. В позднем карбоне и ранней перми вдоль западного склона Урала в мелком теплом море формировались куполообразные рифы, в значительной части состоящие из фузулиновых и других органогенных известняков со значительным содержанием фораминифер. К породообразующим принадлежат также бентосные фораминиферы поздней перми (Урал, Тянь-Шань, Памир) и позднего мела. Толщи меловых пород слагаются бентосными и планктонными формами. Наиболее полно проявлена породообразующая роль бентосных фораминифер (нуммулитид) в палеогеновых отложениях юга СССР (Крым, Кавказ, Копет-Даг, Памир), Западной Европы (Пиренеи, Альпы, Апеннины, Балканы), Центральной Азии (Иранское нагорье, Гиндукуш, Гималаи).

Геологическое значение. Фораминиферы используются главным образом в целях стратиграфии, т.е. для установления геологического возраста. Мировая практика геологоразведочных работ показала,

* Экология – наука об условиях существования организмов,

** Тафономия – наука об условиях захоронения организмов.

что фораминиферы, в особенности Fuzulinida, Nummulitida, быстро меняются в течение геологического времени, благодаря чему можно выявить виды, характерные для тех или иных горизонтов. Благодаря планетарному распространению, характерные комплексы ископаемых видов можно проследить на значительных площадях. В силу малых размеров фораминиферы содержатся в кернах буровых скважин, в количествах достаточных для их определения. Они используются также для установления условий окружающей среды, так как чутко реагируют на их изменения.

Методика изучения. В изучении фораминифер различают следующие этапы: 1) сбор материалов — образцов горных пород из естественных выходов (обнажений) и керна буровых скважин; 2) подготовка фораминифер к определениям (разрыхление породы и выделение из нее раковин, а для плотных пород — изготовление шлифов; 3) визуальное изучение под микроскопом; 4) измерение, зарисовка и фотографирование раковины; 5) определение видового названия по специальным монографиям, справочникам и картотекам.

В проведении работ первого этапа участвуют геологи, работающие в полевых условиях и осуществляющие сбор палеонтологических материалов. С целью обнаружения фораминифер следует отбирать образцы из всех разностей горных пород, встреченных в данном геологическом разрезе. При мощности слоев от 0,5 до 3 м необходимо получить образцы из основания (почвы), верхней (кровли) и средней части слоя. Если породы плотные и из них впоследствии будут изготовлены шлифы, то размер "осколка" породы должен быть не менее 2 см³. Если порода рыхлая и фораминиферы из нее будут извлекаться, то масса пробы должна превышать 100 г. Выделение раковин из породы и изготовление шлифов, как и последующие этапы изучения, проводятся в лабораторных условиях соответствующими специалистами.

Подкласс Radiolaria. Радиоларии

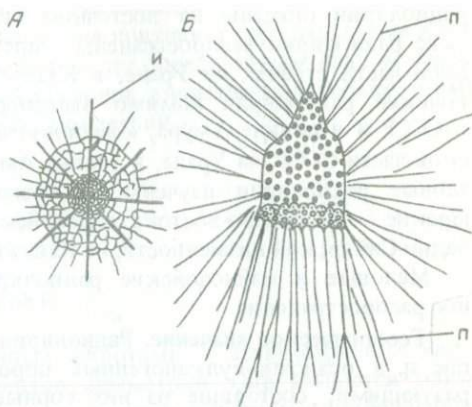
Это одноклеточные животные, тело которых в большинстве случаев шарообразно. Оно заключено в центральную пористую капсулу из органического вещества, которая делит протоплазму на два слоя. Протоплазма, обволакивающая центральную капсулу, окружена многочисленными ветвящимися псевдоподиями. Скелет имеет сложное строение, кремнистый, как исключение алюмосиликатный, сетчатый, игольчатый.

Размеры радиоларий варьируют от 100–200 до 700 мкм. Это одиночные животные. Как исключение встречаются колониальные формы. Размножение как бесполое, так и половое, наблюдается чередование бесполого и полового поколений.

История изучения. Современные радиоларии впервые были описаны в 1806 г. русским натуралистом В.Г. Тилезисом — участником

Рис. 11. Некоторые современные радиолярии:

А — *Acantharia* (и — иглы),
Б — *Theophilum* (п — псевдо-
подии)



кругосветного плавания И.Ф. Крузенштерна и Ю.Ф. Лисянского. Ископаемые формы были выявлены через 70 лет (1876 г.) К. Циттелем в верхнемеловых отложениях Германии. В России меловые радиоляриевые илы были обнаружены в окрестностях г. Симбирска (ныне г. Ульяновска) в 1889 г. В 1890 г. Ф.П. Чернышев и А.П. Карпинский впервые отметили находки радиолярий в девонских кремнистых породах Урала. Л.С. Либрович первым доказал мелководное происхождение девонских радиоляриевых яшм на Урале (1931 г.). Начиная с 30-х годов благодаря многочисленным исследованиям было установлено, что радиоляриям свойственны широкое распространение и быстрая изменчивость, т.е. была доказана возможность использования их для определения возраста вмещающих отложений. Существенный вклад в познание радиолярий в нашей стране внесли А.В. Хабаков, Р.Х. Липман, А.И. Жамойда.

Строение скелета. У большинства радиолярий, в том числе у всех ископаемых форм скелет кремнистый. Он состоит из отдельных кремневых игл. Прямые или изогнутые, гладкие или шиповатые, простые или разветвленные иглы лежат свободно в теле радиолярий или могут сходиться в каком-то центре, скрепляясь концами в один или несколько пучков (рис. 11). Игольчатые элементы в виде перекладин соединяются концами в поверхностные сети, образуя крупные ячейки.

Подобно агглютинированным фораминиферам, существуют и агглютинированные радиолярии. В этом случае поверхность клетки защищается песчинками, обломками раковинок фораминифер, панцирями микроскопических кремнистых водорослей — диатомей.

Скелет радиолярий служит опорой, придавая определенную форму протоплазменному телу, иногда выполняет защитные функции. Главная же его роль — обеспечение плавучего, планктонного образа жизни.

Историческое развитие. Самые древние фанерозойские радиолярии известны из кембрийских отложений юга Франции. Ордовикские

радиолярии описаны на восточном склоне Южного Урала. Силурийские радиолярии распространены шире: в СССР — на севере европейской части страны, на Урале, в Казахстане, на Алтае, Тянь-Шане. Девонские радиолярии помимо вышеперечисленных регионов развиты в СССР и в долине Амура, каменноугольные и пермские — в европейской части СССР, на Урале, в долине Амура и на хр. Сихотэ-Алинь. Триасовые радиолярии изучены из кремнистых сланцев Сихотэ-Алиня, юрские — на северо-востоке европейской части СССР, в пределах Западно-Сибирской низменности, на Кавказе и Камчатке.

Меловые и кайнозойские радиолярии имеют широкое, планетарное распространение.

Геологическое значение. Радиолярии встречаются как в осадочных, так и в осадочно-вулканогенных породах. Они являются пороодообразующими; состоящие из них горные породы называются радиоляритами. К типичным радиоляритам относятся яшмы и фтаниты силура и девона на Урале, перми и триаса на Дальнем Востоке.

Большое участие принимают радиолярии в строении меловых кремнистых глин Западной Сибири и палеогеновых Средней Азии. Многие фосфориты также изобилуют их остатками. Широкое распространение радиолярий, в особенности в мезо-кайнозойе, позволяет использовать их для определения возраста.

Методика изучения радиолярий сходна с таковой форминифер. Палеозойские радиолярии исследуются в шлифах, мезозойские извлекаются из породы.

Контрольные вопросы и задания

1. Сформулируйте принципиальное отличие простейших (Protozoa) от многоклеточных (Metazoa).
2. Какова функция ложноножек?
3. Дайте определение подкласса Foraminifera.
4. Как образуется раковина — наружный скелет форминифер?
5. На что указывает химический состав раковин фораминифер?
6. Каковы основные типы строения раковин фораминифер?
7. Охарактеризуйте экологию и тафономию фораминифер.
8. Какими методами изучаются фораминиферы?
9. Каково значение фораминифер для геологии?
10. Охарактеризуйте отличия радиолярий от фораминифер.
11. Расскажите о геологическом значении радиолярий.

Многоклеточные

В отличие от простейших, многоклеточные состоят из большого числа клеток, подразделяющихся на тканевые (соматические) и половые. Тело многоклеточных представляет собой систему, ограничивающую самостоятельность входящих в его состав клеток и подчиняющую себе их жизнедеятельность. Основной чертой развития мно-

гоклеточных является следующая закономерность: чем выше индивидуальность организма, тем более она подчиняет себе отдельные клетки. Каждый тип многоклеточных обладает определенным планом строения, определенным уровнем организации, свойственной только этому типу и соответствующим ступеням симметрии.

НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

ТИП SPONGIA, ИЛИ PORIFERA. ГУБКИ

Губки — это многоклеточные животные — асимметричные или с неопределенным числом элементов симметрии. Они являются обитателями морей, реже — пресных вод, ведут в основном прикрепленный образ жизни (групп прикрепленного бентоса) и относятся к наиболее примитивным животным, четко обособленным от остальных типов. В чем же заключаются отличия? У губок клетки не образуют тканей и органов, как у других многоклеточных, в их теле имеются полости, формирующие водно-ирригационную систему (рис. 12). Стенки полостей выстланы жгутиковыми клетками — *хоаноцитами*. Движение жгутиков создает ток воды в водно-ирригационной системе. Вместе с водой в полость губок поступают питательные вещества, усваиваемые клетками. Следовательно, характерными чертами губок являются несовершенная симметрия тела (анаксонная с осью симметрии бесконечно большого порядка), отсутствие тканей и органов, наличие водно-ирригационной системы.

Губки принадлежат к той группе многоклеточных, у которой все клетки одинаковы, дифференциация их проявляется только в наличии хоаноцитов.

Общая характеристика и морфология. Форма тела губок разнообразна: бокаловидная, цилиндрическая, боченко-, воронко-, шаро-, корковидная, кустисто-разветвленная и т.д. (см. рис. 12). Размеры их резко варьируют — от 10–15 мм до 1,5 м в высоту и от 3–4 см до 1–2 м в диаметре. Окраска современных губок, обусловленная присутствием различных пигментов, меняется от тускло-серой до изумрудной, фиолетовой, голубой и черной.

Основу тела губок составляет бесструктурное студенистое вещество — *мезогля*, клетки которой дифференцированы по функциям. Уже упоминалось о хоаноцитах, или жгутиковых клетках, выстилающих полости губок. Клетки, строящие скелет, именуется *склеробластами*. Если скелет губок известковый, то склеробласты называются *калькобластами*, а если кремнистый — то *силикобластами*; *спонгобласты* выделяют органическое вещество — *спонгин*.

Выделяется несколько типов водно-ирригационной системы (рис. 13).

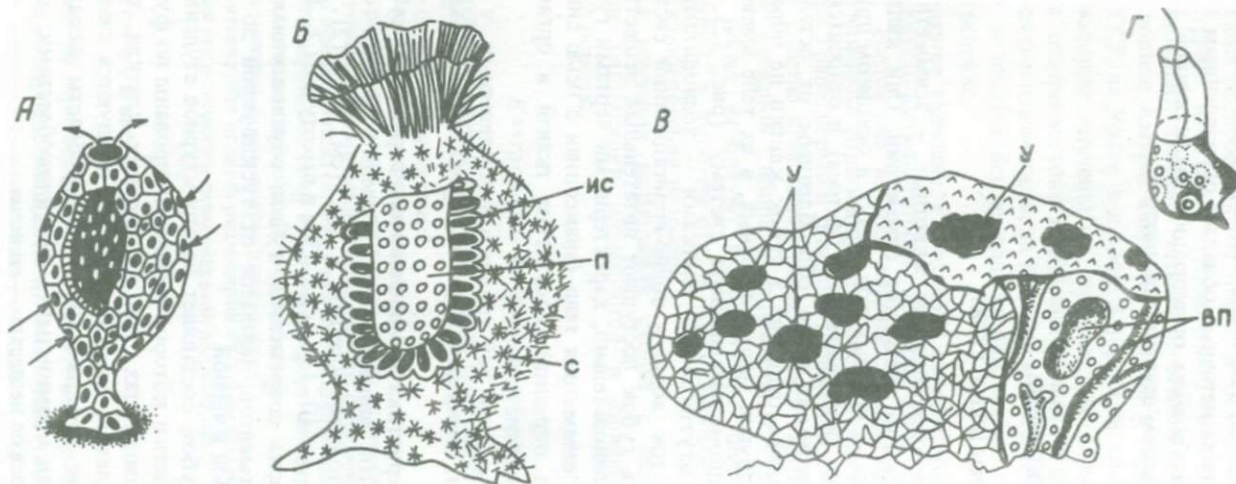


Рис. 12. Внешний вид и строение некоторых современных губок:
 А — *Ascetta primordialis* (стрелками показан ток воды, проходящей через поры в теле губки, видны внутренняя полость и поры на ней); Б — *Syconraphanus sp.* (видны ирригационная система — ис, поры на внутренней полости тела — п, спикулы — с); В — *Euspongia sp.* (несколько губок слились в одну массу, наблюдаются многочисленные устья — у; справа губка разрушена, видны внутренние полости — вп); Г — жгутиковая клетка, или хоаноцит губки (увеличено)

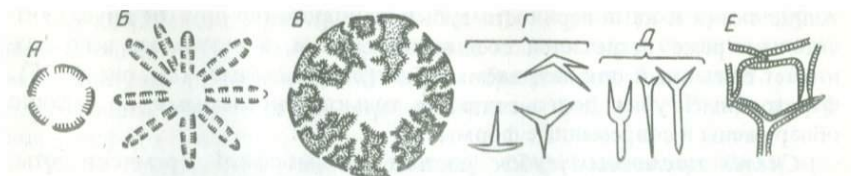


Рис. 13. Строение водно-иригационной системы (А–В) и спикул (Г–Е) губок: А–В – поперечные разрезы известковых губок с асконоидной (А), сиконоидной (Б) и лейконоидной (В) иригационными системами; Г – трирадиата; Д – диапазонные спикулы (видоизмененные трирадиаты); Е – фрагмент скелета современных губок под микроскопом (видно сочленение трирадиат)

Первый тип – *асконоидный*, или *аскон* (см. рис. 13, А), встречается у известковых губок. Аскон напоминает бокальчик, он пронизан порами, внутренняя полость его выстлана хоаноцитами. Полость открывается *оскулярным отверстием*, *оскулюмом*, или устьем.

Второй тип – *сиконоидный*, или *сикон* (см. рис. 13, Б), образуется несколькими асконами и представляет собой совокупность полостей, объединенных единой общей полостью и одним оскулюмом. Сикон также характерен для известковых губок.

Третий тип – *лейконоидный*, или *лейкон*, наиболее сложный (см. рис. 13, В). Камеры с хоаноцитами соединяются с внутренней полостью и стенкой кубка через систему каналов. Такой тип системы свойствен большинству губок.

Строение скелета. Скелет губки является поддержкой для студенистого мягкого тела. Минеральный скелет состоит из *иел*, или спикул, количество которых как правило не поддается учету. Но встречаются и исключения – тело крупной губки *Monorhaphis chuni* (до 1 м в длину) поддерживается одной гигантской спикулой (3 м в длину, 1 см в диаметре). Среди губок по составу скелета различают известковые, кремневые, роговые (органические) и кремнеугольные.

Форма спикул может быть различна (см. рис. 13, Г, Д). Основной и наиболее распространенный тип – *трехосная спикула*, или *трирадиата*. Трирадиаты – это спикулы с тремя лучами, не лежащими в одной плоскости. Лучи бывают равными по длине, но чаще выделяется главный луч – более длинный или более короткий. Иногда два боковых луча сильно сближаются.

У *четырёхосных спикул* – *тетрарадиат* – к трем лучам, сходным с лучами трирадиат, присоединяется четвертый, изогнутый. Следующий тип – *одноосные спикулы*, или *рабды*.

Все перечисленные типы спикул (три-, тетрарадиаты, рабды) характерны для *известковых губок*. Каждая спикула образована одним кристаллом кальцита, как бы вырезана из него. Лучи три- и тетрарадиат имеют длину 60–120 мкм, наиболее длинные рабды – 1 см (о гигантских спикулах уже упоминалось). Спикулы располагаются в

толще ткани и на поверхности губки изолированно друг от друга. Значительно реже встречается соединение спикул, в результате чего возникает связанный, так называемый *фаретронный скелет* (см. рис. 13, E). Фаретронные губки долго считались только ископаемыми, но недавно обнаружены и современные формы.

Скелет кремневых губок состоит из аморфной кремнекислоты, иногда с примесью органического вещества — спонгина. Спикулы кремневых губок по размерам подразделяются на макро- и микросклеры. Первые образуют основу скелета, вторые рассеяны в толще ткани. Среди макросклер различают одноосные рабды и трехосные — *триаксины*. У триаксин, в отличие от трирадиат карбонатных губок, лучи расположены взаимно перпендикулярно. Основную форму скелета губок создают *гексактины* с шестью лучами. Спаянные гексактины формируют пространственную решетку с кубическими ячейками. *Тетраксины*, или кремнистые спикулы с четырьмя осями, встречаются исключительно редко. Микросклеры имеют самую разнообразную и причудливую форму.

Кремневоговые губки обладают только одноосными кремнистыми спикулами — рабдами. У некоторых губок рабды соединяются друг с другом; при этом возникает спаянный, или *литистидный, скелет*. Для кремневоговых губок также характерно наличие органического вещества спонгина. В ряде случаев спонгиновые волокна образуют скелет губок, именно в спонгин оказываются погруженными рабды. Иногда он соединяет концы рабд, что также содействует укреплению скелета.

У небольшой группы *роговых губок* скелет построен только из спонгиновых волокон. Рыхлая середина волокна окружена более плотными слоями спонгина.

Классификация губок очень сложна и противоречива. Она основана как на составе скелета, так и на характеристике спикул. Далее приводится описание лишь некоторых, имеющих наибольшее значение отрядов.

Отряд Calcareia, или Calcispongia (известковые). Скелет известковый, разнообразной формы. Ирригационная система асconoидного, лейкоидного и сиконоидного типов. Спикулы представлены тетра-, трирадиатами и рабдами. Ископаемые известковые губки имеют спаянный (фаретронный) скелет. Распространение — силур (?) — девон — ныне.

Отряд Triaxonida (трехосные). Скелет разнообразной формы. Спикулы кремнистые, имеются макро- и микросклеры. Среди макросклер преобладают трехосные спикулы (триаксиниды), свободные или спаянные. Распространение — кембрий — ныне. Есть сведения о находках триаксонид в рифе.

Отряд Tetraaxonida (четырёхлучевые). Губки разнообразной формы с кремнистыми четырёхлучевыми макросклерами (триаксониды). Распространение рифей (?), кембрий — ныне.

Отряд Corneruspongia (кремнеоговые). Форма губок разнообразная. Спонгин присутствует в различных количествах; он либо склеивает спикулы (если его мало), либо образует пучки волокон, обволакивающих макросклеры, представленные радами. Распространение — рифей (?) ныне.

Класс Sclerospongia (склероспонгии). Скелет имеет массивное арагонитовое основание, над которым возвышаются отдельные выступы. Неровная поверхность колонии покрыта тонким слоем мягкой ткани. Наблюдается звездообразная система выводящих каналов. У склероспонгий имеются кремнистые спикулы. Современные формы. Некоторые исследователи сближают их с ископаемыми гидроидными полипами (тип кишечнорастворимых).

Историческое развитие. Картина исторического развития губок еще не вполне ясна, хотя в отдельные геологические эпохи они пользовались массовым распространением: так, в раннем карбоне Британских островов отмечается толща горных пород мощностью 100 м, образованная скоплениями спикул кремневых губок.

Кремневые губки обычны для кембрийских отложений всего мира. Академик А.П. Виноградов считает, что кремневый скелет появился в животном мире раньше, чем карбонатный или хитиновый. По-видимому, кремневые губки были древнейшими многоклеточными. Наиболее ранние их находки известны в кембрии (или ранее?), а расцвет они пережили в ордовике и силуре. В ордовике были распространены сверлящие губки, следы их жизнедеятельности наблюдаются в колониях мшанок, табулят и т.д. Упадок в развитии кремневых губок начался в девоне и продолжался до триаса. Следующий максимум их распространения приходится на юру и мел. Чаще всего о присутствии губок в палеозое свидетельствует наличие спикул в горных породах, иногда, как уже упоминалось, спикулы являются породообразующими. Литистидные губки (со спаянным скелетом) встречаются в ископаемом состоянии начиная с юры, чаще всего в виде кубков.

История эволюции известковых губок изучена не столь детально. Несомненно, хотя и малочисленные известковые фаретронные губки встречаются в силуре и девоне. Расцвет фаретронных губок отмечался в мезозое, в особенности в мелу. Все приведенные выше подразделения губок существуют и в кайнозое. Особый интерес в настоящее время представляет современный класс *Sclerospongia*, у которых имеется фаретронный карбонатный скелет и кремневые спикулы.

Экология и тафономия. В настоящее время большинство губок являются морскими обитателями. В пресных водах — озерах и реках — живут только кремнеоговые губки (*Corneruspongia*), которые, однако, существуют и в морских водоемах. Губки распространены планетарно, но на определенных широтах преобладают те или иные их группы. Известковые губки можно обнаружить как в северных, так и в южных широтах, главным образом на небольших (литоральных) глубинах. Кремневые губки также встречаются на всех широтах, но

в тропических морях число их видов наиболее велико. Они малочисленны на небольших глубинах и более многочисленны и разнообразны на глубинах 500–1000 м. Кремнеугольные и роговые губки — обитатели тропического пояса.

На твердом каменистом дне, на скалах в прибрежной полосе распространены губки, прирастающие ко дну. С увеличением глубины дно становится илистым, рыхлым; в этом случае губки либо "укореняются" с помощью пучков длинных спикул, либо свободно лежат на дне, а погружению их в ил препятствуют различные отростки.

В палеозое все остатки губок приурочены к мелководным отложениям. Известны мелководные губки и в мезозое, но в этот период впервые появляются губки, характерные для значительных глубин — 500–1000 м. Современные морские губки обитают на глубинах свыше 70 м. Несвязанный скелет, характерный для большинства губок, после отмирания мягких тканей распадается, и спикулы рассеиваются по грунту. Там, где постоянно живут губки, дно покрыто слоями беспорядочно ориентированных кремневых спикул, так называемым "стеклянным войлоком". Так возникают обогащенные кремнеземом породы — спонголиты.

У кремневых губок в ископаемом состоянии сохраняются только макроскелеры литистидных (связанных) скелетов. Кремневые спикулы в процессе фоссилизации замещаются кальцитом, пиритом, глауконитом, иногда халцедоном. Известковые губки с несвязанным скелетом в ископаемом состоянии не сохраняются. Тогда как ископаемые кремнеугольные и роговые губки представлены целыми экземплярами. Ископаемые пресноводные губки встречаются чрезвычайно редко в кайнозойских отложениях.

Геологическое значение. Губки являются наиболее простыми по организации многоклеточными животными. Детальное изучение их эволюции позволяет связать одноклеточных и многоклеточных животных, понять происхождение последних. Значение губок для определения возраста невелико, хотя в ряде случаев в отложениях отдельных систем они позволяют очень точно установить возраст. Губки могут быть породообразующими (спонголиты). Кроме того, в течение всего фанерозоя они участвовали в формировании рифов.

Методика изучения. Для определения кремневых губок (рода, вида) готовят препараты изолированных спикул. Для этого кусочки губки кипятят в соляной кислоте, спикулы выделяют из раствора центрифугированием, высушивают и помещают в канадский бальзам, затем изучают под микроскопом. Общее строение скелета исследуется в тонких шлифах, ориентированных вдоль и поперек осей губки. Известковые губки изучают только в шлифах при увеличении 5–10 раз, спикулы — при увеличении 40–120, макроскелеры — 70–250 раз. В познание ископаемых губок значительный вклад внесли советские исследователи И.Т. Журавлева, П.Д. Резвой, А.С. Моисеев. В настоящее время мезозойские губки изучаются Э.В. Бойко.

Археоциаты (греч. *archaios* – древний, *syathos* – кубок) – вымершие одиночные или колониальные организмы, обладающие пористым органогенно-карбонатным скелетом. Одиночные археоциаты имели форму двустенного кубка (рис. 14). Пространство между стенками – *интерваллюм* – пересекается горизонтальными и вертикальными перегородками. Перегородки и стенки кубка пронизаны многочисленными порами. Археоциаты – морские животные, принадлежавшие к группе прикрепленного бентоса.

История изучения. Впервые археоциаты были обнаружены в 1850 г. в нашей стране – в Сибири на р. Лене Н. Меглицким, который принял их за остатки каменноугольных растений. Первое описание археоциат как самостоятельных представителей животного царства было опубликовано американским исследователем Биллингсом в 1861 г. по материалам исследования отложений п-ва Лабрадор. Затем подобные ископаемые остатки были обнаружены на о. Сардиния, во Франции, Австралии и других регионах, т.е. было установлено планетарное распространение археоциат в кембрийских отложениях. Особенно большие успехи были достигнуты в изучении археоциат в СССР. К старым находкам с Алдана и Лены прибавились новые в Туве, Средней Азии, на Южном Урале и т.д. Работы А.Г. Вологодина и И.Т. Журавлевой сыграли важнейшую роль для изучения археоциат и установления их геологического значения. Известные зоологи Л.С. Берг (1949 г.) и В.М. Беклемишев (1952, 1964 гг.) предложили рассматривать археоциаты как самостоятельный тип низших многоклеточных.

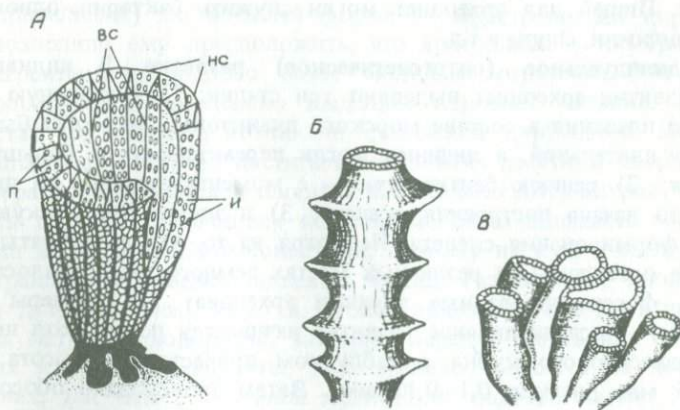


Рис. 14. Реконструкции некоторых археоциат:

А – одиночного кубка *Ajacicyathus demboi*; *nc* – наружная, *vc* – внутренняя стенка, *п* – поры, *и* – интерваллюм; Б – кубка *Orbicyathus sp.* (наблюдаются сильные пережимы интерваллюма); В – кустистой колонии *Ethmophyllum grandiperforatum*

Общая характеристика. Преобладающая форма археоциат — коническая, иногда с переходом в цилиндрическую. Вершинный угол мог увеличиваться до 120° . Изредка одиночные особи приобретали плоскую дисковидную форму. Археоциаты существовали в виде либо одиночных кубков, либо колоний различной формы, образующихся при слиянии кубков друг с другом (см. рис. 14, В). Как уже упоминалось, они имели две пористые стенки (реже одну), между которыми сохранялся более или менее заметный промежуток — интерваллюм. В интерваллюме располагались продольные перегородки — *септы* и поперечные днища. Таким образом пространство интерваллюма оказывалось разделенным на ряд камер, или *локулей*. Иногда в интерваллюме существовали дополнительные стержневидные образования, называемые *синаптикулами*. В нижней части кубка и в приосевом внутреннем пространстве находились тонкие известковые пленки — *диссепименты*, последовательно сменявшие друг друга.

Кубки археоциат обладают диаметром от 10 до 100 мм, высотой от 10 до 50 мм. Все их скелетные элементы пронизаны тончайшими порами. Состав кубков карбонатный с большим количеством органических примесей.

В настоящее время твердо установлено, что центральная полость являлась местом размещения мягкого тела, или "внутреннего органа". Мягкое тело представляло собой, вероятно, губчатую массу мягких тканей, пронизанную капиллярными сосудами и системой тонких каналов, сообщающихся друг с другом и через интерваллюм с внешним пространством. Стенки камер (локулей) также были выстланы слоями мягких клеток. Движение жидкости, несущей пищевые частицы обуславливалось, по-видимому, деятельностью жгутиковых клеток. Пищей для археоциат могли служить бактерии, одноклеточные водоросли, споры и т.д.

Индивидуальное (онтогенетическое) развитие. В индивидуальном развитии археоциат выделяют три стадии: 1) личиночную — свободного плавания в составе морского планктона; она могла быть достаточно длительной, а личинки могли перемещаться на большие расстояния; 2) раннюю бентическую — с момента оседания на дно бассейна до начала построения скелета; 3) позднюю бентическую — до конца формирования скелета. Несмотря на то, что археоциаты — вымершие организмы, в различных местах земного шара удалось обнаружить фоссилизированные личинки археоциат (их размеры около 0,01 мм). Послеличиночное развитие начинается постройкой непористого известкового кубка с каблукком прирастания (высота кубка 0,4–0,5 мм, диаметр 0,1–0,12 мм). Затем происходило обособление наружной и внутренней стенок, закономерно возникали поры, увеличивались диаметр и высота кубка и т.д.

Классификация археоциат. Тип *Arhaeocyathi* разделяется на два класса: *Regulares*, или правильные, и *Irregulares*, или неправильные.

Класс Regulares (правильные). Это одиночные и колониальные археоциаты, скелет которых сформирован одной или двумя пористыми стенками. Внешняя форма изменяется от узкоконической до шаровидной и блюдцеобразной. Интерваллюм снабжен различного вида скелетными элементами: стерженьками, днищами, перегородками. Распространение — ранний кембрий.

Класс Irregulares (неправильные). Неправильные, или тениальные, археоциаты объединяют одиночные и колониальные формы. Кубки различной, чаще всего неправильной формы, наружная и внутренняя стенки пронизаны порами, или поровыми каналами. В широком интерваллюме присутствуют различно ориентированные стерженьки, пузырчатая ткань, прерывистые или искривленные днища (тении). Очень редко центральная полость заполняется призматическими трубочками. Распространение — ранний кембрий; единичные роды дожили до начала среднего кембрия.

Историческое развитие. Некоторые исследователи полагают, что проблематичные археоциаты известны с отложений позднего протерозоя (Индия, Восточная Сибирь), но это мнение не следует считать общепринятым. Вероятно, повышение солености древних морей послужило благоприятным фактором для появления и быстрого распространения археоциат в раннекембрийских морях. В конце раннего кембрия в морях увеличилось содержание магния, что привело к исчезновению археоциат.

Палеоэкология и тафономия. Известный палеонтолог А.А. Борисяк еще в 1919 г. отмечал, что в кембрийских отложениях Сибири существуют рифостроящие организмы — это и были археоциаты. А.А. Борисяк обратил внимание на сходство археоциат (одиночных и колониальных) по внешней форме с рифостроящими кораллами. Это позволило ему предположить, что археоциаты в кембрии были рифостроителями, подобно более молодым кораллам. Они обладали способностью интенсивно выделять карбонат кальция, поэтому в местах их обитания возникали скопления карбонатов. Мощность археоциатовых построек достигает нескольких десятков метров, иногда они распространяются на площади в несколько сотен метров.

Для питания археоциатам необходимо было всасывать воду с газовыми и пищевыми компонентами, поэтому их кубки вытягивались в направлении привноса пищевых частиц. Размножение происходило путем деления. Очень часто в кубках археоциат и вокруг них поселялись нитчатые водоросли, которые нередко подавляли рост одиночных кубков. Археоциаты, как правило, селились на небольших глубинах, так как с глубиной количество пищевых частиц уменьшается.

На илистом дне археоциаты приживались редко. Их развитию мешал привнос илистого материала. Изменение химического состава воды — повышение ее солености — ограничивало жизнедеятельность этих

организмов. Вследствие способности личинок археоциат к дальним перемещениям в токе воды они расселились во всех морях раннего кембрия.

Геологическое значение. Несмотря на короткий период существования (ранний кембрий), археоциаты имеют большое биологическое и геологическое значение. Вслед за древнейшими многоклеточными венда появился многочисленный тип животных с известково-карбонатным скелетом — археоциаты. Они играли активную породообразующую роль, участвуя вместе с губками и водорослями в построении ископаемых рифов, с которыми связаны месторождения нефти. Кроме того, благодаря наличию рифов отдельные участки ископаемых морских бассейнов отделялись от открытого моря и в них создавались благоприятные условия для осаждения марганца.

Археоциаты служат для определения возраста. Изучаются только в шлифах.

Контрольные вопросы и задания

1. В чем заключается отличие губок от других животных? Назовите характерные черты строения их скелета и мягкого тела.
2. На чем основана классификация губок?
3. В какой период истории кремневые спикулы переживают расцвет?
4. Какова зависимость между составом скелета губки и условиями ее обитания?
5. Какие признаки позволили выделить археоциаты в самостоятельный тип?
6. Какие условия наиболее благоприятны для развития археоциат?
7. В чем заключается геологическое значение археоциат?

ВЫСШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ RADIATA. РАДИАЛЬНЫЕ

ТИП COELENTERATA. КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

К типу кишечнополостных, или Coelenterata (греч. *coel* — полость, *enteron* — кишка) относятся ископаемые и современные коралловые и гидроидные полипы, медузы и др. Они имеют двухслойную стенку, окружающую мешкообразную кишечную полость с одним ротовым (оно же анальное) отверстием. У большинства кишечная полость бывает разделена радиальными перегородками. На этом основании все они относятся к разделу Radiata (лучистые). В целом для кишечнополостных характерно наличие главной продольной оси, вокруг которой располагаются внутренние органы. Через главную ось можно провести несколько плоскостей симметрии. Некоторым палеозойским кишечнополостным была свойственна двусторонняя симметрия, которая развивалась под воздействием прикрепленного образа жизни. Единственная кишечная — *гастроваскулярная* — полость была пред-

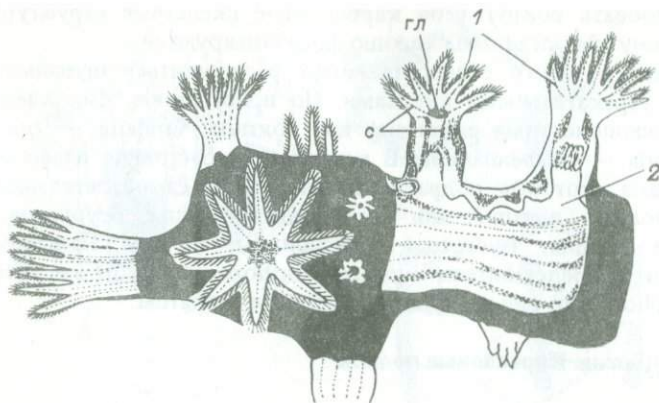


Рис. 15. Часть колонии современного кораллового полипа – красного коралла *Corallium rubrum*.

1 – вскрытые полипы – видна глотка (гл) и септы (с); 2 – ценосарк (единое основание колонии) с каналами

назначена для переваривания пищи и разнесения питательных веществ по телу.

Кишечнополостные не обладают ни дыхательной, ни выделительной, ни нервной системами. У них существует сложная система размножения, представляющая собой чередование полового и бесполого поколений; особи, принадлежащие к разным поколениям, резко отличаются друг от друга по строению и образу жизни. Особенностью полового поколения является наличие личинки – *планулы*; эта стадия развития является общей для всех кишечнополостных. Планула не способна ни питаться, ни размножаться; она служила лишь для расселения. После прикрепления планулы к субстрату осуществляется ее перестройка и формирование полипа. Последние могут размножаться бесполом путем (почкованием, делением). Экдотерма их способна образовать наружный скелет – органический или минеральный.

Кишечнополостные могут существовать как в полиподной, так и в медузоидной формах. Медузами называются неприкрепленные кишечнополостные, обладающие зонтиковидной формой. Наиболее крупные из современных полипов достигают 1 м, мелкие – нескольких миллиметров. Медузы имеют диаметр от 10 см до 2 м.

Организмы рассматриваемого типа являются исключительно водными, преимущественно морскими. В большинстве случаев они живут колониями (рис. 15), хотя нередки и одиночные формы. Чаще всего кишечнополостные принадлежат к прикрепленному бентосу, но некоторые из них способны к активному плаванию; многие мо-

гут образовать вокруг себя карбонатные скелетные структуры, благодаря чему эти организмы хорошо фоссилизируются.

Вокруг ротового отверстия могут располагаться щупальца, обладающие стрекательными клетками. По присутствию этих клеток среди кишечнополостных различают два подтипа: *Cnidaria* – *стрекательные* и *Acnidaria* – *нестрекающие*. В ископаемом состоянии известны только *Cnidaria*, которые подразделяются на три самостоятельных класса: *Anthozoa* – высшие, или коралловые, полипы; *Scyphozoa* – сцифоидные полипы; *Hydrozoa* – гидроидные полипы. Наиболее часто встречаются представители классов *Anthozoa* и *Hydrozoa*. Что касается *Scyphozoa*, то они не обладают твердым скелетом.

Класс *Anthozoa*. Коралловые полипы

Коралловые полипы – наиболее высокоорганизованные колониальные и одиночные кишечнополостные. В отличие от гидроидных полипов (класс *Hydrozoa*) кишечная полость разделена мягкими (мезентериальными) перегородками на камеры. Радиальная симметрия у кораллов нарушается щелевидной формой ротового отверстия.

Подкласс *Tabulata*. Табуляты

Животное происхождение табулят было окончательно установлено уже в XVIII в. Современное название *Tabulata* было предложено известными палеонтологами Э. Мильн-Эдвардсом и Ж. Эмом в 1851 г. Изучению организмов этого подкласса посвящено более 3000 работ палеонтологов различных континентов. Наиболее значительные, обобщающие исследования принадлежат советскому ученому, академику Б.С. Соколову. К подклассу *Tabulata* относят палеозойские колониальные организмы. Колонии различной формы и размеров состоят из совокупности *кораллитов*, различных по форме и размерам, которые объединяются в колонию либо посредством соединенных трубок, либо чаще всего посредством пор (рис. 16).

Зооиды – “живая” часть колонии – составляли тонкий поверхностный покров толщиной не более 4–6 мм. Колониальность табулят является результатом бесполого, вегетативного размножения. Последнее происходило путем различных способов почкования, при которых дочерние особи полностью не отделялись от материнских, образуя единую скелетную постройку – полипник.

Типы полипников. В зависимости от характера сочленения различают полипники *массивные*, *кустистые* и *стелющиеся*. Тип полипника наряду с другими признаками учитывается при выделении отрядов.

В массивных (фавозитоидных) полипниках – кораллиты плотно прилегают друг к другу и приобретают вследствие этого полигональную форму. Полипники же имеют форму, близкую к полусферической или пластинчатую (отряд *Favositida*). Среди массивных полипни-

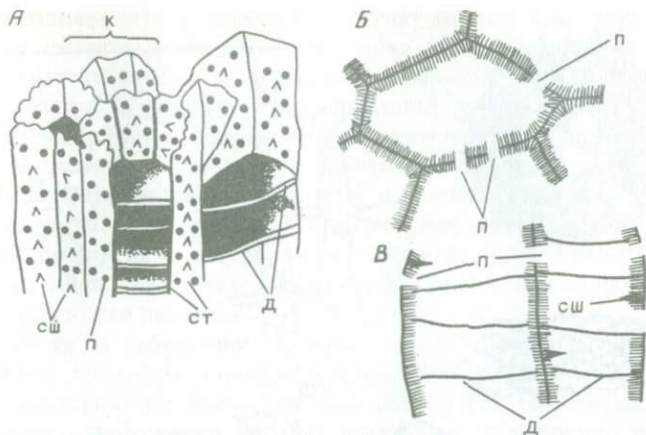


Рис. 16. Массивный (фавозитоидный) полипняк:

А — фрагмент колонии *Favosites*, Б и В — сильно увеличенные поперечное (Б) и продольное (В) сечения кораллитов; к — кораллиты; ст — стенки; д — днища; п — поры; сш — септальные шпички

ков выделяется так называемый *тамнопоройдный тип* (рис. 17, А). Колонии такого типа свойственна субцилиндрическая форма; кораллиты в осевой части плотно прилегают друг к другу, а на периферии поворачиваются к оси под некоторым углом. У периферических кораллитов стенки сильно вторично утолщены (отряд *Thamnoporida*).

В кустистых полипняках кораллиты всегда отделены друг от друга свободным пространством. Поперечное сечение таких кораллитов округлое, эллиптическое, очень редко угловатое. Среди подобных полипняков известно несколько весьма характерных для табулят типов.

Сирингопоройдный тип (по названию типичного рода *Syringopora*) — кораллиты располагаются почти параллельно друг другу и соединяются горизонтальными соединительными трубочками (отряд *Syringoporida* — см. рис. 17, Б).

Для *хализитойдного типа* (по названию рода *Halysites*) характерно срастание кораллитов друг с другом двумя сторонами и образование изгибающихся замкнутых вертикальных рядов (отряд *Halysitida* — см. рис. 17, Г).

В стелющихся полипняках часто присутствует сетчатый или линейно вытянутый тип — *аулопоройдный* (по названию рода *Aulopora*, см. рис. 17, Д). Прижатые к субстрату мелкие кораллиты вытягиваются в стелющуюся сетку.

Стелющиеся полипняки наблюдаются у некоторых массивных колоний. Это *альвеолитойдный тип* (отряд *Alveolitida* — см. рис. 17, В).

Кораллиты всегда ограничены стенкой, имеющей довольно сложное микростроение.

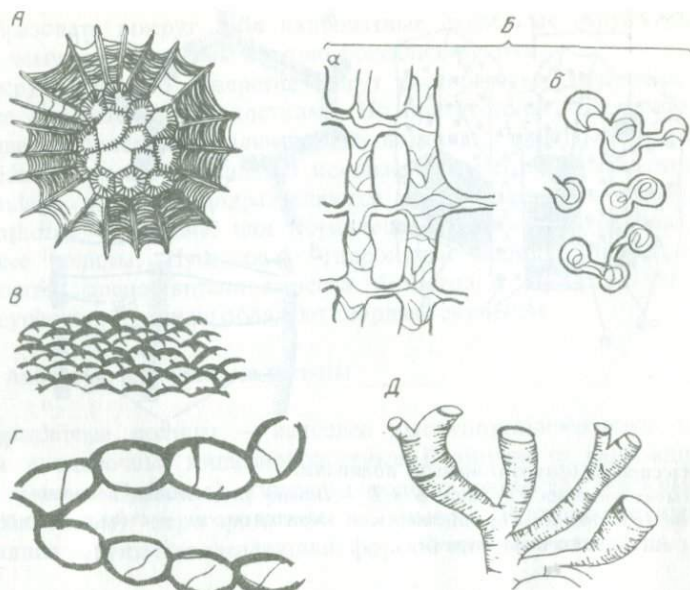


Рис. 17. Типы полипняков:

А – тамнопоройдный (поперечное сечение, в периферической зоне стенки кораллитов сильно утолщены), *Б* – сирингопоройдный (продольное – *а* и поперечное – *б* сечения; видны изогнутые воронковидные днища), *В* – альвеолитоидный (поперечное сечение; полулунные кораллиты с септальными шипами), *Г* – хализитоидный (поперечное сечение), *Д* – аулопоройдный (кораллиты стелются по поверхности дна или прикрепляются к раковинам брахиопод, моллюсков и т.д.)

Кораллиты табулят в пределах колонии характеризуются постоянными размерами поперечного сечения; этих размеров они достигают в самом начале роста.

Соединительные образования являлись средством сообщения гасстральных полостей зооидов, что, несомненно, имело значение для организации питания колонии. Кроме того, они очень часто служили основой, на которой развивались юные побеги, т.е. соединительные образования связаны с вегетативным размножением. Соединительные поры – округлые отверстия, пронизывающие стенки. Размещение их играет важную роль для родовой диагностики. Пору могут располагаться на стенках в один-два ряда, иногда могут смещаться в углы кораллитов. Сильно увеличенные, иногда с неровными краями поры называются солениями.

Соединительные трубки – типичный признак сирингопорид – представляют собой выросты на стенках кораллитов.

Септальные образования табулят очень незначительны по размерам. Это выросты стенок в виде отдельных шпиков, ребер. Какой-либо четкой закономерности в их распределении нет. У некоторых табулят количество шпиков кратно шести.

У подавляющего большинства табулят осевая зона кораллита свободна от скелетных образований — она пересекается только днищами — горизонтальными и наклонными. Днища прикрепляются к стенкам кораллита и фиксируют передвижение зооида по мере роста кораллита. Чаще всего встречаются горизонтальные полные днища, и лишь для синрингопорид характерны воронковидные.

Историческое развитие. Табуляты известны, начиная с конца среднего ордовика. Они довольно быстро распространились в бассейнах позднего ордовика и силура, но к началу позднего девона почти все вымерли, лишь некоторые отряды (*Auloporida*, *Syringoporida*) существовали до конца палеозоя.

Экология и тафономия. Табуляты — типичные морские организмы. Любое изменение солености приводило к гибели колоний. Наиболее благоприятной была для них обстановка мелководного шельфа. Вместе с табулятами находят водоросли, в колониях наблюдаются включения линз терригенного материала. Эти факты свидетельствуют о том, что табуляты существовали на глубинах, вероятно, не превышающих 50 м.

Табуляты принадлежали к прикрепленному бентосу, поэтому они нуждались в твердом основании — выступе два, скоплении скелетных организмов и т.д. Но нередко эти организмы обитали на рыхлых и песчаных грунтах. Очень часто карбонатные породы, в которых встречаются остатки табулят, обогащены терригенным материалом и битуминозны. Таким образом, табуляты являются более эврифациальными организмами, чем позднейшие *Anthozoa*. Хорошая приспособленность их к различным физико-географическим условиям привела к широкому распространению животных этой группы в палеозойских морях. Вместе с ругозами, строматопоратами и гелиолитоидеями они участвовали в образовании рифов.

Геологическое значение. Табуляты исключительно важны для определения возраста палеозойских пород, потому что они широко расселились в акваториях геологического прошлого и быстро изменяли родовой и видовой состав. Кроме того, они участвовали в образовании рифов палеозоя.

Подкласс Heliolitoidea. Гелиолитоидеи

Гелиолитоидеи — вымершие палеозойские колониальные кораллы, образованные мелкими зооидами, объединенными промежуточной тканью — *цененхимой* (рис. 18). Все гелиолитоидеи характеризуются компактным массивным полипником, который может быть полусферическим или пластинчатым.

Кораллиты гелиолитоидей имеют округлые очертания; септальные образования — септы, септальные шипы — присутствуют, их число, независимо от степени развития, всегда составляет 12.

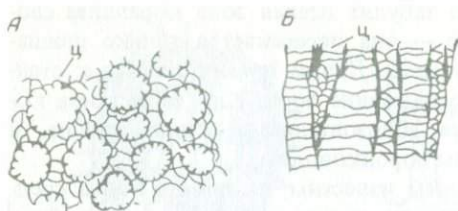


Рис. 18. Поперечный (А) и продольный (Б) разрезы колонии гелиолитоидей *Propora* (округлые кораллиты со слабо развитыми септальными образованиями окружены пузырчатой соединительной тканью — цененхимой — ц)

Цененхима формирует промежуточный скелет, объединяющий кораллиты. Он может быть представлен пузырчатой тканью или трубками, полигональными в поперечном сечении и разделенными днищами. У некоторых родов эти трубки создают вокруг кораллитов правильные ореолы, состоящие из 12 трубок, разделенных периферическими концами септ. Днища кораллитов такие же, как у табулят.

Таким образом, гелиолитоидеи являются единой группой кораллов, отличной от табулят. Их специфическими чертами являются наличие промежуточного скелета и отсутствие сообщения между кораллитами, наличие постоянного количества септальных образований.

Историческое развитие. Гелиолитоидеи, как и табуляты, появились в конце среднего ордовика и широко распространились по всему современному северному полушарию. Их находки известны также в Австралии. Вымерли они к началу позднего девона.

Экология и тафономия. Как и все кораллы, гелиолитоидеи — представители прикрепленного бентоса. Обычно они встречаются совместно с другими кишечнополостными, брахиоподами, т.е. являлись обитателями окраинных морей, где шел процесс карбонатного и терригенно-карбонатного осадконакопления. Гелиолитоидеи часто связаны с органогенными постройками. Они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, как правило, после гибели не переносятся сколько-нибудь далеко от места первоначального обитания.

Геологическое значение. Гелиолитоидеи весьма интересны для познания развития ископаемых Anthozoa, потому что в их скелете отразилась деятельность не только зооидов, образующих кораллиты, но и единой колониальной особи — ценосарка, который продуцировал промежуточную ткань — цененхиму.

Уже в конце XIX в. было установлено, что гелиолитоидеи быстро менялись в течение геологического времени, поэтому они используются для определения возраста, прежде всего для ордовика и силура.

Изучаются гелиолитоидеи обычно специалистами, исследующими табуляты; большой вклад в их познание внесли Б.С. Соколов, А.И. Ким, Б.В. Преображенский, изучением особенностей колоний гелиолитоидей (порядок заложения септ, формирование промежуточного скелета) занимается О.Б. Бондаренко.

Ругозы – вымершая палеозойская группа, представители которой сохраняются в ископаемом состоянии в виде скелетных образований эктодермального происхождения, служивших опорой и защитой живым полипам. Ругозы известны в одиночных и колониальных формах.

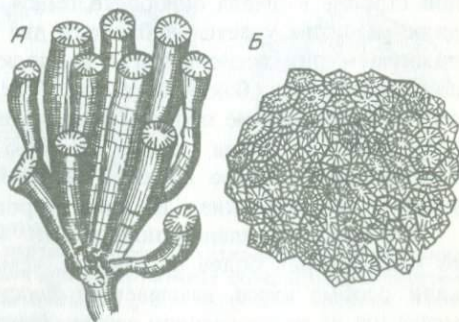
Строение скелета. Одиночные кораллы (рис. 19) имели различную форму – чаще всего они конические или цилиндрические. И те и другие могут быть прямыми или изогнутыми, тупыми или заостренными к основанию, с пережимами на боковой поверхности. Длина и ширина кораллов значительно варьирует; сильно укорачиваясь, они становятся грибо- и даже дисковидными, реже приобретают призматическую или туфлеобразную форму; в этом случае у них отмечалась одна или несколько крышечек, которые были либо свободными и поднимались и опускались телом полипа, либо прикрепленными к краю чашки и качались на особом шарнире. В нижней части одиночных кораллов наблюдались рубцы и располагались выросты для прикрепления.

Колониальные кораллы (колонии) состоят из кораллитов разнообразной величины и формы (рис. 20). Различаются колонии кустистые, или ветвистые, в которых кораллиты неплотно прилегают друг к другу, и массивные; последние имеют общую стенку, объемлющую все кораллиты. В ряде случаев общие стенки кораллитов отсутствуют – такие колонии называются *астревидными*.

Рис. 19. Одиночные кораллы ругоз различной формы: А – конической с отчетливой продольной ребристостью (*Eniskillenia*), Б – дисковидной (*Chonophyllum*), В – туфлеобразной с качающейся крышечкой (*Calceola*)



Рис. 20. Формы колоний ругоз: А – фрагмент кустистой колонии; Б – общий вид массивной колонии (кораллиты, имеющие многоугольную форму, плотно прилегают друг к другу)



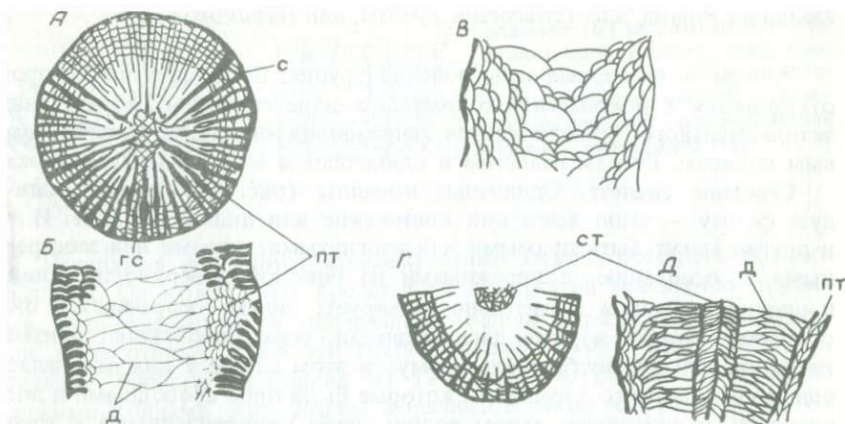


Рис. 21. Внутреннее строение одиночных кораллов:

А — *Timania schmidtii* (поперечный разрез); на одной стороне кораллита септы (с) более толстые, чем на другой, по периферии видна пузырчатая ткань (пт), вблизи главной септы (гс) развита фоссула (наклонная клетчатая штриховка); Б — *Neostrophophyllum mochcum* (продольное сечение через осевую плоскость); видны днища (д) и пузырчатая ткань (пт); В — *Pseudomicroplasma fongi* (продольное сечение); полость коралла заполнена пузырчатой тканью, другие элементы внутреннего строения отсутствуют); Г — Д — *Dibunophyllum turbinatum* (поперечное и продольное сечения); видна осевая колонна, столбик (ст), днища (д), по периферии пузырчатая ткань (пт)

Верхний конец одиночных кораллов и кораллитов колоний оканчивается чашкой, т.е. углублением, в котором помещался живой полип. Форма чашки, таким образом, отражает характер нижней поверхности полипа. Свободная часть его представляла собой мешок с ротовым (оно же анальное) отверстием, окруженным щупальцами.

Важнейшей частью скелета являются септы (рис. 21). Это вертикальные перегородки, разделяющие полость кораллитов на камеры. Они последовательно нарастают вверх слоями. Септы могут быть тонкие и толстые, веретено- и клиновидные. В некоторых случаях на одной стороне коралла они более толстые, чем на другой. На ранних стадиях развития удается наблюдать две септы — главную и противоположную — они располагаются в плоскости симметрии коралла. Затем появляются две боковые септы. Так образуются четыре первичные септы, разделяющие полость коралла на четыре квадранта. Позже формируются две септы по обе стороны от главной, и по одной около боковых септ. Более длинные септы называются септами первого порядка, более короткие — септами второго порядка.

В точках появления новых септ межсептальные промежутки часто оказывались более широкими, чем все остальные, и в них возникали особые ямки, называемые фоссулами. Чаще всего фоссула размещается на месте главной септы. Значение фоссул не ясно; не установ-

лено, были ли они участками более сильного провисания тела полипа или служили вместилищами каких-то особых образований.

Наряду с вертикальными элементами полип отлагал своей нижней частью и горизонтальные элементы.

Днища — горизонтальные пластинки, разделяющие внутреннюю полость кораллита (см. рис. 21). В его осевой части днища горизонтальные, в периферической иногда становятся вогнутыми, иногда наклонены к оси. Кроме днищ, по периферии развивается *пузырчатая ткань*, которая состоит из мелких пузырьков (диссепиментов). Иногда вся полость кораллов заполняется пузырями (см. рис. 21, В).

У некоторых кораллов появляются *столбики*. Они формировались при утолщении одной или нескольких септ и завивании их в осевой части; в результате на дне чашки возникал более или менее заметный выступ. Выделяются сложные столбики, или *осевые колонны*, в которых присутствует осевая пластинка, а вокруг нее — осевые пузырьки (см. рис. 21, Г—Д).

Размножение ругоз осуществлялось, как и других кишечнополостных, чередованием полового и бесполого поколений. Формирование полового поколения, по-видимому, начиналось с яйцевидных клеток, слияние которых приводило к образованию личинок — планул. Личинки могли свободно переноситься током воды, благодаря чему широко распространялись в акваториях палеозоя. После прикрепления личинка превращалась в полип, который был способен к размножению бесполом путем — делением или почкованием (рис. 22). Почки обычно не прекращают роста материнского кораллита. В случае, если почки развиваются внутри чашки, материнская особь погибает (парасидальное почкование).

Изучение индивидуального (онтогенетического) развития одиночных кораллов показало, что на начальных и конечных стадиях роста они резко отличаются по внутреннему строению. Изучение онтогене-

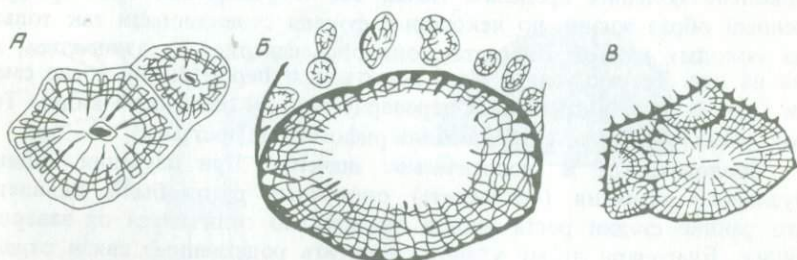


Рис. 22. Особенности размножения ругоз:

А — фрагмент колонии *Lithostrotion martini*, отчетливо видно боковое почкование; Б — материнская особь *Embolophyllum asper*, окруженная дочерними кораллитами (так называемая краешечная фрагментация); В — фрагмент колонии *Austrorophyllum sp.* с внутривашечным почкованием

за кораллов подтверждает один из основных законов биологии — *закон рекапитуляции признаков*: на ранних стадиях признаки предков повторяются в индивидуальном развитии потомков. Новые родовые и видовые признаки у одиночных кораллов появляются только на взрослых стадиях.

Историческое развитие. Четырехлучевые кораллы известны с начала среднего оордовика и до конца перми. В течение этого длительного времени они эволюционировали непрерывно. Каждая из систем палеозоя характеризуется определенными комплексами тетракораллов. В настоящее время палеозойские ругозы найдены на всех континентах.

Древнейшие одиночные четырехлучевые кораллы были маленькие, рогообразно изогнутые. Дно их чашки доходило почти до основания кораллита, септы прерывистые. Изучение ранних стадий онтогенеза подобных ругоз показало наличие бессептных стадий, поэтому некоторые исследователи связывают происхождение этих животных с табулятами.

К концу ордовика уже существовали ругозы с отчетливо выраженными септами и днищами. Параллельно с одиночными, в ордовике обитали и колониальные кораллы.

Силур и девон были временами расцвета кораллов. В карбоне и перми продолжают развиваться как одиночные, так и колониальные формы, появляются кораллы со столбиками и осевыми колоннами.

Четырехлучевые кораллы вымерли в конце палеозоя, для мезозоя характерен отряд шестилучевых кораллов (см. далее). Установлением связей между палеозойскими и мезозойскими формами занимаются многие палеонтологи.

Экология и тафономия. Тетракораллы всегда встречаются в морских отложениях — это были обитатели открытых морей с нормальной соленостью. Как и современные кораллы, они были чувствительны к изменению солености, но переносили колебания температур в довольно больших пределах. Почти все тетракораллы вели прикрепленный образ жизни, но некоторые формы существовали так только на молодых стадиях. Вырастая, они обламывались и развивались, лежа на дне. Тетракораллы часто испытывали перемещения после смерти (они бываюг погребены в перевернутом или окатанном виде). Тетракораллы участвуют в образовании рифогенных построек.

Биологическое и геологическое значение. При изучении индивидуального развития (онтогенеза) одиночных ругоз было выявлено, что ранние стадии роста иногда значительно отличаются от завершающих. Благодаря этому удалось наметить родственные связи отдельных родов. Большой интерес вызывает колониальность ругоз. Некоторые исследователи считают, что они не образуют настоящих колоний: в отличие от табулят, в колониях ругоз отсутствуют элементы соединения. Не исключено, что их колониальность возникала только в определенных условиях или на определенных стадиях развития.

Четырехлучевые кораллы имеют большое значение при определении возраста, так как многие их виды существовали в краткое геологическое время и были широко распространены. Успешно используются они и в палеогеографических целях (установление границ ископаемых морских бассейнов, их глубины, солёности, соединения или общности).

В Советском Союзе изучением рогов много и плодотворно занимались Е.Д. Сошкина, Т.А. Добролюбова, Н.В. Кабакович, В.А. Сытова, Н.Я. Спаский, Д.Л. Кальо и многие другие исследователи.

Подкласс Hexacoralla. Шестилучевые кораллы

Гексакораллы, одиночные и колониальные, известны с мезозоя и доныне (рис. 23). В отличие от Tetracoralla, количество септ у Hexacoralla, кратно шести. Главные шесть септ образуют камеры, в которых размещаются самостоятельные группы органов; из 1/6 части коралла, расположенной между главными септами, возможна его полная регенерация.

Септы слагаются так называемыми *склеродермитами* — радиально-лучистыми агрегатами органогенной извести с темными центрами кальцификации. Структура септ — характерный признак родов и видов. С септами связаны некоторые элементы внутреннего строения, *Колумелла* — структура осевой части коралла, возникшая в результате закручивания септ.

Историческое развитие. Древнейшие шестилучевые кораллы известны из низов среднего триаса, достоверно зафиксированы в позднем триасе. Ранне- и среднеюрские кораллы близки к триасовым. Поздняя юра является периодом масштабного рифообразования и обновления состава гексакораллов. В начале мелового периода рифообра-

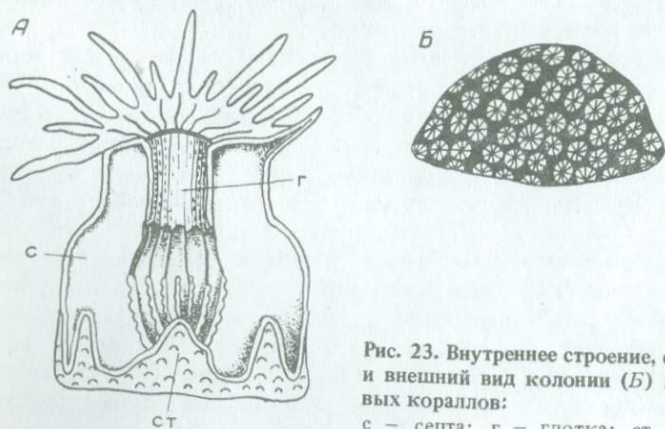


Рис. 23. Внутреннее строение, скелет (А) и внешний вид колонии (Б) шестилучевых кораллов:

с — септа; г — глотка; ст — столбик

зование было незначительным, в позднем мелу оно вновь усилилось. Кайнозойские гексакораллы изучены слабее.

Экология и тафономия. Гексакораллы обитают в основном до глубины 90 м. Нерифостроящие кораллы расселяются в более широком интервале глубин — до 5870 м, но наибольшей численности и разнообразия они достигают на глубинах 180–550 м. Рифостроящие организмы выживают при температуре не ниже 18,5°C, оптимальным же является температурный интервал 25–29°C. Они способны переносить колебания суммарной солености в пределах от 27 до 40 ‰.

При понижении уровня воды при отливах кораллы могут непродолжительное время пребывать на воздухе. Интенсивное освещение солнцем является условием для роста мощных коралловых рифов, нерифостроящие кораллы могут развиваться и в полной темноте.

Гексакораллы приобретают все большее значение для определения возраста, особенно важны они при изучении рифогенных толщ, так как являются хорошими индикаторами условий бассейна.

Подкласс Octocoralla. Восьмилучевые кораллы

В состав подкласса Octocoralla входят кораллы, полипы которых имеют восемь широких бахромчатых щупалец, окружающих рот (рис. 24). Полость тела полипа делится радиальными перегородками на восемь камер. У некоторых Octocoralla твердый скелет отсутствует — простейшей формой скелета являются отдельные склеродермиты (см. рис. 24, Г), соединяющиеся друг с другом известковым или роговым цементом.

Обитают Octocoralla в морях на значительных глубинах. Среди современных форм, принимающих участие в строении коралловых рифов, особое значение приобретают благородные кораллы — *Alcyonaria*. В ископаемом состоянии альционарии встречаются редко в виде изолированных склеродермитов и трубочек в триасовых, юрских, меловых, кайнозойских и современных отложениях.

Методика изучения ископаемых Anthozoa. Изучение скелета Anthozoa подразделяется на изучение внешних и внутренних признаков. Исследование внешней поверхности полипняка позволяет выявить характер чашечки кораллитов, эпитеки колонии, способы вегетативного размножения. При этом большое внимание следует обратить на выветрелые полипняки. При изучении их под микроскопом можно обнаружить детали строения, которые не реконструируются в шлифах.

Наиболее современным методом познания внутреннего строения кораллов являются методы изготовления ориентированных шлифов. Плоскости шлифов ориентируют строго перпендикулярно оси кораллитов и вдоль нее. Толщина шлифа 0,3–0,4 мм. Для изучения онтогенеза изготавливаются серии поперечных шлифов. При исследовании колоний рекомендуется делать шлифы из их различных участков. В последние годы палеонтологи более детально изучают микрострое-

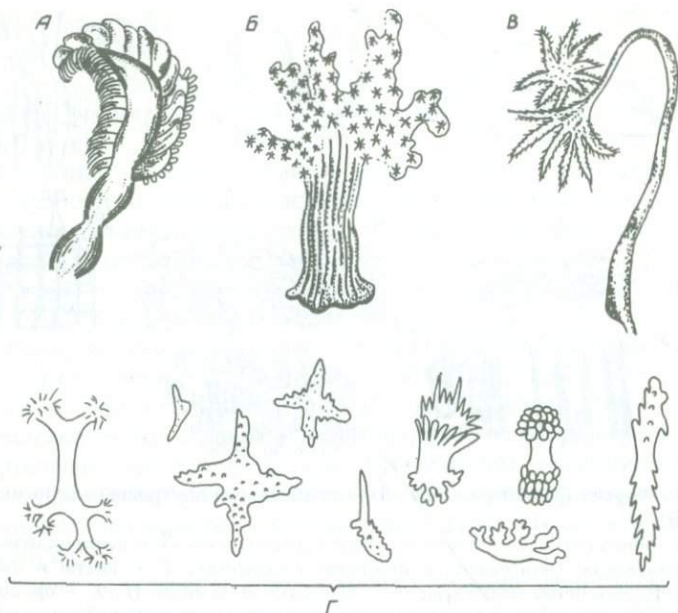


Рис. 24. Общий вид (А–В) и различные формы склеродермитов (Г) современных восьмилучевых кораллов.

Кораллы: А – *Pennatulula*, Б – *Alcyonium*, В – *Umbellula*

ние септ, стенок кораллитов, для чего используются электронно-микроскопические методы.

Среди советских исследователей мезозойских Anthozoa следует назвать Л.Ш. Давиташвили, Н.С. Бендунидзе, А.А. Чиковани, Е.В. Краснова и Е.И. Кузьмичеву.

Класс Hydrozoa. Гидроидные полипы

В отличие от представителей Anthozoa, гидроидные полипы лишены септальных образований. Этот разнообразный и многочисленный класс объединяет современные и ископаемые формы. Мы рассматриваем в составе класса подкласс Stomatoporata и группу Chaetetida.

Подкласс Stomatoporata. Строматопораты

Подкласс включает палеозойские и мезозойские формы, обладающие наружным известковым скелетом – *ценостеумом*. Ценостеум продуцируется единой колониальной особью – *ценосарком*, выпочковывающей отдельные зоиды, которые слабо изолированы друг от друга и от ценосарка. По-видимому, зоиды располагались в астроризах. Ценостеум может быть сформирован различными элемен-

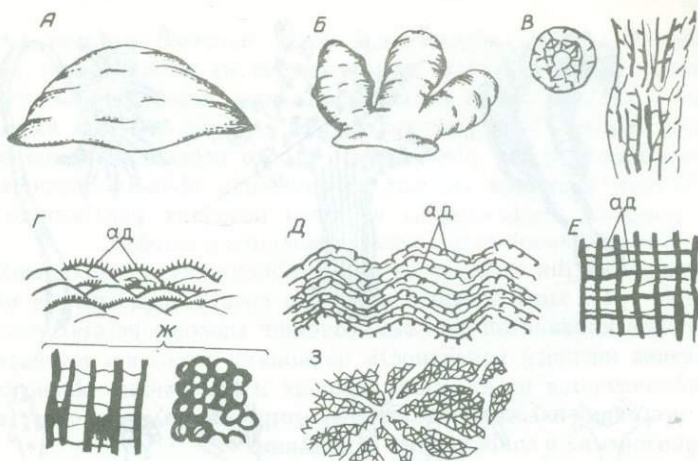


Рис. 25. Формы ценостеумов (А–В) и особенности внутреннего строения строматопорат:

Форма ценостеумов: А – близкая к полусферической, Б – дендроидная, В – субцилиндрическая (поперечное и продольное сечения); Г – цисты и дентиккулы; Д – инфлекссионные элементы; Е – столбики и ламины (Г–Е – продольные сечения); Ж – ценостелы (продольное и поперечное сечения); З – астрориза (поперечное сечение); между основными элементами различимы тонкие астроризальные днища – ад

тами – инфлекссионными, цистозными, горизонтальными и вертикальными. Инфлекссионные характеризуются тем, что у них трудно провести границу между элементами горизонтального и вертикального направлений, хотя те и другие выделяются. От цистозных элементов, к которым они близки, инфлекссионные отличаются тем, что у них уже намечается, правда, слабая, дифференциация на горизонтальные и вертикальные элементы. Сильно утолщенные инфлекссионные ламины предлагается называть *ценостромами*. Распространение строматопорат – ордовик – мел.

Среди ценостеумов выделяются следующие формы (рис. 25):

- 1) близкие к полусферическим, которые во всех измерениях (длина, ширина и высота) примерно одинаковы;
- 2) дендроидные, широко распространенные как среди палеозойских, так и среди мезозойских строматопорат;
- 3) пластинчатые, имеющие примерно параллельные нижние и верхние поверхности; их ширина значительно превышает высоту;
- 4) субцилиндрические; эти формы свойственны довольно большой группе так называемых амфипор, создававших скопления на значительных площадях; прикрепление их к субстрату было непрочным.

Самые древние – ордовикские – строматопораты образуются пузырьревидными выпуклыми пластинками, которые называют *цистами*.

Инфлексионные элементы появляются впервые в позднем ордовике, достигают наибольшего расцвета в силуре, сохраняются вплоть до позднего девона и раннего карбона.

Ламиньы — основные горизонтальные элементы строматопорат. По способу формирования они делятся на две группы: континузные и колликулятные.

Вертикальные элементы, как и горизонтальные, являются основными в ценостеуме как палеозойских, так и мезозойских форм. Они представлены *дентикулами*, вертикальными изогнутыми пластинками и столбиками, а также *ценостелами*.

Дентикулы — короткие конические выступы на поверхности цист (см. рис. 25, Г), покрывающие всю их поверхность.

Столбики являются наиболее обычными вертикальными элементами для палеозойских строматопорат. Их рост периодически приостанавливался при образовании каждой вышележащей ламиньы. При возобновлении роста столбики либо продолжали расти строго в том же направлении, что и столбики в нижележащем межламинном промежутке (пролонгированные столбики), либо развивались в каждом межламинном промежутке изолированно (сепаратные столбики — см. рис. 25, Е).

Ценостелы — вертикальные элементы, плотно слившиеся друг с другом, в результате чего возникает как бы сложная изогнутая стенка: границы между элементами внутри ценостел неразличимы (см. рис. 25, Ж). Подобно столбикам, ценостелы разделяются на пролонгированные и сепаратные. Строматопораты обладают своеобразными образованиями — астроризами (см. рис. 25, З).

Астроризы — это система звездообразно сгруппированных ветвящихся каналов, располагающихся на поверхности горизонтальных элементов ценостеума. Они не имеют никаких ограничений, свободно сообщаются с участками ценостеума, лишенными астрориз. В них различают горизонтальные и вертикальные астроризальные каналы, в которых располагаются астроризальные днища — тонкие, слегка изогнутые пластинки.

Расположение астроризальных систем строго закономерно. Расстояние между центрами астрориз, которые либо бывают выражены, либо фиксируются как места расхождения каналов, примерно в 2 раза больше видимой протяженности горизонтальных каналов. Предполагается, что астроризы были местами обитания зооидов.

Строматопораты являются своеобразным подклассом Hydrozoa; ценостеум формируется как зооидами, обитающими в астроризах (астроризальные днища), так и ценосарком, находящимся вне астрориз (все элементы ценостеума). Палеозойские строматопораты, как и другие кишечнополостные, обитали в условиях морского мелководья, участвовали в создании рифогенных построек. Мезозойские строматопораты слабо исследованы. Они изучаются, как и Anthozoa, по внешним признакам ценостеума и в шлифах. Существенный вклад в их познание внесли В.Н. Рябинин и В.И. Яворский.

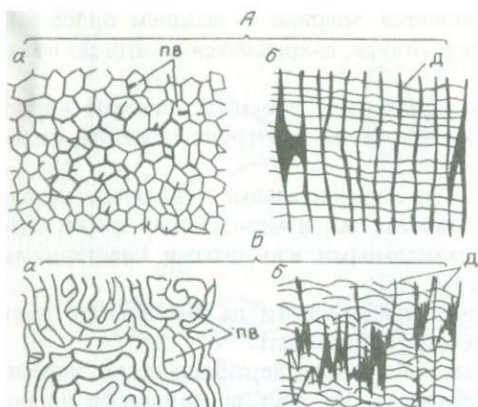


Рис. 26. Строение некоторых хететид:

A — *Chaetetes tenuiradiatus* (*a* — поперечное, *б* — продольное сечения); полигональной формы кораллиты плотно прилегают друг к другу, имеются небольшие псевдосептальные выступы (пв) и днища (д); *B* — *Chaetetipora abrustiformis* (*a* — поперечное, *б* — продольное сечения); кораллиты неправильной меандрической формы, видны псевдосептальные выступы (пв), пузыревидные днища (д)

Группа Chaetetida. Хететиды

В состав группы Chaetetida объединяются исключительно колониальные формы; колонии состоят из многочисленных полигональных, округлых или меандрических кораллитов; элементы соединения (поры, соединительные трубки) отсутствуют, имеются днища (рис. 26). Размножение вегетативное, путем деления, осуществляющегося при помощи псевдосептальных выступов, которые возникают в местах "пережима" стенки материнского кораллита (см. рис. 26). В процессе роста псевдосептальный выступ превращается в стенку, делящую кораллит пополам. Деление в пределах колонии неравномерно, отмечаются его активные центры.

По экологии и тафономии хететиды не отличаются от других кишечнополостных — это также обитатели открытого морского мелководья, участвующие в образовании органогенных построек. Самые древние хететиды найдены в ордовикских породах северо-востока СССР и севера Канады. Достоверные силурийские формы неизвестны. Редкие хететиды установлены в девоне, подлинным временем их расцвета были карбон и пермь. В конце триаса и до конца мезозоя они вновь широко распространены, но мезозойские хететиды остаются слабо изученными. Исследуются хететиды обычно совместно с другими кишечнополостными и теми же методами.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте общую характеристику кишечнополостных.
2. Охарактеризуйте особенности их симметрии.
3. Назовите подразделения кишечнополостных.
4. Охарактеризуйте подкласс Tabulata.

5. Сформулируйте черты сходства и отличия табулят и гелиолитоидей.
6. Что такое промежуточный скелет?
7. Охарактеризуйте подкласс *Rugosa*.
8. Какова методика изучения кишечнополостных?
9. Чем отличаются восьмилучевые кораллы от четырехлучевых?
10. Дайте характеристику гидроидным полипам, строматопоратам и хететидам.

BILATERALIA. ДВУСТОРОННЕ-СИММЕТРИЧНЫЕ

НАДТИП VERMES. ЧЕРВИ

Черви характеризуются двусторонней симметрией тела, наличием кожно-мускульного мешка, оберегающего тело, отсутствием конечностей. У них отмечаются различные системы органов: пищеварительная, кровеносная, нервная, дыхательная. Они раздельнополы.

Черви имеют большое биологическое значение, их появление ознаменовало новый, более сложный, этап развития органического мира, но не все из них обладали скелетом, поэтому следы их жизнедеятельности остаются еще слабоизученными.

Черви объединяются в надтип *Vermes*, в состав которого включается несколько типов. В данном учебнике описывается только один из них — *Annelida*, поскольку его представители встречаются в ископаемом состоянии.

ТИП ANNELIDA. КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

Кольчатые черви обитают как в пресных, так и в морских водоемах. Известны одиночные и колониальные аннелиды. Они ведут придонный образ жизни, ползают, зарываются в ил, высверливают отверстия в скалистом и илистом грунте, иногда неподвижно прикрепляются к субстрату, некоторые плавают в толще воды. Прикрепленные аннелиды выделяют вокруг себя известковую трубку, состоящую из концентрических слоев углекислой извести. Она может быть конусовидной, цилиндрической, спирально изогнутой. Иногда ее наружное отверстие прикрывается крышечкой.

Некоторые кольчатые черви имеют хитиновые челюсти — *сколекодонты*, которые сохраняются в ископаемом состоянии. Иногда в породах наблюдаются только следы жизнедеятельности аннелид — следы их ползания, сверления (рис. 27). Обычно черви обитают на мелководье вблизи берега и находки их в ископаемом состоянии свидетельствуют о том, что содержащиеся их отложения формировались у береговой линии. Некоторые аннелиды участвуют в образовании рифов или принадлежат к организмам-рифолюбам. Рифы, построенные с участием аннелид, найдены среди позднекарбонных отложений Урала и позднемеловых ГДР.

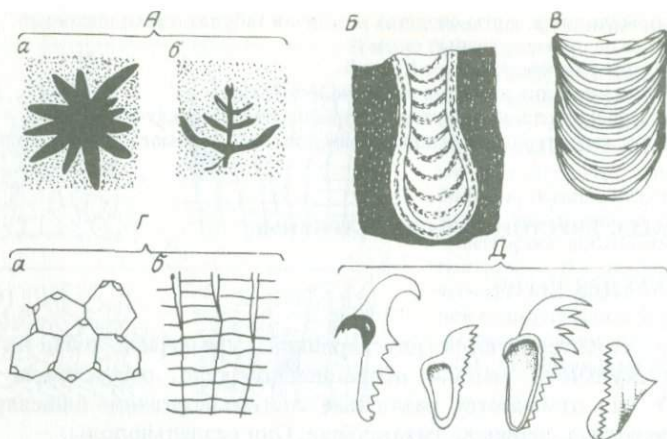


Рис. 27. Следы жизнедеятельности (А-Г) и элементы строения (Д) ископаемых червей:

А - розетковидные ходы червей илоедов (а - на поверхности слоя, б - в вертикальном разрезе); Б - след ползания *Corophioides helmerseni* на поверхности слоя; В - нора *Zoophycos*; Г - следы обитания червей в колониях табулат (в поперечном сечении - а - видно, что черви располагались в углах кораллитов; это приводит к тому, что в продольном сечении кораллитов создается впечатление о наличии у них двойной стенки - б); Д - фрагменты челюстей ископаемых кольчатых червей

Группа *Conodontophorida*. Конодонты

В последние 20-25 лет внимание палеонтологов всех стран мира приковано к проблематичным организмам, называемым *Conodontophorida*, или конодонты. Некоторые исследователи считают, что конодонты представляют собой часть челюстного аппарата червей (см. рис. 27, Д), многие же связывают их с челюстным аппаратом рыбообразных. Палеонтолог А. Линдстрем обнаружил в окрестностях Осло отпечаток мягкого тела двусторонне-симметричного животного, вокруг которого симметрично расположены конодонты, в совокупности формирующие конодонтовый аппарат. Возможно, что это отпечаток тела какого-то конодонтоносителя.

Ископаемые конодонты - это микроскопические (от долей миллиметра до 1 мм) зубовидные образования, состоящие из фосфорнокислой извести. Выделяют их из карбонатных пород при растворении последних в кислотах; при этом конодонты выпадают в нерастворимый осадок. В последние годы конодонтов находят в кремнистых породах (яшмах, фтанитах), туфах и туфопесчаниках, но в этих случаях для выделения их из породы применяются более сложные методики.

Конодонты изучаются большим количеством исследователей как в СССР (пионерами в их изучении были С.П. Сергеева, Т.В. Машкова),

так и за рубежом, и успешно используются для определения возраста. Распространены от позднего кембрия до триаса включительно.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте общую характеристику типа Vermes.
2. Каковы особенности строения кольчатых червей?
3. Какое геологическое значение имеют черви?
4. Что такое конодонты и каково их геологическое значение?

ТИП ARTHROPODA. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Тело представителей данного типа состоит из отдельных сегментов, несущих парные членистые конечности. Скелет образован покровной кутикулой, состоящей из белковоподобного вещества — хитина; у форм, ведущих водный образ жизни, хитин пропитан кальциевыми солями, что увеличивает прочность скелета. Количество сегментов тела различно (от 2 до 180), степень сегментации неодинакова. Сегменты объединяются в отдельные комплексы. Таким комплексом является всегда хорошо обособленная голова — *просома*. Различить сегменты головы не всегда удается, они выделяются по глазам, антеннам, челюстям. Конечности состоят из члеников, иногда ветвящихся.

Сегментация (метамерия) строения тела выражена в расположении внутренних органов. Нервная система включает парные нервные узлы, расположенные на брюшной стороне тела в каждом сегменте. Эти парные узлы сильно сближаются и сливаются в цельные большие ганглии, которые соединяются парными *нервными стволами*. Сердечно-сосудистая система почти замкнута. Дыхание осуществляется посредством жабр, а у наземных членистоногих — трахей. Животные раздельнополы. Наличие у членистоногих плотных наружных хитиновых покровов, часто насыщенных известью, приводит к тому, что в процессе роста они сбрасывают с себя тесный наружный скелет (панцирь) — линяют. Процесс линьки для животного болезнен и опасен, так как без панциря или при мягком панцире оно уязвимо для врагов. Распространен тип от венда и доныне.

НАДКЛАСС TRILOBITOMORPHA. ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ

Класс Trilobita. Трилобиты

Трилобиты — вымершие морские палеозойские животные. Тело их овально-удлиненной формы, до 10 см длиной, со спинной стороны покрыто твердым панцирем (спинным щитом). Панцирь в поперечном и продольном направлениях расчленяется на три части. На брюшной стороне находится окруженный губами рот, пять пар конечностей. Развитие начинается от личинки и совершается путем последовательных превращений, сопровождаемых линькой.

История изучения. Первые описания и изображения трилобитов известны с конца XVIII в. Первые научные исследования их принадлежат К. Линнею (1745 г.). Вначале работы, посвященные этой группе организмов, носили описательный характер; в конце XIX в. и начале XX в. были предложены классификации надкласса, уточнились этапы развития трилобитов. Большой вклад в их познание внесли Х. Пандер, Э.Эйхвальд, Ф. Шмидт. Особенно интенсивно изучались трилобиты в СССР в 20–40 гг. XX в., что связано с проведением геологической съемки, поисковых и разведочных работ в районах Урала, Сибири и Северо-Востока СССР.

Строение панциря. Панцирь состоит из хитина, пропитанного углекислой или фосфорнокислой известью, бывает гладкий или скульптурированный. Толщина его около 1 мм. По краям он подгибается вниз и образует на брюшной стороне полосу различной ширины — *дублюру*.

Форма спинного щита удлинненно-овальная, двумя продольными бороздами он делится на три части, или лопасти. Средняя часть панциря более выпуклая; она называется *осевой частью*, или *рахисом*, а две симметричные более плоские боковые части — *боками*, или *плеврами* (рис. 28).

Панцирь трилобитов делится не только в продольном, но и в поперечном направлении, при этом различаются *головной щит*, или *цефалон*, *туловищный*, или *торакс*, и *хвостовой*, или *пигидий*. Чаще всего головной щит больше хвостового, реже встречаются формы, у которых головные и хвостовые щиты равны по величине (рис. 29).

Размеры трилобитов значительно варьируют — от нескольких миллиметров до 2–10 см. Более крупные формы редки. В практике определения трилобитов придерживаются следующей классификации по размерам головных и хвостовых щитов: мелкие (длина панциря 20 мм, длина головных и хвостовых щитов — 5–6 мм); средние (соответственно 20–40 и 10–15 мм); крупные (более 40 и более 15 мм).

Головной щит (цефалон) в осевой части слегка приподнят. Эта приподнятая часть называется *глабелю*. Она отделяется бороздами от боковых частей щита — *щек*. Щеки делятся на подвижные и неподвижные. Часть щита, состоящая из глабелы и неподвижных щек, называется *кранидием*. Головной щит в большинстве случаев имеет полукруглое очертание; задний край его прямой, но иногда он заканчивается плоским или выпуклым лимбом. Концы щек могут вытягиваться в шечные шипы.

Брюшная сторона головного щита сохраняется редко.

Органы зрения. На головном щите располагаются *глаза*, хотя известно и много слепых форм. Глаза помещаются на щеках по обе стороны от глабелы. Размеры их сильно варьируют. На неподвижных щеках находятся *глазные крышки* — полулунные выступающие части щек, к которым примыкает зрительная поверхность глаза. Глаз и глазная крышка в совокупности составляют *глазной бугор*. Форма последнего может быть полулунной, усеченно-конической, яйцевидной.

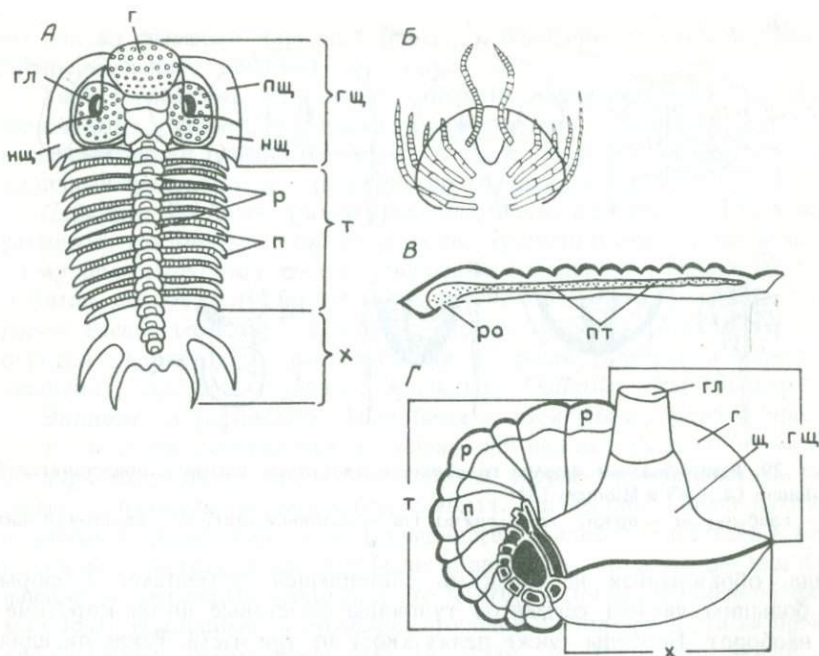


Рис. 28. Схема строения панциря (А) и элементы строения (Б–Г) трилобита. А – вид со спинной стороны (род *Cheirurus*): гщ – головной щит (г – глабель; пщ – подвижные, нщ – неподвижные щеки; гл – глаза), т – туловище (р – рахис; п – плевральные сегменты, или плевры), х – хвостовой щит; Б – вид головного щита (род *Triarthrus*) с брюшной стороны (видны пять пар членистых конечностей); В – продольное сечение трилобита (ро – ротовое отверстие, пт – пищеварительный тракт); Г – пандеровы органы (залито черным) у свернувшегося трилобита (щ – щека)

Иногда глазные бугры превращались в длинные стебельчатые отростки, на конце которых располагалась зрительная поверхность. Глаза у трилобитов сложные, состоят из разного числа линз. Слепые трилобиты считаются вторично ослепшими в результате жизни в поверхностном слое илтистых осадков.

Органы осязания у трилобитов имелись на головном щите. Это были чувствительные щетинки, которые чаще всего встречаются у слепых форм.

Туловище трилобитов – *торакс* – состоит из сегментов, подвижно сочлененных друг с другом. У многих форм сегменты могли перемещаться по отношению друг к другу так, что весь спинной щит свертывался, закрывая неприкрытую брюшную сторону. В каждом из сегментов туловища различаются три части – рахис и две плевры.

Хвостовой щит – *пигидий* – это более или менее выпуклая плас-

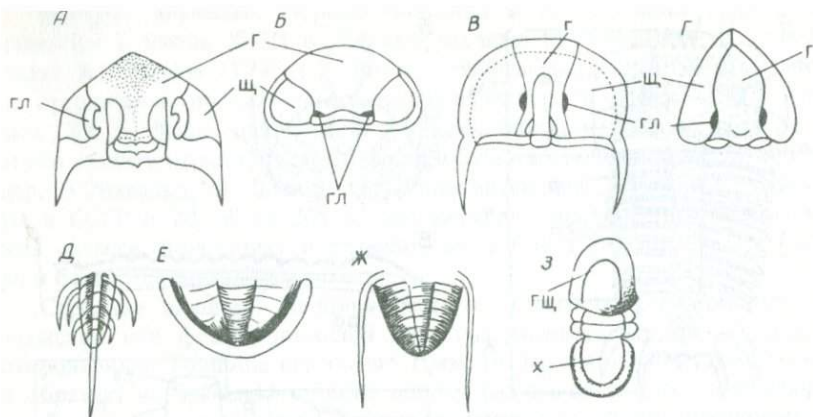


Рис. 29. Разнообразные формы головных и хвостовых щитов у представителей *Polimera* (А – Ж) и *Miomera* (З):

г – глабель; щ – щеки; гл – глаза; гщ – головной щит; х – хвостовой щит

тина, образованная несколькими слившимися сегментами. У форм с большим числом сегментов туловища хвостовые щиты короткие, и наоборот. Борозды также делят хвост на три части. Рахис пигидия обычно суживается и постепенно понижается к заднему концу. Пигидий древних трилобитов представлен маленькой закрученной пластинкой, иногда заостренным шипом (см. рис. 29, Д).

Конечности трилобитов находят в ископаемом состоянии крайне редко. Они располагаются на брюшной стороне. Каждый туловищный сегмент несет пару конечностей, предназначенных для передвижения и разрывания грунта в поисках пищи. Конечности головного щита захватывали пищу и размельчали ее.

Внутренние органы трилобитов сохраняются исключительно редко. Желудок находился под глабелью, он переходил в кишечник, заканчивающийся в области пигидия.

Пандеровы органы – это органы, благодаря которым трилобиты могли сворачиваться. Они представляют собой диагональные валики или бугорки со щелевидными отверстиями. Вода, просачиваясь между плеврами, проникала в свернутый панцирь, принося с собой кислород к жабрам конечностей, вследствие чего трилобит мог длительное время находиться в свернутом состоянии (см. рис. 28, Г),

Трилобиты – раздельнополые животные. У них существовали мужские и женские особи, различающиеся по размерам и характеру скульптуры. Вблизи скоплений трилобитов находят округлые тельца – предполагаемые яйца этих животных.

Классификация трилобитов.

Подкласс Миомера (малочленистые). Мелкие (до 20 мм) трилобиты с двумя или тремя сегментами туловища: цефалон и пигидий сход-

ны как по размерам, так и по форме; в большинстве случаев слепые. Распространение — кембрий — ордовик.

Характерным представителем *Miomera* является *отряд* Agnostida (*агностиды*). Миомеры с двумя туловищными сегментами; пигидий и цефалон почти равных размеров; глаза и лицевые швы отсутствуют. Типичный представитель — род *Agnostus* (поздний кембрий).

Подкласс Polymera (*полимеры*, или *многочленистые*). Различных размеров трилобиты с пятью и более туловищными сегментами. К этому подклассу относится подавляющее большинство известных трилобитов, весьма разнообразных по строению цефалона, туловища и пигидия. Распространение — кембрий — пермь. Подкласс разделен на семь *отрядов*. Характерные представители — роды *Paradoxides* (средний кембрий), *Asaphus* (средний ордовик), *Phillipsia* (карбон—пермь).

Экология и тафономия. Трилобиты — вымершая группа членистоногих, поэтому особенности их жизни для нас не всегда понятны. Их панцири встречаются только в морских терригенно-карбонатных породах — известняках, мергелях, сланцах. Совместно с ними находят и других морских животных. Большинство трилобитов обитало в мелководных участках моря. Это были подвижные — ползающие или плавающие — бентосные животные, что подтверждается уплощенной формой тела, незащищенной брюшной стороной, положением рта на брюшке, срединным положением глаз. Полагают, что трилобиты могли передвигаться по дну с помощью конечностей. Маленькие личинки этих древних обитателей морей входили в состав планктона, благодаря чему широко расселились в акваториях планеты.

На поверхности панциря трилобитов часто наблюдаются шипы, которые затрудняли погружение животных в ил истый грунт. Иногда система шипов являлась защитой. Большинство трилобитов питались перегнившими животными и растительными остатками. Слепота некоторых их групп свидетельствует о приспособлении к жизни в поверхностном слое ила. Врагами трилобитов были головоногие моллюски, хищные ракоскорпионы, рыбообразные и рыбы. От врагов они спасались, свертывая панцирь, тем самым уменьшая свой объем и быстро погружаясь в ил. Остатки трилобитов встречаются также в виде разрозненных частей панциря. Это объясняется линькой животных. Обычно сохраняются головные и хвостовые щиты.

Геологическое значение. Обилие, разнообразие и быстрая изменчивость трилобитов позволяют успешно использовать их для определения возраста. Особенно многочисленны и разнообразны трилобиты в кембрийских отложениях. При обилии остатков панцирей в кембрии и ордовике трилобиты могут быть породообразующими.

Начиная с силура количество трилобитов постепенно сокращается, и к концу палеозоя они окончательно вымирают.

Поскольку трилобиты являются древнейшими членистоногими, их изучение чрезвычайно существенно для выяснения особенностей развития типа в целом.

Методика изучения. Остатки трилобитов чаще всего представляют собой внутренние ядра или отпечатки с панцирем или без него. Панцирь редко сохраняется целым, обычно он распадается на части по линиям подвижного сочленения. Остатки щитов встречаются на поверхностях наложения пород. При препарировании необходимо сохранять внешнюю поверхность панциря, которая в процессе определения исследуется под микроскопом. Свернутые трилобиты последовательно шлифуются. Надо отметить, что при определении трилобитов выясняются мельчайшие детали строения фрагментов хвостового и головного щитов, для их характеристики существует более 100 терминов.

В числе советских исследователей трилобитов следует назвать Н.В. Покровскую, Н.П. Суворову, Н.Е. Чернышеву, З.А. Максимову, Е.А. Балашову, Е.А. Елкина и др.

НАДКЛАСС CRUSTACEOMORPHA. КРУСТАЦЕОМОРФЫ

Представители данного подкласса — членистоногие, обитающие исключительно в водной среде. Голова их несет пять пар конечностей и состоит из двух, реже трех разделов. Конечности туловища двуветвистые. Распространение — палеозой—ныне.

Класс Crustacea. Ракообразные

К этому классу относится множество разнообразных ископаемых и современных животных (рис. 30). Мы остановимся лишь на некоторых формах, которые чаще других встречаются в ископаемом состоянии.

Отряд Conchostraca

При изучении палеозойских и мезозойских отложений часто находят тонкостворчатые раковинки рода *Esteria*, которые ранее опи-

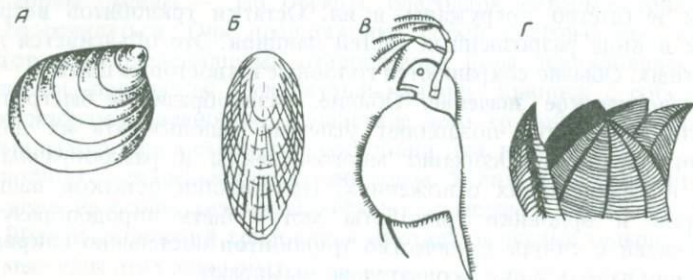


Рис. 30. Некоторые ископаемые (А — Б) и современные (В — Г) представители класса Crustacea:

А — *Esteria*, Б — *Esteria*, В — *Daphnia*, Г — *Balanus* (раковина)

сывались как двустворки (тип Mollusca). В настоящее время этот род относится к отряду Conchostraca (двустворчатые листоногие раки). Тело их сегментировано, выделяются головной и туловищный отделы с многочисленными конечностями. Конечности плоские листовидные, служащие для плавания и взмучивания или при поисках пищи. Две створки раковины не полностью охватывают тело, они в различной степени выпуклые или уплощенные, всегда с линиями роста. Для видовых определений большое значение имеет характер скульптуры.

Современные Conchostraca обитают в пресных и солоновато-водных водоемах равнин и гор (Гималаи), в водах, орошающих рисовые поля, прудах и лужах. Ископаемые листоногие наблюдаются в отложениях морских, но чаще лагунных и пресноводных бассейнов. Распространение — девон — ныне. Систематические сборы листоногих позволяют успешно использовать их для датировки возраста угленосных отложений позднего палеозоя. Наиболее распространенным родом является *Esteria*.

Отряд Cirripedia

В мезозойских и кайнозойских отложениях встречаются представители отряда усоногих Cirripedia. Это ракообразные с неясной сегментацией тела, обусловленной его уплощенным строением. У всех усоногих тело и конечности заключены в "мантию" — наружный кожный покров, покрытый тонким хитинизированным слоем, а в ряде случаев — рядом известковых пластин или створок. В зрелом состоянии животное прикрепляется к какому-либо постороннему объекту (галька на дне, створка раковины моллюска и т.д.). Мантия стебельковых усоногих создает защитные створки. Характерным представителем этой группы является род *Balanus* (силур—ныне, см. рис. 30). Палеозойские усоногие крайне редки. Большинство ископаемых родов известно из мезозойских и кайнозойских отложений.

Подкласс Ostracoda. Остракоды, или раковинчатые раки

У животных этого подкласса сегментация мягкого тела слабо различима. Оно целиком закрыто двустворчатой раковинкой. По форме и размерам раковины остракод весьма разнообразны. Голова несет четыре пары конечностей, грудь — три пары. Распространение — кембрий — ныне.

Общая характеристика. Современные представители раковинчатых раков — мелкие животные величиной 0,2–7 мм. Пищеварительный тракт начинается у них ртом, затем следуют пищевод, кишечник и анус. Отмечаются выделительные железы. Органы кровообращения и дыхания чаще всего отсутствуют. Газообмен осуществляется через покровы тела. Имеется нервная система. Органами зрения служат слож-

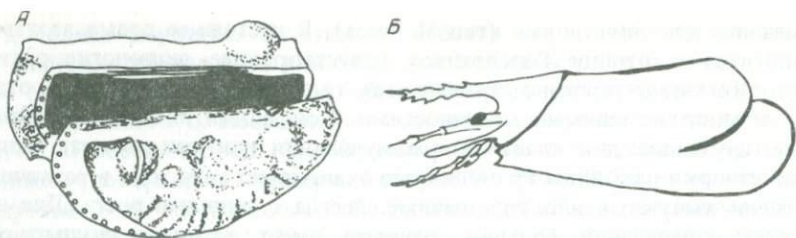


Рис. 31. Представители ископаемых (А — покрытая сложной скульптурой раковина рода *Veirychia* с раздвинутыми створками) и современных (Б) остракод

ные фасеточные глаза. Функцию осязания выполняют щетинки поровых каналов. Остракоды раздельнополы.

Мягкие части тела остракоды прикрыты твердой защитной оболочкой — двустворчатой раковиной (рис. 31). Раковины разнообразных форм — яйце-, бобо-, шаро-, веретеновидные. Створки их, сочленяющиеся с помощью сложной системы мускулов, могут быть равными или неравными, симметричными или несимметричными, гладкими или со сложной скульптурой. У остракод проявляется *половой диморфизм*, т.е. раковины самцов и самок резко различаются по форме, размерам и скульптуре. Раковины молодых форм (молоди) отличаются незначительными размерами, обычно гладкие; они не пригодны для определения возраста.

Экология и тафономия. Современные остракоды обитают в морских и континентальных водоемах, включая подземные, а также на суше. Морские остракоды тяготеют к прибрежным участкам водоемов, очень часто они селятся на водорослях. Наиболее благоприятны для этих животных илистые осадки, что вызвано высоким содержанием в них питательных веществ. В песчаных осадках остракоды отмечаются редко.

Континентальные остракоды встречаются в соленых и пресных озерах, реках, ручьях, прудах, лужах и в пересыхающих водоемах. Последнее возможно потому, что остракоды долгое время могут находиться в состоянии анабиоза. Среди морских и пресноводных форм различают стено- и эвритопные. Основной пищей остракод служат мелкие растения и животные, органический детрит, трупы животных, слизь водорослей.

В палеозое преобладали морские остракоды, обитавшие в прибрежном мелководье. Форма раковины косвенным образом указывает на условия жизни. Гладкая вытянутая, приостренная на концах раковина может свидетельствовать о способности плавать. Раковина с выступами и буграми говорит о придонном образе жизни.

В ископаемом состоянии раковины остракод нацело замещаются кальцитом. Движениями воды они могут отсортировываться по величине, переноситься и захораниваться далеко от места первона-

чального обитания. Палеозойские остракоды очень часто связаны с глинистыми битуминозными известняками. Значительные скопления раковин этих животных отмечаются в алевролитах и аргиллитах, чередующихся с прослоями каменного угля.

Геологическое значение. Остракоды широко используются для установления возраста отложений, так как они характеризуются повсеместным распространением в осадках различного типа и быстрой изменчивостью во времени. Мелкие размеры раковин делают их особенно ценной группой при изучении керна буровых скважин. Остракоды являлись породообразующими в девоне, карбоне и раннем мелу, а в континентальных условиях — в палеогене и плейстоцене. Анализ комплексов остракод позволяет восстановить условия среды их обитания.

Методика изучения. Для изучения и определения остракоды должны быть выделены из породы, что выполняется в зависимости от характера породы и раковины отмучиванием, прокаливанием, сплавлением, растворением в кислоте или препарированием вручную. Изучаются раковины под бинокулярной лупой.

НАДКЛАСС ТРАСНЕАТА. ТРАХЕЙНЫЕ

Класс Insecta . Насекомые

Насекомые — один из самых разнообразных классов членистоногих. Однако ископаемые представители изучены еще слабо: остатки их неполные и немногочисленные. Тем не менее они описывались еще в долиннеевское время (находки в янтаре). Чаще всего сохраняются в ископаемом состоянии крылья насекомых, и по их строению различаются отряды.

Распространение насекомых совпадает с распространением наземной флоры. Только крайне полярные и высокогорные области лишены их; они не обитают и в морях, но в морских осадках могут захораниваться. Насекомые разных климатических зон резко отличаются друг от друга, именно они дают обильный материал для географического районирования материков. По образу жизни представители этого класса делятся на водных и воздушных.

Использование остатков насекомых для определения возраста горных пород затруднено редкостью находок, хотя в последнее время количество их увеличивается, в основном в результате проведения работ в МНР и КНР.

Самые древние насекомые обнаружены в породах карбона и перми (Урал, Кузбасс, Архангельская область). Более широко известны мезозойские насекомые (юг Сибири, МНР, КНР, Западная Европа), а наиболее детально изучены юрские. Палеогеновые и неогеновые формы слабо изучены, хотя и многочисленны. В последние годы крылья жесткокрылых жуков успешно используются для расчле-

нения шейстоценовых отложений и палеоклиматических реконструкций. В Советском Союзе большой вклад в развитие палеознтомологии внесли А.В. Мартынов, Б.Б. Родендорф, О.М. Мартынова, Е.Э. Беккер-Мигдисова и др.

НАДКЛАСС CHELICERATA. ХЕЛИЦЕРОВЫЕ

Класс Scorpionomorpha. Скорпионообразные

Отряд Eurypterida. Эвриптериды

Среди хелицеровых в ископаемом состоянии обычно встречаются представители класса Scorpionomorpha (скорпионообразные), а среди последних – отряда Eurypterida (эвриптериды). Большинство известных Eurypterida – небольшие водные животные – 10–20 см длиной, но у отдельных длина тела достигает 180 см. Покровы тела имеют различную плотность, пронизаны многочисленными осязательными волосками. Головная часть панциря – *просома* – несколько выпуклая разнообразной формы. В ее верхней части находятся сложные глаза различной величины. На просоме же располагается шесть пар

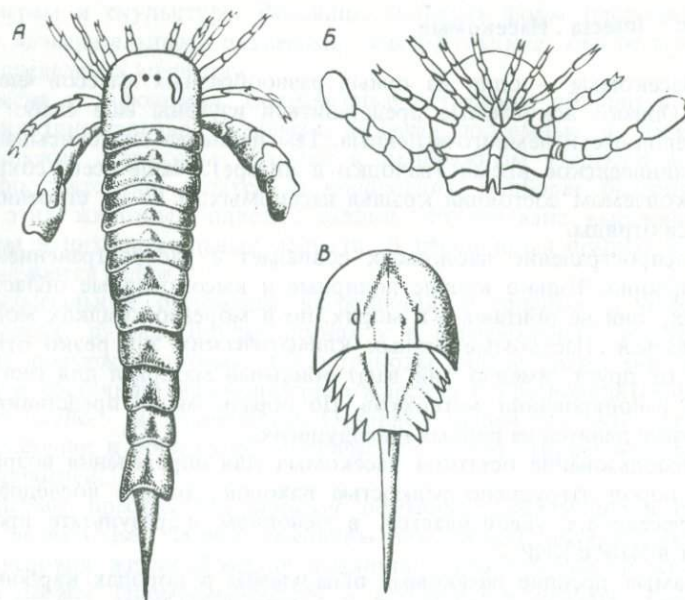


Рис. 32. Ископаемые (А – Б) и современные (В) хелицеровые: А–Б – *Eurypterus* (вид со спинной – А и брюшной – Б стороны; отчетливо различимы деление тела на головную, туловищную и хвостовую части, хорошо развитые конечности и их центральная пара – хелицеры, или щупальца); В – *Limulus* (мечехвост; вид со спинной стороны)

конечностей, окружающих рот (рис. 32). Одна пара конечностей захватывает пищу. Эти хватательные конечности называются *хелицерами*. Следующие пять пар выполняют функции передвижения — *ходильные ноги*. Иногда шестая пара конечностей приспособлена для плавания — *весельные ноги*. Eurypterida жили в пресных и солоновато-водных водоемах. Они были донными обитателями: ползали, ходили по дну, иногда плавали. Распространение — ордовик — пермь.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте общую характеристику трилобитообразных.
2. Какой образ жизни вели трилобиты?
3. Каково геологическое значение трилобитов?
4. Какие признаки доказывают принадлежность рода *Esteria* к подклассу Crustaceomorpha?
5. Каков образ жизни у представителей рода *Balanus*?
6. Дайте характеристику Ostracoda.
7. Охарактеризуйте геологическое значение насекомых.
8. Какие хелицеровые Вам известны?

ТИП MOLLUSCA МОЛЛЮСКИ, ИЛИ МЯГКОТЕЛЫЕ

Моллюски являются одной из наиболее многочисленных групп высших многоклеточных животных. В настоящее время насчитывается около 100 000 современных и ископаемых видов. Мягкое тело моллюсков не сегментировано. У большинства организмов этого типа оно состоит из головы, туловища и ноги, но голова и нога не всегда четко выделяются. На голове имеются рот, иногда глаза и другие органы чувств. Туловище бывает двусторонне-симметричным или спирально-закрученным. Оно содержит ряд внутренних органов, защищено снаружи раковиной, вещество для образования которой выделяется мантией.

Начальные стадии развития моллюсков (онтогенез) напоминают развитие кольчатых червей (Annelida). Вероятно, предками моллюсков были малочленистые кольчатые черви.

подавляющее большинство моллюсков водные, преимущественно морские животные, но известны и наземные формы.

В настоящее время моллюсков делят на два подтипа — Amphineura (боконервные) и Conchifera (раковинные). Представители раковинного подтипа наиболее важны для палеонтологии, поэтому приводится их детальная характеристика.

Моллюски принадлежат к числу животных, имеющих весьма древнее происхождение — известны с начала кембрия. Они широко распространены во времени и пространстве, поэтому их изучение играет важную роль для познания эволюции (развития) органического мира и для определения возраста пород, содержащих их остатки.

Подтип Conchifera (раковинные) включает четыре класса: Bivalvia

(Lamellibranchiata, Pelecypoda — двустворки (пластинчатожаберные, топорonoгие); Scaphopoda — лопатоногие; Gastropoda — брюхоногие; Cephalopoda — головоногие.

ПОДТИП CONCHIFERA. РАКОВИННЫЕ

Класс Bivalvia (Lamellibranchiata, или Pelecypoda). Двустворки (пластинчатожаберные, или топорonoгие)

Тело двусторонне-симметричное, лишенное головы, покрытое мантией и известковой двустворчатой раковиной. Нога у большинства моллюсков развита хорошо, но у некоторых двустворок она редуцируется.

Строение мягкого тела. Нога — удлиненное мускулистое образование, размещающееся на брюшной стороне туловища, служащее для ползания, закапывания, сверления. У некоторых двустворок она снабжена дисковидной ползательной подошвой, у большинства обладает килевидной, языкообразной формой. Двустворки, переходящие к прикрепленному образу жизни, лишены ноги (роды *Mytilus*, *Ostrea*). У двустворок отмечается так называемый *биссусный аппарат*, находящийся либо в ноге, либо в задней части туловища. Биссусный аппарат — это щелевидная полость с довольно крупной железой, выделяющей жидкость, быстро застывающую в воде в виде прочных *биссусных нитей*, которыми раковина моллюска прикрепляется к субстрату.

Туловище располагается над ногой, в нем имеется пищеварительная система (рот, пищевод, желудок, кишечник, анус), кровеносная система (сердце и кровеносные сосуды), упрощенная нервная система в виде нервных узлов, выделительная и половая системы.

Мягкое тело моллюсков окружено кожистой оболочкой — *мантией*. У многих двустворок складки мантии, подходя к краю раковины, плотно прилегают друг к другу, формируя *мантийную полость*, которая только в определенных местах сообщается с внешней средой. Так, у обычной обитательницы водоемов средней полосы — беззубки — мантия не смыкается в двух участках, расположенных друг над другом в заднем конце тела, образуя два *сифона*: нижний — жаберный, в который поступает вода, и верхний, через который вода выходит. Мантия раздвигается и в области, где находится нога. Края ее могут срастаться почти по всей длине — кроме сифонов и отверстия для ноги. В этих случаях сифоны, особенно у зарывающихся форм, превращаются в довольно длинные трубки. У некоторых моллюсков (род *Pecten* — морской гребешок) мантия открытая, благодаря чему во внутреннюю полость свободно проникает вода. Мантийная полость заполнена жидкостью, близкой по составу к плазме крови. В этой полости размещаются многочисленные, сложно устроенные жабры.

Палеонтологу редко представляется возможность изучать мягкое

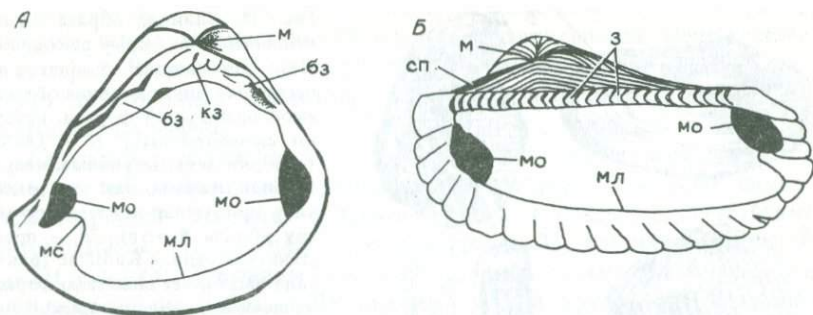


Рис. 33. Элементы внутреннего строения двусторчатых моллюсков:

А — *Mastra* (правая створка), Б — *Arca* (левая створка): м — макушка; з — зубы; бз — боковые зубы; кз — кардинальный зуб; мо — мускульные отпечатки; мл — мантийная линия; мс — мантийный синус; сп — площадка, к которой прикреплялась связка

тело, так как обычно оно не сохраняется в ископаемом состоянии, поэтому основное внимание сосредотачивается на изучении раковины.

Строение скелета (раковины). Над мантией у всех двустворок располагается защитный орган — раковина, состоящая из двух отдельных частей — створок, соединенных друг с другом на спинной стороне при помощи *лигамента (связки)* и *замка*. Створки раковины автоматически раскрываются благодаря упругости лигамента, растягивающего створки, а закрываются (смыкаются) при помощи мускулов-замыкателей — *аддукторов*. Мускулы-аддукторы оставляют на внутренней стороне створок характерные мускульные отпечатки (рис. 33). Прочность и постоянство направлений смыкания обеспечиваются замочным аппаратом, или замком. Величина и форма раковин весьма значительно варьируют. Соотношение створок тоже непостоянно.

Раковина образуется на самых ранних стадиях развития — на стадиях личинки — в результате деятельности специальной *раковинной железы*. С ростом личинки первичная тонкая пластинка увеличивается в размерах и изгибается. Время формирования раковины может длиться от нескольких дней до месяца и более.

Размеры раковин изменяются в широких пределах — от долей миллиметра почти до метра. Величина взрослых экземпляров определенного рода относительно постоянна, но это постоянство наблюдается у тех особей, которые живут в сходных условиях. Величина раковины и толщина створок могут служить косвенным доказательством благоприятных или неблагоприятных климатических условий. Так, крупные и массивные раковины характерны для тепловодных бассейнов.

Размеры раковины изменяются по мере роста. О возрастных изменениях можно судить по линиям нарастания, которые хорошо заметны на поверхности створок.

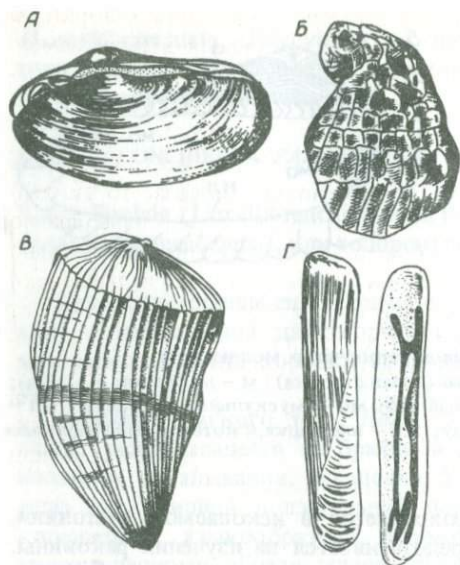


Рис. 34. Влияние образа жизни моллюсков на форму раковины: *A* — *Unio* (моллюск ползает по песчаному дну, раковина обтекаемой правильной формы, створки симметричны); *B* — *Ostrea* (створки асимметричные, неправильной формы, так как раковина прирастает к каменистому дну вблизи берега); *B* — представитель отряда *Rudictae* (раковина имитирует внешнюю форму одиночного коралла, прикрепляется к субстрату, двустворки этой группы участвуют в рифообразовании), *Г* — *Solen* (при помощи тонкостворчатой раковины с режущими краями моллюск может всверливать в прибрежные скалы и укрываться в норке во время отлива)

Форма раковины является одним из основных признаков при определении рода и вида, поэтому ее характеристике уделяется много внимания. Известны раковины шаровидные или близкие к ним (*Cardium* и др.), конические и конусообразные (группа рудистов), уплощенные, дисковидные (*Platygena*), черенковидные (*Solen* — рис. 34). Иногда раковины обладают сложной формой, представляющей собой комбинацию различных геометрических тел, как правило, со сферической поверхностью.

Очертания створок. Изучив форму и установив размеры раковины, переходят к характеристике очертания створок. Равносторонними называют такие створки, у которых макушка (место начала роста створок) равно удалена от переднего и заднего краев. При смещении макушки к одному из краев раковины возникает неравносторчатость. Она резко выражена у форм, ведущих неподвижный образ жизни, лежащих на грунте или прикрепляющихся к нему (*Ostrea*, рудисты).

Равносторонние и неравносторонние створки имеют различные очертания (округлые, овальные, эллиптические и т.д.). Края их часто переходят друг в друга очень плавно, образуя непрерывную дугу.

Соотношение створок. У пластинчатожаберных принято различать правые и левые створки. Если раковины пассивно лежат на дне или прикрепляются к нему, то выделяют нижнюю и верхнюю створки. Чтобы определить, какая створка левая, а какая правая, раковину или отдельную створку ориентируют макушкой вверх и передним концом вперед, тогда створка, находящаяся справа или обращенная внешней стороной направо, будет считаться правой.

Макушкой (см. рис. 33) называется начальная часть створки, в той или иной степени обособленная и расположенная вблизи замочного края. Чаще всего макушки загнуты вперед и наклонены к плоскости двусторонней симметрии, но иногда они повернуты назад или спирально закручены.

Скульптура наружной поверхности — это сумма всех элементов рельефа, наблюдающихся на поверхности створок. Чаще всего скульптура выражена *ребрами*. Различают ребра радиальные, лучеобразно расходящиеся от макушки, и концентрические, идущие параллельно краям створок. Раковины могут иметь либо только радиальные или концентрические ребра, либо сочетание тех и других. Ребра бывают отдельными (дихотомирующими), а также двух-, трех- и многораздельными. У некоторых раковин (*Trigonia*) отмечаются косые ребра, при пересечении которых с радиальными или концентрическими создается своеобразная скульптура. У многих пластинчатожаберных, помимо ребер, наблюдаются еще и *складки* — концентрические или радиальные волнообразные изменения выпуклости створок.

Элементы внутреннего строения раковины. След прикрепления мантии к створке называется *мантийной линией*. Она может быть углубленной, или поверхностной, волнистой или ровной, сплошной или прерывистой, пунктирной.

У ряда родов мантия отодвигается от края раковины, образуя изгиб, или *мантийный синус*. Иногда его форму бывает трудно охарактеризовать словесно. В этом случае приводят его зарисовку.

На створках под макушкой на так называемой замочной площадке у многих пластинчатожаберных имеется углубление, к которому при жизни животного прикрепляется *связка*, или *лигамент* — пластинчатое хрящевидно-мышечное образование, которое выдерживает все виды напряжений (растягивающих, сжимающих и свертывающих).

Прочное смыкание створок и сохранение их постоянного положения друг относительно друга обеспечивается *замочным аппаратом*, или *замком*. Строению замка придается большое значение при родовых и видовых определениях. Различают следующие типы замков (рис. 35):

1) таксодонтный (рядозубый); зубы многочисленные, чередующиеся с зубными ямками, расположенные на обособленной замочной площадке;

2) гетеродонтный (разнозубый); немногочисленные, различные по величине и форме зубы отделены друг от друга зубными ямками; зубы, расположенные под макушкой (так называемые кардинальные) — короткие, перпендикулярные замочному краю, а расположенные по краям замочной площадки (латеральные, или боковые) — удлиненные, параллельные замочному краю;

3) схизодонтный (шизодонтный, расщепленнозубый); в отличие от гетеродонтного, кардинальный зуб замка данного типа усложнен поперечными бороздками или насечками;

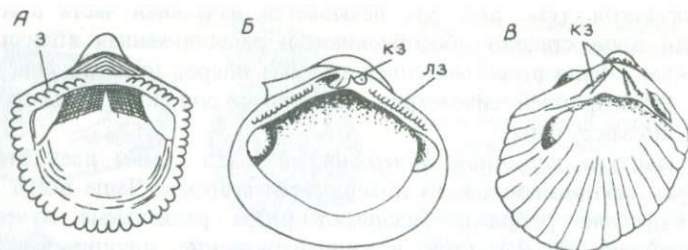


Рис. 35. Некоторые типы замочного аппарата двустворок:

А — таксодонтный — все зубы (з) равноценны (род *Pectunculus*); Б — гетеродонтный (кз — кардинальный, лз — латеральный зубы; род *Syrena*); В — схизодонтный (кардинальный зуб расщеплен; род *Neotrigonia*)

4) десмодонтный (связкозубый); настоящие зубы, как правило, отсутствуют; для поддержания связки имеются лопатовидные или ложечкообразные выступы, усложненные с боков зубовидными бугорками;

5) дизодонтный (беззубый); в большинстве случаев характеризуется отсутствием ясно выраженных зубок, однако на протяжении всей жизни могут присутствовать маленькие поперечные образования — первичные зубчики и первичные пластины; створки раковины скрепляются внутренней связкой и мускулами-замыкателями, задний мускул развит гораздо сильнее переднего (последний может быть полностью редуцирован).

Специфические признаки. В ряде случаев для точного определения родовой и видовой принадлежности изучают отпечатки поддерживающих жабры и сердце мускулов, которые сохраняются у некоторых форм. В тесной зависимости от условий обитания находится так называемое *зияние*, т.е. неполное смыкание створок на одном, либо на обоих концах раковины. Обычно зияние характерно для зарывающихся форм (*Solen*).

Классификация двустворок.

В данной работе приводится характеристика только некоторых, наиболее распространенных отрядов моллюсков.

Отряд Taxodonta (рядозубые). Раковины равносторчатые. Замочный край с многочисленными зубами, почти одинаковыми по размерам. Замок таксодонтного типа. Имеется связка. Морские животные, реже обитатели пресных вод. Распространение — кембрий (?), ордовик — ныне. Типичными представителями отряда являются *Nucula* (девон — ныне), *Leda* (силур — ныне), *Yoldia* (плейстоцен — ныне), *Arca* (юра — ныне).

Отряд Anisomyaris (неравномускульные). Раковины неравносторчатые. Замок дизодонтного типа (беззубый). Имеется связка. Задний мускул развит сильнее переднего; последний часто редуцирован. Ман-

тийный синус не выражен. Прикрепление либо при помощи биссуса, либо путем прирастания. Морские, солоновато- и пресноводные животные. Распространение — ордовик — ныне. Характерные представители — *Pteria* (силур — ныне) *Pseudomonotis* (девон — пермь), *Monotis* (триас — юра), *Halobia* (триас), *Aucella* (юра), *Pecten* (силур — ныне), *Ostrea* (триас — ныне).

Отряд Schizodonta (расщепленозубые). Раковины равностворчатые или неравностворчатые. Имеется связка. Мантийная линия без синуса. Замок шизодонтный. Морские и пресноводные формы. Распространение — ордовик — ныне. Наиболее типичные представители — *Trigonia* (триас — мел), *Unio* (палеоген — ныне).

Отряд Heterodonta (неравнозубые). Раковины чаще равностворчатые. Замок гетеродонтный. Имеется связка. Мускульные отпечатки почти равные. Мантийная линия цельная или с синусом. Морские, солоновато- и пресноводные формы. Распространение — силур — ныне. Характерные представители — *Chama* (мел — ныне), *Cardium* (кайнозой), *Venus* (неоген — ныне).

Отряд Desmodonta (беззубые, или связкозубые). Раковина чаще неравностворчатая, без зубов или со слабо развитыми зубами. Связка внутренняя. Мускульные отпечатки почти равные, передний может быть редуцирован. Мантийная линия с синусом или цельная. Морские формы, часто закрывающиеся или сверлящие. Распространение — ордовик — ныне. Характерный род — *Pholas* (юра — ныне).

Отряд Rudistae (рудисты). Многочисленная (более 1000 видов) группа, характеризующаяся прикрепленным образом жизни. Раковина неравностворчатая, прикрепленная левой или правой створкой; прикрепленная створка вытянута в высоту, конусовидная или цилиндрическая, прямая или изогнутая, а свободная — уплощенная, крышечкообразная. Распространение — поздняя юра — мел.

Историческое развитие. Двустворчатые моллюски — животные весьма древнего происхождения. В ордовике они были уже широко распространены, по-видимому, время их появления не ранее кембрия. Раковины кембрийских (?) двустворок имели небольшие размеры, тонкие стенки, таксодонтный замок. В ордовике и силуре количество двустворок резко возрастает.

К самым древним относятся, вероятно, рядозубые — таксодонты. Это были преимущественно морские обитатели. В девоне возникают солоноватоводные формы, а в позднем палеозое — пресноводные. Формирование новых родов и семейств отмечалось до конца палеозоя, а в мезозое появляются новые отряды двустворок, в частности Rudistae, которые участвовали в рифообразовании. Следующее существенное обновление наблюдалось на рубеже мела и палеогена.

Экология и тафономия. Двустворки принадлежат к числу водных животных, существующих в морских, солоновато- и пресноводных водоемах. Взрослая стадия жизни моллюсков связана со дном водоема, т.е. они относятся к бентосной группе. Сравнительно малая под-

вижность большинства животных (скорость передвижения современных двустворок составляет 20—30 см в час) обуславливает их обитание на сравнительно небольшом участке дна при относительном постоянстве условий жизни. Во многих случаях двустворки могут быть хорошими индикаторами среды.

По способу питания двустворки делятся на четыре группы: фильтраторов, грунтоедов, "хищников" и древоточцев. Большинство принадлежит к первой группе. Фильтраторы извлекают пищу из воды, в которой она находится в виде взвешенного органического детрита или планктона. Грунтоеды добывают пищу непосредственно из грунта, который часто бывает обогащен микроорганизмами и полуразложившимся органическим детритом. "Хищники" — это своеобразные представители грунтоедов, существующие на относительно больших глубинах. Они зарываются в грунт, оставляя на поверхности свернутую в трубку часть мантии — сифон, снабженный чувствительными ресничками. При приближении мелких организмов сифон втягивает воду вместе с плавающими в ней личинками моллюсков и иглокожих, мелкими рачками.

Часть древоточцев избирает древесину как место обитания. Кроме того, древесина служит им пищей, моллюск пропускает ее через желудок.

По окончании личиночной стадии, как уже отмечалось, моллюски ведут придонный образ жизни. Они ползают по поверхности или лежат на дне на одной из створок. Большинство двустворок, живущих на дне, особенно в мелководных зонах, прикрепляются биссусом, оплетая биссусными нитями камни, раковины, иногда даже частицы донного грунта.

Особым типом приспособления к обитанию на дне в теплых водах является прикрепление путем цементации. В подобных случаях образуется массивная неравностворчатая раковина. В теплых морях мезозоя существовала большая группа прикрепленных двустворок, прираставших к грунту макушкой одной из створок (Rudistae). Иногда при массовом развитии они создавали поселения рифового типа.

Многие обитатели прибрежного мелководья приспособились к сверлению твердых пород на скалистом дне. Некоторые сверлильщики могут менять место обитания, но многие замуровывают себя внутри норок. На мягких мелкоиловатых грунтах широко распространены зарывающиеся двустворки.

Отдельные моллюски могут плавать непродолжительное время (*Pecten*), другие — прыгать при помощи реактивной струи.

Из закономерностей захоронения двустворок следует отметить следующие. В песках и конгломератах литорали содержится мелко раздробленный раковинный детрит, который аналогичен современным пляжным выбросам. По мере удаления от берега в песках и ракушнях двустворки захороняются в виде разрозненных створок,

отсортированных по размерам и окатанности. Чем дальше от волно-прибойной зоны, тем больше встречается целых раковин с двумя створками. Створки чаще всего ориентированы выпуклостью вверх и параллельно напластованию, что отвечает их наиболее устойчивому положению на дне (такой тип захоронения называется ракушечной мостовой). Для глубоководных отложений, представленных глинистыми осадками, характерно следующее: раковины различных возрастных стадий встречаются в них совместно, а в их расположении нет определенной ориентировки. Иногда подобные же тафоценозы* наблюдаются в замкнутых бухтах и заливах. Поэтому изучение особенностей захоронения ископаемых двустворок должно сопровождаться тщательными наблюдениями за другими группами фауны и изучением типа осадков.

Геологическое значение. Большинство исследователей отмечают, что развитие двустворок осуществляется различными темпами: наряду с медленно эволюционирующими группами, в скелете которых не происходило каких-либо значимых изменений в течение длительного геологического времени (таковы, например, *Pteria*, известные с ордовика и доныне), имеются и такие, которые существовали непродолжительное время (*Inoceramus* — юра — мел; периоды жизни отдельных видов кайнозойских двустворок — от 1 до 1,5 млн. лет). Работами Н.И. Андрусова, Л.Ш. Давиташвили доказано, что резкое изменение условий приводило к вымиранию многих родов и видов. Выжившие формы, приспособившиеся к изменениям, широко расселяются в бассейне.

Наиболее важными для определения возраста являются роды, виды и подвиды, широко распространенные в пространстве и существовавшие краткое геологическое время. Для выявления возраста палеозойских пород значение двустворок, по сравнению с другими беспозвоночными, невелико. В мезозое и кайнозое они вместе с брюхоногими составляли значительную часть биомассы, поэтому широко используются для установления возраста отложений этих периодов. Выяснение состава двустворок позволяет судить о характере бассейна (морской, солоновато-, пресноводный). При массовых скоплениях раковин в области мелководья образуются раковинные известняки (ракушняки), которые служат прекрасным строительным и отделочным материалом.

Методика изучения. Родовая и видовая принадлежность ископаемых двустворок определяется при детальном изучении особенностей строения (морфологии) раковины. Раковина извлекается из вмещающей породы, препарируется; затем исследуются ее формы и размеры, соотношение створок, их сочленение друг с другом, характер приракушечной части и зубной аппарат. В последнее время применяются

* Тафоценозы — сообщества захоронения.

более сложные методы: внутреннее строение раковин изучается в шлифах.

В познание моллюсков внесли вклад многие советские и зарубежные палеонтологи — Н.И. Андрусов, И.А. Коробков, Л.Ш. Давиташвили, А.Г. Эберзин, Л.А. Невеская и другие известные исследователи мезозойских и кайнозойских моллюсков. Палеозойские морские двустворки изучались Б.В. Наливкиным, пресноводные — О.А. Бетехиной.

Класс *Gastropoda*. Брюхоногие

Брюхоногие — животные с асимметричным телом, обособленной головой и хорошо развитой ногой с широкой плоской подошвой. Тело продолговатое с выпуклостью на спинной стороне. У большинства брюхоногих (гастропод) туловище прикрыто раковиной — спиральной или колпачкообразной. В туловище располагается основная масса внутренних органов, само оно помещается внутри мантийной полости и представляет собой спирально закрученный мешок, который при помощи мускулов прикрепляется к столбику внутри раковины — *колумелле*. У брюхоногих с колпачкообразной раковиной туловище прикреплено непосредственно к внутренней стороне раковины.

Гастроподы обладают пищеварительной, кровеносной, нервной, выделительной системами. Дыхание осуществляется либо жабрами, либо легкими. Животные раздельнополы.

Строение раковины. Раковина гастропод снаружи покрыта конхиолиновым или роговым слоем. Собственно раковина арагонитовая, реже кальцитовая. У некоторых гастропод сохраняется внутренний перламутровый слой.

Различают две группы раковин — завернутые и колпачкообразные. Наиболее разнообразны завернутые раковины. Они бывают *симметричные* (реже) или *асимметричные* (чаще, рис. 36). У симметричных раковин начальные обороты находятся в конусообразных углублениях, охватываемых последующими оборотами. Обычно это пелагические, свободно плавающие формы. Асимметричные раковины образуют различной высоты завиток, состоящий из отдельных оборотов. Последний оборот спирали называется собственно оборотом.

У многих современных брюхоногих раковина редуцирована. Так, у некоторых хищных пелагических гастропод раковина не несет защитных функций; она играет роль киля и облегчает плавание. Лишены раковины и многие наземные брюхоногие.

Раковины гастропод имеют отверстие, через которое происходит их сообщение с внешней средой. Оно называется устьем, или апертурой (см. рис. 36), может быть разнообразным по величине и форме. У ряда родов на краю устья может находиться вырез для прохода сифона — трубкообразного разрастания мантии, через которое вода подается к жабрам. Иногда устье закрывается крышечкой. Края устья,

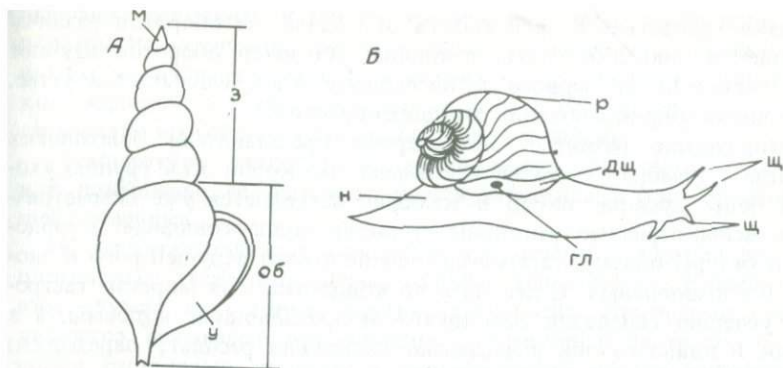


Рис. 36. Основные элементы строения раковины (А) и мягкого тела (Б) асимметричных гастропод:

А – *Tortisipha*, Б – *Helix pomatica*: м – макушка, з – завиток, об – оборот, у – устье, р – раковина, н – нога, щ – щупальца, дщ – дыхательная щель, гл – глаз

или контур, образуют *околоустье*, или *перистому*. У колпачкообразных форм устье занимает все основание раковины. По характеру перистомы выделяют *голостомную* (с цельной перистомой) и *сифоностомную* (с каналом для сифона) группы гастропод.

Величина раковины. Для взрослых особей гастропод, находящихся в строго определенных условиях, характерно постоянство величины раковины. С изменением условий величина раковины меняется. Раковины пресноводных гастропод, обитающих в верховьях рек, где температура ниже, намного мельче раковин, живущих в низовьях. Прибрежные морские брюхоногие более крупные, чем глубоководные. Имеется и возрастная изменчивость.

Форма раковин. Как уже отмечалось, наиболее широко распространены завернутые раковины (см. рис. 36). Завивание может происходить как по часовой стрелке (вправо), так и против нее (влево). Большинство раковин принадлежит к правозавернутым.

Общее очертание раковины зависит не столько от направления завивания, сколько от характера самих оборотов (рис. 37). Раковины, обороты которых нарастают равномерно, имеют форму, близкую к конической. Обороты могут быть выпуклые, уплощенные, вогнутые

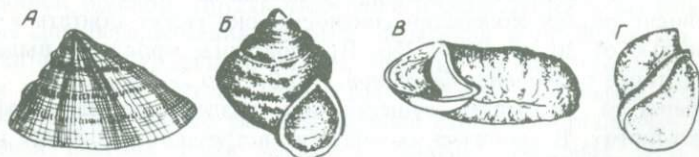


Рис. 37. Различные формы раковин современных и ископаемых брюхоногих: А – колпачковидная (*Patella*), Б – конусоспиральная – вид со стороны устья (*Pleurotomaria*), В – плоскоспиральная (*Planorbis*), Г – яйцевидная (*Limnea*)

или даже угловатые. В зависимости от количества оборотов различают мало- и многооборотные раковины. Характер оборотов изучают последовательно от первого к последнему, где располагается устье. *Шов* — линия соприкосновения соседних оборотов.

Историческое развитие. Достоверные представители брюхоногих известны с кембрия, хотя не исключено, что корни этой группы уходят в более древние эпохи. В кембрии встречаются уже симметричные и асимметричные раковины, а также колпачковидные. В ордовике и силуре, однако, гастроподы еще не играют ведущей роли в биомассе беспозвоночных. С девона и до конца палеозоя морские гастроподы успешно осваивали солоновато- и пресноводные водоемы, а в мезозое и кайнозое они испытывают настоящий расцвет, переходя из морской среды в пресную и наземную.

Экология и тафономия. Большинство брюхоногих моллюсков обитает в морях с нормальной или близкой к ней соленостью, населяя прибрежные и мелководные участки морских бассейнов. Однако отдельные виды могут существовать и на абиссальных глубинах. Для взрослых особей обычен донный образ жизни; в личиночной стадии все брюхоногие находятся в воде во взвешенном состоянии (планктон).

Брюхоногие очень чувствительны к типу берега и характеру морского дна. На скалистом берегу, у самой границы прилива, обитают *Patella* (см. рис. 37, А). На песчаном дне живут роды, у которых проявляются особенности скульптуры (выросты и шипы), позволяющие сопротивляться движению воды, наблюдается разрастание перистомы, уплощается основание раковины, увеличивается ее массивность и толстостенность. На илистом берегу предпочитают селиться хищные брюхоногие, пищей для которых служат зарывающиеся двустворки. Большинство брюхоногих тяготеет к сублиторальной зоне (0–70 м). В батимальной зоне (от 200 до 1000–1700 м) обитают исключительно сифонотомные формы. Для абиссали гастроподы не характерны.

Брюхоногие, дышащие легкими, могут существовать при самых различных температурах. Современные легочные брюхоногие живут от Гренландии до Сахары. Они легко переносят резкие колебания температуры благодаря способности впадать в спячку в неблагоприятных условиях. Наземные и пресноводные брюхоногие в большинстве случаев являются растительноядными организмами. Морские моллюски не переносят резких колебаний солености, они могут обитать в воде с соленостью от 20 до 40–45 ‰. Пресноводные моллюски выдерживают некоторое осолонение бассейнов — от 0,03 до 2–3 ‰.

Температура оказывает существенное воздействие на морфологию брюхоногих. В тропических областях встречаются наиболее крупные формы. Это объясняется тем, что в морях этого пояса возрастает скорость выпадания CaCO_3 , что дает обильный материал для строительства раковины. Понижение температуры приводит к уменьшению

величины раковины. В теплых тропических морях гастроподы разнообразны по количеству родов и видов, но количество особей одного и того же вида невелико. В холодных морях отмечается обратная закономерность: количество родов и видов незначительно, тогда как количество особей достигает колоссальной величины.

Температура влияет и на размножение брюхоногих: понижение или повышение ее вызывает гибель зародыша и уже сформировавшейся личинки.

К растительноядным относятся все наземные гастроподы. Среди плотоядных гастропод сильно развито хищничество. Пищей хищникам служат двустворки, другие брюхоногие. Примерами всеядных являются некоторые пресноводные современные гастроподы, питающиеся растениями, трупами и экстрементами других животных, моллюдой рыб, икрой и т.д.

Некоторые брюхоногие ведут пелагический, свободно плавающий образ жизни. Обычно это хищники, раковина у них почти редуцирована и представляет собой своеобразный киль, нога уплощена и приспособлена для плавания.

Геологическое значение. Брюхоногие используются для установления возраста мезозойских и главным образом кайнозойских отложений. Палеозойские гастроподы еще слабо изучены. Брюхоногие быстро реагируют на изменение внешней среды изменением морфологии раковины, что способствует уточнению палеогеографической обстановки прежних эпох.

Методика изучения. Для определения брюхоногих раковина должна быть извлечена из породы; затем выясняется и описывается ее форма, проводятся замеры. Особенно большое внимание уделяется характеристике устья и скульптуры.

Изучением гастропод занимались многие советские палеонтологи — Л.И. Давиташвили, В.П. Востокова, В.Ф. Пчелинцев, И.А. Коробков и др.

Класс Cephalopoda. Головоногие

К головоногим относятся моллюски, обладающие двусторонней симметрией, хорошо обособленными головой и ногой. Часть ноги превращается в воронку, расположенную на брюшной стороне тела. С помощью воронки животное движется, выбрасывая через нее воду из мантийной полости. Другая часть ноги преобразуется в щупальца, служащие для передвижения, защиты, нападения и т.д. Щупальца группируются вокруг головного отдела, нередко на них находятся присоски и крючочки. Ротовое отверстие снабжено роговыми челюстями. У головоногих высоко развиты нервная система и органы чувств. Кровеносная система почти замкнута. Дыхание жаберное, выделение с помощью почек. Головоногие раздельнополы.

Большинство вымерших головоногих имеет раковину в виде конуса, рога, спирали. Раковина подразделялась на камеры поперечны-

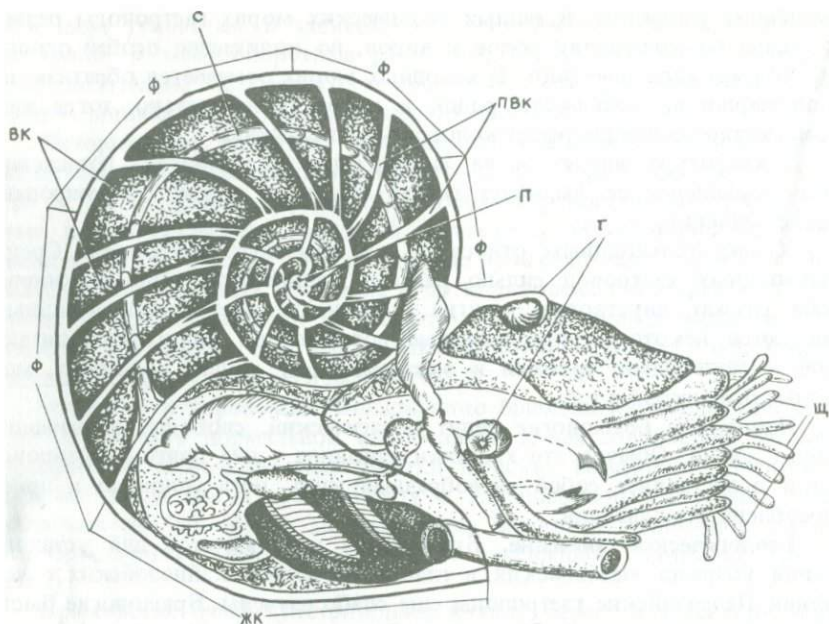


Рис. 38. Строение представителей современных головоногих (*Nautilus*): жк – жилая камера; ф – фрагмокон; вк – воздушные камеры; с – сифон; пвк – перегородки воздушных камер; п – первичная камера – протоконх; г – глаза; щ – щупальца

ми перегородками, в последней камере – жилой – помещалось тело моллюска (рис. 38). У некоторых ископаемых и современных форм наружная раковина превратилась во внутреннюю, редуцировалась почти полностью. В зависимости от характера раковины класс Cephalopoda делится на два подкласса – Ectocochlia (наружнораковинные) и Endocochlia (внутрираковинные). Все головоногие – морские животные.

Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные

Наружная раковина головоногих обладает самой разнообразной формой, разделена поперечными перегородками на камеры; тело моллюска помещается в последней камере, а остальные заполняются смесью газов, выделяемых животными. Все камеры сообщаются между собой посредством сифона (см. рис. 38).

Строение мягкого тела может быть изучено на примере современного наутилуса (род *Nautilus*). Все Ectocochlia – обитатели морей с нормальной соленостью. Этот подкласс делится на несколько надотрядов, из которых наибольшее значение имеют Nautiloidea и Ammonoidea.

Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи

Наутилоидеи — головоногие с наружной раковиной, коротким мешковидным телом, значительным числом небольших щупалец и воронкой (см. рис. 38). Устье от широкого округлого до щелевидного. Перегородки между камерами прямые, реже изогнутые. Соответственно прямые и перегородочные линии. Сифон чаще всего находится в центре раковины, имеет двуслойную оболочку. У некоторых моллюсков имеются специальные отложения как внутри жилых камер, так и внутри сифона.

Распространение — кембрий — ныне.

История изучения. Наутилоидеи были известны со времен Аристотеля. Их исследовали ученые XVI и XVII вв. Как правило, в ранних работах ископаемые и современные наутилоидеи рассматривались совместно. До середины XIX в. авторы описывали ископаемый материал Западной Европы и Северной Америки (И. Барранд, Д. Холл и др.). Начиная с 60 г. XIX в. в связи с развитием эволюционных идей были предприняты попытки построения филогенетической классификации наутилоидей (А. Хайетт, К. Тейхерт). На современном этапе ученые делают попытки изучить мягкое тело этих животных, выяснить особенности онтогенеза отдельных форм, исследовать ранние (эмбриональные) стадии развития; определенное внимание уделяется проблемам захоронения и образу жизни наутилоидей.

Строение и состав раковины. Как и у других моллюсков, раковина наутилоидей состоит из наружного органического слоя — *периостракума*, следующего за ним фарфоровидного и внутреннего — перламутрового. Органический и перламутровый слои в ископаемом состоянии сохраняются редко.

Среди ископаемых наутилоидей преобладают формы с прямой раковиной, реже встречаются рого-, яйцевидные, спирально-свернутые. Последние разделяются на *планоспиральные* (свернутые в одной плоскости) и *турбоспиральные* (свернутые по принципу винта). Среди планоспиральных также различают раковины двух типов. К первому относятся *необъемлющие*, или *эволютные*, раковины; в этом случае каждый последующий оборот не закрывает предыдущий. Второй тип включает *объемлющие*, или *инволютные*, раковины, каждый последующий оборот которых закрывает не только предыдущий, но и все более ранние обороты. Наблюдаются также раковины промежуточного типа, которые на ранних стадиях могут развиваться как эволютные, а на более поздних — как инволютные.

Под *скульптурой раковин* понимают линии их нарастания в виде тонких поперечных струек и разнообразные ребра.

Камеры и камерные отложения. Воздушные камеры одинаковы по форме, несколько отличаются друг от друга только по размерам, а жилая обычно расширяется к устью. У наутилоидей с прямой раковиной жилая камера может иметь значительную длину. Мягкое тело

животного прикреплялось к стенкам жилой камеры рядом мускульных элементов.

Стенки воздушных камер бывают утолщены. Как правило, эти дополнительные отложения тяготеют к вентральной, или брюшной, стороне раковины. Функции их не ясны: предполагают, что они уравновешивали раковину и давали возможность животному плавать в горизонтальном положении.

Перегородки, разделяющие внутреннюю полость раковины, в простейшем случае направлены вогнутостью в сторону ее устья; иногда перегородки изгибаются, приобретая седловидный или складчатый характер. *Перегородочной линией* называется линия соединения края поля перегородки с внутренней поверхностью стенки раковины. Перегородочные линии, как и перегородки, могут быть простые и изогнутые. Изгибы перегородочной линии, обращенные к устью вогнутой стороной, называются *лопастями*, а обращенные к устью выпуклой стороной, — *седлами*. Вся перегородочную линию нередко именуют *лопастной*.

Сифон. Задний конец тела наутилоидей оттянут в виде шнуrowидного или конического образования, окруженного оболочкой, сохраняющейся в ископаемом состоянии. Это образование получило название сифона. Он проходил через отверстия всех перегородок, соединяя между собой все воздушные камеры, начиная от первой. Положение сифона внутри раковины может быть различным: он может размещаться в центре раковины или (реже) несколько эксцентрично. Внутри сифона иногда появляются дополнительные отложения, утолщающие его стенку.

Историческое развитие. В нижнекембрийских отложениях обнаружены раковины (роды *Volbortella*, *Salterella*), которые отдельные исследователи относят к наутилоидеям. Из среднего кембрия известен род *Vologdinella*. Некоторые палеонтологи отрицают принадлежность этих родов к наутилоидеям. В позднем кембрии существовали несомненные наутилоидеи, установленные в КНР, СССР (Сибирь) и Северной Америке. Кембрийские наутилоидеи мелкие, со сжатым поперечным сечением и широким сифоном. Своего расцвета наутилоидеи достигли в ордовике — в этот период появились все известные отряды и семейства, увеличились размеры раковин, более разнообразными стали их форма, скульптура и строение сифона. В девоне, карбоне и перми количество наутилоидей несколько сокращается. В мезозое и кайнозое они представлены только одним отрядом. Современные наутилоидеи пользуются крайне ограниченным распространением.

Экология и тафономия. В настоящее время наутилоидеи обитают только в тропической зоне западной части Тихого океана (о-ва Фиджи, Новая Гвинея, Новые Гебриды, Новая Каледония, Филиппины), но их пустые раковины разносятся течениями и встречаются у берегов Японии, Индии, Австралии и даже Мадагаскара. Наутилусы живут на

глубинах от нескольких метров до 500–700 м. По способу питания они относятся к хищникам и большей частью ведут придонный образ жизни, хотя являются хорошими пловцами. Кайнозойские и мезозойские формы по образу жизни мало отличались от современных.

Образ жизни палеозойских наутилоидей труднее реконструировать. Считают, что прямые наутилоидеи жили в мелкой воде, активно плавали, находясь в горизонтальном положении (на брюшной стороне имеются внутрикамерные отложения, а на спинной сохраняется цветной орнамент). Некоторые наутилоидеи вели планктонный образ жизни или ползали по дну.

Захоронением на месте жизни можно считать только такое, в котором отмечаются раковины особей различного возраста — от юных до взрослых. Наутилоидеи встречаются в захоронениях совместно с аммоноидеями. Спирально свернутые раковины наутилоидей захораниваются единичными экземплярами и скопления не образуют.

Биологическое и геологическое значение. Наутилоидеи являются единственной группой головоногих, существующих с кембрия (?) и поныне. Все остальные головоногие, вероятно, произошли от этих проблематичных древних кембрийских форм. Значение наутилоидей для определения возраста отложений в разные отрезки геологического времени различно. Оно очень велико для ордовика и силура, несколько меньше для девона. Позднепалеозойские (карбоновые и пермские) наутилоидеи не играют важной роли, так как они редко встречаются в массовом количестве. Из мезозойских наутилоидей к наиболее значимым относятся меловые крупные формы. Палеогеновые и неогеновые наутилоидеи сравнительно редки и поэтому не привлекают внимания исследователей.

Методика изучения. Раковина прежде всего должна быть полностью очищена от вмещающей породы, отпрепарирована. При видовых определениях изготавливаются пришлифовки и шлифы с целью изучения особенностей строения сифона, газовых и жилой камер, расположения внутрикамерных и внутрисифонных отложений.

Известными исследователями наутилоидей в нашей стране являются Ф.А. Журавлева, И.А. Коробков, В.Н. Шиманский и др.

Надотряд *Endoceratoidea*. Эндоцератоидеи

У эндоцератоидей раковины прямые, редко слабоизогнутые, длинно- или короткоконические с круглым, овальным или несколько иным поперечным сечением, разной величины — до 3–4 м и даже 9,5 м в длину, диаметром 5–15 см и более. В захоронениях обычно встречаются короткие, толстые части таких раковин. Поверхность их гладкая или с кольчатой скульптурой. Сифон широкий, как правило краевой, расположен преимущественно на брюшной стороне, но может быть и почти центральным, занимает до трети диаметра раковины. Ядра этого сифона имеют вид стержней с наклонно-кольцевой скульптурой на по-

верхности. Камеры изменяются по длине у разных представителей (от коротких до довольно длинных). Внутрикамерных отложений нет. Перегородки простые. Перегородочные линии прямые или со слабыми изгибами. Распространение – ордовик. Типичный представитель – род *Endoceras*.

Надотряд *Orthoceratoidea*. Ортоцератоидеи

У ортоцератоидей раковина прямая, иногда слабоизогнутая, длинноконическая, круглая или овальная в поперечном сечении (рис. 39). Достигает 1,5 м в длину. Поверхность ее гладкая или с поперечной кольчатой и продольной скульптурой. Камеры довольно длинные, часто с внутрикамерными отложениями. Перегородочная линия прямая или со слабыми изгибами. Сифон относительно узкий, чаще расположен в осевой части раковины. Внутри его развиты отложения. Распространение – ордовик – триас. Характерный представитель – род *Michelinoceras* (средний ордовик – пермь).

В изучение эндоцератоидей и ортоцератоидей большой вклад внесли З.Г. Балашов, Е.И. Мягкова, И.С. Барсков.

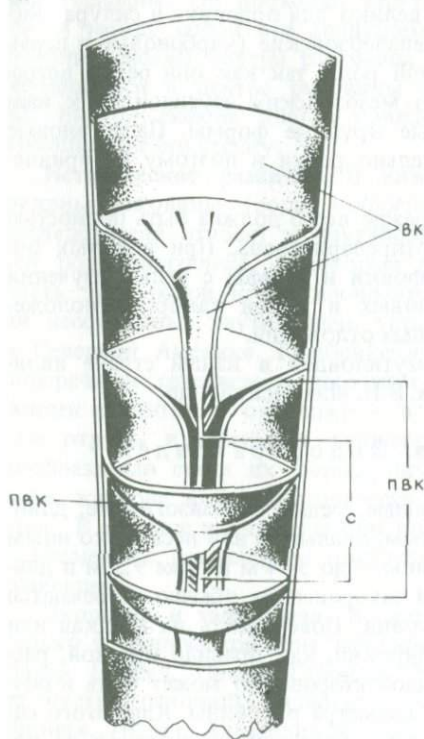


Рис. 39. Схема строения раковины *Orthoceratida*.

Поверхность раковины и стенки сифона частично разрушены, видны воздушные камеры (вк), сифон (с) и перегородки воздушных камер (пвк)

Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи

Раковина аммоноидей состоит из обособленного протоконха (начальной камеры), длинного, разделенного перегородками фрагмокона (совокупности воздушных камер) и конечной жилой камеры (рис. 40). Как правило, раковина свернута в одной плоскости в сомкнутую спираль, имеющую значительное число оборотов, реже встречаются формы с разомкнутым завиванием, согнутые, прямые, башенковидные или беспорядочно свернутые. Устье различных очертаний у многих аммоноидей закрывалось крышечкой. Перегородки многочисленные, лопастная линия от простой до чрезвычайно сложной. Сифон очень тонкий, без дополнительных отложений. В ископаемом состоянии сохраняются только раковины и крышечки.

История изучения аммоноидей начинается с конца XVIII в., с момента установления в 1789 г. рода *Ammonites Brugiere*; к этому роду были отнесены свернутые цефалоподы с более сложной, чем у наутилоидей, лопастной линией. Интерес к изучению аммоноидей был вызван исключительным значением этой группы окаменелостей для решения вопросов геохронологии. Кроме того, исследование их помогает решить проблемы взаимоотношения индивидуального и исторического развития, что имеет большое биологическое значение. В последние годы все большее внимание палеонтологов стали привлекать проблемы построения классификации аммоноидей. Более глубоко

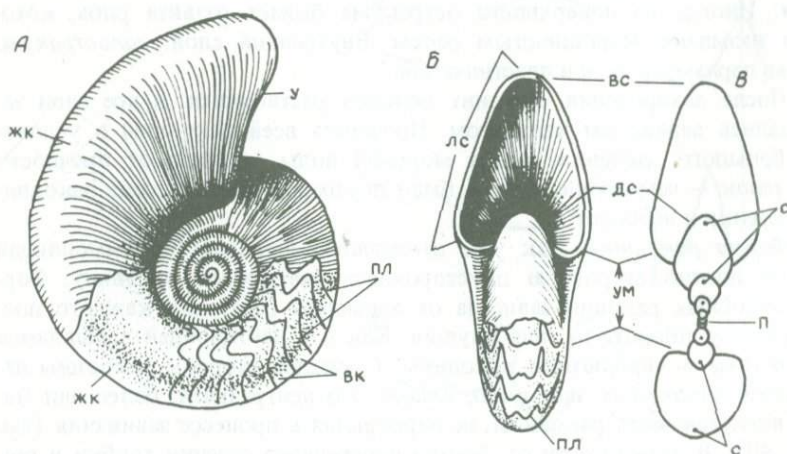


Рис. 40. Схема строения раковин аммоноидей:

А — вид раковины сбоку: у — устье; пл — перегородочные линии; вк — воздушные камеры; жк — жилая камера; Б—В — вид со стороны устья (В — пришлифовка через начальную камеру): вс — вентральная (брюшная), дс — дорсальная (спинная) и лс — латеральная стороны оборота; ум — умбиликулус, пупок; п — протоконх; с — сифон.

и разносторонне изучаются внутренние и внешние признаки строения раковины, все чаще появляются работы по экологии палеозойских и мезозойских форм.

Строение мягкого тела остается неизвестным. Различная длина жилой камеры свидетельствует о том, что тело могло изменяться от удлинненно-червеобразного до сравнительно короткого. Разнообразные очертания устьев раковины заставляют предполагать, что форма и взаимное расположение отдельных органов животного варьировали в широких пределах.

Аммоноидеи резко отличаются от наутилоидей типом эмбрионального развития: эмбриональная раковина аммоноидей свернутая, микроскопическая, состоящая из трех камер — протоконха, первой камеры фрагмокона и длинной жилой камеры, а наутилоидей — довольно крупная, подобна раковине взрослой особи, только меньших размеров.

Таким образом, у аммоноидей, в отличие от наутилоидей, преобладает плотное спиральное завивание; для них характерно большее количество оборотов и перегородок, богатая и разнообразная скульптура, несравненно более сложная лопастная линия, очень тонкий и простой сифон.

Состав и строение раковин. Вещество раковины аммоноидей, как и других моллюсков, выделялось мантией. Раковина состояла из арагонита и конхиолина. Ее наружный слой, или периостракум, имеет незначительную толщину и темную окраску. Средний слой, или *остракум*, толстый, фарфоровидный, на пережимах раковины он утолщается. Иногда на поверхности остракума бывает развита рябь, которую называют морщинистым слоем. Внутренний слой, *гипостракум*, вновь перламутровый и пластинчатый.

После захоронения арагонит нередко растворялся, и все слои замещались зернистым кальцитом. Прочность всей раковины в условиях большого давления столба морской воды зависела от прочности ее стенок — чем проще и реже были перегородки, тем толще раковинные стенки и наоборот.

Форма раковины. Как уже отмечалось, большинство аммоноидей имело плотно свернутую двусторонне-симметричную раковину. Форма подобных раковин зависела от характера налегания каждого последующего оборота на предыдущий. Как и у наутилоидей выделяются эволютные и инволютные раковины. С каждой стороны раковины находится *умбикюлюс*, или *умбо*, *пупок*. Это центральная, более или менее вогнутая часть раковины, не перекрытая в процессе завивания (см. рис. 40). В зависимости от формы поперечного сечения трубки и степени инволютности раковины, пупок может быть весьма разнообразным по форме.

Раковина, если все ее обороты мысленно выпрямить, представляет собой длинную, постепенно расширяющуюся трубку, состоящую из трех различных частей. Она начинается начальной камерой с извест-

ковой оболочкой — протоконхом; далее следует длинная трубка — фрагмокон, разделенная многочисленными перегородками на воздушные камеры, а затем выделяется относительно короткая жилая камера. Форма протоконха округлая, яйцевидная.

По мере роста моллюска тело его перемещалось вперед по трубке раковины, оставляя позади себя перегородки (септы), которые отделяли все новые и новые воздушные (газовые) камеры. Количество последних у аммоидей очень велико: на первых двух оборотах их насчитывается до 25, на пяти оборотах — до 70, а во всем фрагмоконе — до 100.

Через все перегородки аммоидей проходит сифон; отверстия для него усложнены *сифонными дудками*. Рельеф перегородок сложный. Их выпуклые части, обращенные в сторону устья, называются *седлами*, а противоположные им, вогнутые, — *септальными лопастями*.

Лопастная (перегородочная, или сутурная) линия — это линия сращения перегородки со стенкой раковины. Различают лопастные линии следующих четырех типов (рис. 41):

- 1) агониатитового — элементов мало, они простые, нерасчлененные, выделяется одна очень широкая лопасть (девон);
- 2) гониатитового — элементов больше, лопасти и седла простые, нерасчлененные, часто заостренные (девон, карбон, пермь, триас, мел);
- 3) цератитового — лопасти зазубренные, седла простые (карбон, пермь, триас, мел);

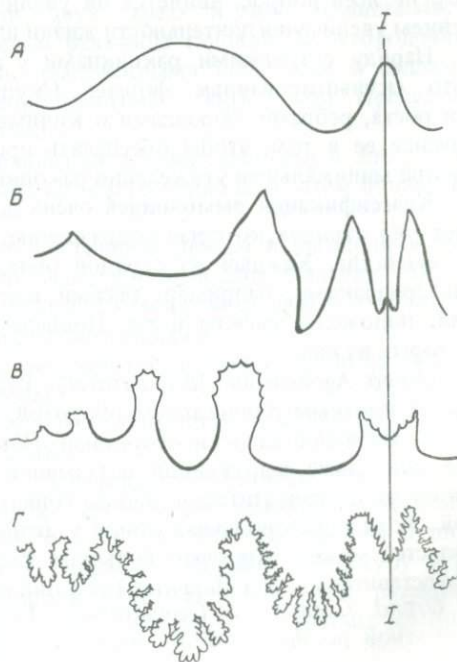


Рис. 41. Типы перегородочных линий аммоидей: А — агониатитовая, Б — гониатитовая, В — цератитовая, Г — аммонитовая; I-I — плоскость симметрии

4) аммонитового — лопасти и седла сильно и сплошь рассеченные (мезозой).

Сифон аммоноидей покрыт оболочкой из фосфорнокислого кальция. Чаще всего он тяготеет к брюшной, или *вентральной*, стороне оборота и сравнительно редко находится на спинной, или *дорзальной*, стороне (род *Clytemia* и некоторые близкие ему). Сифон имел важное значение в жизни моллюсков. При помощи его осуществлялось изменение газового давления в камерах. При погружении животного внутрикамерное газовое давление возрастало, что увеличивало плотность моллюска и уравнивало внешнее давление столба воды. При всплытии наблюдался обратный процесс — снижение внутрикамерного газового давления.

Жилая камера моллюска сзади была ограничена последней перегородкой, а спереди заканчивалась устьем. Длина ее варьировала в значительных пределах — от 0,5 до 1,75 оборота. На последних этапах развития животного раковина приобретала свою конечную, или *терминальную*, форму. Устье ее различно по форме у разных групп аммоноидей. Жилая камера вблизи устья сильно расширяется, становится плоской, а после расширения может резко сужаться; в стенках ее могут быть различные пережимы.

Аптехи, или *крышечки*, — это хитиновые или известковые пластинки, закрывающие устья аммоноидей.

Размеры раковин аммоноидей варьируют от 1 см до 2 м. До сих пор не ясен вопрос, является ли увеличение размеров раковины следствием увеличения длительности жизни или ускорения роста.

Наряду с гладкими раковинами у аммоноидей встречаются и богато скульптурованные формы. Скульптура представлена струйками роста, ребрами, бороздами и килями, различными бугорками. Назначение ее в том, чтобы обеспечить прочность тонкой наружной стенки при минимальном утяжелении раковины.

Классификация аммоноидей очень детально разработана, она включает ряд отрядов, которые подразделяются на подотряды, надсемейства и семейства. Каждый из отрядов обладает четкими морфологическими признаками, например, такими, как характер перегородочной линии, положение сифона и т.д. Приведем краткую характеристику некоторых из них.

Отряд Agoniatitida (агониатиты). Раковина обычно плоскоспиральная, с плотным прилеганием оборотов, эволютная или с объемлющими в различной степени оборотами. Поверхность ее гладкая или с более или менее выраженной поперечной скульптурой. Перегородочная линия чаще агониатитовая, иногда гониатитовая. Сифон краевой, брюшной. Хотя перегородочная линия у агониатитов обычно простая, число лопастей может быть очень большим. Распространение — девон — триас. Представитель — род *Timanites* (поздний девон).

Отряд Goniatitida (гониатиты). Раковина плоскоспиральная, от эволютной до инволютной; имеются вариации в степени объемлемос-

ти, ширине оборотов; форме раковин. Возможна скульптура в виде поперечных или продольных ребер, но чаще раковина гладкая. В целом перегородочная линия гониатитовая, у поздних форм появляется цератитовая. Сифон краевой, брюшной. Распространение — средний девон — пермь. Представитель — род *Paragastrioceras* (пермь).

Отряд Clymeniida (клименииды). Раковина плоскоспиральная, обычно эволютная, гладкая или с поперечными ребрами на боковых сторонах. Перегородочная линия гониатитовая. В отличие от всех других аммоноидей, сифон расположен не на брюшной, а на спинной стороне. Произошли от агониатитов, испытали пышное развитие в позднем девоне. Представитель — род *Clymenia* (поздний девон).

Отряд Ceratitida (цератитиды). Раковина плоскоспиральная, от эволютной до инволютной. Сильно варьирует ее общая форма — от узкой диско- до шарообразной. Весьма разнообразна скульптура — в виде поперечных и продольных, толстых и тонких ребер, различных бугорков и т.д. Перегородочная линия преимущественно цератитовая. Сифон брюшной. Распространение — ранняя пермь — триас. Представитель — род *Ceratites* (триас).

Отряд Ammonitida (аммонитиды). Раковины обычно плоскоспиральные, от эволютной до инволютной, реже в различной степени развернутые; имеют разную форму поперечного сечения оборотов, которые могут быть очень узкими, часто с килем, высокими или низкими и широкими, как и вся раковина. Очень разнообразна скульптура, ребра могут быть одиночными, двух-, трех- и многоветвистыми, с бугорками или без них; нередко раковина гладкая. Перегородочная линия аммонитовая, со сложно рассеченными лопастями и седлами. Сифон краевой, брюшной. Распространение — юра — мел. Представитель — род *Virgatites* (поздняя юра).

Историческое развитие. Возникнув в раннедевонскую эпоху, аммоноидеи существовали до конца мелового периода, а затем полностью вымерли.

Агониатиты появились в конце раннего девона и вымерли в конце позднего триаса. Они имели очень удобную для плавания раковину. Триасовые агониатиты были очень немногочисленны и относительно однообразны в родовом и видовом отношении.

Гониатиты обособились от агониатитов в конце среднего девона и полностью вымерли в конце перми.

Цератиты отделились от поздних агониатитов в конце раннепермской эпохи и вымерли в конце триаса.

Аммонитиды произошли от простейших цератитов. Они существовали в течение всего мезозоя. Древнейшие триасовые аммониты очень примитивны. В дальнейшем они испытали чрезвычайно бурную эволюцию, которая захватила их внешнюю форму, скульптуру и перегородки. Одни группы достигали необычайно крупных размеров, у других наблюдалось раскручивание раковины, у третьих создава-

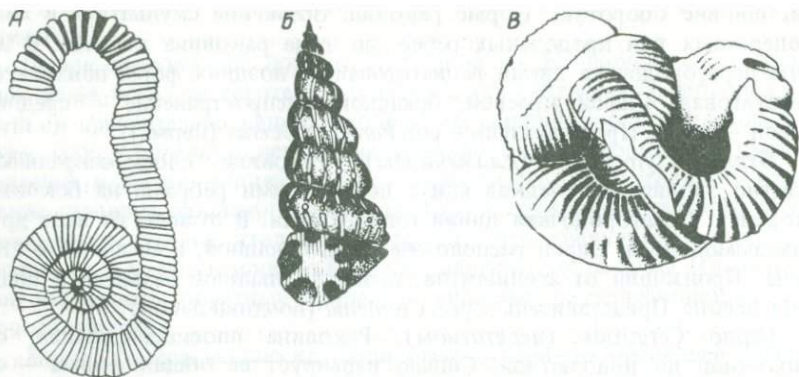


Рис. 42. Формы раковин некоторых меловых аммонитов:

А – раскручивающаяся (род *Pamirites*); Б – коническая (аммонит приобрел форму гастроподы – род *Turrilites*); В – неправильная (род *Nipponites*)

лись раковины очень сложной формы. Представителей этих крайних групп особенно много было в поздне меловую эпоху (рис. 42).

Вымирание аммоноидей на рубеже мела и палеогена связано с быстрым развитием других хищных головоногих (осьминогов и др.).

Экология и тафономия. Аммоноидеи были исключительно морскими животными. В девонское время они были особенно обильны во внешней перитовой зоне морей, жили поблизости от рифов, а иногда и на них, если последние находились в защищенных от сильных волнений местах. В каменноугольных и пермских морях особенно благоприятной средой были заливы и бухты, обогащенные водорослями.

В целом в палеозое аммоноидеи избегали открытых пространств эпиконтинентальных морей, тяготея к прибрежным зонам. Именно поэтому они так редки в девоне и карбоне Русской и Северо-Американской платформ. В мезозое, в особенности в юрских и меловых отложениях, эти головоногие пользовались уже более широким распространением.

Аммоноидеи обитали в зонах нахождения осадков разного типа – как терригенных, так и карбонатных, поэтому их находят преимущественно в глинах и глинистых сланцах, песчаных, глинистых и мергелистых известняках, доломитах и не встречаются или встречаются крайне редко в конгломератах, органогенных и органогенно-обломочных известняках.

Для жизни аммоноидей требовалась хорошая аэрация, но они не боялись привноса осадков. Очень часто аммоноидеи обитали вместе с наутилоидеями; они не были антагонистическими группами, как это утверждали некоторые исследователи. Кроме того, в захоронениях совместно с аммоноидеями наблюдаются радиолярии, кремневые губки, двустворки и гастроподы.

Геологическое и биологическое значение. Аммоноидеи принад-

лежат к числу вымерших групп, имеющих большое геологическое значение. Это объясняется их длительным существованием (девон—мел), четкими признаками строения, быстрыми темпами их изменения. Комплекс родов, характеризующихся строго определенными признаками, даже при отсутствии общих видов позволяет правильно сопоставлять (коррелировать) разрезы, далеко отстоящие друг от друга. При разработке геохронологических шкал первое место принадлежит аммоноидеям. Расчленение мезозойских отложений проводится по аммоноидеям, многие ярусы и зоны мезозоя обладают планетарным значением.

Исследования аммоноидей исключительно важны для обоснования основного биогенетического закона — закона рекапитуляции. Изучая особенности развития какого-либо рода, начиная от начальной камеры, мы можем проследить стадийность его эволюции и установить родственные связи между отдельными родами. Эти данные являются основой для построения классификаций.

Методика изучения. Аммоноидеи изучаются по хорошо отпрепарированным образцам, а также по пришлифовкам в плоскости симметрии и перпендикулярно ей. При исследовании образцов обращают внимание на общую форму раковины, степень ее инволютности, очертание оборотов, форму устья, длину жилой камеры и т.д. Особенно большое значение придается характеру лопастной линии. Для исследования сифона изготавливают пришлифовки в плоскости симметрии раковины. Палеонтологические описания иллюстрируются фотографиями раковин, пришлифовок, зарисовками лопастных линий. В настоящее время для изучения особенностей внутреннего строения используют электронно-микроскопическую технику. Пионером ее применения в СССР был В.В. Друшиц. Среди советских исследователей аммоноидей следует назвать В.Е. Ружнецва, Б.И. Богословского, М.Ф. Богословскую, Л.Д. Кипарисову, Ю.Н. Попова, Г.Я. Крымгольца, Н.Т. Сазонова, А.Л. Цагарели и Н.П. Луппова.

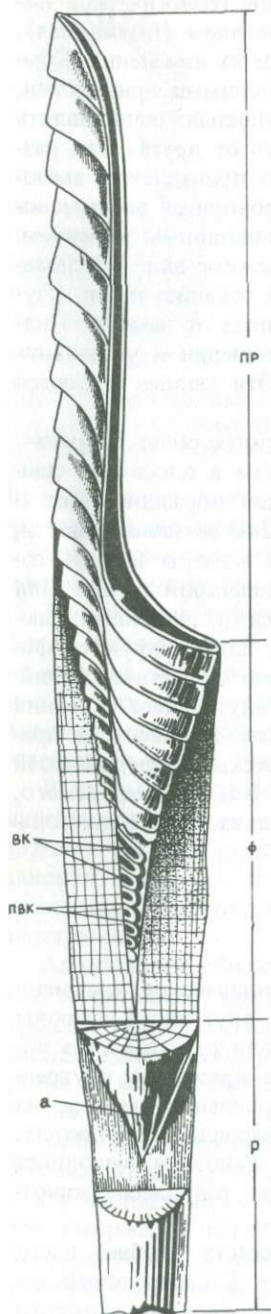
Подкласс Endocochlia. Внутреннераковинные

Тело внутреннераковинных удлинненное цилиндрическое или мешковидное, окруженное мантией, выделяющей с внутренней стороны раковину, которая может быть слабо развитой или отсутствовать вообще. Помимо типичных для всех головоногих признаков внутреннего строения, для них характерно наличие чернильного мешка, из которого в случае опасности выбрасывается чернильная жидкость, что позволяет животным скрыться от врагов. Раковина выполняет опорную функцию, кроме того, она обеспечивает равновесие животного.

Строение скелета. Особенности строения скелета удобнее всего рассмотреть на примере раковин рода *Belemnites*. У белемниоидей хорошо развит прямой конический фрагмокон, задняя часть которого

Рис. 43. Строение раковины *Belemnites*:

пр — проостракум, ф — фрагмокон, вк — воздушные камеры, пвк — перегородки воздушных камер, р — ростр, а — альвеола



заканчивается утолщением — ростром. Ростр представляет собой цилиндрическое, субконическое, веретено- или ланцетовидное образование (рис. 43); внутри него находится коническая полость — альвеола, в которую входит конец фрагмокона. На поверхности ростров часто наблюдается продольное углубление — бороздка. Глубина альвеолы может быть различной, сечение ее округлое.

Фрагмоконы в ископаемом состоянии встречаются реже, чем ростры, обычно они представлены ядрами.

Продолжением спинной части фрагмокона является проостракум — тонкая обызвествленная пластинка языковидной формы. Он очень редко сохраняется в ископаемом состоянии.

Чаще всего палеонтолог имеет дело с рострами белемнитов. При изучении они извлекаются из породы и ориентируются заостренной частью вниз. Две симметрично расположенные стороны называются боковыми. Брюшная сторона определяется чаще всего по ее расширенности и уплощенности.

Экология и тафономия. Удлиненная торпедовидная форма тела, наличие прочного внутреннего скелета позволяют считать, что белемниты были хорошими пловцами, способными быстро передвигаться как по горизонтали, так и по вертикали.

В ископаемом состоянии чаще всего встречаются скопления ростров; что может быть объяснено как перемещением последних по дну течениями и волнениями, так и массовой гибелью животных. В первом случае наблюдается однообразная ориентировка ростров, позволяю-

шая установить положение береговой линии. При перемещении по дну поверхность ростров разрушается; нередко на таких рострах поселяются черви, губки. Исключительно редко встречаются остатки скелетов белемнойдеи совместно с отпечатками мягкого тела. Подобные находки известны в отложениях ранней юры в Великобритании, в литографских сланцах юры в ФРГ. Благодаря им стала возможна реконструкция облика мезозойских белемнитов.

Геологическое значение. *Eolocochlia* появились в позднем палеозое (карбон — пермь) и достигли максимального распространения в юре и мелу; последние представители семейства белемнитов исчезли в эоцене. Они используются для определения возраста и восстановления условий осадконакопления. Современные представители внутреннераковинных — каракатицы, кальмары, осьминоги — появились в течение мезозоя. Не исключено, что они связаны своим происхождением с белемнитами.

В изучение внутреннераковинных большой вклад внесли А.П. Павлов, Г.Я. Крымгольц, А. Али-Заде.

* *
*

К типу моллюсков некоторые исследователи относят несколько групп, положение которых в составе этого типа не является полностью доказанным.

Класс Coniconchia. Кониконхий

Раковины кониконхий в основном небольшие (до 1 см в длину) тонкокониические, симметричные, начальные камеры прямые, незакрученные, устье круглое (рис. 44). Встречаются они как в виде единичных экземпляров, так и массовыми скоплениями, преимущественно в прибрежно-морских осадках, реже в глубоководных, образовавшихся при недостатке кислорода в условиях сероводородного заражения.

Данный класс разделяют на два надотряда.

Надотряд Nyolithoidea (хиолитоидеи). Морские животные с двусторонне-симметричной пирамидальной, конусовидной, веретенообразной раковиной размером от долей миллиметра до 15 см, состоящей из воздушных (?) и жилой (?) камер. Сифон отсутствует. Устье закрывалось крышечкой.

Наиболее ранние находки представителей этой группы относятся к низам кембрия, по их появлению устанавливается граница последнего. В кембрии, ордовике и силуре эта группа переживает расцвет, а во второй половине палеозоя — угасание.

Надотряд Tentaculoidea (тентакулоидеи). Они имеют радиально-симметричную коническую известковую раковину с небольшим уг-

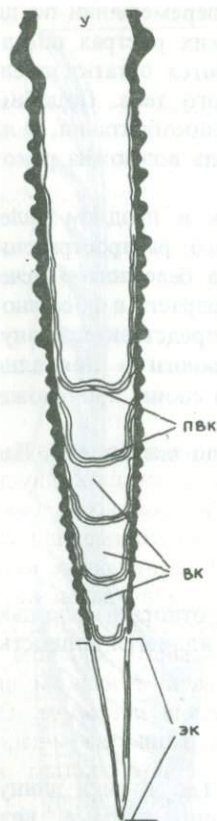


Рис. 44. Строение раковины кониконхии:

у — устье, пвк — перегородки; вк — воздушные, эк — эмбриональные камеры

лом возрастания — от 2 до 10°, в очень редких случаях до 25°. Стенка состоит из многочисленных тонких концентрических слоев. Сечение раковины круглое, поверхность гладкая или снабжена крупными поперечными кольцами и более мелкими промежуточными. Большое количество кольцевидных пережимов придает некоторым раковинам четковидную форму. Эмбриональная раковина коническая или каплевидная с очень тонкой стенкой.

В ископаемом состоянии тентакулоидеи находят в разнообразных морских осадках совместно с брахиоподами, криноидеями, аммонитами и др. При этом встречаются как их единичные экземпляры, так и массовые скопления (тентакулитовые известняки); в последнем случае они могут являться породообразователями. Наличие воздушных камер, нахождение тентакулоидеи в прибрежных, мелко- и глубоководных осадках позволяют предполагать, что эти животные обитали в пелагической зоне моря, в период от силура до девона.

При изучении раковины извлекаются непосредственно из образцов пород или порошков пород, полученных для отбора конодонтов и остракод. Используются также ориентированные шлифы. Исследование тентакулитов связано с именами В.А. Сысоева, Г.П. Ляшенко.

Контрольные вопросы и задания

1. Приведите общую характеристику двустворчатых моллюсков.
2. Охарактеризуйте формы раковин пластинчатожаберных.
3. Какие типы замков обеспечивают смыкание створок?
4. Охарактеризуйте признаки строения, устанавливаемые на внутренней стороне створки.
5. В чем заключается значение связки, мускульных отпечатков и зияния раковин?
6. В каких условиях обитают современные двустворки?
7. Каковы особенности захоронения ископаемых двустворок?
8. Каковы темпы развития двустворок?
9. Как Вы определите значение двустворок для геологии?

10. Сформулируйте характерные признаки класса гастропод.
11. Каково строение раковин гастропод?
12. Что такое устье?
13. Дайте краткую характеристику устьев.
14. Каковы историческое развитие и геологическое значение брюхоногих?
15. Дайте определение класса головоногих.
16. Дайте характеристику жилой камеры, фрагмокона, сифона, устья.
17. Как образуется перегородочная линия?
18. Дайте определение надотряда Ammonoidea и его отличий от Nautiloidea.
19. Из каких элементов состоит раковина аммоноидей?
20. Охарактеризуйте различные типы лопастных линий аммоноидей.
21. Расскажите об основных этапах развития всех подразделений аммоноидей: агониатитов, гониатитов, цератитов, аммонитов.
22. В чем значение аммоноидей для геологии?

ТИП BRYOZOA. МШАНКИ

Мшанки – колониальные морские, реже пресноводные животные, принадлежащие к прикрепленному бентосу. Зооиды мшанок двусторонне-симметричные, микроскопических размеров (около 1 мм), образующие почкованием стелющиеся массивные, кустистые или сетчатые колонии (рис. 45). В строении зооидов, формирующих колонию выделяются две части. Верхняя подвижная выпячивающаяся и втягивающаяся часть зооида – *полипид* – имеет отверстия (рот и анус), которые соединяются петлеобразным пищеварительным каналом – кишечником (рис. 46). Ротовое отверстие окружено венчиком щупалец. Нижняя неподвижная часть зооида называется *цистидом*. Органы кровообращения, дыхания и выделения у большинства мшанок отсутствуют. Размножение осуществляется половым и бесполом путями. Всем мшанкам свойственно размножение почкованием; почки образуются в определенных местах тела. Половое размножение мшанок очень сложное, трудно сопоставимое с размножением других групп беспозвоночных.

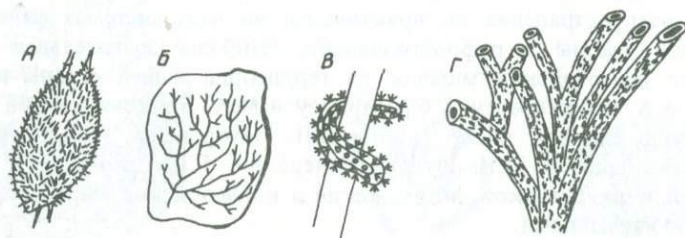


Рис. 45. Внешний вид некоторых колоний современных пресноводных (А–В) и морских (Г) мшанок:

А – *Phumatella fungosa* (клубчатая мшанка); Б – *Plumatella repena* (стелющаяся мшанка); В – *Cristatella mucedo* (единственный вид подвижной, медленно ползающей мшанки); Г – *Tubulipora soluta* (фрагмент колонии)

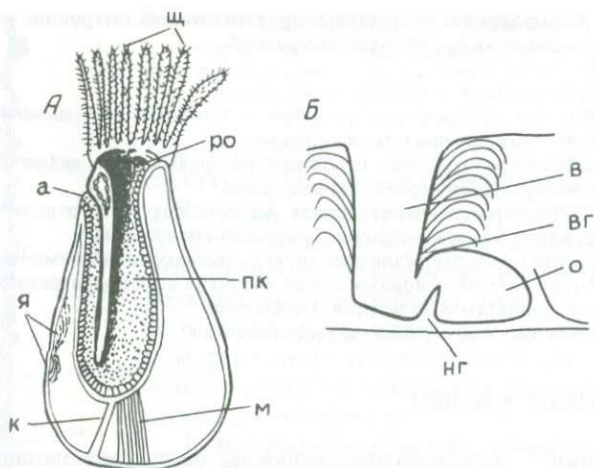


Рис. 46. Внутреннее строение современных мшанок:

А – схема строения зооида (с упрощениями): щ – щупальца; ро – ротовое отверстие; а – анус; пк – пищеварительный канал; я – яичники; м – мышцы, к – канатик; Б – схема продольного сечения ячейки зооида: в – вестибуль; о – основание ячейки; вг – верхняя, нг – нижняя гемисепты

История изучения. Науке мшанки известны с XVI в. Долгое время они считались, как и кишечнотелые, растениями. По-видимому, исследователей вводило в заблуждение внешнее сходство колоний с мхами (лишайниками). Однако к XVIII в. большинство ученых уже относили мшанок к животным. В XIX в. в основном изучалась морфология современных форм. В России ископаемые мшанки были впервые обнаружены в карбоне Подмосковья благодаря работам профессора Московского университета Фишера фон Вальдгейма. Первая половина XX в. явилась новым этапом в познании как современных, так и ископаемых мшанок; в этот период было установлено широкое распространение их практически во всех системах фанерозоя, активное участие в рифообразовании. Наиболее значительные исследования палеозойских мшанок на территории нашей страны принадлежат А.А. Штукенбергу, Г.Фредериксу и М.А. Болховитиновой. Большую роль сыграли также работы В.П. Нехорошева, А.И. Никифоровой, В.Б. Тризны, М.И. Шульги-Нестеренко, Г.Г. Астровой, И.П. Морозовой и их учеников. Мезозойские и кайнозойские мшанки остаются слабо изученными.

Морфология мшанок. Ископаемые мшанки, как и другие фоссилии, изучаются по остаткам их скелетных образований. Колонии мшанок состоят из совокупности зоидов, размещающихся в ячейках – цистадах. Ячейки (цистиды) имеют характер цилиндрических или призматических трубочек, коротких округлых камер с расширенным ос-

нованием и вытянутым трубчатым вестибулем (см. рис. 46, Б). Промежутки между ними бывают заполнены пузырчатой тканью.

Устья ячеек могут располагаться на вершине последних или смещаться в сторону. По форме они могут быть округленными, овальными, многоугольными, звездчатыми и т.п. Иногда устье прикрывается крышечкой. В ячейках часто присутствуют горизонтальные или пузырчатые перегородки – *диафрагмы*. Для некоторых мшанок характерны особые полуперегородки – *гемисепты*, а нижняя и верхняя стенки их ячеек отличаются особой сложностью строения. Стенки пронизаны порами, благодаря чему полипиды соединяются друг с другом.

У некоторых отрядов (типично у *Trepostomata*) ячейки различным образом ориентированы в пределах колонии, обладающей субцилиндрической формой. В таких колониях выделяются зрелая и незрелая зоны (рис. 47, А). В незрелой зоне, составляющей осевую часть колонии, ячейки расположены вертикально, а в зрелой (периферической) их стенки поворачиваются к наружной поверхности колонии; при этом они утолщаются, количество диафрагм увеличивается, развиваются дополнительные ячейки, так называемые мезопоры и акантопоры. *Мезопоры* – это трубчатые полости меньшего диаметра, чем ячейки, округлого или угловатого очертания, а *акантопоры* – толстостенные трубчатые образования очень малого диаметра, погруженные в стенки ячеек и выступающие на поверхности колонии в виде шипов.

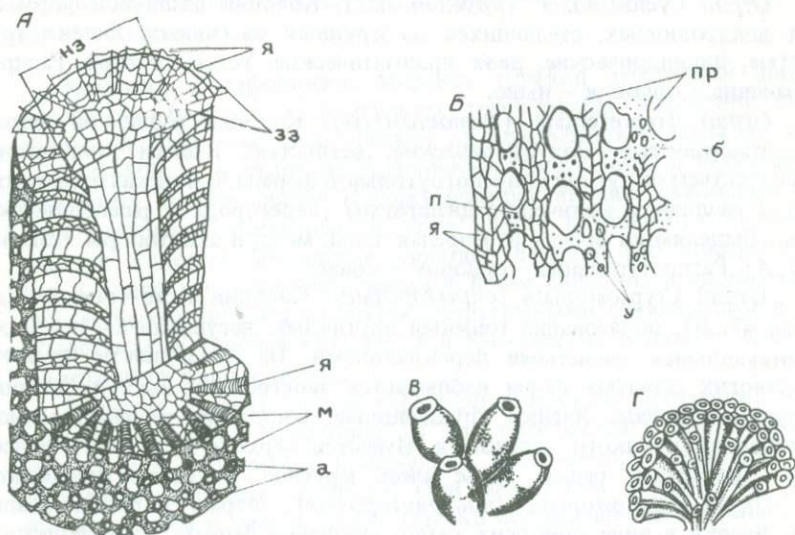


Рис. 47. Характерные представители различных отрядов мшанок:

А – *Trepostomata*: нз – незрелая, зз – зрелая зоны; я – ячейки; м – мезопоры; а – акантопоры; Б – *Cyclostomata* (род *Fenestella*, фрагмент колонии): пр – прутья; п – перекладки; б – бугорки; у – устья; я – ячейки; В – *Cheilostomata* (*Smittipora abyssicola*, фрагмент колонии); Г – *Cyclostomata* (*Berenicea sp.*)

Отдельные мшанки имеют авикулярии и вибракюлярии, помещающиеся в особых полостях и выполняющие функцию защиты и очистки поверхности колоний. Функции зооидов, размещающихся в мезо- и акантопорах, не вполне ясны. У мшанок имеются также округленные полости — *овицеллы*, приспособленные для развития половых продуктов.

Таким образом, мшанки характеризуются полиморфизмом: колония состоит из зооидов, выполняющих различные функции и размещающихся в различных полостях. Питающие зооиды — *автозооиды* — располагаются в ячейках. Другие — *гетерозооиды*, выполняющие функции защиты, очистки или размножения, находятся в мезо- и акантопорах, авикуляриях, вибракюляриях и овицеллах.

Классификация мшанок. В составе мшанок выделяются классы Gymnolaemata и Phylacostomata. Последний в данной работе не рассматривается, поскольку его представители практически не известны в ископаемом состоянии.

Класс Gymnolaemata (голоротые). Это морские мшанки с круглым венчиком щупалец вокруг ротового отверстия. Колонии различной формы (см. рис. 47), полипиды обособленные, стенки ячеек обызвествленные. Распространение — ордовик — ныне.

Далее приводится краткая характеристика наиболее типичных отрядов этого класса.

Отряд Cyclostomata (круглоротые). Колонии различной формы — от дендровидных, стелющихся до крупных массивных. Ячейки трубчатые, цилиндрические, реже призматические. Устья круглые. Распространение — ордовик — ныне.

Отряд Trepostomata (трепостоматы). Колонии различной формы — пластинчатые, полусферические, ветвистые. Ячейки призматические с устьем округлой или многоугольной формы. В ячейках присутствуют в различном количестве диафрагмы (перегородки) различной формы. Выделяются зрелая и незрелая зоны, мезо- и акантопоры (см. рис. 47, А). Распространение — ордовик — триас.

Отряд Cryptostomata (скрыторотые). Колонии часто сетчатые (см. рис. 47, Б), образование тонкими прутиками, несущими ячейки и соединяющимися ячеистыми перекладинами. На поверхности прутиков у многих сетчатых форм наблюдается заостренный выступ, делящий прутик пополам. Ячейки грушевидные, состоящие из расширенного основания и узкого вестибуля. Имеются верхние и нижние гемисепты. Диафрагмы редки. Устье ячеек круглое, покрытое крышечкой.

Отряд Cheilostomata (повернаторотые). Форма колонии различна. Ячейки в виде коротких камер различной формы. Устья полукруглые, круглые (см. рис. 47, В) или звездчатые. Стенки ячеек очень сложные, состоят из различных по строению слоев. У Cheilostomata присутствует гидростатическая система, компенсирующая выбрасывание автозооида при захвате пищевых частиц. Распространение — юра — ныне.

Историческое развитие. Наиболее древние остатки ископаемых мшанок известны с начала ордовика. Они относятся к отрядам *Cyclostomata*, *Trepostomata* и *Cryptostomata* (преобладают два последних). Ордовикские мшанки широко распространены в современном северном полушарии. В силуре существуют те же отряды, но преимущественного развития достигают *Cyclostomata*, тогда как в девоне — *Cryptostomata*. Карбон был периодом наибольшего расцвета мшанок в палеозое. В этот период они в основном представлены отрядом *Cryptostomata*, являются активными рифостроителями. В пределах СССР мшанки карбона встречаются повсеместно, за рубежом они известны в странах Западной Европы, США и Канаде, Южной Америке, Австралии и Индии.

В перми происходит сильное сокращение общего количества мшанок. В СССР пермские мшанковые рифы выявлены в Приуралье, Закавказье, Арктике и Приморье. За рубежом они установлены на всех континентах. Мезозойские мшанки до сих пор остаются слабо изученными. Можно отметить лишь следующее: на смену вымершим в палеозое *Cryptostomata* и *Trepostomata* пришел новый расцвет отрядов *Cyclostomata* и *Cheilostomata*. Если триасовые мшанки распространены ограниченно, то юрские расселились более широко. Меловые мшанки участвуют в формировании рифов. В палеогене и неогене они остаются рифостроителями, многочисленными и разнообразными по составу. В современных морях продолжает существовать множество различных мшанок.

Экология и тафономия. Морские мшанки отличаются широкой приспособляемостью к изменению температуры, характеру грунта, солености, течениям. Они обитали от прибрежной полосы до глубины 400–500 м, в условиях приливно-отливной зоны и тихих спокойных водах. В зоне прибоя мшанки прикрепляются к скалистым и грубообломочным субстратам. В этом случае развиваются стелющиеся плоские колонии. Массивные свободно лежащие или прикрепляющиеся в одной точке колонии живут в более глубоких и спокойных водах. В целом мшанки являются эвритермными организмами и существуют как в тропических, так и в арктических водах, но преобладают мшанки в теплых морях.

Морские мшанки лучше переносят колебания солености, чем коралловые полипы. Некоторые из них поселяются в опресненных водоемах и в водоемах с пониженной соленостью, но при повышении солености животные погибают. Они менее, чем коралловые полипы, чувствительны к чистоте воды. Однако повышение минеральных мутявых частиц в воде, выпадение их в осадок нередко приводит к гибели этих организмов. Ископаемые мшанки встречаются в различных осадочных горных породах — известняках, глинистых сланцах, аргиллитах, алевролитах, песчаниках, гравелитах и конгломератах.

Биологическое и геологическое значение. В биологическом отношении ископаемые и современные мшанки интересны как колониальные организмы, развитие которых шло по пути упрощения составляющих колонию особей, выполняющих различные функции (полиморфизм в колониях), что является примером интересной организации живой материи. Изучение мшанок пополняет наши представления о путях и закономерностях эволюции.

В отдельные периоды геологической истории в разных районах земного шара мшанки создавали рифовые постройки, участвовали в их образовании или обитали на рифах вместе с другими организмами – рифолюбями.

В пределах СССР к мшанковым относятся позднекарбоновые – раннепермские нефтеносные рифы западного склона Урала и Приуралья, неогеновые рифы Прикарпатья и Крымского полуострова. Главными рифостроителями палеозойских рифов были сетчатые колонии отряда *Crustostomata*, в меньшей степени – ветвистые *Treplostomata*. Неогеновые рифы сложены мшанками отряда *Cheilostromata* (род *Membranipora*). С развитием микроскопического метода изучения мшанки приобретают все большее значение для установления возраста вмещающих отложений.

Методика изучения. Полевые сборы мшанок требуют определенного опыта, так как благодаря тонкости строения они могут остаться незамеченными. Лучшую сохранность имеют мшанки в известняках, мергелях и аргиллитах. При сборах их стараются не выделять из породы, чтобы лучше сохранить при перевозке. В лабораторных условиях из колоний мшанок изготавливают шлифы, строго ориентированные по касательной к поверхности колоний и перпендикулярно к ней. Методика микроскопического изучения мшанок впервые разработана в нашей стране В.П. Нехорошевым и А.И. Никифоровой, известными исследователями этой группы.

Контрольные вопросы и задания

1. Какие особенности мшанок позволили отнести эти организмы к животным, а не к растениям?
2. На чем основана классификация мшанок?
3. В какие периоды отмечаются расцветы в развитии мшанок?
4. Когда мшанки являлись активными рифостроителями?
5. Что можно сказать об условиях обитания таких родов мшанок, как *Fenestella* и *Membranipora*?

ТИП ВРАСНОРОДА. БРАХИОПОДЫ

К этому типу относятся одиночные двусторонне-симметричные животные, мягкое тело которых заключено в двусторчатую раковину и окружено оболочкой – мантией. Плоскость симметрии делит

каждую створку раковины пополам. Пищеварительная система представлена петлеобразным кишечником. Для улавливания пищи (диатомовых водорослей, личинок беспозвоночных и др.) существует особый орган — *лофофор*, с помощью которого осуществляется и дыхание организма. Размножаются половым путем. Известно около 30 000 видов ископаемых брахиопод. Современные же формы представляются исследователям реликтовой группой; они охарактеризованы всего 260 видами, объединяемыми в 60 родов.

История изучения. Впервые название Brachiopoda было предложено французским палеонтологом Ж.А. Дюмерилем в 1806 г. Анатомическое изучение современных брахиопод было проведено в конце прошлого века. Большую роль здесь сыграли исследования русского ученого А.О. Ковалевского (1874 г.). Уже к концу XIX в. были заложены основы современной классификации брахиопод. С начала XX в. работы по их исследованию резко расширились. Особенно большие успехи достигнуты в изучении брахиопод в СССР. В познании брахиопод ордовика различных регионов нашей страны важнейшее значение имели работы Т.Н. Алиховой и И.Ф. Никитина, силура — Д.В. Наливкина, О.И. Никифоровой, А.Н. Ходаевича, В.П. Сапельникова, М.Г. Брейвеля и И.А. Брейвель, девона — Д.В. Наливкина, М.П. Ржонницкой, А.П. Тяжевой и др. Брахиоподы карбона и перми охарактеризованы Т.Г. Сарычевой и Б.К. Лихаревым, мезозойские — В.П. Макридиным и Т.Н. Смирновой. Невозможно перечислить всех палеонтологов, изучающих брахиоподы (их более 1000). Они работают в академических и отраслевых институтах, производственных организациях и высшей школе. Исследования брахиопод касаются уточнения их морфологии, классификации, этапности развития, экологии и тафономии. В области экологии и тафономии исключительные по ценности работы выполнены Е.А. Ивановой по результатам изучения девонских брахиопод Кузнецкого бассейна и Минусинской впадины и карбоновых Подмоскovie. Экология девонских брахиопод северо-запада СССР изучалась Р.Ф. Геккером.

Общая характеристика и морфология. Как уже отмечалось, мягкое тело брахиопод заключено в двустворчатую раковину (рис. 48). Вне раковины у некоторых брахиопод находится *ножка*, с помощью которой они прикрепляются ко дну. Мантия, которая окружает мягкое тело и лофофор, при открытой раковине также выступает за ее пределы.

Створка, к которой прикрепляется ножка, именуется *брюшной* (*вентральной*), а противоположная ей — *спинной* (*дорзальной*). Та часть раковины, откуда начинается ее рост, где размещается мягкое тело животного и к которой приурочено место выхода ножки, называют *задней* (*висцеральной*), а противоположная — *передней* (*мантийной*). В висцеральной полости, отделяемой от мантийной тонкой мантийной перегородкой, располагаются пищеварительный тракт, печень, половые железы и мускулы.

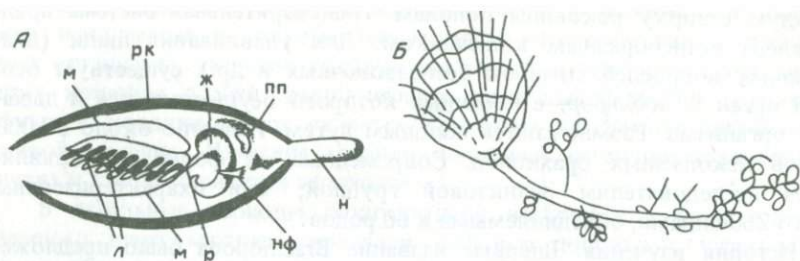


Рис. 48. Особенности внутреннего строения и образа жизни современных брахиопод:

А — разрез брахиоподы: рк — раковина; ж — желудок; пп — пульсирующий пузырек; н — ножка; нф — нефридий (орган выделения); р — рот; м — мантия, л — лофофор; Б — раковина *Chlidonophora chuni* с длинной разветвленной ножкой

Практически о всех внутренних органах ископаемых брахиопод мы знаем только по аналогии с современными формами. Мускулы брахиопод, служащие для открывания и закрывания раковин, движения ножки и других целей прикрепляются окончаниями к внутренней поверхности створок. Следы такого прикрепления наблюдаются в висцеральных полостях раковины в виде отпечатков.

В мантийной полости помещается лофофор, который многие исследователи называют "руками". Лофофор — это либо мясистый диск, либо два удлинённых тяжа, образующих складки или спирали, по краям которых расположены тонкие щупальца, соединённые желобком, идущим ко рту. В ископаемом состоянии "руки" сохраняются редко.

Ножка — это хрящевато-мышечное образование различной длины. У некоторых брахиопод (род *Lingula*) ее длина в 9 раз превышает длину раковины. У многих брахиопод во взрослом состоянии ножка атрофируется.

Главное внимание при определении брахиопод обращается на устройство раковины и замка, с помощью которого обеспечивается полное смыкание створок. Однако палеонтолог не может обойтись без сведений о строении мягкого тела, так как именно в результате жизнедеятельности последнего формируется скелет.

Часть створок, откуда начинается их рост, называется *макушкой*. Соответственно различают макушку спинной и брюшной створок. Чтобы установить, какая створка является *брюшной*, раковину поворачивают боком к исследователю, макушкой кверху; та створка, макушка которой возвышается над соседней, является *брюшной* (рис. 49).

Формы раковин брахиопод весьма разнообразны. Различают раковины плоско- и двояковыпуклые, выпукло-плоские, выпукло-вогнутые; при этом первое слово указывает на характер спинной, а второе — брюшной створки. Если створка резко меняет свою кривизну,

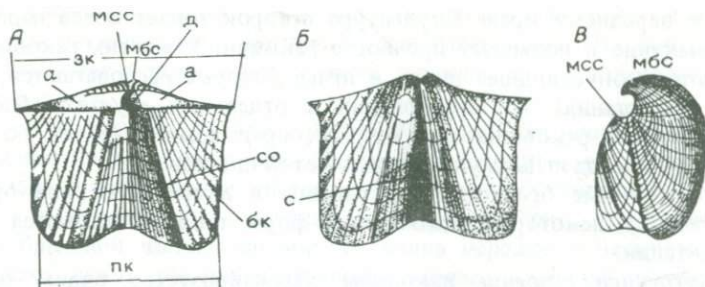


Рис. 49. Основные признаки строения раковин брахиопод на примере рода *Surtospirifer*:

А-В — виды со стороны спинной (А) и брюшной (Б) створок и вид сбоку (В): мсс и мбс — макушки соответственно спинной и брюшной створок; д — дельтириум; а — аррея; со — седло; с — синус; бк, пк и зк — соответственно боковой, передний и замочный края (на створках видны продольные ребра и концентрические линии нарастания)

то говорят, что она колечкато-изогнута. У некоторых брахиопод в старческом возрасте развиваются особые образования — шлейфы, представляющие собой тонкое продолжение створок или одной створки. Под макушками располагается *замочный край*, которому противостоит *передний*. Боковые ограничения раковины называются *боковыми краями*.

Характерной особенностью раковин брахиопод является наличие на брюшной створке углубления — *синуса*, идущего от макушки к переднему краю (см. рис. 49). На спинной створке углублению соответствует поднятие — *седло*. Имеются роды, у которых синус и седло меняются местами или синусы присутствуют на обеих створках. Иногда синус кончается на переднем крае язычкообразным выступом (язычком), подогнутым в сторону противоположной створки.

Под макушками обеих створок у некоторых раковин наблюдаются площадки, или *ареи*. Они лучше выражены на брюшных створках, чаще всего бывают треугольными (см. рис. 49), иногда вытянуты в ширину и становятся прямоугольными. Очень низкая аррея называется линейной. Некоторые арреи имеют высоту, превышающую длину раковины. Ножка для прикрепления раковины выходит из-под макушки брюшной створки через отверстие, форма которого может меняться. Треугольное отверстие именуется *дельтириумом*, а круглое или овальное — *фораменом*.

В результате скученного образа жизни, а иногда и срастания отдельных особей друг с другом раковина может получить асимметричное строение.

На поверхности створок брахиопод отмечаются концентрические линии нарастания. Кроме них, на створках раковин присутствует разнообразная скульптура — ребра, складки, морщины, элементам которой присущ радиальный характер, т.е. они протягиваются от маку-

шек к переднему краю. Скульптура створок делает более надежным их смыкание и повышает прочность раковин. У многих раковин наблюдаются конусовидные шишки и иглы, которые располагаются на линиях нарастания. Эти образования в отдельных случаях облегчают прикрепление раковины к субстрату, предохраняют ее от погружения в ил; иногда иглы служат защитой от хищников.

Современные брахиоподы окрашены в красноватые или оранжевые тона. У некоторых ископаемых форм также встречаются следы пигментации.

Внутреннее строение раковины характеризуется рядом особенностей, играющих важную роль для классификации брахиопод. Створки замковых брахиопод (класс *Articulata*) скрепляются друг с другом посредством *замочного соединения*, или *замка*. Замок состоит из двух *зубов*, расположенных всегда на брюшной створке симметрично по отношению к дельтириуму, и находящихся на спинной створке двух *зубных ямок*, в которые входят зубы. Иногда на брюшной створке имеются зубные пластины; они могут срастаться, образуя так называемый *спондилиум*.

Как уже отмечалось, створки раковин смыкаются и размыкаются с помощью мускулов. Сложное строение мускульной системы наблюдается у беззамковых брахиопод (класс *Inarticulata*); у представителей этого класса мускулы не только открывают и закрывают створки, но и обеспечивают их скольжение относительно друг друга.

Очень существенным признаком для характеристики брахиопод является строение ручного аппарата. У беззамковых брахиопод он редко сохраняется в ископаемом состоянии, а у замковых может быть в виде петли и различным образом ориентированных спиральных конусов (рис. 50).

По составу раковины брахиопод делятся на хитиново-фосфатные (класс *Inarticulata*) и известковые (класс *Articulata*).

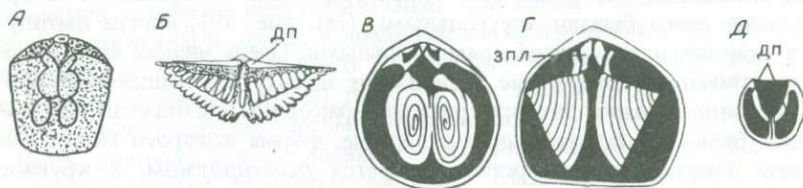


Рис. 50. Различные типы строения ручного аппарата брахиопод (А–Г) и элементы замка (Д) у замковых брахиопод:

А – сложная петля, прикрепляющаяся к срединной перегородке (род *Magellania*); Б–Г – спиральные конусы с осями, лежащими в разделяющей плоскости (Б – семейство *Spiriferidae*; дп – дельтириальные пластинки), перпендикулярными брюшной створке (В – род *Atrypa*) и направленными к бокам раковины (Г – род *Athyris*; зпл – зубные пластинки); Д – сросшиеся зубные пластинки *Pentamerida*, образующие спондилиум (пришлифовка в примакушечной части раковины)

Классификация брахиопод. В процессе почти 200-летнего изучения брахиопод предлагались различные классификации. Мы остановимся на наиболее устоявшихся и часто встречающихся подразделениях брахиопод.

Класс Inarticulata (беззамковые). Раковины хитиново-фосфатные, реже известковые. Соединение створок происходит с помощью хорошо развитой мускульной системы. Лофофор без скелетных образований и в ископаемом состоянии сохраняется редко. Ножка формируется брюшной частью мантии; ее длина нередко в несколько раз превышает длину раковины. Распространение — ранний кембрий — ныне.

Характерные представители этого класса — роды *Obolus* (ранний ордовик), *Crania* (мел — ныне), *Lingula* (ордовик — ныне; рис. 51).

Класс Articulata (замковые). Раковины известковые. Створки с замковым соединением. Лофофор со скелетными образованиями. Ножка прикрепляется к обеим створкам. Наиболее характерными отрядами являются Orthida, Pentamerida, Strophomenida, Productida, Rhynchonellida, Atrypida, Spiriferida, Terebratulida (рис. 52).

Отряд Orthida. Раковины плоско- или двояковыпуклые. Ареи с прямым замочным краем развиты на обеих створках. Ручной аппарат в виде крючков. Зубные пластины сростаются в спондилиум. Наружная поверхность раковин с резкими радиальными ребрами. Распространение — кембрий — пермь. Характерным представителем является род *Orthis* (нижний — средний ? ордовик — см. рис. 52, А).

Отряд Pentamerida. Раковины двояковыпуклые с изогнутым замочным краем. Ручной аппарат представлен пластинами. Зубные пластины, сростаясь, образуют спондилиум. Макушки на обеих створках хорошо выражены. Ареи могут присутствовать на обеих створках.

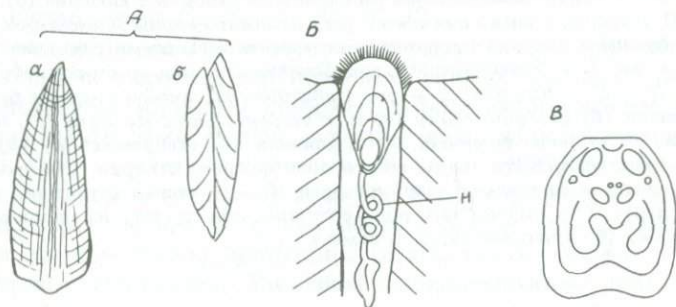


Рис. 51. Строение (А, В) и образ жизни (Б) беззамковых брахиопод:

А — Б — род *Lingula*: А — вид раковины со стороны брюшной створки (а) и сбоку (б); Б — прижизненное положение животного, зарывающегося в норку при помощи длинной ноги (н); В — род *Crania*, отпечатки мускулов, соединяющих створки, на внутренней стороне последних

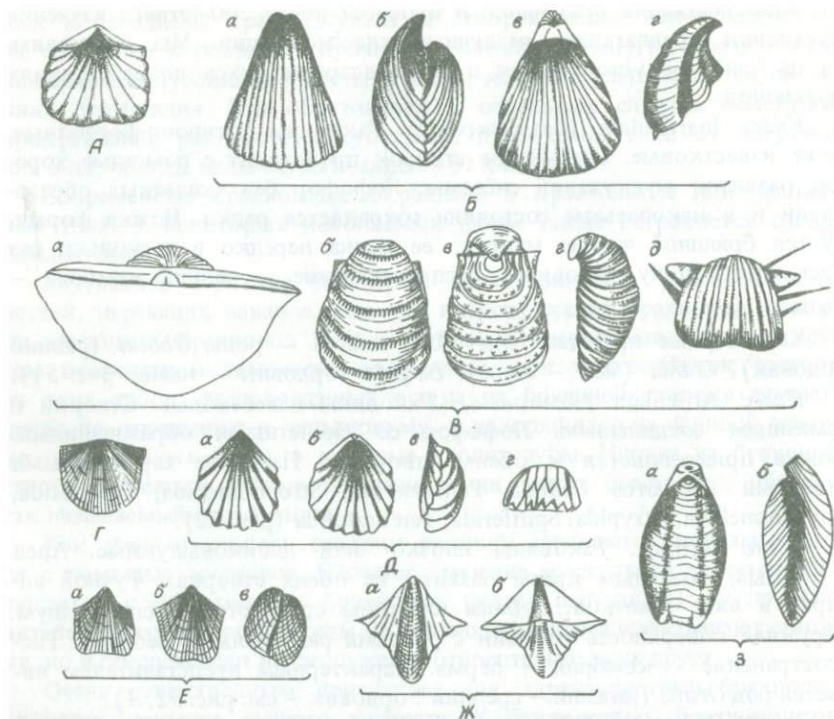


Рис. 52. Представители основных отрядов замковых брахиопод:

A — Orthida, род *Orthis* — вид с внутренней стороны брюшной створки; *Б* — Pentamerida, род *Conchidium*: *a* — *в* — вид со стороны брюшной створки (*a*), сбоку (*б*) и со стороны спинной створки (*в*), *г* — характерный раскол раковины по зубной пластине; *В* — Productida: *a* — род *Productus*, вид брюшной створки с внутренней стороны; *б* — *г* — род *Echinoconchus*, вид брюшной створки с внешней (*б*) и внутренней (*в*) стороны, а также вид сбоку (*г*); отчетливо видны элементы скульптуры; *д* — брюшная створка продукта с иглами, помогающими раковине не погружаться в ил; *Г* — Strophomenida, род *Strophomena*, вид со стороны брюшной створки; *Д* — *Е* — Atrypida: *Д* — род *Camarotoechia*, вид со стороны брюшной (*a*) и спинной (*б*) створок, сбоку (*в*) и со стороны переднего края (*г*), *Е* — род *Atrypa*, вид со стороны брюшной (*a*) и спинной (*б*) створок, сбоку (*в*); *Ж* — Spiriferida, род *Spiriferillina*, виды со стороны брюшной створки (*a* — отчетливо различим синус) и со стороны широкой ареи (*б* — отчетливо различим дельтириум и седло); *З* — Terebratulida, род *Terebratula*, вид со стороны спинной створки (*a*) и сбоку (*б* — отчетливо виден форамен)

Имеется дельтириум. Раковины либо гладкие, либо в различной степени ребристые. Распространение — ранний кембрий — поздний девон. Характерными родами являются *Pentamerus* (ордовик — силур), *Conchidium* (силур — см. рис. 52, *Б*), *Conchidiella* (средний девон), *Brooksina* (силур), *Gypidula* (силур — девон).

Отряд Strophomenida. Раковины вогнутые, двояковыпуклые, реже выпукло-вогнутые с прямым замочным краем. На брюшной створке находятся зубы и зубные пластины. Ручной аппарат не сохраняется. Ареи наблюдаются на обеих створках; поверхность последних покрыта ребрами. Распространение — ордовик. К характерным родам относятся *Strophomena* (средний — поздний ордовик — см. рис. 52, Г) и *Stropheodonta* (ордовик — девон).

Отряд Rhynchonellida. Раковины двояковыпуклые или выпукло-плоские с коротким изогнутым замочным краем, обособленной клювовидной макушкой, синусом и седлом. Имеется дельтириум. Ручной аппарат состоит из изогнутых пластинок — *круп.* Лофофоры спиральные, вершины конусов направлены к переднему краю с уклоном в сторону спинной створки. Распространение — средний ордовик — ныне. Типичными родами являются *Canarotoechia* (силур — ранний карбон), *Ladogia* (поздний девон), *Hypothiridina* (средний и поздний девон), *Pugnax* (девон — пермь), *Phynchonella* (юра).

Отряд Productida. Раковины выгнуто- или плосковыпуклые (см. рис. 52, В). Ареи линейные, могут отсутствовать. В брюшной створке могут быть зубы или зубные пластины. Ручной аппарат отсутствует. Скульптура разнообразна — ребра, складки, шипы и иглы. Распространение — силур — пермь. К характерным родам принадлежат *Gigantoproductus* (ранний карбон), *Striatifera* (ранний карбон), *Productus* (карбон), *Strophalosia* (поздний карбон — пермь).

Отряд Atrypida. Раковины округленные с изогнутым замочным краем и треугольным дельтириумом. Лофофор из двух конусообразных спиралей с вершинами, направленными чаще всего в сторону спинной створки. Створки ребристые, имеются зубы. Распространение — средний ордовик — ранний карбон. Характерные роды — *Lissatrypa* (силур), *Atrypa* (силур—девон, см. рис. 52, Е), *Carinata* (поздний силур — ранний — средний девон), *Karpinskia* (ранний — средний девон), *Camarotoechia* (девон, см. рис. 52, Д).

Отряд Spiriferida. Раковины двояковыпуклые. Ареи брюшной створки различной высоты с дельтириумом, спинной створки — линейные. Имеются зубы (брюшная створка), зубные ямки (спинная створка) ограничены крурами. Ручной аппарат в виде спирально-свернутых конусов, упирающихся вершинами в замочный край. Раковина прикрепляется ножкой в течение всей жизни. Распространение — поздний ордовик — ранняя юра. Типичные роды — *Spirifer* (силур—пермь), *Choristites* (карбон—пермь), *Spiriferulina* (пермь, см. рис. 52, Ж).

Отряд Terebratulida. Раковины двояковыпуклые или выпукло-плоские с коротким изогнутым замочным краем, без ареи. Имеется дельтириум или форамен. Ручной аппарат в виде петли. Распространение — поздний силур — ныне; большинство кайнозойских брахиопод принадлежит к этому отряду. Характерными представителями являются *Chascothyris* (средний девон), *Stringocephalus* (средний девон, живетский ярус), *Terebratula* (юра—ныне, см. рис. 52, З).

Экология и тафономия. Брахиоподы принадлежат к прикрепленному, или сидячему, бентосу. В свободно плавающем планктонном состоянии они находятся только на стадии личинок. Продолжительность жизни личинок современных брахиопод около двух месяцев. Обычно они не уплывают далеко от материнской особи, но, если попадают в мощное течение, могут переноситься более чем на 100 км от места своего "рождения".

Брахиоподы обитают как на илистом, так и на скалистом дне. Беззамковые формы (*Inarticulata*) оказываются наиболее "подвижными", в частности те роды, которые обладают длинной ножкой. Среди них особенно интересны представители рода *Lingula* — они высверливают на дне трубообразную норку, длина которой такова, что при вытянутой ножке из отверстия норки выступает только передний край раковины (см. рис. 51, В). В случае тревоги ножка сокращается и животное скрывается в норке.

Современные лингулы вымирают при изменении солёности бассейна, следовательно, можно предположить, что именно о таких резких изменениях солёности свидетельствуют находки ископаемых лингул в прижизненном положении.

Около 60 % современных брахиопод обитают в прибрежно-морской зоне, большинство на глубинах от 30 до 200 м. Абиссальные формы исключительно редки. Многие современные брахиоподы тяготеют к области развития рифов.

Брахиоподы (как современные, так и ископаемые) образуют значительные скопления, что связано с ограниченным перемещением свободной личинки. Часто такой образ жизни приводит к неправильному развитию створок, нарушению симметрии и т.п. Раковины брахиопод нередко прикрепляются к другим организмам и на них, в свою очередь, поселяются черви, губки, кораллы, мшанки и другие организмы, а плотоядные гастроподы просверливают в них крупные отверстия.

В ископаемом состоянии раковины брахиопод довольно часто встречаются при сомкнутом положении створок, что отличает их от раковин двустворчатых моллюсков, которые нередко сохраняются в виде отдельных створок. Это объясняется тем, что у брахиопод очень надежное сцепление створок, а между ними отсутствует эластичная связка, раскрывающая створки после гибели животного. В литературе неоднократно описаны случаи прижизненного захоронения раковин, но чаще всего при захоронении они перемещаются по дну, при этом разрушаются шлейфы, иглы, мелкие детали скульптуры. Если створки по тем или иным причинам разъединяются, то в ископаемом состоянии лучше сохраняются брюшные створки.

Историческое развитие брахиопод начинается в раннем кембрии; в это время были развиты как беззамковые, так и замковые формы. Бедность видового и родового состава беззамковых вызвана крайне медленными темпами их эволюции, тогда как эволюция замковых

протекала достаточно быстро. Появившись в раннем кембрии, они пережили расцвет в течение ордовика, силура, девона и карбона. В это время наблюдается обилие видов, родов и семейств замковых брахиопод, чему, вероятно, способствовали физико-химические условия морей, господствовавший тогда мягкий теплый климат. Похолодание в конце палеозоя, сокращение площади морей вызвали вымирание большинства брахиопод.

В мезозое произошло некоторое обновление брахиопод. Широким распространением стали пользоваться ринхонеллиды и теребратулиды, которые не играли заметной роли в палеозое. В настоящее время представители этих отрядов вместе с беззамковыми формами составляют реликтовую фауну брахиопод. В бентосе Мирового океана, начиная с мезозоя, брахиоподы вытесняются моллюсками, достигшими расцвета в кайнозое.

Геологическое значение. Брахиоподы имеют большое значение для установления относительного возраста горных пород. Многие их роды имеют широкое географическое распространение и сравнительно ограниченное время развития. К числу таких родов относятся *Conchidium*, *Atrypa*, *Productus* и др.

Брахиоподы используются также для целей палеогеографии, т.е. для восстановления обстановки прошлых геологических эпох. Присутствие их позволяет безошибочно установить морской характер отложений. Из ныне живущих форм только некоторые беззамковые могут выносить опреснение морской воды. Брахиоподы с крупными толстыми створками обитали в теплых водах в мелководных прибрежных бассейнах. Толщина створок связана также с подвижностью водной среды (течение, прибой и т.д.). В настоящее время брахиоподы в основном живут в теплых морях, хотя отдельные роды поселяются в арктических широтах, но на больших глубинах. Иногда брахиоподы могут быть породообразующими — их скопления в виде целых раковин, створок и обломков створок переполняют породу. Брахиоподы, обладающие известковой раковиной, накапливают известь в осадках морского бассейна. Скопление фосфатно-хитиновых раковин некоторых Inarticulata (род *Obolus*) обогащает породу фосфором, благодаря чему она иногда может рассматриваться как полезное ископаемое.

Методика изучения. Как уже отмечалось, брахиоподы характерны для палеозойских, в меньшей степени для мезозойских отложений. Наиболее многочисленны и разнообразны они в рифогенных толщах; рифы не только "любимая" среда обитания брахиопод, но и наилучшая среда для их полного сохранения, тогда как в песчаниках вследствие легкого проникновения подземных вод известковые раковины выщелачиваются, от брахиопод остаются только внутренние ядра и отпечатки. Богаты раковинами брахиопод также мергелистые и глинистые породы.

Из вмещающей породы раковины извлекаются (препарируются) в полевых условиях геологическим молотком, с помощью набора зубил. Для выявления более тонких деталей строения (ареи, дельтириума) в камеральных условиях используются более "тонкие" инструменты, вплоть до бормашины. Для всестороннего изучения брахиопод и их более точного определения необходимо иметь максимально возможное количество экземпляров раковин различных возрастных стадий, а также отпечатков створок. Собирая в полевых условиях брахиоподы, геологи не должны пренебрегать внутренними ядрами, так как на них хорошо видны следы от зубных пластин и другие особенности внутреннего строения, изучение которых совершенно необходимо для правильного их определения.

Для изучения внутреннего строения изготавливают серию пришлифовок в примакушечной части раковины. Перед началом процесса желательно сделать гипсовый слепок изучаемого экземпляра, чтобы сохранить представление о его внешнем виде. Пришлифовывание начинается от макушки и продолжается по направлению к переднему краю раковины. При этом экземпляр разрушается. Вместо раковины у исследователя остается серия отпечатков на целлюлозной пленке, на которых запечатлеваются все детали внутреннего строения.

Для получения таких отпечатков пришлифованную поверхность протравливают в течение 10 мин раствором соляной кислоты, потом промывают и высушивают. В результате травления поверхность приобретает рельеф. На нее равномерно наносят несколько капель ацетона, затем к поверхности прижимают ацетатную пленку (это может быть отмытая от эмульсии кино- и фотопленка). Через 5–10 мин на пленке отпечатывается пришлифованная поверхность. Этот метод сейчас является основным при изучении внутреннего строения брахиопод.

Контрольные вопросы и задания

1. Какие признаки строения мягкого тела и раковин позволяют выделить брахиоподы в отдельный тип?
2. Какие морфологические признаки раковины имеют наибольшее значение для классификации брахиопод?
3. Что такое макушка, синус, седло, арéia, дельтириум, форамен?
4. Какая группа брахиопод имеет наибольшее стратиграфическое значение и почему?
5. Какие выводы об условиях древнего осадконакопления можно сделать по находкам брахиопод?

ВТОРИЧНОРОТЫЕ

ТИП ECHINODERMATA. ИГЛОКОЖИЕ

К типу иглокожих относятся исключительно морские животные: морские звезды, морские ежи, морские лилии, а также целый ряд ископаемых групп. Это весьма своеобразные и специализированные животные, существующие в течение всего фанерозоя. Своеобразие современных иглокожих состоит в том, что будучи высокоорганизованными, они в то же время обладают пятилучевой симметрией. В их теле различается *оральная сторона*, на которой расположен рот; большинство современных иглокожих обращено оральной стороной вниз.

На *аборальной стороне* находится анальное отверстие. У морских звезд, офиур и некоторых других иглокожих от ротового отверстия отходят пять (реже больше) "лучей" и тело приобретает звездчатую форму, тогда как у других тело шаровидное (морские ежи) или удлиненное, вытянутое в орально-аборальном направлении. Радиальные направления, проходящие от центра оральной площади (от середины рта) к вершинам лучей, принято называть *радиусами*, или *амбулякрами*, а пространства между двумя лучами — *интеррадиусами*, или *интерамбулякрами*.

Лучевая симметрия, кроме иглокожих, имеется и у кишечнополостных, но у иглокожих она вторична — их личинки двусторонне-симметричные, билатеральные. У многих иглокожих лучевая симметрия в большей степени носит внешний характер, нарушается асимметричным расположением внутренних органов, рта и ануса. Зоологи считают, что ее развитию способствовал переход далеких предков современных иглокожих к прикрепленному образу жизни.

Скелет многих иглокожих имеет кожистый покров, сходный по строению с покровами хордовых. Состоит скелет из известковых пластинок (рис. 53), образующих сплошной известковый панцирь, и не-

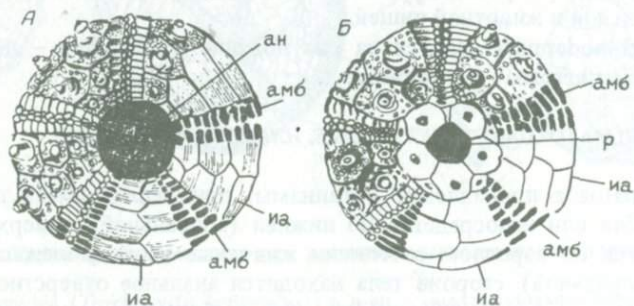


Рис. 53. Правильный морской еж:

Вид со спинной (А) и брюшной (Б) сторон: ан — анальное отверстие; амб и иа — соответственно амбулякральные и интерамбулякральные ряды пластинок панциря; р — ротовое отверстие

сет большое количество иногда очень крупных игл, торчащих наружу. В некоторых случаях скелетные образования в виде микроскопически малых известковых пластинок закладываются в коже (морские кубышки, или голотурии). У многих иглокожих наблюдаются видоизмененные иглы — *педицеллярии*, превращенные в своеобразные щипчики, которые удаляют застрявшие между иглами посторонние частицы; многие педицеллярии снабжены ядовитыми железками.

Для иглокожих характерно наличие *амбулякральной системы*, которой нет у других животных. В основном эта система обеспечивает передвижение. Лучше всего ее рассмотреть на примере морской звезды. На аборальной стороне ее интеррадиально расположена известковая пористая пластинка округлой формы — *мадрепоровая пластинка*. Поры пластинки ведут в каменистый канал, расположенный интеррадиально и проходящий от аборальной к оральной стороне. На оральной стороне этот канал впадает в кольцевой, от которого отходит пять радиальных каналов. В кольцевой канал из интеррадиусов открываются пузыри с запасом жидкости, а от радиальных отходят небольшие каналы, продолжающиеся в многочисленные *амбулякральные ножки*, которые высовываются наружу через отверстия в амбулякральных пластинках. Амбулякральные ножки представляют собой тонкие трубочки, заканчивающиеся присоской, растяжимые и мускулистые. Благодаря движению жидкости в амбулякральной системе ножки одновременно сокращаются и животное подтягивается в определенном направлении.

Пищеварительная система включает рот, пищевод, кишечник, анус. Органами дыхания являются кожные жабры. Кровеносная система состоит из околоротового кольца и радиальных кровеносных сосудов. Имеются выделительная и нервная системы.

Иглокожие раздельнополы. Это исключительно морские животные, как правило, строго стеногалинные. Нередко они окрашены в яркие тона. Обитают — от прибрежного мелководья до абиссальных глубин, ведут прикрепленный или подвижный образ жизни. Питаются растительной и животной пищей.

Тип Echinodermata делится на два подтипа: *Pelmatozoa* — прикрепленные и *Eleutherozoa* — подвижные.

ПОДТИП PELMATOZOA. СТЕБЕЛЬЧАТЫЕ, ИЛИ ПРИКРЕПЛЕННЫЕ

К *Pelmatozoa* принадлежат организмы, прикрепляющиеся при помощи стебля или непосредственно нижней (аборальной) поверхностью тела; иногда во взрослом состоянии животные свободнолежащие. На верхней (оральной) стороне тела находится анальное отверстие и рот, к которому сходятся радиальные, или амбулякральные, желобки; пища поступает в рот пассивно, благодаря току воды, проходящему по амбулякральным желобкам. Распространение — ранний кембрий — ныне.

Класс Carpoidea. Карпоидеи

Карпоидеи — лежащие стебельчатые животные (рис. 54, А). Чашечка разнообразной формы без пятилучевой симметрии, но с хорошо выраженной двусторонней симметрией, с плоской или вогнутой нижней (или брюшной) стороной и выпуклой или плоской верхней (или спинной). Она образована многоугольными табличками неправильных очертаний. По краям чашечки расположены крупные краевые, или маргинальные, таблички. Стебель различной величины, чаще полый, в начале широкий, затем быстро суживающийся и заостряющийся к концу.

Carpoidea вели придонный образ жизни, лежа на плоской или вогнутой стороне, иногда закрепляясь стеблем, как якорем. Благодаря присутствию в чашечке табличек различных размеров тело их могло сокращаться и расширяться наподобие мхов и тем самым вводить и выводить воду для питания и дыхания.

Это примитивная, слабо изученная (в силу малочисленности сохранившихся экземпляров) группа иглокожих. Они известны со среднего кембрия, расцвет их приходится на кембрий и ордовик. Единичные экземпляры обнаружены в нижнем девоне.

Класс Thecoidea. Текоидеи

Текоидеи — палеозойские прираставшие, реже свободнолежащие иглокожие. Отличаются хорошо развитой радиальной симметрией. Чашечка мешковидная, шарообразная или дисковидная, состоит из многочисленных многоугольных подвижных табличек (см. рис. 54, Б).

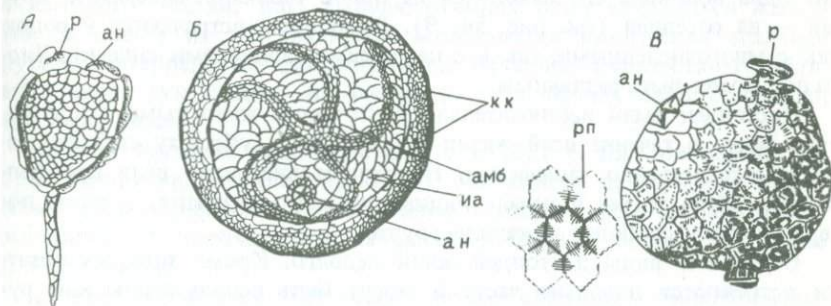


Рис. 54. Характерные представители различных классов прикрепленных иглокожих:

А — Carpoidea (*Trochocystis bonemicus*): р и ан — предполагаемые ротовое и анальное отверстия; Б — Thecoidea (*Lepidodiscus ephraemovianus*): ан — анальное отверстие, прикрытое пирамидкой; кк — краевая кайма; амб — амбулякральный луч; иа — интерамбулякральное поле; В — Cystoidea (общий вид скелета *Echinospaerites aurantium*): рр — ромбопоры (деталь, увеличено)

На верхней стороне находятся рот (в центре) и анус. Отмечается пять разветвленных амбулякров. Между пластинками амбулякральных полей имеются поры, служащие для выростов мягкого тела, подгибающих пищу ко рту. Стебля у текоидей не было.

У большинства форм чашечка прирастала нижней стороной к твердому морскому дну или к раковинам, реже она прирастала при помощи стебля или лежала на рыхлом дне. Текоидеи встречаются от раннего кембрия до раннего карбона. Расцвет их наблюдался в ордовике.

Класс Cystoidea. Цистоидеи, или морские пузыри

Среди иглокожих впервые были изучены цистоидеи (морские пузыри). Их принимали за минеральные образования ("кристаллические яблоки"). Впервые они были отнесены к типу иглокожих в 1772 г. шведским ученым Белленхалем. Л. фон Боух предложил рассматривать Cystoidea как класс. Детальная классификация их была разработана О. Иекелем (1918 г.).

Морские пузыри — короткостебельчатые или бесстебельчатые прикрепленные *Pelmatozoa* (см. рис. 54, В). Их чашечка (тека) образована многочисленными неправильными четырех-, пяти-, шестиугольными табличками, пронизанными порами и плотно прилегающими друг к другу. Форма ее шарообразная или мешковидная. В центре верхней стороны чашечки находятся ротовое и несколько смещенное анальное отверстия. Между ними расположены гидropopora, или мадрепоровая пластинка, и небольшая *гонопора* для выхода половых продуктов.

Особенностью цистоидей является система пор, не свойственная другим классам иглокожих. Самыми распространенными являются ромбовые поры (ромбопоры), расположенные по контуру ромба так, что одна половина его находится на одной табличке чашечки, а другая — на соседней (см. рис. 54, В). Ромбопоры встречаются у родов как с многочисленными, так и с немногими табличками чашечки. Число пор может быть различным.

Цистоидеи были исключительно бентосными животными, большинство форм в течение всей жизни прирастало к субстрату стеблем, реже непосредственно чашечками. Некоторые цистоидеи вели прикрепленный образ жизни в начале индивидуального развития, а затем, потеряв стебель, свободно лежали на грунте.

Отдельные виды цистоидей жили недолго. Кроме того, их остатки встречаются довольно часто и могут быть использованы как руководящие формы. Распространение — ордовик — девон.

Класс Crinoidea. Криноидеи, или морские лилии

Общая характеристика. Основной частью скелета морских лилий является чашечка, в которой заключены внутренние органы. От нее отходят стебель и руки; последние служат для захвата пищи и для

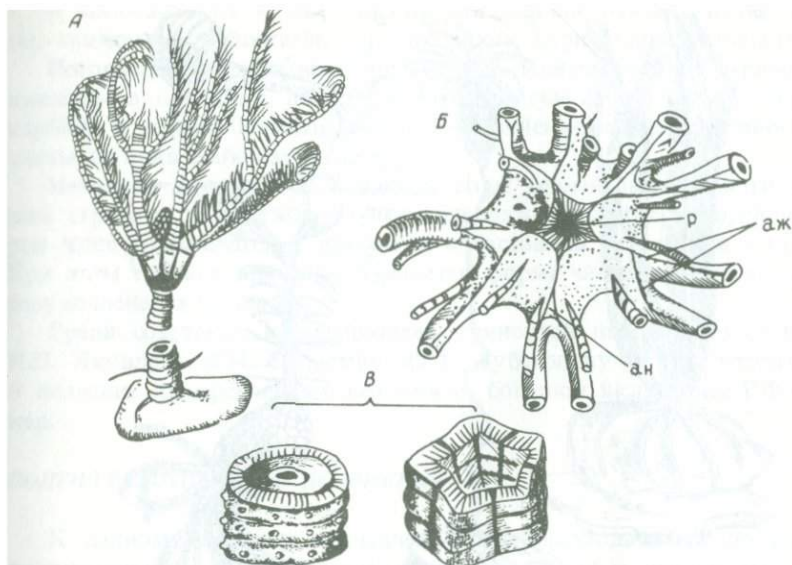


Рис. 55. Представители класса Crinoidea:

А — общий вид современной морской лилии *Calamocrinus diomedae* (показаны корона с отчетливо различимыми руками и корневая часть с диском прикрепления к субстрату); Б — оральная (брюшная) часть чашечки: р — ротовое отверстие; аж — амбулякральные желобки; ан — анус; В — фрагменты стеблей палеозойских лилий (видны каналы, поверхности сочленения)

дыхания. Чашечка вместе с руками составляет *корону* (рис. 55). Верхняя часть чашечки называется *крышкой*. В центре ее находится рот, от которого отходит пять амбулякральных разветвляющихся желобков. В одном из интеррадиусов возвышается коническая анальная трубка. Интеррадиусы сформированы большим количеством табличек. Скелет рук состоит из члеников, соединенных либо подвижно, либо неподвижно.

Научное изучение криноидей начато в 1821 г. Дж. Миллером, который предложил их классификацию, основанную на изучении чашек. Целый ряд палеонтологов занимается исследованием стеблей морских лилий. Пионерами этого направления были Р. Моор, О.С. Вялов и Р.С. Елтышева.

Стебель криноидей (колонка) также образован расположенными друг над другом члениками. Некоторые членики (так называемые узловые) более высокие и большего диаметра. На конце стебель прикрепляется к морскому дну разветвленными корневидными образованиями или дисковидной табличкой (см. рис. 55, А). Иногда стебель обвивал водоросли, полипняки, раковины и т.д. Корень силурийского *Podolocrinus* имел значительное сфероидальное вздутие с внутренними перегородками, разделяющими его на камеры. Ка-

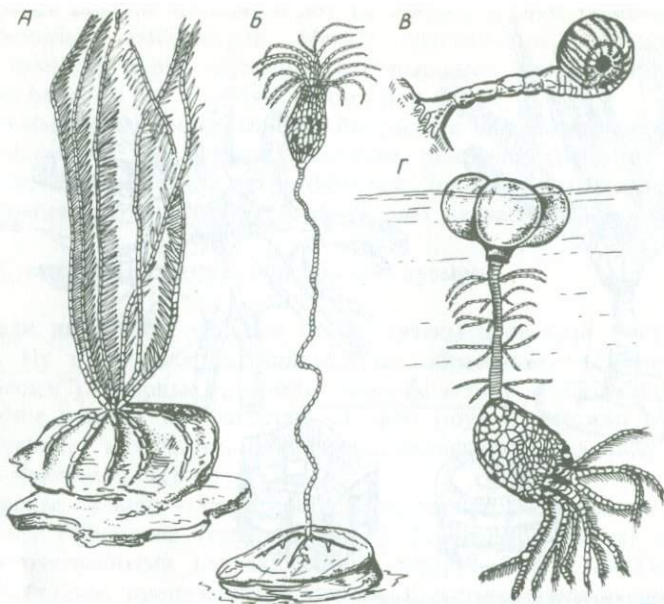


Рис. 56. Изменение строения криноидей в зависимости от образа жизни и среды обитания:

A – Г – различные морские лилии: *A* – почти без стебля, прочно прикрепившаяся ко дну, обитательница подвижных вод, *B* – с тонким хрупким стеблем, живущая в малоподвижных водах, *B* – со свернувшимся в спираль стеблем, закрывшим крону, обитающая на склонах рифов, *Г* – ведущая планктонный образ жизни с пузыревидными образованиями у корней – лоболитами

меры были наполнены газом, так что корень служил плавательным аппаратом при планктонном образе жизни (рис. 56).

Цирри (усики) появились у морских лилий на нижнем конце стебля как органы прикрепления. В процессе развития они отмечались на стебле все выше.

Экология и тафономия. Морские лилии палеозоя и мезозоя обитали на небольших глубинах прибрежной полосы, часто под защитой рифов. Как современные, так и ископаемые лилии жили большими сообществами, так как их личинки не могли далеко перемещаться. Некоторые животные этого класса способны к пелагическому образу жизни. При существовании на больших глубинах на илистом дне развиваются особи с тонким стеблем и хорошо развитыми руками (см. рис. 56, *B*). В прибрежном мелководье, на рифах наблюдаются формы с коротким массивным стеблем с меньшим числом сочленений. С рифовым комплексом связан переход лилий к лежачему положению, вследствие чего у них появляется двусторонняя симметрия. Некоторые позднепалеозойские лилии обладали способностью свертываться в спираль (см. рис. 56, *B*).

В палеозойских и мезозойских отложениях находят целые пласты, сложенные члениками морских лилий (криноидные известняки).

Историческое развитие. Первые достоверные находки криноидей известны в ордовике, широко распространены они в силуре, девоне, карбоне и перми. Мезозойские и кайнозойские криноидеи многочисленны, но пока слабо изучены.

Методика изучения. В последние годы многие палеонтологи в нашей стране и за рубежом изучают членики стеблей криноидей, которые чаще сохраняются в ископаемом состоянии, чем чашки и кроны. При этом главное внимание уделяется форме членика, канала, характеру сочленения члеников.

Среди советских исследователей криноидей необходимо отметить Н.Н. Яковлева, Р.И. Елтышеву, Ю.А. Дубатолову и Г.А. Стукалину. В познание прикрепленных иглокожих большой вклад внес Р.Ф. Геккер.

ПОДТИП ELEUTHEROZOA. ПОДВИЖНЫЕ

К данному подтипу принадлежат свободноподвижные пятиугольно-дисковидные, шаро-, звездо- или червеобразные иглокожие с разнообразным скелетом, иногда в виде панциря. Оральная сторона тела, в центре которой находится рот, обращена книзу. Анальное отверстие находится на аборальной стороне. Амбулякральные желобки обычно замкнутые. Распространение — средний кембрий — ныне.

Класс Asteroidea. Морские звезды

В этот класс включаются звездообразные свободно двигающиеся, плоские, придонные, питающиеся детритом или хищные иглокожие, тело которых состоит из центрального диска и пяти рук (рис. 57, А). Рост и амбулякральные ножки находятся на нижней стороне тела; пища поступает в рот с движением воды или активно захватывается. Анальное отверстие размещается на верхней стороне тела.

Asteroidea являются исключительно морскими донными стеногалинными животными, приспособленными к жизни в водах соленостью не ниже 30 ‰. Живут преимущественно в литорали, но встречаются на всех глубинах моря, вплоть до абиссали. Они обитают на скалистых, илистых, песчаных грунтах, нередко заселяют участки дна большими сообществами. Чаще всего морские звезды — хищники; пищей им служат моллюски, черви, ракообразные; иногда они зарываются в ил и питаются донными осадками.

Остатки Asteroidea обнаружены в отложениях всех геологических систем, начиная с тремадока (ордовик), но находки их редки, поэтому сведения о вымерших формах отрывочны. Скелет морских звезд, живущих на скалистом грунте, после смерти животного легко распадается на отдельные фрагменты, поэтому в ископаемом состоянии

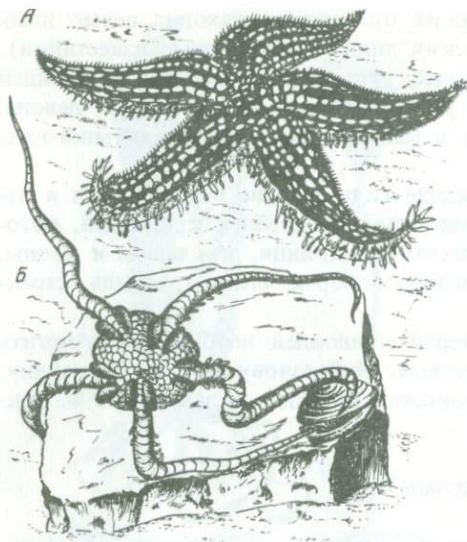


Рис. 57. Современные представители некоторых подвижных иглокожих:

А - Asteroidea - морская звезда (род *Abteria*), Б - офиура (род *Ophiuroplavia*)

сохраняются только те Asteroidea, которые зарывались в ил. Кроме цельных остатков и фрагментов скелета в ископаемом состоянии встречаются следы лежания и зарывания морских звезд. Ввиду редкости находок значение этих организмов для определения возраста пока невелико.

Класс Ophiuroidea. Офиуры, или змеехвостки

Класс объединяет свободноживущих бентосных хищников, обладающих ярко выраженной пятилучевой симметрией (см. рис. 57, Б). Тело офиур состоит из сплющенного диска и пяти резко обособленных от него рук, чего не наблюдается у морских звезд. Руки офиур очень подвижны, с их помощью животные не только передвигаются, но и хватают добычу. У некоторых офиур руки многократно древовидно ветвятся, и тогда животные имеют весьма причудливую форму. Такова, например, живущая в Баренцевом море крупная (диаметр, включая руки, - до 1 м) офиура "голова медузы" (*Gyorgyocephalus*).

Своеобразен у офиур и скелет лучей. Основное его отличие от скелета лучей морских звезд заключается в том, что амбулякральные пластинки, составляющие у морских звезд скелет борозды, проходящей по аборальной (верхней) стороне луча, у офиур переместились внутрь луча. Они очень хорошо развиты и составляют так называемые *позвонки* рук офиур. В связи с этим заходящие в руки участки полости тела сжаты и занимают меньше места, чем у морских звезд.

Так как руки полностью выполняют двигательные функции, ам-

булякральные ножки офиур не имеют присосок и являются органами осязания и дыхания.

В пищеварительной системе офиур отсутствуют задняя линия и анальное отверстие.

В ископаемом состоянии обычно сохраняются разрозненные элементы скелета: фрагменты центрального диска, отдельные позвонки. Распространение — ранний ордовик — ныне.

Класс Echinoidea. Морские ежи

Морские ежи — подвижные иглокожие, имеющие радиально- или двусторонне-симметричное тело разнообразной формы — от шаро- до сердцевидной без свободных амбулякров и открытых амбулякральных желобков (рис. 58, см. рис. 53). Скелетные пластинки панциря покрыты сверху тонким эпителием. Панцирь морских ежей имеет два отверстия: рот, окруженный околоротовым полем — *перистомом*, и анус, вокруг которого располагается прианальное поле, или *перипрокт*. Он состоит из пяти меридиональных полей амбулякральных пластинок, чередующихся с пятью интерамбулякральными полями.

Пищеварительная система занимает осевое положение, соединяет рот и анус и включает глотку, пищевод и кишечник. Амбулякральная система состоит из каменистого, кольцевого и радиального каналов.

Имеются нервная и кровеносная системы. Функцию дыхания выполняет амбулякральная система. Животные раздельнополые.

По типу панциря морские ежи делятся на две группы: правильные и неправильные. У правильных ежей панцирь близок к полусферическому, выдерживается симметрия, близкая к пятилучевой, рот и анус находятся на противоположных сторонах тела, а у неправильных рот и анус располагаются на нижней половине тела, симметрия двусторонняя.

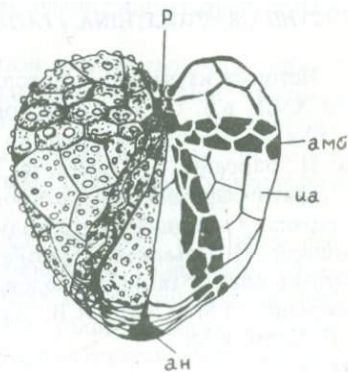


Рис. 58. Неправильный морской еж:

р — рот, ан — анус, амб и иа — амбулякральные и интерамбулякральные поля

Наиболее древние ежи появились в ордовике, в небольшом количестве они присутствуют в мелководных морских отложениях палеозоя. В мезозое эти животные пережили период расцвета, в особенности в юре и мелу. Они приобретают большое значение для определения возраста меловых отложений. Несмотря на некоторое обеднение состава морских ежей в палеоцене, они все же сохраняют руководящее значение в течение всего кайнозоя.

Морские ежи СССР известны по работам Н.А. Пославской, О.И. Шмидт, А.Н. Соловьева и др.

Контрольные вопросы и задания

1. В чем отличие иглокожих от других типов животных?
2. Из каких элементов состоит амбулякральная система иглокожих и для чего она служит?
3. Дайте общую характеристику иглокожих.
4. Какова классификация *Pelmatozoa*?
5. Приведите характеристику классов *Coostoidea* и *Thecoidea* (морфология, образ жизни, геологическое распространение)?
6. Расскажите об особенностях морфологии морских лилий, а также образе их жизни и геологическом значении.
7. Дайте общую характеристику *Eleutherozoa*.
8. Какова морфология *Echinoidea*?

ТИП NEMICHORDATA. ГЕМИХОРДОВЫЕ

Тип гемихордовые объединяет три подтипа — граптолитов, кишечнодышащих и крыложаберных. Представители кишечнодышащих и крыложаберных в настоящее время обитают в зонах прибрежного морского мелководья, в ископаемом состоянии либо не сохраняются (кишечнодышащие), либо встречаются исключительно редко (крыложаберные). В отличие от других гемихордовых, граптолиты играют в геологии исключительно важную роль и поэтому будут рассмотрены более детально.

ПОДТИП GRAPTOLITHINA. ГРАПТОЛИТЫ

История изучения. Граптолиты известны со времен К. Линнея (конец XVIII в.). Систематическое научное изучение этой группы началось в 30-х гг. прошлого столетия благодаря исследованиям Э.И. Эйхвальда, И. Барранда, Э. Зюсса, Ф. Почта. Успешные работы по морфологии и стратиграфическому распространению граптолитов в Чехословакии и странах Скандинавского полуострова принадлежат Б. Боучеку, С. Торнквисту, Н. Спелленсу. Особенно большой вклад в познание этих животных внесли такие исследователи, как О. Бульмен, Г. Еллис, Р. Козловский, А.М. Обут, А.В. Аверьянов, О.Н. Халецкая, Т.Н. Корень, Д.Л. Кальо и др.

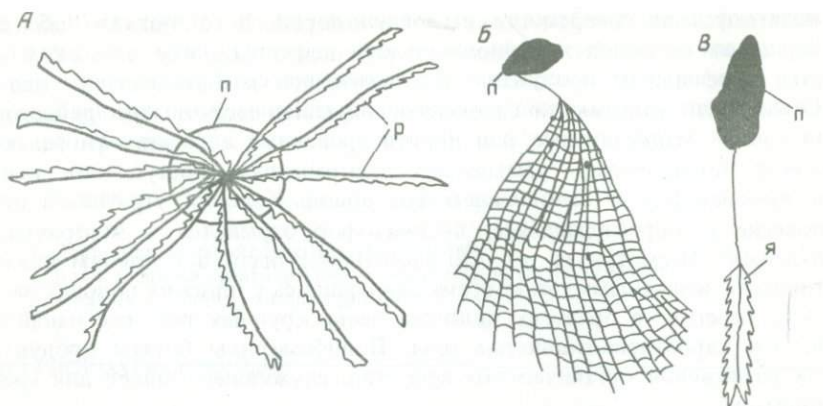


Рис. 59. Граптолиты:

А - В - взрослые колонии с воздухоносным пузырьком (п): А - род *Monograptus* sp. (р - рабдосомы), Б - род *Dictyonema*; В - начальная стадия развития рода *Diplograptus* (видны воздухоносный пузырь и два ряда ячеек - я)

Граптолиты - вымершие колониальные морские организмы. Их колонии - рабдосомы - состоят из хитинового вещества *серацина*, представляющего собой азотно-углеродистое соединение. Рабдосомы имеют вид ветвей, образованных сообщающимися друг с другом ячейками - *теками*, в которых помещались отдельные зоиды.

Среди граптолитов существовали бентосные формы, колонии которых могли прикрепляться к морскому дну, подавляющее же большинство вело планктонный образ жизни. Плавание граптолитов было возможным благодаря плавательному пузырьку - *пневматофору* (рис. 59), двуслойному центральному телу - поплавку или специальным *вместилищам* в сетчатом скелете. Все перечисленные приспособления позволяли граптолитам находиться в воде во взвешенном состоянии; течениями их переносило на большие расстояния - из одного бассейна в другой. Кроме того, известны эплипланктонные формы, колонии которых прикреплялись к водорослям, планктонным граптолитам, раковинам брахиопод.

По-видимому, размножение граптолитов осуществлялось чередованием полового и бесполого (вегетативного) поколений. Личинка была снабжена маленьким пневматофором, с которым она соединялась посредством нити - *немы*. От воздействия внешней среды она защищалась тончайшим хитинизированным скелетом, образующим первую конусовидную ячейку - *просикулу*.

Тафономия и экология. Многочисленные отпечатки и остатки рабдосом граптолитов встречаются в битуминозных глинистых, кремнистых сланцах и аргиллитах. В алевролитах и известняках они наблюдаются значительно реже. Рабдосомы граптолитов имеют удлинённую форму, поэтому они, как и ископаемые остатки растений, рас-

полагаются на поверхности наложения пород. В отпечатках либо совершенно не остается первоначального вещества, либо оно оказывается замещенным продуктом его изменения серебристо-серого цвета. Очень часто отмечаются сдавленные обуглившиеся остатки рабдосом, иногда — марказитовые или пиритизированные ядра тек. Гибель колоний, по-видимому, вызывалась прекращением поступления газов в пневматофор и заполнением его водой. Колония утрачивала равновесие и опрокидывалась, пневматофор отрывался и захоронялся отдельно. Несмотря на то, что граптолиты были в основном планктонными животными, чаще всего они селились у плоских пологих морских берегов, в областях развития дельт крупных рек, где накапливались карбонатно-глинистые илы. Подобные илы богаты продуктами разложения органического вещества, служившего пищей для граптолитов.

Обычно в глинистых сланцах и аргиллитах находят рабдосомы сикулы, теки и пневматофоры граптолитов вместе с самым разнообразным детритом, остатками растений. Поскольку планктонные и эпипланктонные формы могли перемещаться на значительные расстояния, одни и те же их виды встречаются в разновозрастных отложениях в территориально разобщенных разрезах Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии.

Историческое развитие. Самыми древними граптолитами считаются позднекембрийские представители рода *Dictyonema*, обладающие ветвистыми, пучковатыми рабдосомами. Большое количество тонких ветвей было не всегда "выгодным" организму. При усилении течений и волноприбойных движений слабые ветви рабдосом ломались, тело утрачивало симметричность и погибало. Укрепление подобных рабдосом происходило поперечными перемычками.

В ордовике появилось большое количество одно- и двуветвистых рабдосом, которые широко расселились в акваториях планеты. В середине силура произошло некоторое сокращение площади глинистых илов вблизи береговой линии, увеличилось количество грубообломочных осадков. Сильная волноприбойная деятельность способствовала сокращению планктона. С конца раннего ордовика начинается вымирание граптолитов, продолжавшееся до середины раннего девона. В среднем — позднем девоне и раннем карбоне известны единичные формы с ветвистыми рабдосомами.

Геологическое значение. Граптолиты являются прекрасными индикаторами возраста и широко используются для расчленения ордовикских и силурийских отложений.

Методика изучения. Граптолиты обнаруживают в сланцах и аргиллитах. В полевых условиях их отыскивают с помощью лупы. Так как остатки и отпечатки бывают деформированы, рекомендуется собирать большое количество экземпляров.

Для извлечения рабдосом граптолитов породу растворяют в ук-

сусной, соляной и плавиковой кислотам. Освобожденные фрагменты рабдосом промывают водой и помещают в глицерин, иногда заливают расплавленным парафином. Из застывших в парафине препаратов делают тонкие срезы для изучения под микроскопом тонких деталей строения.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте общую характеристику граптолитам.
2. В какое время граптолиты имели наибольшее распространение?
3. В каких условиях обитали граптолиты?

ТИП CHORDATA. ХОРДОВЫЕ

Хордовые — это двусторонне (билатерально)-симметричные вторичноротые животные с вторичной полостью тела и метамерным (посегментным) расположением главнейших систем органов: спинномозговых нервов, мускулатуры, осевого скелета (позвонков), кровеносных сосудов и выделительной системы. Метамерия лучше всего выражена у низших хордовых и у зародышей. У высших хордовых, в особенности у взрослых особей, она проявлена менее четко.

Хордовые отличаются от беспозвоночных наличием хорды, или спинной струны, играющей роль осевого скелета (у высших групп имеется позвоночник), центральной нервной системы в виде ствола, расположенного на спинной стороне тела, над хордой, а также жаберных щелей (у наземных позвоночных жаберные щели закладываются у зародышей). Из тех групп, которые были уже рассмотрены в данном курсе, хордовые проявляют некоторое сходство с иглокожими, особенно на ранних стадиях развития (вторичная полость тела и рот).

В составе типа Chordata выделяются три подтипа — Tunicata, Acrania, Vertebrata. Представители подтипа Tunicata (оболочники) в ископаемом состоянии встречаются исключительно редко; современными формами являются одиночные и колониальные животные — салпы, асцидии. Входящие в состав подтипа Acrania (бесчерепных) ланцетники в ископаемом состоянии неизвестны. Поэтому здесь будут охарактеризованы только Vertebrata — позвоночные, или черепные, имеющие определенное геологическое значение.

ПОДТИП VERTEBRATA (CRANIATA). ПОЗВОНОЧНЫЕ (ЧЕРЕПНЫЕ)

К данному подтипу принадлежат организмы с осевым скелетом в виде хорды. На стадии зародыша хорда имеется у всех позвоночных, у некоторых она сохраняется и во взрослом состоянии. В наружном слое хорды возникают метамерные хрящевые образования — позвонки, которые впоследствии обызвествляются или замещаются костной тканью. Нервная система позвоночных представлена труб-

кой, расположенной над хордой. В головном отделе находится головной мозг, который приобретает чрезвычайно сложное строение и защищается черепом. Кроме черепа и позвоночника, в состав скелета входят производные жаберных дуг — челюсти, передние и задние конечности с плечевым и тазовым поясами, а у некоторых классов — непарные плавники. У низших позвоночных скелет остается хрящевым в течение всей жизни.

У некоторых позвоночных имеется наружный скелет, состоящий из кожных или накладных костей на голове и в плечевом поясе, а также чешуйчатого покрова на теле. Позвоночные обладают парными органами слуха и зрения.

Первые позвоночные известны из морских ордовикских отложений. Вопрос об их происхождении окончательно еще не решен. Не исключено, что предками этих позвоночных были мелкие животные, лишенные скелета, что делает маловероятным их находки в ископаемом состоянии. Самые древние позвоночные были бесчелюстными (Agnatha). Многочисленные в силуре, они исчезают в конце девона. С ископаемыми бесчелюстными связывают современных круглоротых (миноги).

Рыбы, судя по ископаемым формам, проявляются в морских условиях в начале силура и развиваются в морских и пресноводных бассейнах донныне. Наземные позвоночные, наиболее древние из которых имеют позднедевонский возраст, произошли от кистеперых рыб. В карбоне, перми и триасе наземные позвоночные — земноводные — играют очень заметную роль. В мезозое и кайнозое их количество значительно сокращается.

Представители одной из примитивных групп земноводных были предками пресмыкающихся (рептилий), первые находки которых относятся к среднему карбону. В конце палеозоя и в мезозое рептилии достигли необыкновенного расцвета, распространившись на суше, в воде и воздухе. Однако в кайнозое количество их резко сократилось.

От звероподобных рептилий мезозоя произошли млекопитающие, господствующие в кайнозое.

Для позвоночных большую роль сыграло прогрессивное развитие головного мозга и органов чувств, благодаря чему они заняли господствующее положение на суше, в море и воздухе и даже овладевают силами природы (человек). Развитие подтипа позвоночных протекало полностью в фанерозое. Генетические связи между отдельными типами и классами устанавливаются наиболее определенно. Благодаря этому на материалах по изучению позвоночных были установлены закономерности эволюционного развития, сформулированы его законы. Значение позвоночных для геологии становится особенно ощутимым в связи с разработкой полезных ископаемых, связанных с континентальными отложениями. Изучение позвоночных и их перемеще-

ний (миграций) дает материал для восстановления положения материков геологического прошлого.

ВЕТВЬ AGNATHA. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ

Общая характеристика и морфология. Бесчелюстные — первичноводные позвоночные животные, противопоставляемые челюстным по отсутствию у них настоящих челюстей, производных жаберных дуг. Хорда сохраняется; внутренний скелет, как правило, не окостеневает. Парных плавников либо нет, либо присутствуют только грудные.

Д.В. Обручев предложил следующее подразделение ветви бесчелюстных:

Ветвь Agnatha (бесчелюстные)

Класс Diplorhina (парноноздревые)

Подкласс Thelodonti (телодонты)

Подкласс Heterostraci (гетеростраки)

Класс Monorhina (непарноноздревые)

Подкласс Osteostraci (остеостраки, костнопанцирные)

Подкласс Anapsida (беспанцирные)

Подкласс Cyclostomi (круглоротые)

На рыле *парноноздревых* (класс Diplorhina) у верхнего края рта находятся парные носовые капсулы. Глаза располагаются по бокам головы, как и жаберные отверстия — по одному с каждой стороны. Наружный скелет головы и туловища состоит из большего или меньшего числа пластинок, построенных из кожных зубов. Хвост покрыт округлыми чешуями или кожными зубами. Распространение — ранний ордовик — поздний девон.

У *телодонтов* весь наружный скелет образован отдельными кожными зубами, не объединенными более крупными окостенениями. Внутренний скелет хрящевой. Глаза маленькие, расположенные у переднего края головы, имеется жаберный аппарат. Хвост гетероцеркальный (см. раздел "Рыбы"); парных плавников нет, есть анальный или спинной.

Голова и передняя часть туловища *гетеростраков* покрыты панцирем, состоящим из разного числа кожных пластинок. Задняя часть туловища и хвост подвижны и покрыты чешуей. Наружный скелет построен из дентина кожных зубов или аспидина — бесклеточной кости панциря и чешуи. Хвостовой плавник гипоцеркальный (см. раздел "Рыбы"). Широко распространен среди гетеростраков род *Cephalaspis* (рис. 60, А).

У *непарноноздревых* (класс Monorhina) наблюдается несколько (до 15) наружных жаберных отверстий. Наружный скелет их головы состоит из мелких отдельных или слившихся в головной щит пласт-

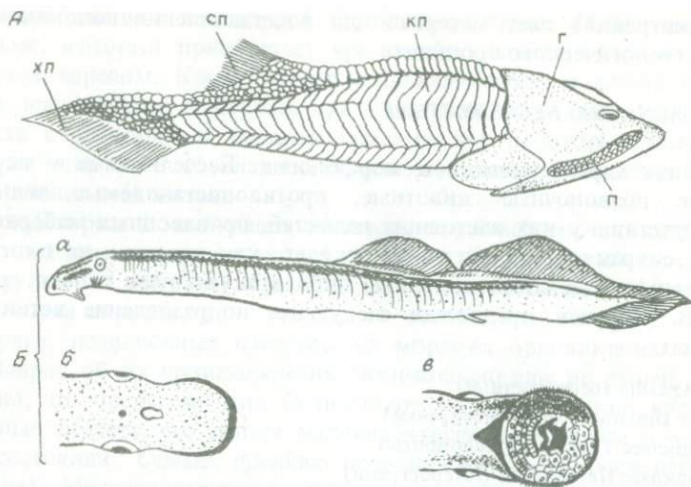


Рис. 60. Представители бесчелюстных:

А – подкласс гетеростраки, *Cephalaspis lyelli* (ранний девон): г – головной костный щит; хп – хвостовой, сп – спинной плавники; п – площадка, на которой помещались электрические органы рыб, кп – кожные пластинки; Б – современная минога *Lampetra fluviatilis*: а – общий вид сбоку, б-в – голова: вид сверху (б) и снизу (в – видны ротовая воронка и в ее центре "язык" с роговыми зубами)

тинок. Туловище, покрыто правильными рядами высоких узких прямоугольных чешуй.

Голова *остеострак* уплощенная; со спинной стороны ее прикрывает сплошной щит, включающий также большее или меньшее количество туловищных сегментов. На брюшной стороне в жаберно-ротовой области развиты мелкие кожные пластинки, рот расположен на ее переднем крае, жаберные отверстия (10 пар) – вдоль задне-боковых краев. Позади глаз размещается одно непарное чувствительное поле, покрытое мелкими пластинками, а по краям головного щита – одна-три пары таких полей. Туловище в разрезе уплощенное или треугольное с плоской брюшной стороной. Хвост гетероцеркальный, ось тела продолжается в верхнюю лопасть. Грудные плавники часто имеются, брюшных нет. Ткань щита и чешуй содержит костные клетки.

Для *беспанцирных* (*Anapsida*) характерно веретеновидное небольшое (до 20 см длиной) тело с выпуклым брюхом, менее выпуклой спиной и гипоцеркальным хвостом. Голова покрыта мелкими пластинками, бока туловища – четырьмя-пятью рядами высоких узких чешуй. Наружный скелет состоит из тонковолокнистого плотного или содержащего полости аспидина (бесклеточной кости). Вдоль спины расположен гребень из колючих чешуй, а позади головы – косой ряд круглых жаберных отверстий. Имеются грудные, брюшные, хвост-

вой и анальный плавники. Остеостраки и беспанцирные жили с позднего силура до девона.

К *круглоротым* (Cyclostomi) относятся современные миноги (см. рис. 60, Б) и миксины, неизвестные в ископаемом состоянии. Тело у них голое, угребразное. Внутренний скелет хрящевой. Наблюдается 5–15 пар жаберных мешков. Буравящий "язык" также снабжен скелетом; зубы роговые. Непарные плавники поддерживаются эндо-скелетными хрящами.

Историческое развитие. Бесчелюстные — первая по времени появления группа позвоночных. В глауконитовых песчаниках раннего ордовика окрестностей Ленинграда найдены остатки кожных зубов — древнейшие достоверные остатки позвоночных *Thelodonti*. Из среднего ордовика США известны позвоночные, обладающие наружным скелетом — панцирем (*Heterostraci*). Только в позднем силуре бесчелюстные встречаются в значительных количествах — крупные местонахождения известны на о-ве Саарема (Эстонская ССР); здесь впервые появляются *Osteostraci*. Наиболее многочисленны раннедевонские бесчелюстные, которые широко расселились как в морских акваториях, так и в пресных водах. Их местонахождения известны в европейской части СССР (от Арктики до Украины), Восточной Сибири, Туве, странах Скандинавского полуострова, на Британских островах, в Северной Америке, МНР. Большинство бесчелюстных вымирает к концу раннего девона, отдельные представители развиваются до конца девона.

Тафономия и геологическое значение. В ископаемом состоянии полные скелеты *Agnatha* сохраняются исключительно редко, чаще всего палеонтологи имеют дело с их фрагментами. Так, раннеордовикские телодонты представлены кожными зубами; изучение ассоциаций последних позволяет установить возраст вмещающих отложений, а небольшие размеры зубов позволяют извлекать их из керна скважин. Познание телодонтов имеет также большое значение для решения вопросов о происхождении позвоночных и о связях их древнейших групп. Что касается гетеростраков, то от них сохраняются фрагменты зубов и наружного скелета. Наличие только хвостового (редко других) плавника свидетельствует о том, что это были животные малоподвижные, ведущие придонный образ жизни, а отсутствие челюстей заставляет думать, что пищей им служили мелки придонные животные, планктон. Гетеростраки захоронились в прибрежной зоне моря, в лагунах и дельтах.

У остеостраков строение костной ткани наружного скелета и сам скелет достигают большой сложности. В сравнении с гетеростраками, они становятся более подвижными (помимо хвостового имеются и грудные плавники). В ископаемом состоянии остеостраки представлены чаще всего более или менее полными головными щитами, чешуями.

Фрагменты скелета гетеростраков и остеостраков позволяют устанавливать возраст вмещающих отложений. Тонкая препарировка скеле-

та, изготовление сериальных шлифовок дают возможность реконструировать нервную, кровеносную и дыхательную системы, что имеет большое значение для познания древних позвоночных и путей их развития.

В СССР большой вклад в исследование Agnatha внесли А.П. Быстров, Д.В. Обручев, Э. Марк-Куурик, В.Н. Талимаа и др.

ВЕТВЬ GNATHOSTOMI ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ НАДКЛАСС PISCES. РЫБЫ

Рыбы — обширная группа первично-водных позвоночных, характеризующаяся многими признаками, отличающими их от бесчелюстных. Настоящие рыбы имеют челюсти — аппарат огромного значения в борьбе за существование. Они служат для захвата пищи, а также для защиты и нападения. Ноздри у рыб всегда парные. Жаберные отверстия имеют вид щелей, а не круглых дыр, как у бесчелюстных. У рыб присутствуют парные и непарные плавники. Непарные — один или два спинных на верхней стороне тела, один хвостовой и один анальный на нижней стороне, позади анального отверстия — располагаются в плоскости, делящей тело на правую и левую половины. Спинные плавники могут сливаться или, наоборот, распадаться на большее число плавников, а в некоторых случаях наблюдается слияние анального или спинных с хвостовым плавником. При изучении систематики большое значение имеет морфология хвостового плавника. Выделяется несколько его типов (рис. 61).

Гетероцеркальный тип, встречающийся у большинства акул, примитивных двоякодышащих, лучеперых рыб и некоторых древних кистеперых, характеризуется тем, что задний конец осевого скелета (позвоночника) заходит в верхнюю лопасть, которая длиннее нижней, а большая часть плавника лежит ниже позвоночного столба (см. рис. 61, А).

У некоторых низших форм наблюдается обратное этому отношению между лопастями, причем задний конец позвоночника располагается в нижней лопасти, а не в верхней. Такой тип можно назвать *гипоцеркальным*, или *обратно-неравнолопастным*.

Для *дифицеркального типа* (см. рис. 61, Б), отмечающегося у более новых двоякодышащих и кистеперых, типично следующее: задний конец позвоночника, заканчивающийся у самого кончика плавника, делит его на более или менее равные верхнюю и нижнюю лопасти.

Укороченно-гетероцеркальный тип (см. рис. 61, В), свойственный более новым лучеперым рыбам, отличается от гетероцеркального тем, что конец осевого скелета не доходит до кончика верхней лопасти плавника, которая в данном случае лишь несколько длиннее нижней.

Гомоцеркальный тип (см. рис. 61, Г) распространен у многих рыб, особенно лучеперых. Внешне хвостовой плавник вполне симметричен, с одинаково длинными верхней и нижней лопастями, но в его внут-

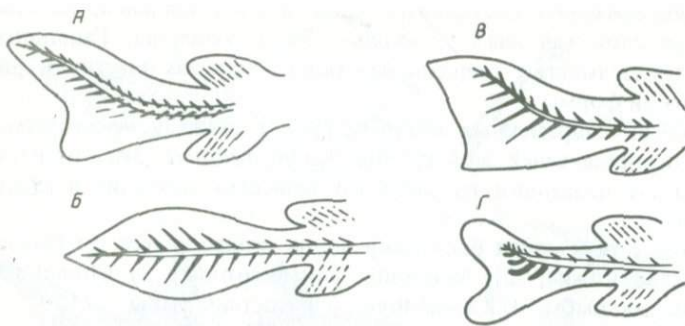


Рис. 61. Типы хвостовых плавников рыб:

А — гетероцеркальный, Б — дифицеркальный, В — укороченно-гетероцеркальный, Г — гомоцеркальный

реннем строении сохраняются следы отклонения кверху заднего конца позвоночника, причем нижние остистые отростки позвонков сильно расширены.

Последний тип представляет собой как бы завершение эволюции хвостового плавника укороченно-гетероцеркального типа в сторону внешней симметричности. Что касается двух наиболее примитивных типов плавников, то эволюция рыб показывает, что дифицеркальный тип развился из гетероцеркального путем расширения верхней лопасти. Остальные непарные плавники — спинные и анальные — являются, по-видимому, лишь органами равновесия, помогающими животным поддерживать в воде такое положение, при котором спинная сторона обращена кверху, брюшная — книзу, а срединная плоскость тела вертикальна.

Кроме непарных плавников, рыбы обладают еще парными — *грудными*, располагающимися непосредственно позади головы, и *брюшными*, находящимися обычно впереди анального отверстия.

В коже рыб почти всегда имеются чешуи — твердые скелетные пластинки, защищающие тело животного. Существуют четыре главных типа чешуй.

Наиболее примитивный тип чешуй, представляющий собой кожные зубики, называется *плакоидный*. Плакоидные чешуи рассеяны в коже акул и близких к ним форм. У некоторых рыб — примитивных кистеперых и двоякодышащих — развиты *космоидные чешуи*. Основание такой чешуи состоит из слоистой костной ткани, выше лежит слой губчатой кости с многочисленными лопостями для кровеносных сосудов, а еще выше — слой дентина (такую разновидность дентина называют *космином*) и поверхностный тонкий покров из блестящего эмалеподобного вещества.

Для многих древних костных рыб характерна *ганоидная чешуя*, которая состоит, как и космоидная, из слоистого костного основа-

ния, вышележащего сосудистого слоя и слоя космина, но снаружи находится слой ганоина — эмалеподобного вещества. Ганоидные чешуи — очень толстые твердые блестящие снаружи пластинки обычно ромбической формы,

У многих современных костных рыб, а также у некоторых ископаемых представителей этой группы чешуи *костные*. Это тонкие, обычно округлые пластинки из костного вещества, лежащие в коже под надкожицей.

Надкласс рыб может быть разделен на четыре класса: 1) Placodermi, или пластинокожие; 2) Acantoidii, или акантоды; 3) Chondrichthyes, или хрящевые рыбы; 4) Osteichthyes, или костные рыбы.

Первый класс содержит лишь ископаемые палеозойские формы — примитивные, но в то же время весьма своеобразные; второй включает древних средних и позднепалеозойских преимущественно пресноводных рыб небольших размеров со слабо развитыми зубами, третий — большое количество палеозойских форм, а также ныне живущих акул и скатов; к четвертому классу принадлежит наиболее прогрессивная ветвь, определившаяся в палеозое (первые находки в позднесилурийских отложениях), но чрезвычайно широко представленная в современную эпоху.

Класс Placodermi. Пластинокожие

К классу плакодерм — пластинокожих — относятся рыбы, у которых голова покрыта плотно соединенными костями крышки черепа и щечными костями. Имеются костные челюсти, окостеневший позвоночник. В передней части туловища располагаются кости плечевого пояса. Хорошо развиты грудной и брюшной плавники.

Распространены плакодермы были в девонском периоде, т.е. это класс, целиком вымерший. Об их экологии можно судить только по особенностям наружного скелета, который сохраняется в ископаемом состоянии. По всей вероятности, это были бентосные морские животные. Глазные орбиты и ноздри у них перемещены на спинную сторону, тело уплощенное, плоское (рис. 62, А). Строение их челюстей свидетельствует о том, что они не были хищниками, питались мелкими беспозвоночными, могли дробить раковины моллюсков, брахиопод.

Placodermi обитали в прибрежных частях морских бассейнов, заходя в устьевые части рек. В ископаемом состоянии целые скелеты встречаются исключительно редко, обычно находят фрагменты черепа, плавников, чаще всего в морских и лагунных осадках. Обитатели пресных вод сохраняются хуже; в осадках дельты вместе с кварцевой галькой чаще отмечаются только фрагменты окатанных костей. Тем не менее дельтовые отложения очень интересны для поисков

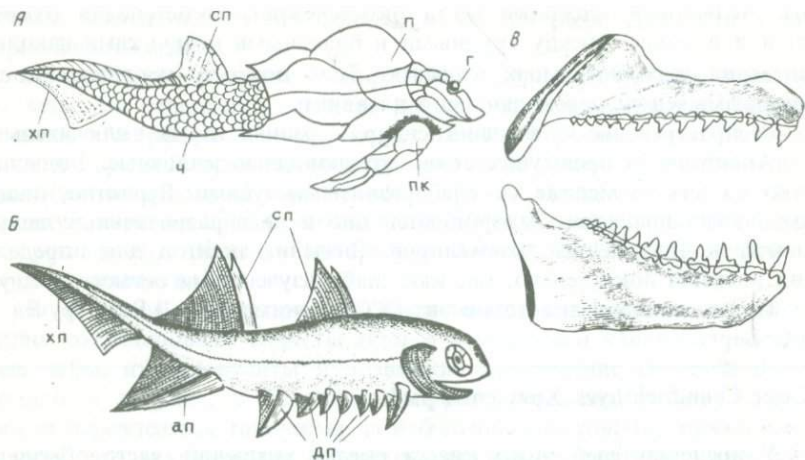


Рис. 62. Характерные представители надкласса рыб:

А – класс пластинокоже, род *Pterichthys* (средний девон): п – панцирь из костных пластинок; г – глаза; пк – парные конечности, служившие для ползания по дну; ч – чешуя; хп – хвостовой, сп – спинной плавники; Б – класс акантоды, род *Climacodus* (ранний девон): сп – парные спинные, дп – дополнительные парные, ап – анальный, хп – хвостовой плавники; В – челюсть современной акулы *Lamna cornubica*

остатков плакодерм, так как костные остатки в них, хотя и нарушенные, могут содержаться в массовых количествах.

Геологическое значение плакодерм велико. Они были широко распространены в прибрежных зонах морских бассейнов девонского периода, длительность существования некоторых отрядов составляет не более одной-двух эпох. Благодаря этому плакодермы позволяют датировать вмещающие отложения и сопоставлять друг с другом разрезы удаленных регионов. Так как эти рыбы существовали в морских и пресных водах, по их находкам возможно сопоставить морские и континентальные отложения.

При сборах остатков плакодерм следует учитывать, что для родовых и видовых определений необходимо собрать как можно больше материала. Большой вклад в познание плакодерм в нашей стране внесли Д.В. Обручев, О.П. Обручева, Э. Марк-Жуурик и др.

Класс Acanthoidii. Акантоды

Акантоды – небольшие веретенообразные рыбы (см. рис, 62, Б). Затылочная часть головы длинная, рыло резко закругленное, короткое. На черепе и плечевом поясе имеются кожные кольца. Большие глаза окружены окологлазочными костями. Ноздри тесно сближе-

ны. Челюсти и жаберные щели окостеневают. Окостенения отмечаются и в хорде. Между грудными и брюшными плавниками находится серия дополнительных колючек. Тело покрыто плотными косыми рядами чешуй, переходящими в плавники.

Распространение — поздний силур — ранняя пермь включительно.

Акантоды — преимущественно пресноводные животные. Большинство из них — мелкие со слабо развитыми зубами. Вероятно, пищей им служил планктон. Захороняются они в виде разрозненных чешуй, иногда в виде целых экземпляров. Значение акантод для определения возраста пока неясно, так как слабо изученными остаются чешуи.

Исследованием акантодов в СССР занимались Д.В. Обручев и Л.С. Берг.

Класс *Chondrichthyes*. Хрящевые рыбы

У представителей этого класса скелет хрящевой, часто обызвествленный. Наружный скелет состоит из плакоидных чешуй (кожных зубов), которые иногда превращаются в головные или плавниковые колючки. Имеются жаберные щели, которые иногда прикрываются кожной складкой. Легкие и плавательный пузырь отсутствуют. В ископаемом состоянии встречаются отдельные зубы или зубные пластинки, плавниковые колючки — *ихтиодорулиты* и позвонки. Распространение — средний девон — ныне.

Подкласс *Elasmobranchii*. Акуловые

Общая характеристика и морфология. Тело акуловых разнообразно по форме. Для пелагических видов, ведущих подвижный образ жизни, характерна торпедообразная форма. Тело придонных акуловых уплощенное. Рыло вытянуто в более или менее длинный ростр. Рот у древних форм на конце рыла, а у некоторых современных — на нижней части головы; ноздри также внизу головы. Глаза защищены складками, перепонкой.

Парные плавники — горизонтальные. Спинных плавников в большинстве случаев два. Хвост разнообразной формы. Кожа несет чешуи, состоящие из базальной пластинки, на которой располагается шип. Чешуя, как и зубы, сменяется в течение жизни. Череп целиком хрящевой, частично обызвествленный, довольно прочно сочленяется с челюстями (см. рис. 62, В). Зубы имеют сложное внутреннее строение. Важным фактором в эволюции зубов является характер снабжения их кровью. У древних акуловых корни пронизаны многочисленными порами, через которые зуб снабжается кровью. У многих мезозойских форм шейку зуба окаймляет целая серия крупных питательных отверстий.

Дыхание акуловых осуществляется с помощью жабр. Кровеносная система современных акул характеризуется большим числом сер-

дечных клапанов, сгруппированных в два-три ряда. Для акул характерно живорождение.

Историческое развитие и тафономия. Первые акуловые известны из морских отложений среднего девона. Они были широко распространены в морях палеозоя до конца раннего карбона. С позднего карбона до средней юры потомки древних акул населяют пресноводные бассейны северного и южного полушарий. С поздней юры вновь начинается перемещение акуловых в морские бассейны, где они широко расселяются. Начиная со среднего палеогена (эоцена) встречаются современные виды.

В палеозое, благодаря обывествлению, встречаются достаточно полно сохранившиеся скелеты акул, а в мезозое и кайнозое — отдельные зубы, ихтиодорулиты и позвонки. Захоронение скелетов происходило в лагунах, в условиях быстрого осадконакопления. Трупы могли переноситься течениями на небольшие расстояния; нужно иметь в виду, что акулы могли пожирать как живых, так и мертвых сородичей. Во многих горизонтах мезозоя и кайнозоя встречаются обильные копролиты, которые могут принадлежать акуловым. Массовые скопления зубов мезозойских и кайнозойских акул приурочены к фосфоритовым толщам. Некоторые исследователи полагают, что образование фосфоритов косвенно связано с разложением рыб в местах их массовой гибели.

Биологическое и геологическое значение. Акуловые, одна из самых древних групп рыб, несмотря на общую примитивность организации, развивались довольно бурно; они разделяются на многочисленные группы, поэтому могут быть использованы для установления возраста отложений, для решения вопросов эволюции позвоночных и палеогеографии. Преимущество акуловых перед другими группами позвоночных заключается в том, что их остатки встречаются в массовых количествах в палеозое, мезозое и кайнозое. Многие виды этого подкласса возникали и вымирали в течение века. Так как акуловые — хорошие пловцы, они быстро расселились и имели широкие ареалы распространения.

Методика изучения. Зубы акуловых — тот материал, который поступает к палеонтологу в массовом количестве. Их изучение может вызвать определенные трудности, так как единичные зубы одной челюсти вследствие их изменчивости могут быть отнесены к разным родам и даже семействам. Поэтому необходимо в полевых условиях собирать серии однотипных зубов, характеризующихся особенностями, позволяющими считать их особями одного вида.

Среди акуловых большой интерес представляет пермская группа *Helicorponidae*, детально изученная А.П. Карпинским. Зубы сильно вытянуты поперечно, с прямым или выпуклым верхним краем коронки. Серия зубов с дробящей или режущей коронкой располагается на выступающих назад корнях предыдущих зубов. Боковые части зубов превращаются в вытянутые вперед "шпоры".

Класс Osteichthyes. Костные рыбы

Внутренний скелет рыб этого класса может быть хрящевой, но никогда не обызвествленный, обычно же более или менее окостеневший. Чешуи ромбические или округлые, бывают рыбы с голой кожей. Жаберные щели покрыты крышкой. Есть плавательный пузырь, или легкие. В ископаемом состоянии встречаются в виде скелетов или отпечатков, группы со слабо развитым окостенением — в виде разрозненных костей и зубов. Распространение — ранний девон — ныне. В составе класса выделяются два подкласса — Sarcopterygii и Actinopterygii.

Подкласс Sarcopterygii. Саркоптеригии

Общая характеристика и морфология. Верхнечелюстная дуга саркоптеригий прикрепляется на шарнире к черепу либо сливается с ним. Хорда сохраняется. Тела позвонков в ископаемом состоянии отмечаются редко в виде дисков или колец. У рыб имеются парные плавники с мясистой лопастью, отороченной кожными лучами, и два спинных плавника. Чешуя космоидная. Для некоторых древних и ныне живущих характерно легочное дыхание. Распространение — ранний девон — ныне.

Представители этого подкласса объединяют кистеперых и двоякодышащих рыб. Открытие в 1938 г. в Индийском океане ныне живущего рода *Latimeria* привлекло к кистеперым еще большее внимание. Это рыбы с мясистыми у основания плавниками и зубами лабиринтовидного строения, сходными с зубами земноводных (рис. 63, А). Двоякодышащие (дипнои — см. рис. 63, Б) изучены слабее, и литература о них менее обширна.

Происхождение Sarcopterygii, как и остальных рыб, появившихся в девоне, остается неясным. Единственные предшествующие груп-

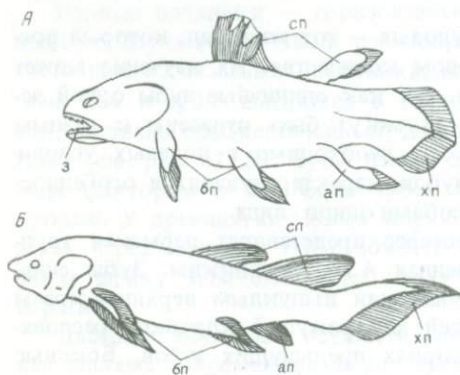


Рис. 63. Представители кистеперых (А) и двоякодышащих (Б) рыб:

А — род *Latimeria*, Б — род *Dipterus* (средний девон): сп — спинные, хп — хвостовой, ап — анальный, бп — брюшные плавники; з — зубы

пы — уже упоминавшиеся Placodermi и Acanthodei не могли быть предками настоящих рыб. Возможно, что рыбы имели какого-то более древнего (силурийского?) предшественника с кожным скелетом и кожными зубами. Уже в начале девона эволюция Sarcopterygii идет по двум различным направлениям. С одной стороны, развиваются кистеперые хищники с рвущими колющими зубами, а с другой — двоякодышца (дипнои), обладающие дробящими зубами, лицей которым могли служить брахиоподы моллюски и т.д. Саркоптеригии были распространены повсеместно.

Экология и тафономия. Самые древние кистеперые были обнаружены в морских отложениях Западной Европы, Урала и Сибири. В дальнейшем они связаны исключительно с континентальными, часто с угленосными отложениями. Некоторые пресноводные формы в мезозое вновь переходят к жизни в морях; впоследствии они вытесняются в зоны больших глубин, где сохраняются в виде реликтовых форм (*Latimeria*). Некоторые палеозойские кистеперые приспособились к легочному дыханию и к жизни в засушливой обстановке; они приобретают вытянутую форму, характерную для дипной, и сплошной непарный плавник. Современные дипнои — обитатели илистых мелководных речек Австралии — питаются моллюсками, ракообразными, червями и растениями. В период разливов, когда в воде много мути, и в засушливые периоды, когда в воде много гниющих разлагающихся организмов, они поднимаются на поверхность водоема, дышат как жабрами, так и легкими.

Некоторые современные кистеперые в засушливые периоды впадают в спячку, зарываясь глубоко в ил. Их кожа выделяет слизь, которая затвердевает вместе с илом, образуя кокон. Дыхание осуществляется при помощи легких через отверстие в коконе возле рта. Ископаемые коконы известны из пермских и триасовых отложений. Но чаще всего остатки кистеперых встречаются в виде отдельных чешуй, зубов или костей в отложениях ископаемых речных дельт. Целые скелеты захороняются в спокойных водах. От дипной сохраняются разрозненные зубные пластинки и чешуи. Черепа и полные скелеты находят исключительно редко. Представители этого подкласса используются для установления возраста и сопоставления (корреляции) континентальных отложений. Весьма интересны они и как предки наземных позвоночных.

Подкласс Actinopterygii. Лучеперые

Внутренних ноздрей у лучеперых нет. Челюстная дуга подвижно сочленяется с черепом. Парные плавники имеют широкое основание и мясистые лопасти, непарные состоят из отдельных радиалий, не сливающихся в базальные пластинки. Спинной плавник обычно один (рис. 64), но может быть два или три. Туловище покрыто ганоидной чешуей,

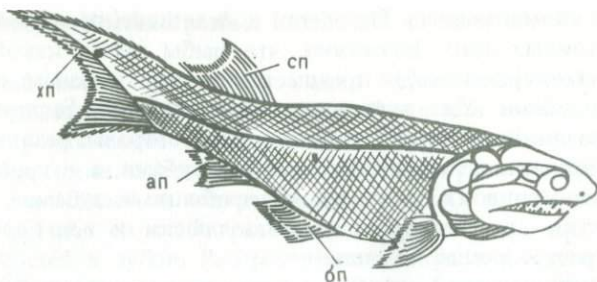


Рис. 64. Представитель лучеперых рыб – *Cheirolepis trailli* (средний девон):
 сп – спинной, хп – хвостовой, ап – анальный, бп – парные брюшные плавники

иногда присутствуют костные чешуи или кожа остается голой. Распространение – средний девон – ныне.

Первые остатки лучеперых известны из среднего девона Западной и Восточной Европы и Сибири, а в позднем девоне они уже широко распространены. Если в девоне лучеперые связаны с морскими отложениями, то в карбоне и перми они играют большую роль в континентальных. Мезозойские лучеперые обитали в морских и пресноводных водоемах.

Ископаемые лучеперые используются для сопоставления континентальных толщ, лишенных других ископаемых. Так как они сохраняются в основном в виде разрозненных чешуй и костей, то не всегда возможны точные родовые и видовые определения.

Изучением ископаемых лучеперых рыб в нашей стране занимались Д.В. Обручев, Э.И. Воробьева, Л.С. Берг, П.Г. Данильченко и др.

Класс Amphibia. Земноводные

Общая характеристика и морфология. Наиболее типичная особенность земноводных – совмещение в их организации приспособлений к наземной и водной жизни. Особенно ярко двойственность приспособлений земноводных выражена в их размножении. Будучи типичными наземными животными по таким признакам, как наличие конечностей пятипалого типа, а также легких, они размножаются, как и рыбы, откладывая икру в воду.

Морфологически земноводные весьма разнообразны. По строению черепа, например, примитивные земноводные весьма близки к кистеперым рыбам, а высшие с трудом отличимы от примитивных пресмыкающихся; современные же земноводные резко обособлены как от ископаемых представителей этого класса, так и от других групп позвоночных, приобретая иногда сходство с двоякодышащими рыбами (хвостатые земноводные).

Несмотря на появление пятипалых конечностей и легких, земноводные остались тесно связаны с водой, о чем свидетельствуют не-

обычные для наземных животных особенности их облика. Вся организация земноводных рассчитана на непрерывное поступление воды через покровы и выведение ее избытков с мочой. Кожа их не образует рогового покрова, защищающего животное от высыхания, и, будучи высокопроницаемой, свободно пропускает воду. Только в воде земноводные могут поддерживать водный баланс, на суше же они непрерывно и интенсивно "высыхают", теряя воду через покровы. В этом отношении земноводные стоят ближе к пресноводным рыбам, чем к остальным наземным позвоночным (пресмыкающимся, птицам и млекопитающим).

Секрет кожных желез, увлажняющий поверхность тела животного, создает вокруг него своеобразное водное окружение. Таким образом, и на суше земноводные как бы находятся в микроводоеме, создаваемом ими самими.

Проницаемость кожи тесно связана с важнейшей физиологической особенностью земноводных — со спецификой их терморегуляции. Сколь угодно значительное накопление тепла в организме земноводных невозможно ввиду интенсивного охлаждения их из-за испарения воды с покровов. Этим земноводные резко отличаются от другого класса — пресмыкающихся, у которых температура тела может подниматься заметно выше температуры воздуха. У земноводных же на суше температура тела оказывается даже более низкой, чем температура воздуха.

Совмещение признаков "наземной" организации, с особенностями водного обмена, присущими пресноводным животным, ставит земноводных в совершенно особое положение и резко отделяет их от остальных классов позвоночных. Позвоночники земноводных отличаются от позвоночников рыб. Взросшая нагрузка парных конечностей привела к установлению непосредственной связи таза с ребрами заднего туловищного позвонка, превратившегося в крестцовый. Ребра редуцированы и с грудиной не соединяются. Строение позвоночника издавна служило основой для разделения земноводных на соподчиненные группы.

Дыхание у земноводных совершается по принципу нагнетающего насоса: воздух не всасывается в легкие вследствие расширения объема грудной полости, как у высших наземных позвоночных, а нагнетается в них посредством активного сжатия ротовой полости. У некоторых земноводных, как и у рыб, имеются жабры. Кровеносная система занимает промежуточное положение между таковой у рыб и пресмыкающихся. Она включает сердце с двумя предсердиями и одним желудочком и две дуги кровообращения со смешанной кровью.

Классификация земноводных в значительной степени основывается на особенностях строения позвоночника и черепа. Почти все древние палеозойские амфибии имеют сплошную костную крышу черепа, состоящую из тесно примыкающих друг к другу кожных костей; в ней имеются отверстия для парных глаз, теменного глаза и ноздрей.

Такие земноводные получили название *стегоцефалы*, что означает *пк-рытоголовые*. Однако стегоцефалов едва ли можно рассматривать как таксономическую единицу класса, потому что к ним причисляются группы, произошедшие от различных предков. Л.П. Татаринов, Е.Д. Конжукова и М.А. Шишкин подразделяют земноводных на три подкласса: *Apsidospondyli* (апсидоспондилльные), *Batrachosauria* (батрахозавры) и *Lepospondyli* (лепоспондилльные).

Наиболее интересна группа амфибий, которую называют *батрахозавры* (*лягушкоящеры*). Они как бы "заполняют" пробел между архаичными земноводными и ранними пресмыкающимися. Прimitивные батрахозавры вели водный образ жизни, более высокоорганизованные (сеймуриаморфы) постепенно во многом приблизились к пресмыкающимся, выходили на сушу.

Апсидоспондилльные (*лабиринтозубые*) разделяются на два резко разграниченных надотряда: саламандро-, или крокодилообразные, — хвостатые земноводные с большим черепом, покрытым сплошной крышей покровных костей, и бесхвостые земноводные со значительной редукцией покровных окостенений черепа. У некоторых апсидоспондилльных (ихтиостеги) наружный ряд небных костей содержит продольный ряд зубов; часто он неполный и представлен лишь клыками. Кроме больших зубов, на покровных костях неба иногда развита неровная поверхность мелких зубиков (шагрень).

Лепоспондилльные не имеют широкого распространения.

Экология и тафономия. Физиологическая специфика земноводных во многом определяет особенности их экологии. Зависимость от влажности исключает возможность существования их в условиях, где нет хотя бы ничтожных скоплений воды. Сильное развитие кожного дыхания позволяет им пребывать под водой. Сезонный и суточный циклы земноводных в значительной степени зависят от особенностей их водного обмена и терморегуляции, исключая активность в условиях низких температур или повышенной сухости воздуха. В странах умеренного климата это приводит к зимней спячке, а в условиях летних засух — иногда к летней спячке.

Практически все земноводные по типу питания — плотоядные.

О размножении древних земноводных известно немного. Стегоцефалы обладали личиночным развитием и, вероятно, метали икру в воду.

Главные местонахождения ископаемых остатков стегоцефалов приурочены к угленосным толщам (карбон Северной Америки и Западной Европы) и красноцветным континентальным фациям (пермь и триас Северной Америки, Европы, Индии и Южной Африки). Большинство остатков ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных обнаружено в осадках заболоченных водоемов (кайнозой Северной Америки, Западной Европы и в меньшей степени Южной Америки). Накопление костных остатков обычно происходило при их более или

менее далеком переносе, но в ряде случаев отмечались находки земноводных на месте их жизни, что могло быть связано с пересыханием небольших озер и болот (часто в карбоне и ранней перми США). В захоронениях, образовавшихся на месте заболоченных водоемов, подчас сохраняются отпечатки мягких тканей — обычно кожи, но как исключение также и жабр. В фосфоритах Керси (эоцен — олигоцен Франции) известны фосфатизированные мумии бесхвостых амфибий.

Историческое развитие. Древнейшие земноводные (ихтиостеги) известны из позднего девона Гренландии. Примитивные земноводные обладали значительным сходством с кистеперыми рыбами, и их происхождение от последних вызывает мало сомнений (рис. 65).

Эволюция земноводных в целом характеризуется наличием двух периодов относительного процветания — в карбоне — триасе и кайнозойе — и одного периода упадка — в юре и мелу. В первый период процветания земноводные представлены весьма разнообразными формами, достигавшими подчас гигантских (для земноводных) размеров. В карбоне среди них явно преобладали водные формы, в перми — наземные, а в триасе — вновь водные. Возможно, что возврат земноводных в воду связан с их вытеснением размножившимися к тому времени пресмыкающимися. Повсеместно от карбона до конца триаса земноводные составляли один из основных элементов фауны наземных позвоночных. Кайнозойские земноводные, хотя и являются довольно многочисленными, представлены почти исключительно мелкими животными. Общее число современных видов земноводных достигает 2000.

Геологическое значение и методика изучения. Геологическое значение земноводных сравнительно невелико, хотя иногда они используются для расчленения континентального карбона, перми и триаса. Например, на территории европейской части СССР находки лабиринтодонтов свидетельствуют о том, что встречены базальные горизонты верхней перми, а некоторые роды стереоспондилов являются руководящими ископаемыми нижней части триаса.

Наличие некоторых общих родов в среднем и верхнем карбоне Западной Европы и Северной Америки доказывает существование связей между этими материками.

Методика изучения обычна для наземных позвоночных. При препарировке остатков, заключенных в твердую породу, применяют кислоты. При изучении сильно обугленных остатков соляной кислотой растворяют кости и изучают структуры черепа по отпечатку на угле. Иногда для исследования черепа используют метод сериинных шлифов. Строение мягких тканей восстанавливается по аналогии с современными земноводными и пресмыкающимися. Земноводные СССР известны благодаря исследованиям Л.П. Татарина, Е.Д. Конжуковой, М.А. Шишкина и др.

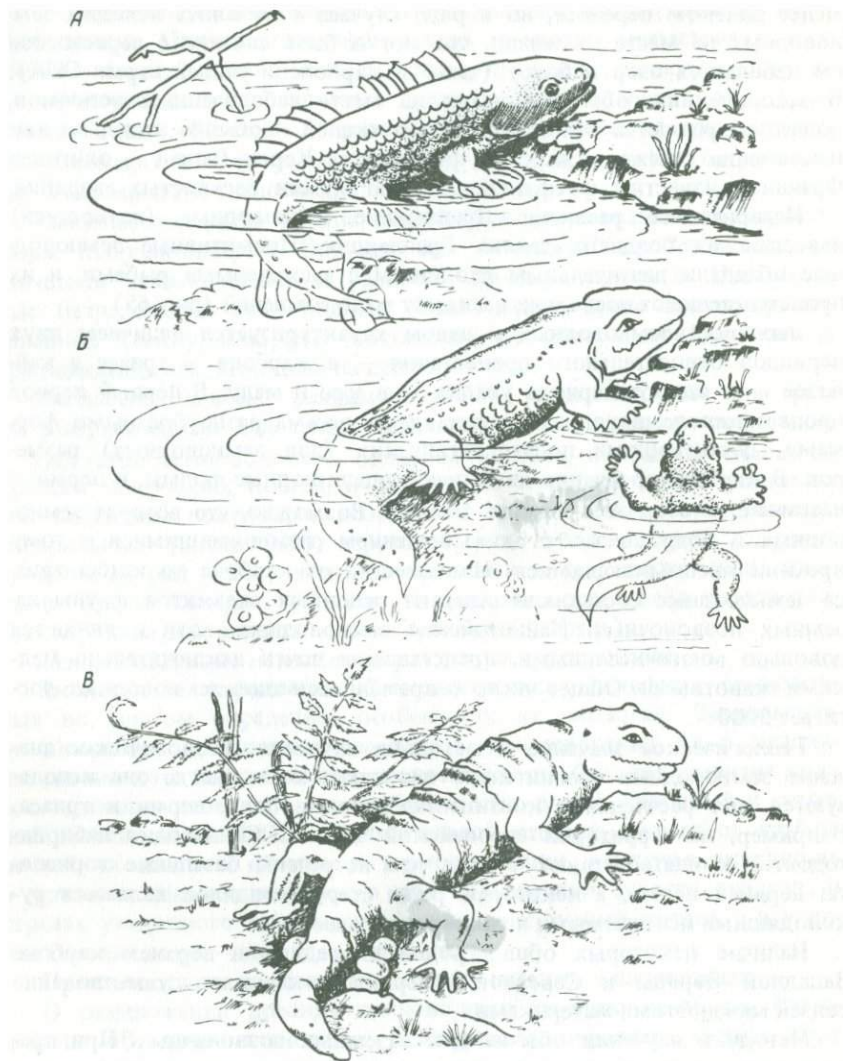


Рис. 65. Возникновение и развитие наземных позвоночных:
 А — кистеперая рыба, выходящая на сушу; Б — стегоцефалы, первые земноводные; В — первые пресмыкающиеся, уже откладывающие яйца на суше

Общая характеристика и морфология. Пресмыкающиеся по сравнению с земноводными являются уже типичными наземными позвоночными. Некоторые из них вновь вернулись в воду и приобрели "внешность акулы", оставаясь, однако, пресмыкающимися. Другие "научились" летать, но крылья их состояли не из перьев, а из тонкой перепонки, наиболее сильно развитой между боками тела и передними конечностями с их удлинненными четвертыми пальцами. Кроме того, имелись еще дополнительные плечевая и хвостовая перепонки. Предками птиц они, однако, не стали, и первоптицам пришлось "учиться" летать заново, на совсем иначе сформированных крыльях. Остальные пресмыкающиеся населяли болота и пустыни, леса и долины, многие ходили и прыгали на задних ногах, опираясь на хвост, как кенгуру (рис. 66). Так передвигался, например, тиранозавр — самый крупный из хищников, когда-либо живших на Земле (до 15 м длиной, 9 м высотой, длина черепа до 2 м). Наиболее крупные следы динозавров, обнаруженные в Туркмении, имеют длину 86 см, а ширину 73 см.

Размножение яйцами, защищенными твердой скорлупой и имеющими зародышевые оболочки, было весьма важным приспособлением позвоночных к условиям наземного существования. У пресмыкающихся развито легочное дыхание. Кожа защищена роговым покровом. Все это повысило приспособление позвоночных к сухопутной жизни. Разнообразие условий существования привело и к разнообразию форм, и в этом отношении рептилии занимают, вероятно, первое место среди всех позвоночных. Пресмыкающиеся являются важнейшей в истории позвоночных группой, давшей начало обоим высшим классам позвоночных — птицам и млекопитающим.

Из других особенностей, отличающих рептилий от амфибий, необходимо отметить более совершенное кровообращение: у них в желудочке сердца появилась перегородка, а у высших рептилий — архозавров, и, вероятно, зверообразных — сердце стало четырехкамерным. Осевой скелет — позвоночник — у пресмыкающихся имеет четко выраженную дифференциацию с обособлением шейного и других отделов, отсутствующих у земноводных, что очень существенно в наземных условиях, требующих от животного более сложных и разнообразных движений, чем в воде. Тела позвонков становятся постепенно цельными — без отверстий для спинной струны — хорды.

Парные конечности рептилий, сохранившие пятипалый тип, отличаются от конечностей земноводных не только разнообразием, но и большим совершенством: наличием хорошо развитых суставных поверхностей и большей длиной, позволившей прогрессивным группам высоко поднять тело, а не волочить его по земле, что очень важно для быстрого передвижения. Большая нагрузка на скелет у сухопутных позвоночных по сравнению с водными привела к усилению не только

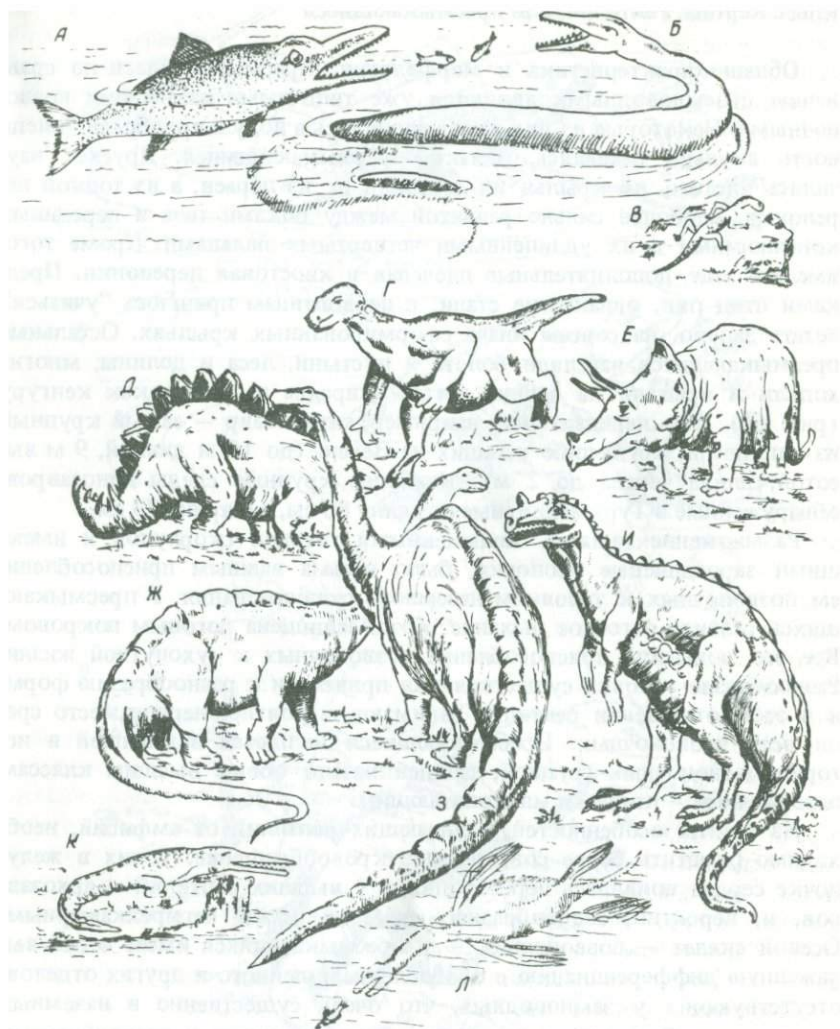


Рис. 66. Ископаемые рептилии позднего палеозоя и мезозоя:
 А — *Ichthyosaurus* sp., Б — *Mosasaurus* sp., В — *Areoscelis* sp., Г — *Iguanodon* sp., Д — *Stegosaurus* sp., Е — *Triceratops* sp., Ж — *Diplodocus* sp., З — *Brontosaurus* sp., И — *Ceratosaurus* sp., К — *Belodon* sp., Л — *Plesiosaurus* sp.

конечностей, но и поясов, особенно тазового, кости которого срастаются иногда попарно; крестец у пресмыкающихся включает до восьми позвонков и более. В плечевом поясе, полностью утратившем связь с черепом (что придало большую свободу движений голове) число костей уменьшается. Наблюдаются и другие прогрессивные признаки в строении пресмыкающихся.

Наряду с признаками, сближающими рептилий с птицами и млекопитающими, у них сохранился и ряд черт, по которым они стоят ближе к амфибиям. У пресмыкающихся слабо развиты центральная нервная, кровеносная и отчасти выделительная системы, относительно слабо — органы чувств (за исключением зрения). Как и земноводные, большинство пресмыкающихся — холоднокровные животные с постоянной температурой тела, жители в основном теплых широт. Некоторые пресмыкающиеся способны передвигаться по воздуху.

Классификация пресмыкающихся. Согласно приводимой классификации, пресмыкающиеся делятся на семь подклассов: *Cotylosauria* — котилозавры; *Chelonia* — черепахи; *Theromorpha* — зверообразные; *Ichthyopterygia* — ихтиозавры; *Synaptosauria* — синаптозавры; *Archosauria* — архозавры; *Lepidosauria* — лепидозавры.

Подкласс *Cotylosauria* (котилозавры) — довольно разнообразная группа, включающая как мелких наземных ящерицеобразных животных, так и крупных (величиной с бегемота) растительноядных. Котилозавры объединяют наиболее примитивных пресмыкающихся, сохраняющих ряд архаических особенностей. Распространение — средний карбон — поздний триас.

Подкласс *Theromorpha* (зверообразные) — весьма разнообразный по условиям обитания подкласс, заполняющий огромный промежуток между примитивными котилозаврами и первыми млекопитающими. Среди них выделяют как плотоядных, так и растительноядных. Размер отдельных видов достигал 3 м. У большинства зверообразных зубы в различной степени дифференцированные, в частности, хорошо развиты клыки, но у многих растительноядных форм они однородные. Конечности обычно массивные, но удлинненные. Распространение — поздний карбон — средняя юра.

Подкласс *Synaptosauria* (синаптозавры). Большинство синаптозавров — морские формы с бочковидным туловищем, обладающие ластовидными конечностями. Длина тела достигала 15 м. Череп в основном удлинненный, хвост короткий. Примитивные синаптозавры передвигались по суше. Распространение — поздний карбон — поздний мел. Представители — роды *Araeoscelites* (см. рис. 66, В) и *Plesiosaurus* (см. рис. 66, Л).

Подкласс *Ichthyopterygia* (ихтиозавры). Ихтиозавры представляются собой сильно специализированных в связи с длительным приспособлением к жизни в воде рептилий. Триасовые ихтиозавры еще достаточно ясно отражают их происхождение от наземных животных: они имеют низкое тело, довольно длинную шею и слабо изогнутый хвост,

но юрским (наиболее широко распространенным) присущ уже типичный рыбообразный облик: их тело высокое веретеновидное, сжатое с боков, как у рыб. На спине и хвосте развились кожные плавники, а конечности преобразовались в ласты. Ихтиозавры — преимущественно крупные активные хищники — по образу жизни они были подобны акулам среди рыб или дельфинам среди млекопитающих. Распространение — средний триас — поздний мел. Представитель — род *Ichthyosaurus* (ранняя юра — см. рис. 66, А).

Подкласс Chelonia (черепахи). Chelonia образуют довольно однородную группу пресмыкающихся, характеризующуюся коротким и широким туловищем, обычно заключенным в костный панцирь, сращенный с отдельными элементами внутреннего скелета и часто покрытый роговыми щитками. Зубы утеряны и функционально замещены роговым клювом. Распространение — триас — ныне.

Подкласс Lepidosauria (лепидозавры). К лепидозаврам, или чешуйчатым ящерам, относятся змеи и ящерицы. Кожа всех лепидозавров защищена разнообразной чешуей. Среди ископаемых форм наиболее интересны морские гигантские (до 2 м) ящерицы — мозозавры. В конце мела от ящериц отделяются змеи. Распространение — поздняя пермь — ныне. Представитель — род *Mosasaurus* (поздний мел — см. рис. 66, Б).

Подкласс Archosauria (архозавры) — наиболее широко распространенные мезозойские наземные пресмыкающиеся. Они явились исходной группой для класса птиц и млекопитающих. Шея и хвост обычно длинные. Задние конечности заметно длиннее передних, что связано с передвижением на двух ногах. Особое строение имеют конечности птерозавров. В связи с приспособлением к полету их передние конечности превратились в крылья, а задние испытали заметную редукцию. Многие формы обладали кожным панцирем. По способу размножения архозавры были яйцекладущими животными. Высшие архозавры — *динозавры* и *птерозавры* — могли быть теплокровными. Распространение — поздняя пермь — ныне.

Крокодилы — единственная группа архозавров, сохранившаяся до настоящего времени и при этом очень мало изменившаяся с момента своего возникновения (род *Belodon*, поздний триас — см. рис. 66, К).

Более сложным и разнообразным было развитие динозавров, которые, по мнению большинства исследователей, произошли от примитивных архозавров — *текодонтов*.

Ящеротазовые динозавры известны с позднего триаса; уже в то время среди них были хищные — *тероподы* и растительноядные — *прозауроподы*, из которых первые затем (в юре) разделились на крупных хищных динозавров — *карнозавров* (род *Ceratosaurus*, поздняя юра — см. рис. 66, И) и мелких хищных — *целурозавров*. Если триасовые хищные динозавры — сравнительно небольшие животные (длина 1,5—

2 м), то поздне меловые — очень крупные (до 15 м в длину и 10 м в высоту), с огромным черепом (до 2 м).

Зауроподы своего расцвета достигли к концу юры, некоторые имели колоссальные размеры (30 м в длину) и обитали в водной среде (позднеюрские роды *Diplodocus* и *Brontosaurus* — см. рис. 66, Ж, З). В ходе эволюции среди птицетазовых динозавров появлялось все большее количество растительноядных животных (род *Triceratops*, поздний мел — см. рис. 66, Е). На границе триаса и юры произошло разделение ствола птицетазовых динозавров на две ветви — орнитопод и стегозавров. Орнитоподы изменялись от мелких форм в первой половине мезозоя до гигантских утконосых динозавров (высотой до 10 м) поздне меловой эпохи — самых крупных двуногих животных Земли (род *Iguanodon* — см. рис. 66, Г).

Стегозавры обитали на суше вместе с гигантскими хищниками. Вдоль спины у них образовались два ряда огромных костных пластин и шипы на конце хвоста (род *Stegosaurus*, поздняя юра — см. рис. 66, Д).

Наиболее удаленная от текодонтов группа — птерозавры, или летающие ящеры. Крыло птерозавра представляло собой кожную перепонку, натянутую между наружным пальцем передней конечности и боковой поверхностью тела. Задние конечности, особенно у поздних птерозавров — птеродактилей, были развиты очень слабо, несмотря на крупные размеры животных (размах крыльев до 8 м).

Происхождение пресмыкающихся. Все пресмыкающиеся возникли из древних хвостатых земноводных. Но даже высшие земноводные не могли уходить далеко от воды, не могли заселить открытые степи и каменистые пустыни. Длиннохвостые предки с голой слизистой кожей не могли сразу приспособиться к жаркому сухому воздуху. Среди них стали появляться разновидности с более сухой и грубой кожей, которая постепенно покрывалась роговым слоем. Этот слой становился не сплошным, а образовывал щитки или, если края щитков заходили друг за друга, чешую, но не костную, как у рыб, а роговую, периодически линяющую. Через роговую оболочку дыхание затруднено. Стали лучше развиваться легкие. В них вращались и ветвились многочисленные кровеносные сосуды. Легкие стали ячеистыми со многими перекладинами, в которых проходили вены и артерии. Таковы кожа и легкие у ящеров, черепах, змей, крокодилов.

Хищный образ жизни, поиски добычи (насекомых, червей, пауков) привели к тому, что плечевой пояс (лопатки) отодвинулся от головы назад, а между головой и плечами оказалось больше подвижных шейных позвонков. Голова могла теперь поворачиваться во все стороны. Роговые чешуйки покрыли спину, а также пальцы, как черепица. На концах пальцев чешуйки росли особенно длинными и твердыми. Так возникли когти.

Но особенно изменились размножение и развитие в яйце, так как

яйца рептилии стали откладывать только на суше. У них так же, как у земноводных, сохранилась при развитии внутри яйца стадия с жаберными щелями, но она проходила быстрее, и в яйце же жабры заменялись легкими, так что по выходу из скорлупы новорожденный организм сразу обладал легочным дыханием.

Долгое время (около 115 млн. лет) пресмыкающиеся были "царями" всей жизни на Земле. За это время они достигли огромного разнообразия.

По мнению большинства ученых, причиной гибели динозавров явилось резкое похолодание на Земле, которое наступило 60 млн. лет назад. Холоднокровные рептилии не могли приспособиться к глобальному похолоданию и были вытеснены теплокровными млекопитающими.

Экология и тафономия. Большинство пресмыкающихся – котилозавры, зверообразные, значительная часть архозавров и отдельные группы других подклассов – развивались как наземные формы. В основном эти пресмыкающиеся были ящерицеобразными животными и обладали сравнительно легким скелетом, дававшим возможность быстро передвигаться по суше.

Некоторые пресмыкающиеся (котилозавры) полностью приспособились к жизни в воздухе. Для них было характерно развитие летательного аппарата – крыльев, появление полых костей, редукция длинного хвоста, утрата чешуйчатого покрова и т.д.

У большинства водных пресмыкающихся развиваются плавательные перепонки на лапах, хвост превращается в мощный орган движения, приобретает вид высокого кормового весла (крокодилы, динозавры), а у подкарауливающих добычу в воде ноздри перемещаются снизу наверх (крокодилы).

Со средой обитания и образом жизни связаны и приспособления к роду пищи и способу питания. Большинство пресмыкающихся плотоядны. Значительная часть их принадлежала к самым крупным активным хищникам, когда-либо существовавшим на Земле. Способ питания предопределил развитие органов нападения (у хищников) или защиты (у растительноядных). Почти у всех хищников появились зубы и когти, а у растительноядных – костные панцири, прочный и толстый кожный покров, рога, всевозможные шипы и колючки на спине и хвосте.

К числу крупных местонахождений наиболее древних пресмыкающихся относятся нижнепермские красноцветные лагунные отложения Северной Америки. Вместе с пресмыкающимися (котилозавры, пеликозавры и др.) встречаются водные стегоцефалы; скелеты животных залегают в углублениях дна древних бассейнов.

Красноцветные отложения Приуралья приурочены к области позднепалеозойской предгорной впадины и отлагались не в лагунах, а в дельтах рек. И.А. Ефремов и Б.П. Выюшков выделили для Приуралья семь фаунистических зон; из них четыре нижних относятся к перми,

а три верхних — к триасу. К четвертой зоне принадлежит знаменитая северодвинская фауна, открытая в конце прошлого столетия В.П. Амалицким и имеющая разнообразный состав: парейзавры, цинодонты, лабиринтодонты и батрахозавры.

Триасовые местонахождения, как и пермские, в основном континентального типа. Юрский период, знаменующий собой начало широкого распространения морей, характеризуется преобладанием местонахождений морского типа.

Местонахождения Австралии и Южной Америки, Туркмении и Узбекистана содержат остатки меловых динозавров. Эти местонахождения главным образом наземные, как правило, дельтовые или озерного типа, реже лагунные. Значительный интерес представляют меловые местонахождения динозавров МНР и КНР.

Местонахождения наземных пресмыкающихся палеозоя и мезозоя тяготеют к областям дельт, т.е. были самые благоприятные условия для захоронения (много трупов приносилось реками и захоронялось в толще осадков). Эти факторы слабо выражены в озерных бассейнах, поэтому озерные местонахождения содержат отдельные скелеты.

Геологическое значение. Пресмыкающиеся имеют важное значение для стратиграфии верхнепалеозойских и мезозойских преимущественно континентальных отложений. Так, котилозавры и зверообразные являются надежными руководящими формами для расчленения континентальных пермо-триасовых красноцветных пород, широко развитых в СССР на северо-востоке Русской платформы, а также вдоль западного склона Урала. Остатки динозавров служат для расчленения континентальных толщ верхней юры — мела Восточной Африки, Северной Америки, Европы, КНР, МНР, а также Средней Азии.

Рептилий изучали в разное время А.К. Рождественский, Л.П. Тараринов, П.К. Чудинов, Б.П. Вьюшков, Е.А. Малеев, Л.И. Хозацкий и др.

Класс Aves. Птицы

Общая характеристика и морфология. По строению птицы очень близки к своим предкам — рептилиям и представляют собой результат эволюции прогрессивной ветви 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, мочеполовая система сходна с таковой у рептилий, зародыши птиц развиваются почти совершенно одинаково с зародышами пресмыкающихся и т.д.

Наряду с этим у птиц появились прогрессивные черты — относительно большой головной мозг, четырехкамерное сердце, постоянная высокая температура тела. Последняя стимулировала всю жизнь

недеятельность птиц и поставила их в меньшую зависимость от условий среды.

Приспособление к полету сопровождалось изменением общей формы тела, которое превратилось в плотно сбитый обтекаемый "ком-ком" 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. Характерными особенностями анатомического строения птиц являются следующие:

1) наличие перьев — производных эпидермиса, подобных чешуям рептилий;

2) преобразование передних конечностей в крылья, приспособленные исключительно для полета;

3) значительное усиление мускулов, действующих в полете (грудные мускулы);

4) увеличение поверхности прикрепления мускулов;

5) увеличение количества позвонков в крестце, обусловленное тем, что вследствие устранения передних конечностей от поддержания тела на земле на долю задних выпало нести всю массу тела на твердой почве;

6) образование клюва, возникшего из твердых челюстей с роговым покровом;

7) облегчение и одновременно упрочение скелета, который имеет воздухоносные полости и испытывает сращение многих костей.

Классификация птиц. Морфологически птицы довольно однообразны, и их разделение на группы требует учета не только морфологии, но и экологии, и истории развития. Обычно выделяют два подкласса — *Saurornithes*, или ящерохвостых, к которым относят древнейших юрских птиц, и *Neornithes* — современных птицевостых.

Подкласс Saurornithes (ящерохвостые). Для них типично сочетание признаков птиц и пресмыкающихся. Рогового клюва у них нет, и зубы развиты по всей длине челюстей. Ярким представителем ящерохвостых является род *Archaeopteryx*, ископаемый скелет которого найден в верхнеюрских титонских отложениях в Баварии. Археоптерикс был величиной с небольшую курицу. По строению черепа, маленького и плоского, он гораздо ближе к пресмыкающимся, чем к птицам. Подобно динозаврам, археоптерикс имел длинный хвост (длинной превосходящий все остальное тело), состоящий не менее чем из двух десятков позвонков. Его передние конечности — короткие крылья с тремя подвижными пальцами — были вооружены острыми когтями.

Подкласс Neornithes (новые птицы). К ним принадлежит большинство послейурских форм. В ископаемом состоянии известны преимущественно водные птицы. За единичными исключениями, зубы у них полностью утрачены и замещены роговым клювом, мозговая коробка большая. Хвост резко укорочен. В крыле третий палец редуцирован.

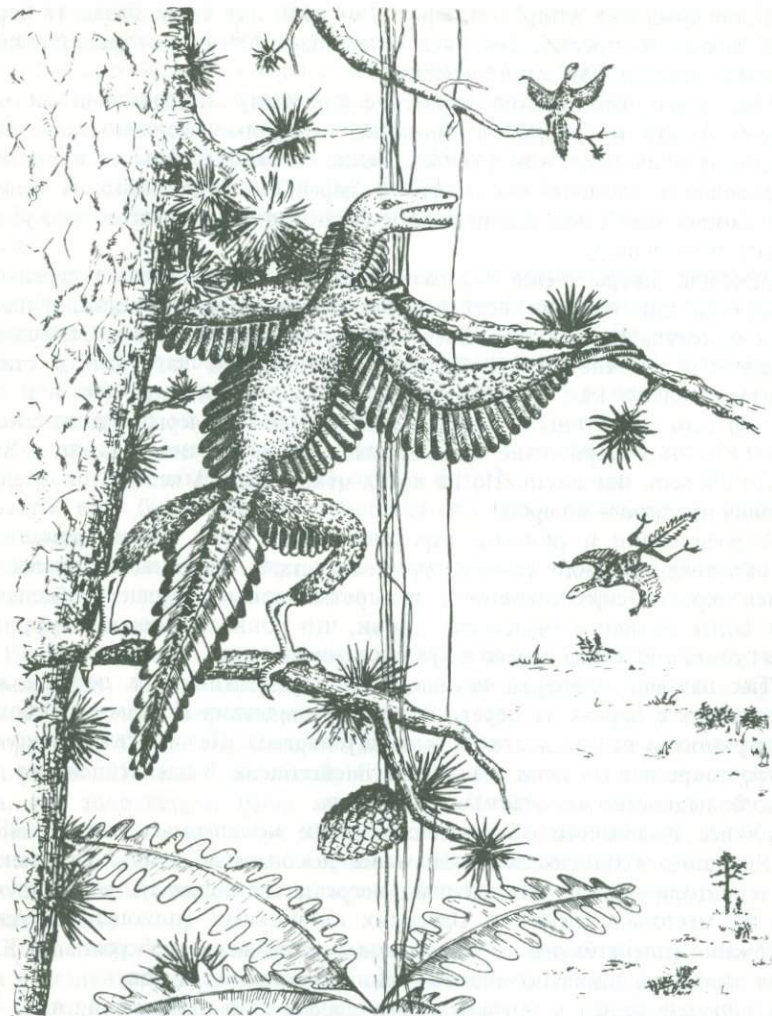


Рис. 67. Лазящие псевдозухии – первоптицы (реконструкции внешнего облика по ископаемым остаткам)

В классификации современных птиц большое значение придается типу строения неба. Среди неогеновых и посленеогеновых птиц много очень крупных причудливых форм, изучение которых имеет большое значение для разработки вопросов эволюционной теории. Можно назвать, например, *Diatryma* (нижний эоцен), достигавшую высоты более 2 м, и не менее крупного *Phororhacos* (миоцен), череп которого был значительно крупнее черепа нынешней лошади.

Происхождение птиц. Примерно 150 млн. лет тому назад (в середине юры) от пресмыкающихся отделилась ветвь, которая положила начало птицам. Как это произошло?

Появление птиц можно связать с ящерами, обладавшими способностью бегать и совершать прыжки; передними конечностями они действовали на бегу, как рулями. Такие бегающие виды со временем переходили к лазанию по скалам и деревьям. Постепенно их чешуя и по бокам тела стала удлиниться и расщепляться, что помогало удерживать тело на лету.

Древние ящеры с еще недоразвитыми перьями лазали по деревьям и скакали при помощи всех четырех конечностей, обладавших пальцами и когтями (рис. 67). Затем стал укорачиваться хвост, передние конечности постепенно освободились от прежней нагрузки и стали работать только как крыло, потеряв свободные пальцы (но и в наши дни есть еще птицы со свободными пальцами на крыле, даже с когтями). Зубы у первоптиц сохранялись еще долго, исчезли они у них около 70 млн. лет назад. Но на ногах птиц осталась чешуя – наследие древних предков – ящеров.

Строение яиц и развитие зародышей птиц очень мало отличаются от развития ящериц. Температура тела стала постоянной. Изменившаяся кровеносная система с четырехкамерным сердцем обеспечивает более активное окисление крови, что повышает температуру тела, а густой покров из перьев и пуха сохраняет тепло.

Так лазающие ящеры, научившись перепрыгивать, а позднее перепархивать с дерева на дерево, стали впоследствии птицами. Наибольшего развития птицы достигли к концу неогена. Незначительное количество современных птиц известно с плейстоцена. В плейстоцене же исчезло большинство ископаемых групп птиц.

Общее количество обнаруженных ныне ископаемых птиц – 783.

Большого геологического значения ископаемые птицы не имеют. На территории СССР остатки птиц встречаются редко. Хорошо изучены их местонахождения в Одесских катакомбах (плиоцен) и Азербайджане (плейстоцен). В плиоценовых отложениях Украины и Кавказа выявлены довольно многочисленные остатки страусов.

Большой вклад в изучение птиц внесли Г.П. Деметьев, А.Я. Тугаринов, П.В. Серебровский, Н.И. Бурчак-Абрамович и др.

Класс Mammalia. Млекопитающие

Общая характеристика и морфология. Млекопитающие – позвоночные теплокровные животные с постоянной температурой тела, вскармливающие детенышей молоком – продуктом выделения некоторых групп кожных трубчатых желез, находящихся в брюшной и грудной областях.

Системы органов у млекопитающих достигают наивысшей дифференциации, а головной мозг очень велик. В мозгу особенно развита кора полушарий из серого мозгового вещества. Реакция поведения млекопитающих исключительно совершенна. Они имеют сложные органы обоняния, слуха, зрения. Зародыш в утробе матери питается через особый орган—плаценту. Высокая организация и совершенная психика млекопитающих помогли им вытеснить господствовавших до кайнозоя пресмыкающихся и занять основные среды обитания.

Скелет млекопитающих во взрослом состоянии почти полностью окостеневает. В шейном отделе позвоночника в большинстве случаев насчитывается 7 позвонков с очень укороченными ребрами, в грудном — 12—15 позвонков с ребрами, ниже расположены 5—7 поясничных позвонков, лишенных ребер, а еще ниже 2—5 крестцовых. Хвостовых позвонков может быть до 30.

Конечности млекопитающих удлинлись и находятся под туловищем, в связи с чем колено обращено вперед, а локоть — назад. Конечности как бы подпирают туловище, избавляя мускулы от излишнего напряжения.

Интересно отметить, что первый палец конечностей примитивных плацентарных отклонен от остальных; по-видимому, эти животные могли хвататься за ветви.

Происхождение, геологическое значение и методика изучения млекопитающих. Млекопитающие возникли из отдельной группы пресмыкающихся — звероящеров (рис. 68). Их скелеты были найдены в Африке и СССР (на Северной Двине). Жили они в пермском периоде, около 250 млн. лет назад. Строение их зубов свидетельствует о том, что звероящеры были хищниками. Интересно, что зубы не все одинаковы (в отличие от большинства пресмыкающихся), хорошо различаются резцы, клыки, коренные. Нижняя челюсть у этих животных прочнее причленилась к черепу (почти как у современных млекопитающих).

Кожа звероящеров была покрыта роговой чешуей и щитками (взамен исчезнувшей костной чешуи). Возможно, что уже у них (или позже) между чешуйками стали вырастать волоски — в шахматном порядке, пучками по три—пять (см. рис. 68, а).

Самка не покидала вышедших из яиц детенышей, и они слизывали с нее выделения кожных желез, из которых вытекали, вероятно, одновременно как соленый пот, так и жировая смазка кожи. Лишь позже железы кожи стали неодинаковыми: одни стали выделять только пот, другие — только жир, а третьи, расположенные по краям живота — там, где детенышам было удобнее лизать свою мать, — раствор мелких капелек жира с другими питательными веществами. Эти железы становились больше, сильнее развивались. Такое поначалу дополнительное питание детенышей со временем становилось главным, и железы постепенно превращались в молочные (млечные).

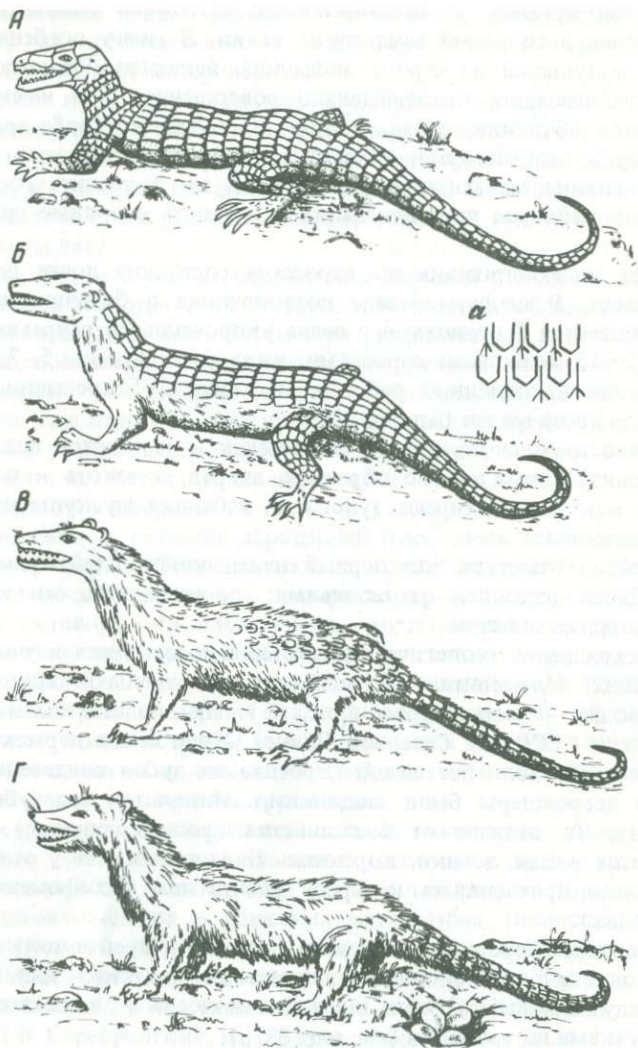


Рис. 68. Происхождение млекопитающих от звероящеров — А до первых яйце-
 кладущих млекопитающих — Г (а — расположение волос, растущих между че-
 шуйками); видно, как чешуя постепенно заменялась волосняным покровом

Биостратиграфическое значение млекопитающие приобретают, на-
 чиная с кайнозоя, когда они достигают расцвета. Особо важную роль
 играют плацентарные. В истории эволюции многих ветвей плацентар-
 ных наблюдается увеличение больших полушарий головного мозга
 и усложнение его строения, сказывающееся, в частности, на появле-

нии, а затем и на увеличении числа извилин его коры, что способствовало формированию сложных и гибких навыков поведения в меняющейся жизненной обстановке. Эти особенности положили начало прогрессивному развитию млекопитающих в кайнозое, в связи с чем остатки их имеют огромную ценность для стратиграфии молодых континентальных осадков.

Ископаемые остатки млекопитающих известны с триаса, в мезозое они редки, приурочены к морским и лагунным отложениям, часто захоронены вместе с пресмыкающимися.

Кайнозойские местонахождения млекопитающих отличаются от более древних разнообразием их типов. Здесь помимо морских и лагунных встречаются местонахождения в речных наносах, золовых отложениях, вулканическом пепле, асфальтовых озерах и т.д. Такое разнообразие свидетельствует о том, что большинство остатков млекопитающих этого времени, в отличие от мезозойской фауны, захоронилось на месте гибели, а не за пределами зоны их обитания.

Сбор костей млекопитающих имеет свои особенности, так как они бывают настолько хрупкими, что могут рассыпаться при неосторожном обращении с ними. При обнаружении кости ее осторожно расчищают при помощи ножа или тонкого зубила, кисти и щетки. Если же кость рыхлая или залегает в трещиноватых породах, то после расчистки сверху ее заливают со всех сторон слоем гипса. После затвердения последнего кость подкапывают снизу и кусок породы с ней отделяют от пласта. Вместо гипса могут быть употреблены столярный клей и глина. Клей (четыре-пять плиток) разводят в половине ведра горячей воды. Этим горячим раствором пропитывают расчищенную сверху кость, а вынутую затем породу с костью обматывают намоченными в клеевом растворе тряпками или бинтами и высушивают. При использовании глины кусок породы с костью обмазывают ее со всех сторон толстым слоем и также высушивают.

После тщательного препарирования костей в камеральной обстановке они определяются по соответствующим монографиям. Наиболее значительными являются работы В.И. Громовой, Е.И. Беляевой, И.А. Дубровой, М.А. Гремяцкого, Б.А. Трофимова, А.А. Гуреева, К.К. Флорова, И.И. Соколова, Ю.А. Орлова и других авторов, внесших большой вклад в изучение этой группы.

Классификация млекопитающих. В основе систематики млекопитающих лежит строение их скелета и зубов. Класс млекопитающих, объединяющий более 4000 видов, в настоящее время делится на шесть подклассов, различающихся по объему.

Подкласс Prototheria. Первозвери

Размножение животных происходит путем откладывания яиц. Молочные железы выделяют молоко не через соски, а из многочисленных мелких отверстий (млечные поля). Вытянутая заостренная или

расширенная морда одета роговым клювом. Иногда хвост покрыт роговыми чешуями. Зубов у первозверей нет, мягких губ тоже. Только у молодых утконосов имеются впоследствии исчезающие рудиментарные коренные зубы, весьма сходные с зубами древних млекопитающих мезозоя. К современным прототериям относятся утконос и ехидна. Распространение — триас — ныне.

Подкласс Allotheria. Аллотерии

Растительноядные животные с длинными резцами, которые служили для прокалывания и прогрызания твердых плодов. Клыков нет. Мозговая полость очень массивная, лицевой отдел черепа короткий, нижняя челюсть короткая, массивная. Аллотерии сходны по образу жизни с грызунами, появившимися позже. Распространение — поздняя юра — ранний эоцен.

Подкласс Triconodonta. Триконодонты

Триконодонты были мелкими животными ясно выраженного хищного типа. Об этом говорят большие острые клыки, а также сильное развитие мышц, смыкающих челюсти. Режущие зубы при смыкании челюстей вплотную проходили возле друг друга (верхние снаружи), что представляло собой превосходный режущий аппарат. Триконодонты — древняя обособленная ветвь млекопитающих, по-видимому, вымершая, не оставившая потомков, что дает право выделить эту группу в особый подкласс. О его глубокой древности свидетельствует чрезвычайно архаичный головной мозг — с очень большими обонятельными долями и узкими, гладкими полушариями большого мозга. Распространение — поздний триас — ранний мел.

Подкласс Pantotheria. Пантотерии

Пантотерии по строению зубов отличаются от других мезозойских млекопитающих — аллотериев и триконодонтов. Они были хищниками — у них также были мощные мышцы, смыкающие пасть. В большинстве случаев пантотерии имели хорошо развитые клыки и режущие заднекоренные зубы. Распространение — поздний триас — поздний мел.

Подкласс Metatheria. Метатерии, или низшие звери

По внешнему строению низшие звери очень разнообразны. Температура их тела не строго постоянная: она выше, чем у первозверей, но ниже, чем у плацентарных.

В современной фауне к этому подклассу принадлежит около 200 видов сумчатых, из которых большинство являются насекомоядными

ми, но есть и хищные, и всеядные формы. Типичные представители — различные кенгуру, сумчатые белки, сумчатые волки, сумчатые кро-
ты, американский опоссум и другие двурезцовые.

Рассмотренные подклассы не имеют большого геологического значения, но важны для познания развития млекопитающих. Распространение — мел — ныне.

Подкласс Eutheria (Placentalia). Эутерии (настоящие звери, или плацентарные)

Плацентарные 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. Распространение — поздний мел — ныне.

Ниже кратко характеризуются основные отряды.

Отряд Insectivora (насекомоядные). Наиболее примитивные плацентарные животные (ежи, кроты и др.) со сплошными рядами заостренных зубов, слабо дифференцированных на группы. Конечности обычно пятипалые с небольшими когтями. Почти все насекомоядные — мелкие животные. Малые размеры и хрупкость черепа препятствуют, как правило, сохранению их остатков. В ископаемом состоянии чаще всего встречаются зубы. Их остатки приобретают большое значение для расчленения плейстоценовых отложений. Распространение — поздний мел — ныне.

Отряд Chiroptera (рукокрылые, или летучие мыши). Летательная перепонка у летучих мышей натягивается на удлинённый второй палец. На грудной кости образовался киль, как у птиц, он тоже служит для прикрепления мышц, работающих при махе крыльями. Распространение — эоцен — ныне.

Отряд Cetacea (китообразные). Наиболее древние находки ископаемых предков китов и дельфинов имеют возраст 50 млн. лет. Выделяют три подотряда китов: древние, зубатые и беззубые. Все основные отличия между китообразными и древними предками млекопитающих сводятся к приспособлению для жизни в воде. Передние конечности превратились в ласты. Задние утратились; только несколько маленьких косточек, затерянных в китовой туше, свидетельствуют о том, что у предков китов когда-то имелись задние ноги. Киты лишились и шерсти; сохранились лишь рудиментарные волоски на морде. В связи с легочным дыханием ноздри китообразных отодвинуты высоко назад, на более высокую часть головы. У беззубых китов зубы заменены цецильным аппаратом из роговых пластин с бахромчатым краем; эти пластины свисают с неба, подобно рядам жестких кулис (китовый ус). Киты питаются планктоном, заглатывая его в большом количестве, что и привело к редукции зубов. У некоторых китообразных зубы сохраняются, но они служат для захвата, а

не для размельчения добычи. Распространение — поздний эоцен — ныне.

Отряд Carnivora (хищные). Хищные представляют собой животных с закругленной или несколько удлинненной головой, пяти- или четырехпальными конечностями, длинным хвостом и хорошо развитой своеобразной зубной системой. Они обладают сравнительно крупными большими полушариями мозга, у более поздних покрытыми извилинами. В основной линии развития изменение конечностей направлено на приспособление к быстрому бегу. Распространение — юра — ныне.

Отряд Pinnipedia (ластоногие). Это водные хищные (тюлени, моржи) животные с пятипальными конечностями, приспособленными для плавания. Тело их стало удлинненным, обтекаемым, веретеновидным. Форма зубов однообразная коническая. Распространение — миоцен — ныне.

Отряд Condylarthra (кондилартры, или древние копытные). Эти животные приспособились к более жесткой растительной пище, чем другие древнейшие плацентарные, и к более быстрому бегу. Они были мелкими (размером от куницы до волка) всеядными; в их пищевом рационе отмечалась значительная примесь мягких плодов и листьев. Хорошо известный род *Phenacodus* представлен формами, достигавшими размеров овцы. Распространение — палеоцен — миоцен.

Отряд Edentata (неполнозубые). К неполнозубым принадлежат броненосцы, ленивцы и муравьеды, обитающие в Южной Америке. В строении этих животных сохраняется ряд примитивных признаков — склонность к образованию рогового и костного покровов, примитивный мозг с большими обонятельными долями и маленькими почти гладкими полушариями, короткие пятипальные стопоходящие конечности и т.д. Распространение — поздний палеоцен — ныне.

Отряд Rodentia (грызуны). К грызунам относятся мелкие и средней величины преимущественно сухопутные млекопитающие, приспособленные к питанию главным образом растительной пищей различной твердости. Зубы хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и используются для определения возраста. Распространение — ранний эоцен — ныне.

Отряд Proboscidea (хоботные). Группа хоботных большая и разнообразная. Для них характерно сильное увеличение одной пары резцов с частичным исчезновением остальных и развитием поперечных гребней или ряда бугров на заднекоренных; они обладали в основном пятипальными конечностями с копытообразными последними фалангами.

Изменения в процессе эволюции хоботных идут по пути увеличения общих размеров и массы животного, его бивней и хобота, в результате чего конечности приобретают столбообразную форму.

Обширную группу миоценовых хоботных обычно называют мастодонтами. Слоны отличаются от них высокой коронкой коренных зубов и более высокими и узкими гребнями на зубах. При снашива-

нии зуба вместо гребней возникают 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. Приспособлением к холодному климату четвертичного периода была длинная шерсть, сохранившаяся на трупах мамонтов, захороненных в арктической мерзлоте. Один из них хранится в Зоологическом музее Академии наук СССР с 1901 г. Целые трупы мамонтов и сейчас обнаруживают в Восточной Сибири. Распространение — поздний эоцен — ныне.

Отряд Perissodactyla (непарнопалые). Непарнопалые — хорошо очерченная и широко разветвленная группа млекопитающих, более всего объединенная строением конечностей. В современной фауне к ним относятся лошади, тапиры и носороги.

Предки непарнопалых обитали в лесах, а когда попали на равнины, им пришлось научиться быстро бегать, для чего были необходимы как можно более длинные и сильные ноги. Со временем эти животные, чтобы удлинить ноги, встали на кончики пальцев. Постепенно боковые пальцы делались все меньше, и появились первые лошади размером с собаку, бегавшие на удлинненном среднем пальце. Лодыжка при этом оказалась на месте колена, от боковых пальцев остались лишь внутренние рудименты, так называемые накости, а увеличившийся коготь образовал защитное пружинящее копыто.

В ходе эволюционного изменения у лошадей увеличивались абсолютные размеры тела, удлиннялись конечности, исчезали все пальцы, кроме одного, утратилась способность к вращательному движению конечности, совершенствовались зубы и усложнилось их строение. Испытал также прогрессивное развитие головной мозг: в нем увеличались большие полушария, их поверхность стала извилистой, складчатой.

Носороги (семейство Rhinocerotidae) представляют собой толстокожих животных с одним или двумя рогами на носовых или лобных костях. Для них характерны массивные столбообразующие трехпалые ноги. Резцы и клыки сильно редуцированы. Одним из представителей носорогов был гигантский безрогий носорог (род *Indricotherium*), живший в олигоцене — раннем миоцене. Длинная шея и конечности, похожие на колонны, позволяли ему доставать листву высоких деревьев. Рост индрикотерия был свыше 5 м. Распространение непарнопалых — неоген — ныне.

Отряд Artiodactyla (парнопалые). Парнопалые — очень разнородная группа с далеко и рано разошедшимися ветвями развития, что отражается в нечеткой характеристике отряда.

Три основные группы парнопалых приспособлены к разной жизненной обстановке и к разному роду пищи.

Свинообразные — преимущественно жители влажных, болотис-

тых мест, прибрежных зарослей, частично даже водоемов (гилпопотама); они питаются сравнительно мягкими травами и листьями, иногда с примесью легко добываемой мелкой животной пищи (черви, личинки и др.).

Жвачные — в основном жители лесов и степей, питающиеся жесткими травами (мелкие олени, быки, жирафы, всевозможные антилопы и бараны).

Мозолоногие (современные представители — верблюды, ламы и др.), также питающиеся жестким кормом пустынь, приспособились к передвижению по сыпучим пескам, что обусловило появление раздвинутых нижних концов метаподий и пальцехождение, увеличивающие площадь опоры. Распространение парнопалых — ранний эоцен — ныне.

Отряд Primates (приматы). Все современные приматы в основном обитатели тропической зоны земного шара. Единственным исключением следует считать человека, у которого есть ряд приспособлений, предохраняющих его от перегревания, и почти нет защитных средств от чрезмерного охлаждения тела.

Геологическая древность приматов не уступает древности других основных групп млекопитающих. В минувшие геологические эпохи отряд был более широко распространен.

Предки приматов — насекомоядные животные. Многие приматы обладают хватательным хвостом, на их лапах имеются когти или ногти. Большой палец конечностей может противопоставляться другим. Орбиты глаз обращены вперед, зрение стереоскопическое. Покрытые буграми и извилинами большие полушария головного мозга так велики, что покрывают мозжечок.

У приматов одна пара грудных сосков, они рожают одного-двух детенышей. Древесный образ жизни отразился на развитии органов чувств приматов: у них прекрасное зрение, без которого животным, прыгающим в лесу, было бы невозможно существовать. Слух приматов очень острый, зато обоняние несколько слабее, чем у форм, живущих на земле. Передвижение прыжками с дерева на дерево требовало от приматов предельной четкости движений, и это вместе с высокоразвитым зрением привело к усложнению психики, усовершенствованию слуха и зрения и выработке необыкновенных функций передних конечностей.

Примитивной группой приматов являются *полуобезьяны*, или *лемуры*, обитающие в основном на Мадагаскаре, в Южной Азии и тропической Африке.

К наиболее высокоорганизованному человекообразным приматам относятся *обезьяны*. У них по сравнению с предками увеличенный и усложненный мозг, что связывается с усовершенствованием органов чувств и движений. Так, раздельное движение пальцев вызвало развитие дополнительного контрольного механизма.

К человекообразным обезьянам относятся гориллы, шимпанзе, орангутаны, гиббоны. Строение их тела довольно близко к строению тела человека. Древнейшие представители человекообразных обезьян жили еще в раннем олигоцене. Распространение приматов — палеоцен — ныне.

В данном курсе нельзя не затронуть вопрос о происхождении человека и человекообразных, о возрасте отложений, содержащих их остатки. Эволюция человека и его предков — сложный и длительный процесс, познать который можно с помощью нескольких научных дисциплин. Для правильной оценки находок останков человека палеоантропологи должны точно знать возраст слоя, где они погребены. При этом антропологи не могут обойтись без сотрудничества с геологами и палеонтологами. Кроме скелетов приматов, при раскопках обнаруживают множество костей других животных и остатки растений. С помощью этой сопровождающей фауны и флоры датируются остатки приматов.

Первые следы жизнедеятельности приматов известны с конца мезозоя, а их развитие приходится на кайнозойскую эру.

Этот отряд появился в конце мелового периода. Он подразделяется на два подотряда: Prosimii (полуобезьяны) и Anthropoidea (антропоиды, или обезьяны). Антропоиды делятся в свою очередь на три надсемейства: Geboidea, Cercopithecoidea и Hominoidea. Надсемейство Hominoidea (гоминоидей) включает четыре семейства: Pliopithecidae, Oreopithecidae (полностью вымершие), а также Pongidae и Hominidae (гоминиды), к которым относится ряд вымерших и ныне живущих человекообразных обезьян, предки человека и сам человек.

Первый и самый древний представитель гоминид выделен в род *Ramapithecus* (рамапитеки). Остатки их скелетов обнаружены в Индии, Кении, КНР, Греции. Возраст наиболее древних находок — 14 млн. лет. На следующей ступени эволюции стояли *Australopithecus* (австралопитеки), известные из нескольких стоянок в Африке и Юго-Восточной Азии. По строению черепа австралопитеки занимали промежуточное положение между животным и человеком. Они умели пользоваться простейшими орудиями, что дает нам основание утверждать, что их деятельность была сознательной. Австралопитеки жили от 1 до 5 млн. лет назад.

Род *Homo* появился 3 млн. лет назад. Homo мог изготавливать каменные орудия, охотиться, пользоваться огнем. Значительный ареал находок в Азии, Африке и Европе свидетельствует о том, что он был приспособлен к различным условиям обитания. Первым был вид *Homo erectus* — “человек прямоходящий”. Непосредственно за ним следует *Homo sapiens neanderthalensis* (“человек разумный, неандертальский”), которого сменил современный вид *Homo sapiens sapiens*. Ранние стадии развития гоминоидов не вполне ясны. Мы остановимся на наход-

ках в Восточной Африке, которые привлекли к себе внимание всего мира.

В нижнемиоценовых отложениях в районе оз. Виктория были обнаружены остатки "обезьяночеловека", которого назвали *Dryopithecus (Proconsul) africanus*. Впоследствии в этом районе было найдено много неполных скелетов, черепов и один полный череп. Самый мелкий скелет приближался по размерам к современному шимпанзе, самый крупный — к горилле. Известные исследователи третичных приматов, впервые выявившие их на африканском континенте, Кларк и Р. Лики утверждали, что возможен переход от стопы африканских приматов к человеческой стопе. В верхнемиоценовых осадках дриопитеки известны как на африканском континенте, так и в Западной Европе. Многочисленны их находки и в плиоцене Евразии (Испания, Франция, Турция, СССР — Кавказ). Зубы дриопитеков обладают пятью бугорками. Резцы широкие, клыки с длинными корнями. Передвигались они на четырех конечностях. Вероятно, дриопитеки были предками современных человекообразных обезьян (гориллы, шимпанзе, орангутана).

Всеядные гоминоиды, обладавшие сводовой стопой, умевшие пользоваться орудиями труда, получили название *Australopithecus*. В настоящее время их принято считать существами, наиболее удаленными от дриопитеков и близкими к *Homo*. Большое значение для познания австралопитеков имели находки в Восточной Африке. Так, в ущелье Олдувай известным археологом Р. Лики были обнаружены черепа австралопитеков и примитивные каменные орудия, вероятно, используемые для дробления костей и разрезания мяса. Новые олдувайские находки получили название *Homo habilis* — "человек умелый". *Homo habilis* имел рост 120 см, массу тела 40–50 кг. Судя по строению челюсти, он был всеяден, как и австралопитеки, но объем мозговой коробки и общая выпуклость затылочной части у него больше, чем у австралопитеков. Руку *Homo habilis* можно считать человеческой: большой палец уже противопоставлен указательному, а ногти уплощены. Эти руки были способны изготавливать орудия.

На этом мы заканчиваем рассматривать историю развития рода *Homo*, так как она является предметом изучения многих других наук. Необходимо только отметить, что наших палеолитических предков нередко представляют как "примитивов". Приведем высказывание известного чешского антрополога Яна Елинека: ". . . человеческий гений никак не зависит от технического уровня цивилизации. В течение 150–200 тысяч лет на Земле живет один единственный вид *Homo sapiens*. К этому виду относились все популяции вплоть до современной, все они вносили свой вклад в дело общечеловеческого развития. . . на Земле никогда не существовало ни одной популяции людей, которой можно было бы отказать в ее вкладе в дело общечеловеческого прогресса".

Контрольные вопросы и задания

1. Чем отличаются хордовые от беспозвоночных?
2. Что представляли собой первые позвоночные, когда они жили, где и в каких отложениях были обнаружены?
3. Каковы отличительные особенности пластинокожих рыб?
4. Приведите характеристику акантодий?
5. Какой подкласс наиболее распространен среди хрящевых рыб и какое геологическое значение они имеют?
6. Какие подклассы выделяют среди костных рыб?
7. Назовите морфологические отличия земноводных.
8. Какова особенность экологии земноводных?
9. Как развивались земноводные в историческом плане?
10. Каково геологическое значение земноводных?
11. Дайте общую характеристику и расскажите о морфологии пресмыкающихся.
12. Как классифицируют пресмыкающихся?
13. Каково происхождение пресмыкающихся?
14. Расскажите об экологии и тафономии рептилий.
15. Каково геологическое значение пресмыкающихся?
16. Какова методика изучения ископаемых рептилий?
17. Дайте общую характеристику птицам.
18. Каковы особенности анатомического строения птиц?
19. Каково происхождение птиц?
20. Каковы отличительные особенности морфологии млекопитающих?
21. Что лежит в основе систематики млекопитающих?
22. Каково геологическое значение млекопитающих?
23. Расскажите об особенностях строения млекопитающих.
24. Охарактеризуйте особенности строения плацентарных.

ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ПАЛЕОБОТАНИКИ

Палеоботаника — раздел палеонтологии, который изучает растительный мир прошлых геологических эпох. Ископаемые растения являются исходным материалом твердых горючих полезных ископаемых (каустобиолитов) — бурых и каменных углей, торфов. Некоторые низшие морские растения (водоросли), обладающие минеральным скелетом, принимают участие в формировании горных пород — диатомитов, трепелов, писчего мела, рифогенных известняков. Остатки ископаемых растений используются при установлении возраста континентальных отложений.

Растения в процессе жизнедеятельности образуют большое количество спор и пыльцы. Споры низших растений и пыльца высших растений широко распространяются ныне на нашей планете и распространялись в прошлые геологические периоды. Пыльца растений переносится ветрами, временными и постоянными речными потоками и может захороняться как в морских, так и в континентальных осадках. Это позволяет решить очень важную геологическую задачу — сопоставить по возрасту морские и континентальные толщи, которые, за исключением спор и пыльцы, содержат резко различные комплексы ископаемых животных и растений.

В ископаемое состояние растения переходят при наиболее благоприятных условиях. Иногда они могут полностью исчезнуть. Целиком ископаемые растения встречаются исключительно редко, обычно отдельно захороняются листья, куски древесины, кора, шишки, семена, плоды. Нередко в палеоботанической практике фрагменты растения описываются под различными родовыми и видовыми названиями. Лучше сохраняются растения, обладающие способностью образовывать при жизни твердый минеральный скелет. К этой группе относятся водные растения — водоросли; некоторые из них продуцируют скелет, состоящий из карбоната кальция с примесью карбоната магния и кремнезема. Кроме того, ряд водорослей инкрустируется карбонатом кальция. Чаще других встречаются в ископаемом состоянии те наземные растения, ткани которых содержат стойкие органические вещества — кутин, пектин, лигнин, суберин, смолу и камедь. Остатки растений, в которых отмечается первичное растительное вещество, получили название *фитолейм*.

Растительное вещество часто подвергается минерализации: окаменевают древесина, листья, спорангии, плоды, семена. Очень часто наземные растения сохраняются в виде отпечатков листьев, коры внутренних полостей стеблей, стволов и т.д. Отпечатки находят не только в типичных осадочных породах, но и в известковых туфах — тра-

вертинах. Особый тип сохранности — захоронение пыльцы хвойных в янтаре. Низшие растения нередко оставляют следы своей жизнедеятельности — чаще всего следы сверления, прикрепления к стволам высших растений.

За растения иногда ошибочно принимают следы жизнедеятельности или отдельные части некоторых животных, формы кристаллизации некоторых минералов, дендриты, например, за листочки папоротников — крылья насекомых, за семена — круглые конкреции и т.д. Образования, напоминающие растения, называются *фитоморфозами*, или *фукоидами*. Основными методами изучения ископаемых растений являются следующие.

1. *Органографический* — метод изучения остатков растений и их отпечатков, основанный на изучении всех признаков растительных остатков, доступных для наблюдения и изучения, размеров и формы листьев, характера жилкования и др.

2. *Палеосилологический* — метод анатомического изучения ископаемой древесины. Важными признаками микроскопического строения древесины являются форма и строение элементов проводящей ткани, наличие и форма пор и др. Для их исследования делают ряд срезов или шлифов в строго определенных направлениях.

3. *Эпидермально-кутикулярный* — метод изучения кутикулы и эпидермиса. *Кутикула*, или надкожица — плотное, очень устойчивое вещество, подобное воскам или жирам, покрывающее снаружи клетки эпидермы наземных растений. На внутренней стороне кутикулы сохраняется отпечаток клеток кожицы — эпидермы. В ископаемом состоянии кутикула и эпидерма встречаются в виде пленок на листьях и стеблях. Кутикулу осветляют химическим путем и затем изучают под микроскопом форму клеток, строение устьиц и т.д.

4. *Палеокарпологический* — метод изучения семян и плодов. Для извлечения последних породу размачивают в воде и полученный раствор процеживают через сита (диаметр отверстий 0,25 мм). Осадок высушивают и под микроскопом отбирают растительные остатки. Этот метод позволяет судить о травянистой и кустарниковой растительности, которая в ископаемом состоянии не оставляет никаких других следов.

5. *Палинологический*, или *спорowo-пыльцевой* — метод изучения спор и пыльцы. В ископаемом состоянии сохраняется внешняя оболочка спор и пыльцы — *экзина*. Она содержится в осадочных породах различного происхождения. Для извлечения спор и пыльцы породу дробят, обрабатывают химически. Затем при помощи тяжелых жидкостей, используемых также в минералогии, органические остатки отделяют от неорганических. Споры и пыльца различаются между собой формой и размерами, характером скульптуры экзины и т.д. В последнее время данный метод приобрел большое распространение.

Для успешного изучения ископаемых растительных сообществ необходимо применять комплекс перечисленных методов.

1. Что изучает палеоботаника?
2. Назовите методы изучения остатков растений.

Thallophyta. Низшие растения, слоевцовые, или талломные

К низшим растениям относятся водоросли, бактерии, грибы, миксомицеты и лишайники.

Как уже указывалось, бактерии принимают участие в различных биохимических процессах на земле, начиная с архея. Грибы в ископаемом состоянии встречаются редко, главным образом в виде плодовых тел, спор и спорангиев. Лишайники — это симбиоз грибов и водорослей, в ископаемом состоянии редки. Миксомицеты (слизистые грибы) представляют собой протоплазматические тела; находки их в ископаемом состоянии проблематичны.

Водоросли, в отличие от других групп низших растений, относятся к автотрофным организмам, т.е. они способны самостоятельно получать органические вещества из неорганических, так как в их клетках присутствует хлорофилл. Кроме него, в клетках водорослей содержатся дополнительные красящие вещества — пигменты, обуславливающие различную окраску водорослей.

Водоросли не являются самостоятельным типом. Понятие "водоросли" объединяет 10 типов* низших растений, имеющих общую водную среду обитания. Незначительная часть их может существовать во влажной почве или в сухих местах. В морской среде водоросли могут входить в состав планктона и бентоса.

Тело водорослей отличается большим разнообразием: известны одно- и многоклеточные формы, иногда в многоклеточном талломе (слоевище) встречаются ответвления, напоминающие корни и стебли высших растений. Водоросли размножаются вегетативным делением и бесполом путем (с помощью подвижных и неподвижных спор). У некоторых наблюдается половое размножение, иногда отмечается чередование полового и бесполого поколений.

ТИП СУАНОРПНУТА. СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Это одно- и многоклеточные колониальные растения. Колонии состоят из многоклеточных нитей, часто ветвящихся, окруженных слизистой оболочкой. В слизи колоний вне клеток происходит отложе-

* Далее рассматриваются только те типы, представители которых встречаются в ископаемом состоянии.

ние извести в виде известковой корочки, обволакивающей нити. Цианобактерии лишены оформленного ядра и хроматофор. Хлорофилл рассеян в плазме клеток.

Окраска водорослей обусловлена совместным воздействием различных пигментов: зеленого — хлорофилла, синего — фикоциана и т.д. Размножаются сине-зеленые водоросли вегетативным, реже бесполом путем. В ископаемом состоянии они известны, начиная с протерозоя. Это были обитатели морских бассейнов; от их жизнедеятельности остались известковые и доломитизированные слои, совокупность которых формирует так называемые *строматолиты*. Форма и размеры последних могут быть весьма разнообразны. В фанерозое известны морские *строматолиты*. В настоящее время цианобактерии обитают и в пресных водах, во льдах Арктики и Антарктики, горных ледниках, встречаются в горячих источниках, переносят резкое увеличение солености, развиваются в загрязненных водах.

ТИП RHODOPHYTA. КРАСНЫЕ, ИЛИ БАГРЯНЫЕ, ВОДОРΟΣЛИ

Багряные водоросли — многоклеточные растения, имеющие сложное строение. Ядро четко дифференцировано. Комбинация хлорофилла с другими пигментами обуславливает различную окраску хроматофоров — от красной до желтой, зеленой или голубоватой. Форма таллома (слоевища) разнообразна — от ленто- до дендровидной. Некоторые багряные водоросли отлагают в стенках клеток карбонат кальция и магния, их слоевища обрастают раковинами. У древних представителей этого типа клетки в наружном слое располагаются параллельно поверхности, а под корковым слоем ориентированы перпендикулярно к нему. Известковые скелеты красных водорослей встречаются, начиная с кембрия. Они довольно хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, в палеозое и мезозое являлись важнейшими рифообразователями, определенную рифообразующую роль играли и в кайнозое.

ТИП CHRYSOPHYTA. ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Золотистые водоросли — одноклеточные колониальные, редко многоклеточные растения (рис. 69, А). В окраске клеток кроме хлорофилла участвует золотистый фикохризин. Эти водоросли обитают в пресных водоемах, но многие представители — в морях. Среди них наибольшее значение для геологии имеют *Coccolithophoridae* (кокколитофоры) — одноклеточные микроскопические водоросли, оболочка которых состоит из множества пластинок — кокколитов. Изучаются кокколитофоры с помощью электронного микроскопа. Они обитали в теплых морях и участвовали в образовании известковых осадков, прежде всего, писчего мела (см. рис. 69, А), и фораминиферовых илов.

К золотистым относятся также одноклеточные водоросли, пок-

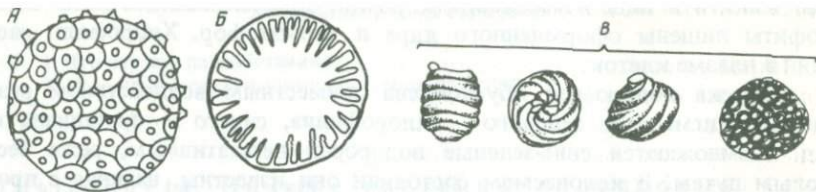


Рис. 69. Некоторые представители современных и ископаемых водорослей: А — тип Chrysophyta, одноклеточная водоросль *Umbilicosphaera* (оболочка покрыта известковыми круглыми пластинками — кокколитами); Б — тип Diatomeae, ископаемая водоросль *Melosira scabra*; В — тип Charophyta, оогонии *Chara odessae*

рытые кремневой оболочкой. В ископаемом состоянии эти водоросли известны с позднего мела, имеют некоторое породообразующее значение.

ТИП VACILLARIOPHYTA (DIATOMEAE). ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Диатомовые — одноклеточные микроскопические водоросли (см. рис. 69, Б), иногда образующие колонии в виде шариков, цепочек, кустиков. Клетки их, окрашенные хлорофиллом и целым рядом других пигментов в золотисто-желтый цвет, заключены в кремневый панцирь. Панцирь состоит из двух входящих друг в друга половинок, в результате чего он напоминает коробочку. Размножаются половым путем. В ископаемом состоянии известны, начиная с юрского периода. В настоящее время диатомовые водоросли, являющиеся планктонной группой, развиты в приполярной и умеренной зонах. В прошлые геологические периоды они были распространены шире, чем современные, обитали в морских, пресных и солоноватоводных бассейнах, а нередко переходили к бентосному образу жизни (колониальные формы). Панцири диатомовых слагают некоторые осадочные породы — диатомиты, трепелы, опоки.

ТИП XANTOPHYTA (HETEROCONTAE). ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ, ИЛИ РАЗНОЖГУТИКОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

В этот тип включаются одно- и многоклеточные формы, которые могут двигаться с помощью жгутиков либо, при отсутствии жгутиков, вести неподвижный образ жизни. Оболочка клеток пропитана кремнеземом. В ископаемом состоянии известны с карбона. Остатки колоний этих водорослей составляют главную массу в некоторых ископаемых углях (богхедах, кеннелевых углях) и горючих сланцах.

ТИП PYRRORPHYTA. ПИРОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Пирофитовые — одноклеточные, иногда колониальные формы. Клетки заключены в двухстворчатую коробочку — панцирь, состоящий из многоугольных целлюлозных пластинок. Широко распространены в юрских, меловых и кайнозойских морях, отмечаются и немногочисленные пресноводные формы. В современных морях пирофитовые составляют основную массу планктона.

ТИП RHAEORPHYTA. БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ

Бурые водоросли — многоклеточные прикрепленные к субстрату растения. Они разнообразны по форме и размерам. Сложно разветвленное слоевище бурых водорослей внешне напоминает высшие растения, обладает "корнями", "стеблями", "листьями" и "плодами". В центральной части слоевища расположены группы клеток, выполняющих проводящую функцию, а периферия его состоит из густо переплетающихся клеток, стенки которых покрываются более плотной наружной оболочкой — кутикулой. Бурые водоросли размножаются как половым, так и бесполом путем. Палеозойские и мезозойские находки редки и не всегда достоверны, а в палеогеновых и неогеновых отложениях они обычны. Отметим, что в силурийских и девонских отложениях встречаются остатки крупных (до 1 м в поперечнике) древовидных растений (по характерному представителю — *Nematophyton* — данная группа получила название *Nematophyta* — нематофиты). Эти водные растения некоторые исследователи связывают с бурыми водорослями.

ТИП CHLOROPHYTA. ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Зеленые водоросли характеризуются большим разнообразием форм — это одно-, многоклеточные и неклеточного строения растения, одиночные и колониальные. Многоклеточные водоросли приобретают облик простой или разветвленной нити, иногда слоевище их становится многослойным. У неклеточных водорослей слоевище состоит из одной клетки гигантских размеров, не разделенной перегородками, и содержит множество ядер. Хлорофилл не маскируется другими пигментами, поэтому водоросли чаще всего окрашены в зеленый цвет. Оболочка клеток часто инкрустируется кремнеземом или карбонатом кальция. Размножение половое и бесполое.

В настоящее время зеленые водоросли распространены в пресных водоемах, реже они обитают в морях, некоторые приспособились к наземной жизни.

Зеленые водоросли — одни из древнейших организмов; их остатки встречаются начиная с раннего кембрия. В ископаемом состоянии чаще всего сохраняются неклеточные, так называемые сифоновые во-

доросли (Siphonales), обладающие известковым скелетом. Главная ось сифоновых и боковые ответвления имеют цилиндрическую форму. Вокруг главной оси слоевища откладывается карбонат кальция, который постепенно захватывает и боковые ответвления. При отмирании водоросли остается трубка с порами на месте боковых ответвлений. Особого расцвета сифоновые достигали в триасовых морях, где они являлись пороодообразующими.

ТИП СНАРОФУТА. ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Харовые — многоклеточные водоросли крупных размеров с разветвленным слоевищем, состоящим из междоузлий и узлов. Междоузлия сформированы одной вытянутой, а узлы несколькими мелкими клетками. От узлов отходят боковые ответвления, а от нижнего конца слоевища — разветвленные "корешки" — *ризоиды*. Размножение — вегетативное и половое. Половые органы харовых называются оогонии и антеридии. *Оогонии* находятся в основании конечного ответвления; это овальные яйцеклетки величиной 1–2 мм, окруженные коровыми клетками, расположенными либо меридионально, либо по спирали; иногда клетки сложно переплетены (см. рис. 69, В). *Антеридий* представляет собой полый шар, оболочку которого образуют треугольные щитки.

Оогонии и антеридии инкрустируются карбонатом кальция, благодаря чему они сохраняются в ископаемом состоянии. Оогонии самых древних харовых — девонских — были описаны А.П. Карпинским. Широко распространены они, начиная с юрского периода. Горные породы, состоящие из скоплений оогоний харовых водорослей, называются хароцисты. Современные харовые обитают в пресных и солоноватых водоемах.

* * *

*

Выше охарактеризованы основные типы водорослей, которые сохраняются в ископаемом состоянии и могут использоваться как для определения возраста, так и для реконструкции условий осадкообразования и выявления рифообразователей.

До сих пор водоросли изучены крайне неравномерно. В последние 30 лет в связи с изучением геологии криптозооя повысился интерес к постройкам сине-зеленых водорослей — строматолитам. Большой вклад в их изучение внесли А.Г. Вологдин, И.Н. Крылов, В.Я. Шенфиль и многие другие специалисты, чьи исследования позволили использовать строматолиты для подразделения (расчленения) протерозойских отложений и признаны во всем мире. Более молодые, фанерозойские, строматолиты остаются слабо изученными.

Исследованию кембрийских водорослей, их рифообразующей роли посвящены работы В.А. Лучиной. Растительный раннепалеозойский (кембрий, ордовик, силур) планктон ископаемых бассейнов Восточной Сибири и прилегающих районов изучают Е.И. Шешегова и М.В. Заславская, ордовикские зеленые водоросли Казахстана — М.Б. Гниловская; основоположник изучения харовых водорослей девона — А.П. Карпинский. Палеозойские водорослевые сообщества (в основном силурийские и девонские) исследуются А.Д. Миклухо-Маклаем, В.Д. Салтовской (Тянь-Шань, Памир), В.И. Шуйским, Б.И. Чувашовым (Урал), А.А. Ищенко (европейская часть СССР). Позднепалеозойские водоросли (карбоновые и пермские) часто изучаются совместно с форминиферами. Среди таких исследований следует отметить работы О.Г. Богуш, Т.В. Прониной, Р.М. Ивановой, О.И. Берченко и др. Мезозойские и кайнозойские водоросли исследованы избирательно. Наибольший интерес вызывают диатомовые водоросли (А.И. Прошкина-Лавренко) и кокколиты, которые в настоящее время изучаются как в СССР (С.Н. Шуменко и др.), так и за рубежом.

Контрольные вопросы и задания

1. Какова классификация низших растений?
2. Дайте характеристику водорослей.
3. Что такое строматолиты? Какое они имеют значение для геологии?

Теломорфита. Высшие растения

Высшие, или теломные, растения обитают преимущественно на суше. Они, вероятно, произошли от примитивных морских водорослей, стоящих ближе всего к бурым (Nematophyta). Тело высших растений делится на корни, стебель и листья. Стебель соединяет органы, питающие растения, корень и листья. У наиболее примитивных наземных растений тело представляет собой разветвленную ось, конечные разветвления которой — *теломы* — соединялись промежуточными участками — *мезомами*. Из системы теломов и мезомов путем уплощения возникли листья. У примитивных теломных (мхи, лишайники и др.) листья возникли из выростов эпидермы и получили название *филлоидов*.

Листья являются органами фотосинтеза, газообмена, служат хранилищем питательных веществ. Корень развивается из корневищеподобных ответвлений стебля и принимает на себя функции прикрепления растений, поглощения и доставки воды.

Клетки высших растений подразделяются на *ткани*: *покровную*, *основную*, *проводящую*, *образовательную* (*камбий*). Очень важна для растения проводящая ткань, по каналам которой доставляются вода и органические вещества. Проводящая система высших растений сос-

гоит из древесины (ксилемы) и луба (флоэмы), образует цилиндр, или стелу. Покровные ткани защищают растения от колебаний температуры. Механические ткани придают растению прочность.

Для размножения всех высших растений характерно чередование поколений: полового — *гаметофита* и бесполого — *спорофита*. У моховидных растений преобладающая роль принадлежит гаметофиту, у всех остальных — спорофиту. Спорофиты содержат многочисленные *спорангии* (микро- и мегаспорангии), а гаметофиты — мужские и женские *гаметангии*. Высшие растения подразделяются на следующие типы: Psilopsida, Bryopsida, Lycopsida, Sphenopsida, Pteropsida.

ТИП PSILOPSIDA. ПСИЛОФИТОВЫЕ

псилофитовые — самые древние травянистые, реже деревянистые наземные растения (рис. 70), не имеющие настоящих корней. Дихотомически разветвленные развивающиеся на конце стебли отходят

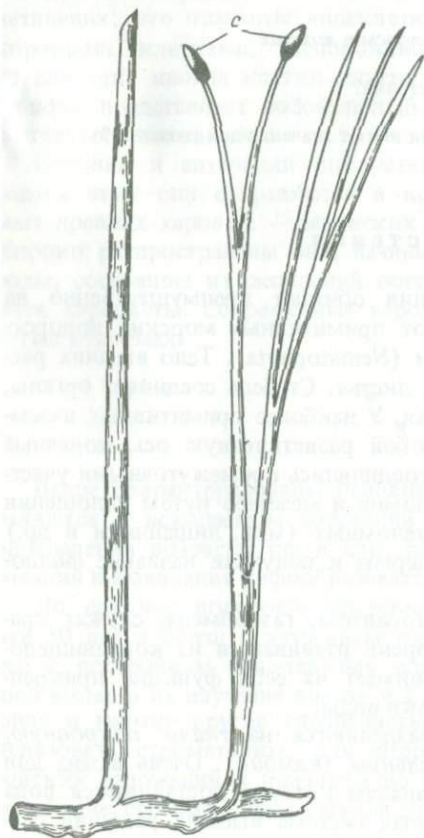


Рис. 70. Представитель псилофитовых — *Rhynia major* — одно из древнейших наземных растений (раздвоенные участки побегов завершаются спорангиями — с)

от прямого или клубневидного корня — *ризоиоида*. Стебли голые, иногда покрытые зачаточными листьями — *филлоидами*. Прimitивная проводящая система — *протостела* в сечении может быть цилиндрической или звездчатой. В эпидерме псилофитовых находятся устьица, а на концах стеблей расположены одиночные прямостоящие или повисшие спорангии, которые у некоторых родов собраны в рыхлый колосок. Половое поколение (гаметофит) у псилофитовых неизвестно.

Растения этого типа обитали преимущественно на заболоченной суше; некоторые, по-видимому, были погружены в воду, при этом спорангии возвышались над водой. Произошли псилофиты от водных растений, не исключено, что от бурых водорослей. Они появились в позднем силуре, преимущественного распространения достигли в нижнем и среднем девоне, а к началу позднего девона вымерли. В девонских толщах Кузбасса и Воронежской области известны маломощные пласты угля, образованные побегами псилофитов.

ТИП BRYOPSIDA. МОХОВИДНЫЕ

Моховидные — мелкие наземные, реже водные растения, у которых преобладает половое поколение — гаметофит. Последний представляет собой стебель, покрытый листьями, либо дихотомически разветвленное слоевище. Моховидные лишены корней и прикреплены к субстрату тоненькими корешками — ризоидами. Проводящая система развита слабо. Спорофит почти редуцирован — это одиночный спорангий на стебле гаметофита, имеющий сложные приспособления для раскрытия и рассеивания спор. Остатки моховидных встречаются в ископаемом состоянии довольно редко, начиная с карбона.

ТИП LYCOPSIDA. ПЛАУНОВИДНЫЕ

Плауновидные — деревья, кустарники, травянистые растения. Листья (филлоиды) мелкие (иногда они могут достигать гигантских размеров — до 1 м) с одной простой жилкой, развиты слабо (в сравнении со стеблем). Возникли они в результате выростов поверхностной части стебля. Спорангии расположены в пазухе листа и часто собраны в простую колосовидную шишку — *стробил*.

Плауновидные разделяются на несколько порядков. Достоверные плауновидные известны, начиная с силура; максимального развития они достигли в карбоне и перми, к началу мезозоя их количество резко сокращается; до настоящего времени дожили представители четырех родов. Наибольшее значение для геологии имеют два порядка: *Protolpidodendrales* (протолепидодендроновые) и *Lepidodendrales* (лепидодендроновые).

Порядок Protolpidodendrales (протолепидодендроновые). Это мелкие травянистые растения (рис. 71). Стебель дихотомически ветвится.

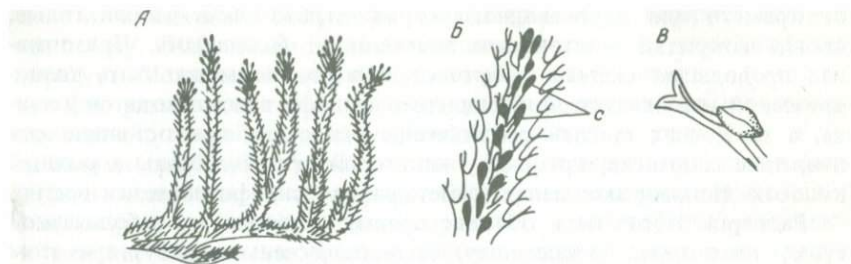


Рис. 71. Представитель протолепидодендроновых *Protolipidodendron scharyanum*: А — реконструкция внешнего облика растения; Б — лист (филлоид), несущий спорангии (с); В — поверхность части стебля

Листья многочисленные мелкие, на концах вильчато раздвоены. Спорангии расположены на верхней стороне листьев. Распространение — ранний и средний девон.

Порядок *Lepidodendrales* (*лепидодендроновые*). Лепидодендроновые — деревья с прямым, разделенным сверху стволом, покрытым рубцами, реже с гладкой корой. Стебель простой, от основания ствола отходят дихотомические разветвления — *стигмари*, несущие тонкие придаточные корни. На местах прикрепления корней остаются крупные рубцы — *стигмы*. Листья мече- или шиловидные с одной продольной жилкой и устьицами на нижней стороне. После опадения листьев на коре оставались спирально расположенные подушки с листовым рубцом (рис. 72). Ствол состоит из тонкого проводящего цилиндра (стелы) и толстого слоя коры, которая делится на *первичную кору* и *перидерму*. Стробилы размещались на концах ветвей или на стволе. Лепидодендроновые известны с позднего девона, широко распространены в среднем и позднем карбоне и вымирают к концу перми. Один род сохраняется до позднего триаса.

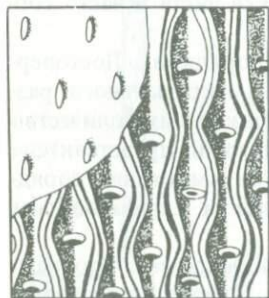


Рис. 72. Кора лепидодендроновых *Lepidodendron veltheimi* (слева вверху — кора в верхней части стебля, справа — в более глубоких участках)

Членистостебельные — деревья, кустарники и травянистые растения. Стебель полый, разделен на резко выраженные узлы и междоузлия. Листья расположены мутовками. Обычно они мелкие цельные, реже разветвленные. Спорангии собраны в стробилы. Членистостебельные произошли от псилофитовых. Они появились в девоне, испытали расцвет в карбоне и перми, реже встречаются в мезозое (рис. 73). До настоящего времени доживает один род — *Equisetum* (хвощ). В составе типа членистостебельных выделяется шесть порядков, некоторые имеют большое геологическое значение (они и описаны далее).

Порядок Huenales (гуениевые). Гуениевые — небольшие растения с дихотомически разветвленным стеблем, расчлененным на четкие узлы и междоузлия. Листья в мутовках дихотомически разветвленные. Спорангии размещаются на концах побегов либо группируются в рыхлые стробилы. Гуениевые характерны для среднего девона.

Порядок Sphenophyllales (клинолистниковые). Клинолистниковые — небольшие травянистые растения, напоминающие лианы, с тонким длинным ветвистым членистым, продольно ребристым стеблем. Листья клиновидной формы, объединяющиеся в мутовки в количестве, кратном трем (см. рис. 73, А–Б). При однообразной внешней форме стробилы клинолистниковых очень разнообразны. Растения этого порядка были широко распространены в карбоне и перми и вымирают в триасе.

Порядок Calamitales (каламитовые). Каламитовые — крупные древовидные растения, напоминающие гигантские хвощи. Стебель разделен узлами и междоузлиями, покрытыми ребрами. Листья располагаются мутовками. Середина разрушается при жизни растения, в результате чего образуется полость. Стробилы каламитовых дости-

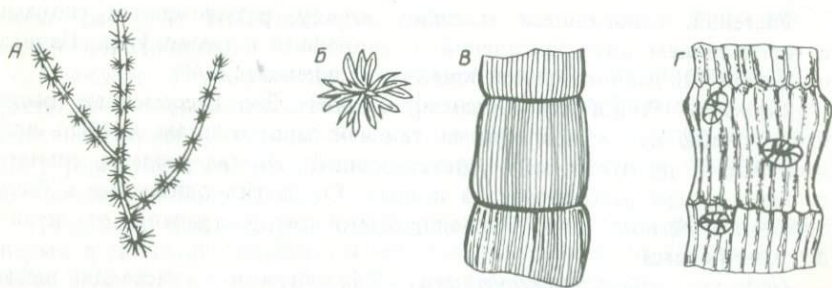


Рис. 73. Некоторые представители членистостебельных:

А — реконструкция части побегов *Sphenophyllum cuneifolium*, Б — мутовка листьев *Sphenophyllum berestovianum*); В–Г — порядок Calamitales (В — *Calamites* — внутреннее ядро ствола, Г — часть ствола *Asterocalamites*; видны следы прикрепления боковых побегов)

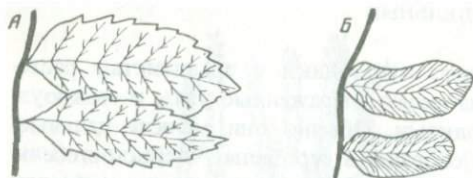


Рис. 74. Папоротниковидные листья, классифицируемые искусственно:

А — *Neuropteris heterophylla*; Б — *Mixoneurabenthaliana*

гают большого разнообразия. Они широко развиты в карбоне и вымирают в перми (см. рис. 73, В–Г).

Порядок Equisetales (хвощевые). Хвощевые — травянистые растения. Междоузлия ребристые. Листья мелкие чешуевидные, часто срастающиеся. Стробилы в виде спороносных колосков. Хвощевые известны, начиная с карбона, сравнительно широко распространены в триасе и юре. До настоящего времени сохранился только один род.

ТИП PTEROPSIDA. ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

Представители этого типа (рис. 74) характеризуются общностью происхождения листьев из системы ветвящихся побегов и наличием в стебле *листовых лакун* — перерывов в расположении листьев. Папоротниковидные делятся на три класса: *Aspermae* (бессемянные) с отдельным существованием полового и бесполого поколений; *Gymnospermae* (голосемянные), семена которых развиваются из голых семязачек при отсутствии цветка; *Angiospermae* (покрытосемянные); их семена развиваются внутри замкнутого плода. Представители этого типа широко распространены по всему земному шару, приспособлены к самым различным условиям существования.

Класс *Aspermae*. Бессеменные

Растения, относящиеся к этому классу, размножаются спорами с чередованием двух поколений — спорофита и гаметофита. Первые представители данного класса появляются в девоне.

Подкласс *Primo-filices* (прапапоротники). Это бессеменные растения, близкие как к псилофитам, так и к папоротникам. Стебель прямостоящий, дихотомически разветвленный. Листья мелкие симметричные, иногда рассеченные на концах. Спорангии одиночные с большим количеством спор. Прапапоротники распространены от девона до ранней перми.

Подкласс *Filices* (папоротники). Папоротники — растения, имеющие простой, реже разветвленный, травянистый или древовидный стебель и настоящий корень. Листья крупные уплощенные, сложно рассеченные. Спорангии находятся на их нижней стороне. Из споры прорастает заросток (гаметофит) в виде небольшой зеленой пластинки, прикрепляющейся к субстрату ризоидами. На заростке образуются

мужские и женские клетки. В основу классификации папоротников положены способ развития, характер расположения спорангиев. Папоротники появились в позднем девоне, распространены в позднем палеозое и мезозое, представлены и в современной флоре.

Порядок Archaeopteridales (*археоптеридные*). Распространены в позднем девоне и раннем карбоне, маратиевые папоротники — в среднем, позднем карбоне и перми (шесть родов мараттиевых обитают в лесах современных тропиков), а лептоспорангиевые (Leptofilicales) широко развиты с мезозоя.

Необходимо отметить, что в позднепалеозойских и мезозойских отложениях отмечаются многочисленные находки отдельных папоротниковидных листьев, не связанных с другими органами растений. По форме листьев и характеру жилкования сегментов выделяются отдельные искусственные роды. Состояние изученности современных папоротниковидных не позволяет полностью отказаться от искусственной классификации.

Класс Gymnospermae. Голосеменные

Голосеменные — деревья, кустарники и лианы. Стебель со вторичной древесиной. Листья различных размеров и формы, иногда сложные папоротниковидные или простые. Для представителей этого класса характерно наличие *семязачатка* — *семяпочки*. Семяпочки либо расположены одиночно на спороносных листьях, либо группируются в стробилы, напоминающие шишки. Размножение семенами — важный этап в эволюции наземных растений. Семя, защищенное кожурой, содержащее большое количество питательных веществ, обеспечивает существование растения на ранних стадиях его развития.

Подкласс Pteridospermae (*птеридоспермы*). Это примитивные голосеменные с папоротниковидными листьями, на которых находятся одиночные семяпочки. Оплодотворение происходило вне материнского растения. Птеридоспермы типичны для позднего палеозоя, в триасе они вымирают.

Подкласс Phyllospemidae (*филлоспермиды*). Филлоспермиды — растения с невысоким стволом, прямым или клубневидным, покрытым остатками черешков опавших листьев. Листья крупные, перистые, реже цельные, расположены спирально. Имеются однополые и обоеполые стробилы.

Подкласс филлоспермид, представители которого появляются в перми и достигают расцвета в мезозое, разделяется на порядки: Cycadales, Bennetitales, Cordaitales, Ginkgoales, Coniferales и др.

Порядок Cycadales (*цикадовые*). Цикадовые — растения с цилиндрическим или клубневидным стеблем. Листья жесткие, кожистые, перистые или цельные. Жилкование параллельное или дихотомическое. Стробилы однополые. Семя заключает крупный зародыш с двумя семядолями (рис. 75). Цикадовые известны с триаса, существу-



Рис. 75. Представители порядка Cycadales (цикадовых): А – реконструкция растения (видны стробилы на толстом стебле); Б – стробил *Williamsonia pacifica*; В – часть побега со стробилами *Williamsonia coronata*; Г – характерное жилкование листа *Taeniopteris*; Д – часть листа *Otozamites brevifolius*

ют и ныне. Расцвет их приходится на юру и мел. Ныне живущие немногочисленные цикадовые обитают в тропической зоне.

Порядок Bennettiales (беннетитовые). Беннетитовые по характеру вегетативных органов напоминают цикадовые. Отличия заключаются в том, что у беннетитовых стробилы двуполые, насекомоопыляемые. Это типичные мезозойские растения, вымершие в конце мелового периода.

Порядок Cordaitales (кордаитовые). Кордаитовые – крупные деревья с высоким стройным стволом, несущим крону ветвей с листьями. Листья – от мелких до очень крупных, линейные, ланцетовидные (рис. 76, А). Жилкование почти параллельное. Стробилы мелкие однополые.

Кордаитовые произошли от папоротникообразных. Широко распространены в карбоне и перми, вымерли к началу юрского периода.

Порядок Ginkgoales (гинкговые). Гинкговые – крупные деревья с хорошо развитым стволом и разветвленной кроной. Листья расположены пучками. Форма их разнообразна – от веерообразных до ланцетных (см. рис. 76, Б), от цельных до глубококорассеченных. Стробилы однополые, двудомные. Гинкговые – характерные представители юрской флоры, в позднем мелу их количество резко сокращается. До наших дней сохранился один вид (*Ginkgo biloba*) в Юго-Вос-

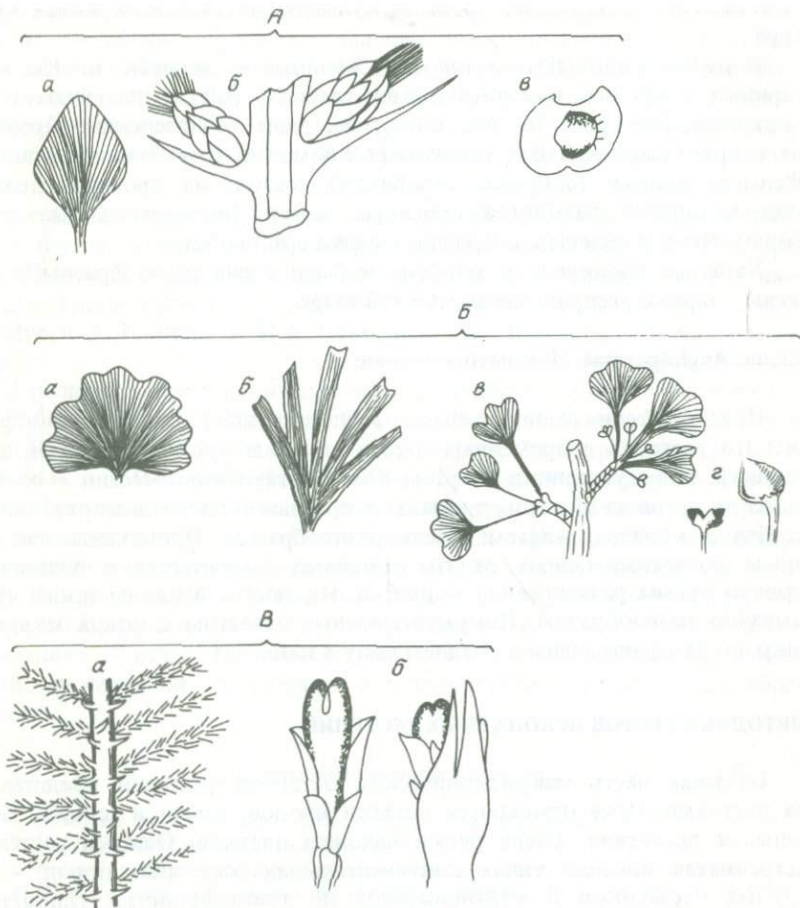


Рис. 76. Представители различных порядков подкласса Phyllosperrmidiae: А – кордаитовые (Cordaitales): а – лист *Nephropsis tomiensis* с характерным жилкованием, б – реконструкция части совокушности стробилос у *Cordaianthus concinnus*, в – семя кордаита – *Samaropsis*; Б – гинкговые (Ginkgoales): а – лист *Ginkgo sibirica*, б – укороченный побег с листьями *Proenicopsis speciosa*, в – г – укороченный побег (в) и стробилы (г) *Ginkgo biloba*; В – хвойные (Coniferales): а – часть боковой ветви *Ernestiodendron filiciforme*, б – мегастробилы *Lebachia piniformis*

точной Азии, в последние годы он культивируется как парковая культура.

Порядок Coniferales (хвойные). Хвойные — деревья, иногда кустарники с прямым или ветвящимся стеблем. Листья чешуйчатые, игловидные (см. рис. 76, В), кожистые, чаще вечнозеленые. Древесина с ярко выраженными годичными кольцами. Стробилы однополые. Женские шишки (собрания стробилов) состоят из кроющихся чешуй, под которыми находятся семенные чешуи (видоизмененные стробилы). Иногда семенная и кроющаяся чешуи срастаются.

Хвойные появились в карбоне и были очень разнообразны в мезозое, широко распространены и в кайнозое.

Класс Angiospermae. Покрытосеменные

Представители данного класса господствуют в современной флоре. Это растения современных лесов, степей и лугов — деревья, кустарники, полукустарники и травы. Они обитают повсеместно — от альпийских лугов до пустынь, проникая в пресные водоемы и моря. Листья, стебли и корневая система очень разнообразны. Принципиальное отличие покрытосеменных от голосеменных заключается в появлении нового органа размножения — цветка. Их семена и плоды также чрезвычайно разнообразны. Покрытосеменные известны с конца мезозоя, широко распространены в позднем мелу и кайнозое.

МЕТОДИКА СБОРОВ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Большая часть макроскопических остатков растений представлена листьями. Реже отмечаются остатки плодов, семян и шишек, окаменелая древесина. Очень редки находки цветков. Остатки растений встречаются во всех типах континентальных осадочных пород — от грубых песчаников и конгломератов до тонкозернистых глинистых сланцев. Наилучшую сохранность имеют остатки растений в прослоях сланцев среди угольных пластов. Прекрасной средой для их захоронения являются туфовые песчаники и пепловые туфы. Нередко встречаются листья и в морских осадках. Растительные остатки, собранные в осыпях, обычно не годятся для определений.

При изучении разреза горных пород находят пласт с растительными остатками в коренном залегании, из него извлекаются крупные плиты невыветренной породы с растительными остатками. Такими остатками может быть либо обугленное вещество листа коричневого, темно-серого и черного цвета; либо только отпечаток листа. Для целей определения важнее находка одного целого листа, чем большого количества фрагментов. Образцы не рекомендуется класть один на другой; сборы продолжают до тех пор, пока не будут обнаружены как можно более разнообразные и хорошей сохранности остат-

ки. Каждый образец тщательно заворачивается в бумагу и упаковывается как можно плотнее, чтобы при транспортировке он не повредился. Затем образцы передаются специалистам для определения. Особенно тщательно отбираются пробы для извлечения спор и пыльцы.

Успехи русской и советской палеоботаники обусловлены трудами таких исследователей, как М.Д. Залесский, И.В. Палибин, А.Н. Криштофович и др.

Среди палеозойской лучше всего изучена наземная флора карбона и перми, известная по работам М.Д. Залесского, М.Ф. Нейбург, Е.О. Новик, С.В. Мейена и др. Большой интерес исследователей в настоящее время вызывают позднесилурийские и девонские флоры, изучающиеся А.Л. Юриной, М.А. Сенкевич, А.А. Ищенко, А.Р. Ананьевым и др.

В познание мезозойских ископаемых растений существенный вклад внесли А.Н. Криштофович, В.Д. Принада, В.А. Вахрамеев, В.А. Сикстель и др. Первые исследования кайнозойских флор были проведены И.В. Палибиным и А.Н. Криштофовичем. В.Н. Сукачев был одним из инициаторов изучения четвертичной растительности с помощью исследования ископаемых спор и пыльцы. В настоящее время в СССР существует крупная палинологическая школа, основателями которой являлись И.М. Покровская, И.Э. Вальц, А.А. Любер и С.Н. Наумова. Палеоботаники СССР трудятся в научных учреждениях и производственных организациях — везде, где есть потребность в изучении континентальных толщ, определении их возраста и установлении условий осадкообразования.

Контрольные вопросы и задания

1. Назовите отличительные особенности высших растений.
2. Дайте характеристику псилофитовых.
3. Каковы особенности строения моховидных и плауновидных растений.
4. На какие порядки делится тип членистостебельных?
5. Приведите классификацию папоротниковидных.
6. Чем отличаются бессеменные растения от голосеменных и какой тип растений они представляют?
7. Расскажите об основных особенностях покрытосеменных растений.
8. Какова методика сборов мезозойских и кайнозойских растений?

Жизнь на нашей планете появилась еще в криптозое (в докембрии). Криптозой принято подразделять на архей, длившийся около 2 млрд. лет, и протерозой, продолжительность которого также составляла около 2 млрд. лет.

Жизнь могла возникнуть только тогда, когда для этого сложились благоприятные условия, в первую очередь температура. Живая материя построена главным образом из белков. Поэтому температура на земной поверхности должна быть такой, чтобы белки не разрушались. Известно, что в настоящее время некоторые бактерии живут в горячих источниках при температуре 90 °С. Трудно сказать, сколько времени понадобилось для того, чтобы земная поверхность приобрела такую температуру.

Многие исследователи, изучающие проблему возникновения жизни на Земле, считают, что она зародилась на морском мелководье в результате физико-химических процессов, присущих неживой материи. Вероятность образования сложных органических соединений особенно высока для атомов углерода. Именно углерод стал тем строительным материалом, из которого сформировались самые сложные органические соединения. Молекулы не сразу достигли той степени сложности, которая характерна и необходима для живой материи, поэтому говорят о *химической эволюции*, предшествовавшей биологической. Темпы химической эволюции были очень медленными. На первых ее этапах появились элементы и их полимеры, которые оказались предшественниками первых живых систем — *зобионтов*.

Первые живые организмы отличались простотой строения. Естественный отбор, в ходе которого выживали мутанты, лучше приспособленные к условиям среды, и вымирали их менее адаптированные конкуренты, привел к усложнению форм жизни.

Первые живые организмы могли питаться исключительно органическими веществами, т.е. были гетеротрофными. Когда запасы органических веществ оказались исчерпанными, живые клетки путем естественного отбора приобрели способность поглощать энергию солнечных лучей и расщеплять воду на соответствующие элементы. Используя водород для восстановительных реакций, живые клетки смогли перерабатывать углекислый газ в углеводы, т.е. осуществлять процесс фотосинтеза. Организмы, способные превращать неорганические вещества в органические, получили название *автотрофов*. Появление фотосинтезирующих автотрофов было преломным моментом в истории жизни на Земле. С этого времени началось накопление свобод-

ного кислорода в атмосфере и стало резко увеличиваться общее количество органического вещества на Земле.

Ограничившись этими вводными замечаниями, перейдем к конкретному рассмотрению этапности жизни на нашей планете.

КРИПТОЗОЙ

АРХЕЙ, ПРОТЕРОЗОЙ

Своеобразный органический мир существовал почти 4 млрд. лет тому назад. За начальную точку отсчета обычно принимают время формирования самых ранних осадков, выпавших из водной среды. Современные геохимические исследования и данные сравнительной планетологии свидетельствуют о том, что в атмосфере архея были распространены вулканические газы, обогащенные CO_2 и N_2 . Наличие окисленного железа в древних породах является доказательством того, что гидросфера содержала некоторое количество свободного кислорода. Примерно 2 млрд. лет тому назад в бассейнах Земли происходило осаждение полосчатых железных руд — железистых кварцитов, или джеспилитов. Ряд микробиологов считают, что их образование было невозможно без деятельности железобактерий. Гидроксиды железа обнаруживают и в структурах современных бактерий. На дне современных водоемов удается наблюдать тонкую пленочку мути желтоватого цвета. Она состоит из округлых частиц (диаметр менее 0,2 мкм) с нитевидными придатками. Эти частицы отнесли к железобактериям и назвали *Siderococcus Limoniticus*. В уплотненных осадках *Siderococcus* не обнаружены. Вероятно, развитие их ближе всего соответствует предполагаемым условиям формирования железистых кварцитов.

В современных водоемах выявлены бактерии *Metallogenium*, которые по внешнему виду напоминают "паучков" диаметром 10—30 мкм. Вскоре подобные "паучки" были найдены в древних железорудных формациях в районе оз. Гурон; они получили название *Eoastrion*. Это единственный случай сохранения железобактерий в палеонтологической летописи. Вместе с тем установлено, что *Metallogenium* участвуют в современном рудообразовании. При окислении железа и марганца современными железобактериями образуются минералы ферригидрит и вернадит. Эти же минералы известны в архее и протерозое.

Кроме того, в породах архея содержится большое количество рассеянного органического углерода, концентрацию которого связывают с деятельностью бактерий.

В породах, возраст которых превышает 2 млрд. лет, изотопный состав серы в сульфидах сильно варьировал, а 1,7 млрд. лет назад появляются породы, обогащенные серой сульфатов. Основываясь на

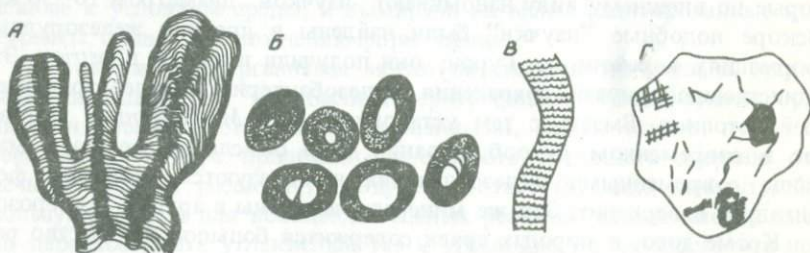
этом, некоторые исследователи делают вывод о том, что 1,7 – 2 млрд. лет тому назад получило распространение бактериальное восстановление сульфатов. Это привело к увеличению количества кислорода в атмосфере. Наличие в породах этого возраста рассеянного углерода, образование полосчатых кварцитов (джеспилитов), изменение изотопного состава серы – все это косвенные доказательства развития жизни на нашей планете.

Современная историческая микробиология располагает и прямыми свидетельствами существования жизни в протерозое – это строматолиты и микрофосиллии, или микрофитолиты.

Строматолиты – прикрепленные ко дну (субстрату) слоистые органогенно-осадочные образования, состоящие из карбонатов кальция и магния, которые возникают в результате жизнедеятельности сине-зеленых водорослей (цианей) и бактерий. По мере отложения микрослоев создаются строматолитовые корки, желваки, полусферические и столбчатые колонии (рис. 77).

Наблюдения над современными строматолитами показывают, что формирование их слоев происходит за счет механического захвата осадков водорослевыми пленками или за счет осаждения скрытокристаллического карбоната в слизи цианей. Строматолиты были широко распространены как в криптозое, так и в фанерозое, но особенно большое значение они имели в криптозое, их остатки встречаются на всех континентах и успешно используются для определения возраста. Крупнейшими исследованиями строматолитов в нашей стране являются А.Г. Володин, И.Н. Крылов и др.

Докембрийские строматолиты – обитатели морского мелководья. Не исключено, что помимо этих бентосных форм сохраняются планктонные сообщества цианей – микрофитолиты (см. рис. 77). Долгое время их безуспешно искали в слоях, содержащих карбонатные строматолиты, но обнаружены они были в кремнях, которые, как выяснилось, переполнены микрофитолитами и их фрагментами.



ис. 77. Представители древнейшей флоры:

А – общий вид колонии строматолитов *Vioxonia granulosa* (отчетливо различимо ветвление, неровная боковая поверхность; Б – микрофитолиты *Ambigolamellatus horridus*; В – фрагмент водоросли *Vendotoenia*; Г – фрагменты водорослей *Leiosphaerida* (Б, В, Г – с увеличением соответственно ~ 600, 400 и 900)

Микрофитоциты захороняются в тонкодисперсных осадках и в коллоидах кремневой кислоты. В тонкодисперсных осадках сохраняются углистые остатки, которые извлекаются при растворении породы. В кремнях органические ткани замещаются минеральными агрегатами; в этом случае наблюдаются цианеи, окрашенные при фоссилизации в темно-коричневый цвет. Обширный материал по микрофитоцитам показывает, что ископаемые цианеи на всем протяжении геологической летописи могут быть сопоставлены с современными цианобактериями. Изучаются они в шлифах и выделяются из породы при растворении ее в плавиковой кислоте. Большой вклад в познание микрофитоцитов докембрия внесли В.П. Маслов, Е.А. Рейтлингер и З.А. Журавлева, доказавшие возможность использования их для определения возраста докембрийских отложений.

ВЕНД

Для конца докембрийского этапа развития жизни (около 600 млн. лет назад) характерно разнообразие растительных и животных организмов. Период, завершающий докембрий, охватывает примерно 110 млн. лет. Он получил название венда. В венде, в отличие от предыдущих эпох докембрия, появляются эвкариотные организмы, клетки которых имеют четко выраженное ядро.

Флора венда наиболее полно изучена в европейской части СССР (Ленинградская обл., Прибалтика и др.), известна она в Сибири. Это лентовидные остатки тканей шириной до 2 мм, лишенные какой-либо минерализации. Все подобные неминерализованные остатки объединены в группу *Vendotaenides* (см. рис. 77, В). Вместе с вендотенидами встречаются неминерализованные бесформенные коричневые пленки размером до 100 x 100 мм, природа которых не ясна. Вендотениды, по-видимому, следует относить к водорослям, поскольку в их лентах не отмечается следов проводящей системы. Слоевидные вендотений двуслойные, клетки расположены продольными рядами. У них имеются сферические спорангии, расположенные на поверхности. Помимо вендотенид, в отложениях венда встречаются многочисленные нитчатые неминерализованные водоросли.

В отложениях венда обнаружено большое количество организмов животного происхождения. Основной особенностью их является отсутствие скелета, поэтому вендская фауна представлена только отпечатками — животные венда хотя и достигали значительных размеров, но состояли они из желеподобного вещества (подобно медузам). Многочисленность отпечатков объясняется также тем, что в венде не было крупных хищников, труп- и грунтоедов, которые перерабатывали весь биогенный материал, находящийся на дне*.

* Появлением труп- и грунтоедов, по-видимому, объясняется отсутствие в более молодых фанерозойских отложениях остатков мягкотелых животных.

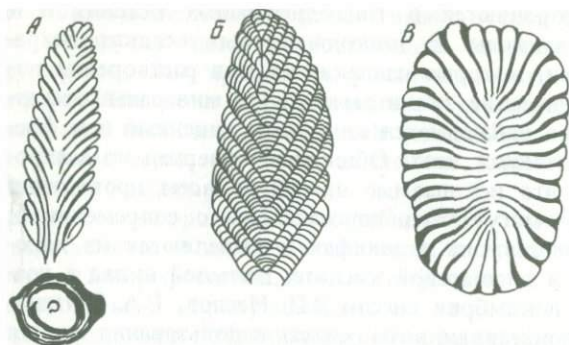


Рис. 78. Древнейшие бесскелетные животные — петалонамы: А — *Charniodiscus*, Б — *Charnia*, В — *Dickinsonia*

На обширных территориях, занятых мелководными бассейнами, обитали представители типа кишечнорастных, от которых остались многочисленные отпечатки медузоидных форм. Среди этих животных преобладали формы с осью симметрии бесконечно большого порядка, но появляются и медузы с трех-, четырех- и шестилучевой симметрией, а также такие, тело которых обладало двусторонней симметрией. Иногда на отпечатках наблюдаются следы сегментирования.

В венде известны и колониальные организмы, так называемые Petalonamae, от которых остаются перьевидные и веерообразные отпечатки (рис. 78). Для конца венда характерны также представители группы Sabbelitida. В ископаемом состоянии они сохраняются в виде трубчатых оболочек или их отпечатков. Эти тонкие длинные эластичные трубочки, состоящие из хитиновидного вещества, имеют окраску от черной и темно-бурой до желтой и бесцветной. Встречаются в отложениях венда и многочисленные следы жизнедеятельности беспозвоночных — следы ползания, сверления и т.п.

В заключение отметим следующие основные особенности животных венда: 1) отсутствие скелета; 2) присутствие всех экологических групп (бентос, нектон, планктон); 3) гигантизм у наиболее примитивных по организации форм; 4) отсутствие среди вендских многоклеточных предков мелких скелетных организмов, широко распространившихся в кембрии; 5) слабая активность хищников и трупаев; 6) появление в конце венда первых скелетообразующих форм — Sabbelitida.

Несмотря на то, что принадлежность вендских животных к определенным типам вызывает споры, широкое распространение их на нашей планете дает возможность для использования этих ископаемых остатков при сопоставлении удаленных друг от друга геологических разрезов, т.е. для установления возраста отложений.

Исследованием жизненных форм венда занимаются Б.С. Соколов, М.Б. Гниловская, М.А. Федонкин, А.Ю. Розанов. Изучение древних многоклеточных имеет большое значение для познания закономерностей развития жизни.

Палеозойская эра, длившаяся примерно 340 млн. лет, знаменуется широким распространением внутренних (эпиконтинентальных) морей. Многие геологи считают, что до палеозоя существовал единый континентальный блок — Пангея — и единый протоокеан. В последующем этот единый протоконтинент распадается на отдельные части, ставшие ядрами современных континентов. В палеозое Пангея разделилась на два суперконтинента: северный — Лавразию и южный — Гондвану, между которыми простиралась морская внутренняя впадина — Тетис. Гондвана объединяла современную Южную Америку, Африку, о. Мадагаскар, юг Азии, Австралию.

В течение палеозоя произошли значительные события в развитии жизни на Земле. В морях палеозоя были представлены как простейшие (фораминиферы и радиолярии), так и многоклеточные животные. Среди Metazoa наиболее широко распространены беспозвоночные бентосные прикрепленные (Archaeocyathi, Coelenterata, Bryozoa, Porifera Brachiopoda) и подвижные группы (Trilobitomorpha, Cephalopoda, Pelecypoda, Gastropoda и др.). Из пелагических форм можно отметить граптолитов.

В палеозое появились позвоночные животные вначале водные: — рыбы, затем наземные — земноводные, а к концу эры — и пресмыкающиеся.

Растительный мир палеозоя представлен низшими водными растениями — водорослями, главным образом морскими. В конце силурийского периода растения вышли на сушу — появились первые наземные сосудистые растения. В карбоне и перми в дельтах рек, по берегам заболоченных лагун широко распространились хвощи, плауны и папоротники, первые голосеменные растения.

В целом палеозойскую эру можно определить как эру господства низших позвоночных, появления первых позвоночных, выхода растений на сушу.

Кембрийский период. В кембрийских отложениях выявлены многие типы беспозвоночных и первые наиболее примитивные фораминиферы. В это время развивались простейшие с агглютинированной, реже с известковой раковиной, радиолярии, шестилучевые губки.

Наиболее характерны для кембрия археоциаты — одиночные и колониальные. Совместно с губками и водорослями они явились первыми рифообразователями. Вымерли археоциаты к концу раннего кембрия.

Особого развития в кембрии достигли трилобиты — как *Miomera*, так и *Polymera*. В кембрийских морях существовали беззамковые брахиоподы с хитиново-фосфатной раковиной, появились первые двуст-

ворчатые моллюски, головоногие, иглокожие (Carpoidea, Thecoidea), остракоды, а в конце периода — первые граптолиты.

Растительность кембрия представлена только водорослями; извествьывделяющие водоросли, как уже отмечалось, были рифообразователями.

В целом для кембрия типичны губки, археоциаты, трилобиты, беззамковые брахиоподы и водоросли. Все остальные группы большой роли не играли. До нас, в основном, дошли следы морской жизни. Достоверные обитатели кембрийской суши остаются неизвестными.

Ордовикский период. В составе простейших ордовика каких-либо заметных изменений, по сравнению с кембрием, не произошло. В морях этого периода известны агглютинированные фораминиферы, радиоларии, а также шестилучевые и четырехлучевые губки.

В ордовике появились многие представители прикрепленного бентоса, обладающие карбонатным скелетом. Это строматопораты, табуляты, гелиолитоидеи, ругозы, мшанки. К этой же группе относятся иглокожие (Cystoidea, Blastoidea, Crinoidea). Наряду с беззамковыми широко распространяются замковые брахиоподы с карбонатной раковиной (отряды Orthida, Pentamerida, Strophomenida и др.). Перечисленные прикрепленные бентосные формы тесно связаны с ископаемыми рифами ордовика — они обитали на склонах этих рифов.

В подвижном бентосе по-прежнему важное значение имеют трилобиты, хотя количество их, по сравнению с кембрием, сокращается. Вместе с тем увеличивается количество остракод.

В этот период среди моллюсков известны уже все классы, но наиболее широко развиты головоногие (отряд Nautiloidea) с прямой раковиной и сложно построенным сифоном. Эта группа, ведущая активный подвижный образ жизни, становится своеобразным "конкурентом" трилобитов, захватывая наиболее благоприятные для обитания участки морского дна. Двустворчатые и брюхоногие моллюски менее распространены, как и подвижные иглокожие (морские ежи, морские звезды, офиуры и т.д.).

Из пелагических форм первенство принадлежало граптолитам.

В континентальных бассейнах ордовика поселялись бесчелюстные (Agnatha). От них в ископаемом состоянии чаще сохраняются фрагменты пластинок головного панциря. Растительный мир, как и в кембрий, представлен водорослями.

Ордовикский период характеризуется появлением многочисленных беспозвоночных, обладающих карбонатным скелетом, что увеличило разнообразие жизненных форм периода (кишечнополостные, мшанки, замковые брахиоподы, наутилоидеи, многие иглокожие и т.д.). В ордовикских отложениях находят фрагменты первых позвоночных.

Силурийский период. В силурийских морях в основном развивались все те группы животных, которые появились в ордовике. Силур, можно сказать, был периодом становления многих групп низших бес-

позвоночных. К этому периоду относятся первые многокамерные известковые фораминиферы (лагениды), каменные четырехлучевые губки, широко распространены строматопораты, табуляты, гелиолитоидеи, ругозы; нередко представители этих групп, в особенности строматопораты и табуляты, являются рифообразователями. Мшанки по-прежнему связаны с рифами.

В силуре резко сократилось количество трилобитов. Появились крупные хелицеровые, многочисленные остракоды. Заметную роль в биомассе силура играют двустворчатые и брюхоногие, в особенности головоногие моллюски.

Среди прикрепленных иглокожих вымирают карпоидеи, сокращается количество цистоидей, но большого разнообразия достигают морские лилии. В силуре, особенно в раннем, граптолиты еще многочисленны, но в конце периода количество их уменьшается.

К наиболее значительным событиям силура относятся появление первых — панцирных рыб и выход растений на сушу.

Девонский период. В течение девонского периода более разнообразными становятся фораминиферы. В конце периода появляются представители отряда Fusulinida с многокамерными клубковидными раковинами. Многочисленны и разнообразны девонские радиолярии, появляются первые известковые губки.

Строматопораты, ругозы, гелиолитоидеи, табуляты, как и в предыдущие периоды палеозоя, участвуют в построении рифов. В их развитии отмечаются некоторые особенности. Строматопораты и табуляты многочисленны в раннем и среднем девоне, к концу позднего девона количество родов табулят резко сокращается, в то время как состав строматопорат и ругоз существенно обновляется и они широко распространяются. Гелиолитоидеи в девонских отложениях редки и однообразны.

Мшанки, как и кишечнополостные, связаны с рифами.

Брахиоподы в девоне достигают максимума своего развития; к середине девона вымирают представители отряда Pentamerida, широко распространены Spiriferida и Atrypida. В целом девонским брахиоподам свойственны большое число видов и быстрая изменчивость во времени.

В девоне происходит дальнейшее сокращение количества трилобитов. Остракоды многочисленны и разнообразны. Двустворчатые и брюхоногие моллюски не играют существенной роли в фауне девонских морей, тогда как головоногие начинают заметно эволюционировать.

Уменьшается количество наутилоидей с прямой раковиной, подобных тем, которые существовали в ордовикских и силурийских морях. К этому периоду относятся первые наутилоидеи со спирально свернутой раковиной, которые полностью вытесняют формы с прямой раковиной.

В начале девона появляются первые амmonoидеи со спирально-плоскостной раковинной. Перегородочные линии у них простые — агониатитового и гониатитового типов. В девоне разнообразны и многочисленны тентакулиты.

Среди иглокожих преобладают морские лилии. Подвижные иглокожие (морские ежи, звезды и т.д.) встречаются крайне редко.

В раннедевонских морях распространены граптолиты (род *Monograptus*). Морская флора, как и в предыдущие периоды, представлена различными водорослями; некоторые водоросли (харовые) приобретают большое значение.

Девонская суша становится более населенной. Первые растения осваивают сушу. У них стали возникать приспособления, защищающие от испарения и высыхания, — кожа с устьицами, различные покровные ткани, образовалась проводящая система, с помощью которой растение получало воду и минеральные вещества, стебель, корни, листья. Девонский период по флоре четко делится на три эпохи: ранняя может быть названа псилофитовой, средняя — гиениевой (кроме псилофитов, присутствуют первые членистостебельные), а поздняя — археоптерисовой (для нее характерно появление прапапоротников).

Девон был временем господства многочисленных рыб — пластинокожих, акантодовых, хрящевых и костных. Пластинокожие вымерли к концу этого периода. Акантоды просуществовали до конца палеозоя, дав начало хрящевым и костным рыбам. Последние разделились на три ветви: кистеперых, двоякодышащих и лучеперых. Хрящевые рыбы (акулы, скаты) в девоне известны по остаткам зубов. Девонские рыбы населяли и пресноводные бассейны. К концу девона появились первые наземные четвероногие животные — стегоцефалы. Их пятипалые конечности походили еще на плавники кистеперых рыб. Череп у стегоцефалов был костным, сплошным. Это были первые земноводные животные.

Каменноугольный период (карбон). В морях карбона широко расселились крупные фораминиферы — фузулиниды, которые морфологически очень быстро менялись. Они принимали участие в накоплении карбонатных осадков.

Среди кишечнополостных произошли значительные изменения в сравнении с девоном. Строматопораты в карбоне практически не встречаются, зато широко распространяются другие представители класса Hydrozoa — Chaetetida. Среди табулят развиты Syringoporida и Auloporida. Они, как и Chaetetida, селились в прибрежно-мелководной части карбонных морей, создавая своеобразные коралловые луга, участвуя в построении рифов. С рифами связаны одиночные и колониальные ругозы, которые переживают в карбоне свой расцвет, а также мшанки и кольчатые черви. Для иглокожих характерны как прикрепленные (морские лилии), так и подвижные (морские ежи) формы.

Среди моллюсков важнейшее значение имеют головоногие. Амmonoидеи

деи (гонииатиты) становятся в карбоне более разнообразными. Роль наутилоидей уменьшается. Появляются первые внутриаковинные — белемниты, а среди брюхоногих моллюсков — плавающие (род *Belleophon*), а также наземные легочные формы. Среди двустворок известны обитатели не только морских, но и пресноводных, и солоноватоводных водоемов.

Количество брахиопод в карбоне несколько сократилось; преобладают спирифериды и продуктыды.

Карбоновая суша, в отличие от более ранних периодов фанерозоя, была покрыта лесами. В начале карбона продолжало существовать много видов растений, известных с позднего девона, наряду с ними развивается много новых форм — плауновидные (лепидодендроны, сигиллярии), каламитовые. Впоследствии однородная раннекаменноугольная флора в среднем и позднем карбоне приспособилась к различным условиям обитания, благодаря чему обособляются тропическая флористическая провинция и две умеренных, северная и южная. К тропической провинции приурочены крупные месторождения ископаемых углей.

Карбон был временем расцвета стегоцефалов, которые обитали на влажных берегах болот и озер, в зарослях лесов.

В середине карбона появились первые пресмыкающиеся (котилозавры), происхождение которых пока не ясно.

Пермский период. В морях перми по-прежнему большую роль играют фузулиниды, но к концу периода они вымирают, как и табуляты (аулопориды, сиринопориды), ругозы, многие мшанки, основные группы морских лилий и морских бутонов (бластоидей), а также гонииатиты, трилобиты, такая характерная группа брахиопод, как продуктыды, многие ринхонеллиды и спирифериды.

На этом фоне появляются некоторые новые группы — аммоноидеи с усложненной церативовой линией. Увеличивается количество двустворчатых и брюхоногих моллюсков; как и в карбоне, они постепенно расширяют ареалы обитания, переходя из морских бассейнов в пресно- и солоноватоводные.

В начале перми вымирают акантоды, резко сокращается количество хрящевых рыб, многих акулых. Среди последних наблюдаются своеобразные формы, имевшие ряд зубов, свернутых в плоскую спираль (*Helicoprion*).

На пермских континентах климатическая и флористическая зональность выражена еще более отчетливо, чем в карбоне. В поздней перми происходит вымирание многих лепидодендронов и каламитов, отмечаются первые хвойные, а затем цикадовые и гинкговые, господствующие позже — в мезозое. Климат в областях, где в карбоне была распространена тропическая растительность, становится более сухим, процессы углеобразования в них затухают. Вымерли стегоцефалы, создались условия для развития пресмыкающихся, которые ока-

зались приспособленнее к более холодному и сухому климату перми. Среди рептилий перми известны растительноядные, хищные и всеядные формы.

МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА

Мезозойская эра продолжалась около 170 млн. лет. Ее подразделяют на три периода: триасовый, юрский и меловой. В южном полушарии в мезозое распался древний континент Гондвана; в целом же эта эра была временем относительного спокойствия в развитии земной коры, но и временем смены старых, более примитивных жизненных форм новыми, более совершенными. Ни столь широко распространенные в палеозое ругозы, ни трилобиты, ни граптолиты "не перешли границы" между палеозоем и мезозоем. Мир мезозоя был значительно разнообразнее палеозойского, флора и фауна представлены в значительно обновленном облике.

В мезозое растения развивались более быстрыми темпами, чем животные.

Флора голосеменных (*Gymnospermae*) существовала с позднепермской эпохи до позднемеловой, позднее возникли покрытосеменные, или цветковые, растения (*Angiospermae*). Развитие голосеменных было важным рубежом в эволюции флоры. Древние палеозойские растения нуждались для своего размножения в водной или во влажной среде. Это затрудняло их расселение. Образование семян позволило растениям утратить зависимость от водной среды. Семязачатки могли оплодотворяться пыльцой, переносимой ветром или насекомыми. В отличие от спор, с помощью которых размножались наземные палеозойские растения, семя обладало большим запасом питательных веществ и было способно обеспечивать пищей молодое растение, а при неблагоприятных условиях — долго сохранять жизнеспособность. Все эти преимущества давали голосеменным растениям больше шансов на выживание.

Как уже отмечалось, к концу мезозоя, в меловом периоде, появились покрытосеменные, или цветковые, растения. Семена их заключены в прочную оболочку, имеются органы размножения (тычинки и пестик), собранные в цветок с яркими лепестками и чашечкой.

Мезозой был временем быстрого развития позвоночных. Значительно обновился состав рыб. К концу триаса исчезли древние земноводные — лабиринтодонты; в мезозое распространены бесхвостые земноводные, отмечаются первые хвостатые, расцвет которых приходится на кайнозой.

Пресмыкающиеся стали господствующим классом мезозоя. Среди них были самые крупные животные. Для начала эры характерны многочисленные новые группы пресмыкающихся, которые достигли максимального расцвета в раннем мелу (см. далее). В юрских отложениях найдены остатки первых птиц. В мезозое появились и первые

млекопитающие. Эти виды были немногочисленны и почти полностью вымерли к концу мела.

Среди беспозвоночных морских животных первенство принадлежит головоногим моллюскам, прежде всего аммонитам и белемнитам, которые к концу эры исчезают. Сохранились в ископаемом состоянии осьминоги, каракатицы, кальмары, получившие распространение в кайнозое. В мезозое широко распространены двустворки и гастроподы, сократилось количество брахиопод. Иглокожие, подвижные и прикрепленные, достигли в мезозое значительного разнообразия. Шестилучевые кораллы вместе с губками являются основными рифостроителями. В мезозое пережили расцвет многие фораминиферы. Среди членистоногих быстро эволюционировали насекомые.

Триасовый период. В морях триаса обновляется состав фораминифер: существенную роль играют лагениды, аммодисциды, милиолиды. Появляются шестилучевые кораллы, тогда как четырехлучевые (ругозы) исчезли к началу триаса. Встречаются новые комплексы остракод (Arthropoda), становится иным состав круглоротых мшанок (Cyclostomata). Широким развитием пользуются двустворки и гастроподы, занимающие те экологические ниши, которые в палеозое принадлежали брахиоподам, поскольку в триасе количество последних резко сократилось: это теребратулиды, ринхонеллиды, спирифериды. Шире, чем в палеозое, распространяются морские ежи; многие морские лилии переходят к передвижению с помощью рук. Среди рыб сокращается количество хрящевых; древних лучеперых сменили цельнокостные, у которых внутренний скелет окостеневает больше, чем у палеозойских лучеперых.

На суше существовали стегоцефалы с лабиринтными зубами (лабиринтодонты). Они достигали необыкновенно больших размеров (череп некоторых имели до 1 м в длину). Питались эти гиганты рыбой.

Господствующими животными становятся пресмыкающиеся (рептилии).

Моря населяют черепахи, ихтиозавры (рыбоящеры), плакодонты (плоскозубые), нотозавры (небольшие водные животные с длинной шеей). На суше обитали текодонты (архозавры), от которых возникли ящеротазовые динозавры. В конце триаса появились первые млекопитающие (многобугорчатые).

В морях триаса отмечаются многочисленные зеленые водоросли. Наземная флора развивалась в начале периода в условиях засушливого холодного климата: это членистостебельные, хвойные, реликтовые плауновидные. В течение периода климат стал более влажным и теплым, благодаря чему широкого распространения достигли папоротники и хвощи, хвойные, гинкговые, цикадовые и первые беннетитовые.

Юрский период. В морях этого периода продолжают существовать фораминиферы (лагениды). Кремневые и известковые губки совместно с шестилучевыми кораллами были основными рифообразо-

вателями. С рифами связаны многие мшанки (циклостоматы и хейлостоматы). В конце периода появляются своеобразные двустворки — рудисты, также обитающие на рифах. В целом двустворки и гастроподы в юре многочисленны и разнообразны.

Среди головоногих главное значение имеют аммониты со сложнорасчлененной аммонитовой линией. Большого разнообразия достигли белемниты. Количество брахиопод продолжает неуклонно сокращаться: в начале юры вымирают спирифериды, но еще встречаются теребратулиды и ринхонеллиды. Большую роль играют правильные и особенно неправильные морские ежи.

В юрском периоде достаточно четко наметились две морские палеогеографические провинции: южная, средиземноморская, и северная, бореальная. Для средиземноморской провинции, охватывающей побережье Средиземного моря, Крым, Кавказ, Конет-Даг и Памир, характерны шестилучевые кораллы, гидроидные (строматопораты и хететиды) рудисты. Бореальной провинции принадлежит Европа, Северная Азия и Северная Америка; ей присущи многие группы аммонитов, белемнитов, двустворок — элементы средиземноморской провинции отсутствуют.

Среди позвоночных господствовали рептилии (пресмыкающиеся), которые приспособились к жизни на суше, в море и воздухе. На суше обитали ящеротазовые динозавры от 2 до 30 м в длину. Среди них были хищные и растительноядные, ходящие на двух и на четырех ногах. Воздушное пространство принадлежало хвостатым летающим ящерам. Для конца периода характерны бесхвостые летающие ящеры — птеродактили. Моря наряду с цельнокостными лучеперыми рыбами населяли водные рептилии — ихтиозавры, имевшие рыбообразное тело, а также плезиозавры с небольшой головой и ластовидными конечностями, морские черепахи и морские крокодилы. В юре появились ящерохвостые птицы. Передние конечности у них преобразованы в крылья, тело покрыто перьями. В осадках юры находят остатки примитивных млекопитающих.

В морях юры развиваются многочисленные и разнообразные водоросли, в конце периода отмечаются первые диатомовые. Юрская флора впервые в фанерозое сформировала настоящий растительный покров. Преобладали голосеменные растения: цикадовые, беннетитовые, гинкговые, хвойные. Наиболее многообразны папоротники. Намечаются области господства хвойных (Восточная Сибирь, Шпицберген), гинкговых (Западная Сибирь), цикадовых и беннетитовых (Западная Европа, Кавказ, Средняя Азия, Индия). В юре наиболее интенсивно шли процессы углекислотного накопления.

Меловой период. В морях этого времени продолжали свое существование мелкие фораминиферы, часть которых перешла к планктонному образу жизни и приняла участие в образовании писчего мела. Появляются фораминиферы с крупной раковиной (нуммулитиды). В мелководных морях жили различные шестилучевые кораллы, свое-

образные двустворки—рудисты. В целом отмечается значительное количество видов двустворок — это различные устрицы, тригонии, иноцерамы. Значительно изменился состав брюхоногих. Шире, чем в юре, распространились аммониты: формы их раковин варьируют от плоско-спиральных до прямых, крючкообразно-изогнутых и клубковидных. Многочисленны и разнообразны белемниты. Мшанки и брахиоподы незначительно отличались от юрских. В мелу обновляется состав морских ежей: преобладают неправильные, сердцевидные формы. Сформировавшиеся в юре средиземноморская и бореальная морские провинции четко обособляются и в меловом периоде. В средиземноморской провинции продолжают свою жизнедеятельность шестилучевые кораллы, хететиды, рудисты, типичные только для этой провинции аммониты, морские ежи, нуммулитиды. Для бореальной провинции характерны в основном аммониты (*Simbirskites*) и лагениды.

Рептилии по-прежнему господствуют. Среди них встречаются гигантские хищные динозавры (тиранозавры). Особенно широко распространены птицетазовые растительноядные динозавры, к которым относятся двуногие игуанодоны, утконосые динозавры и четвероногие рогатые цератопсы. В морях жили крокодилы, черепахи, ихтиозавры и плезиозавры, а также костные и лучеперые рыбы. Появляются зубатые птицы. От архаичных млекопитающих произошли клоачные, сумчатые и плацентарные.

В раннем мелу развивается характерная мезозойская флора: папоротники, беннетитовые, гинкговые. К концу раннего мела относятся первые покрытосеменные, которые в позднем мелу уже преобладают. Для них характерны двойное оплодотворение, возникновение завязи, плодов, сложной проводящей ткани.

В конце мелового периода вымирают аммониты, белемниты, многие брахиоподы, динозавры, ихтиозавры (плезиозавры), некоторые группы голосеменных (беннетитовые).

КАЙНОЗОЙСКАЯ ЭРА

Данная эра продолжается 65 млн. лет и еще не завершена. В течение кайнозоя земная поверхность постепенно приобретает современные очертания, происходит бурное развитие млекопитающих, появляются приматы, к которым принадлежит и человек. Во флоре кайнозоя преобладают покрытосеменные. Существенные изменения отмечаются и в составе беспозвоночных.

Палеогеновый период. Этот период характеризуется широким распространением в морях средиземноморской провинции крупных фораминифер отряда *Nummulitida*; многообразны и мелкие фораминиферы других отрядов, радиолярии. Продолжается "экспансия" двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Головоногие представлены преимущественно внутрираковинными, а мшанки по-прежнему циклостоматами и хейлостоматами. Среди членистоногих наиболее многочис-

ленны насекомые: двукрылые, перепончатокрылые и чешуекрылые жуки. Родовой состав многих беспозвоночных близок к современному.

В начале кайнозоя на смену пресмыкающимся приходят сумчатые и плацентарные млекопитающие, приспособившиеся к различным условиям жизни. В начале палеогена преобладали сумчатые и насекомоядные: древние хищники, или креодонты, древние копытные, или кондилартры. В течение этого периода на суше развиваются древние приматы — обитатели лесов, а в морях — киты, дельфины, моржи. Многочисленны летучие мыши. В конце палеогена появились безрогие носороги — индрикотерии.

В раннем палеогене обособились две флористические провинции. В Европе и на юге Западной Сибири произрастали вечнозеленые тропические папоротники, пальмы и кипарисы, а для северной части Европы, Азии и Америки была характерна листопадная флора с папоротниками умеренного климата, гинкговыми, хвойными и двудольными (бук, дуб, платан, каштан, береза, ольха, клен). К концу палеогена в связи с похолоданием расширилась область распространения листопадной флоры. В данном периоде довольно значительно проявлялись процессы углеобразования.

Неогеновый период. В морях этого времени известны многие типы беспозвоночных, родовой и видовой состав которых близок к современному. К началу периода вымерло большинство нуммулитид, их место заняли миллиолиды. Разнообразны брюхоногие и двустворки. Среди рыб преобладают костные и лучеперые. Широко распространены килевые и бескилевые, или страусоподобные, птицы. Развиваются черепахи, змеи, лягушки. На суше главную роль играют млекопитающие: грызуны, лошадиные, носорогообразные, парнокопытные (свинообразные, верблюды, жирафы, олени), хоботные (мастодонты), хищники (саблезубые тигры, гиены, куницы). Но эволюция их на разных континентах шла по-разному. В Австралии преобладали сумчатые и клоачные. Между Северной Америкой и Азией временами существовала связь в районе Берингова пролива, чем объясняется общность форм плацентарных млекопитающих. В Южной Америке в течение всего палеогена и неогена млекопитающие развивались изолированно. Только в конце неогена с образованием Панамского перешейка установилась связь между Северной и Южной Америкой.

В начале неогена тропические и субтропические растения постепенно почти исчезли с территории Европы. Здесь распространяется теплоумеренная флора, сходная с флорой современного Закавказья, Японии. К концу неогена облик флоры приближается к современному. На севере Европы и Азии формируется растительность тундры. Сибирь покрывается тайгой. В Европе и Северной Америке появляются степные равнинные пространства.

Антропогенный период. Данный период — самый короткий из всех периодов геохронологической шкалы (его продолжительность около 1,8 млн. лет). Одним из важнейших событий в это время бы-

ли крупнейшие оледенения северного полушария. Второе, не менее крупное, событие — появление человека, первые остатки которого известны уже в начале антропогена или, возможно, в конце неогена.

В течение антропогена формировались современные фауна и флора. Изменение климата в северном полушарии — периодические похолодания и потепления (чередование ледниковых и межледниковых эпох) — приводило к миграциям животных и растений. В странах умеренного пояса были широко распространены слоны и настоящие носороги; мамонт и шерстистый носорог приспособились к жизни у края ледника.

Наступавшие ледники уничтожали на больших пространствах всю растительность и угнетающе влияли на нее в прилегающих районах. Вблизи ледников росли разнообразные мхи, карликовая береза, полярная ива (тундровая флора). Южнее простиралась субарктическая степь, покрытая травами и низкими кустарниками; на еще большем расстоянии от ледника сохранялись лесные массивы; господствующую роль в этих лесах играли попеременно сосна, ель и пихта; вместе с сосной произрастали береза и осина. Далее к югу следовала полоса широколиственных лесов (дуб, бук, липа, граб, клен). Растительность межледниковых эпох в общем соответствовала современной, однако неоднократные оледенения значительно опустошили европейскую флору. Данные о ее развитии в этот период были получены преимущественно в результате изучения реликтов, а также ископаемых спор, пыльцы и семян.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бодылевский В.И.* Малый атлас руководящих ископаемых. 4-е изд., исправл. и доп. – Л.: Недра, 1984.
2. *Бондаренко О.Б., Михайлова И.А.* Краткий определитель ископаемых беспозвоночных /Под ред. В.Н. Шиманского. 2-е изд., доп. и перераб. – М.: Недра, 1984.
3. *Бондаренко О.Б., Михайлова И.А.* Методическое пособие по изучению ископаемых беспозвоночных (палеонтология в задачах и упражнениях). – М.: Недра, 1986.
4. *Войткевич Г.В.* Возникновение и развитие жизни на Земле. – М.: Наука, 1988.
5. *Ивахненко М.Ф., Корабельников В.А.* Живое прошлое Земли. – М.: Просвещение, 1987.
6. *Коробков И.А.* Палеонтологические описания. 3-е изд., исправл. и доп. – Л.: Недра, 1978.
7. *Краткий курс палеонтологии* /Г.И. Немков, Е.С. Левицкий, В.А. Вахромеев и др. – М.: Недра, 1978.
8. *Крумбигель Г., Вальтер Х.* Ископаемые. Сбор, препарирование, определение, использование. – М.: Мир, 1980.
9. *Мейен С.В.* Основы палеоботаники. – М.: Недра, 1987.
10. *Патури Ф.* Растения – гениальные инженеры природы. – М.: Прогресс, 1982.
11. *Природа и древний человек: Основные этапы развития природы, палеолитического человека и его культуры на территории СССР в плейстоцене* /Г.И. Лазутков, М.Д. Гвоздовер, Я.Я. Рогинский и др. – М.: Мысль, 1981.
12. *Эттенборо Д.* Жизнь на Земле. – М.: Мир, 1984.

- Acantharia* (Radiolaria) 35
Acanthoidii (Chordata) 138, 139–140, 143
Acnidaria (Coelenterata) 48
Acrania (Chordata) 131
Actinopterygii (Chorlata) 142, 143–144
Agnatha (Chordata) 132, 133–136, 194
Agnostida (Arthropoda) 69
Alcyonaria (Coelenterata) 58
Allotheria (Chordata) 162
Alveolites (Coelenterata) 49
Ammodiscida (Protozoa) 32
Ammonitida (Mollusca) 97
Ammonites (Mollusca) 93
Ammonoidea (Mollusca) 88, 93–99
Amphibia (Chordata) 144–148
Amphineura (Mollusca) 75
Anaïda (Chordata) 133, 134
Angiospermae (Telomophyta) 182, 186, 198
Annelida (Vermes) 63
Anthozoa (Coelenterata) 48–59, 61
Anthropoidea (Chordata) 167
Aspermae (Telomophyta) 182–183
Asteroidea (Echinodermata) 125–126
Astrophizida (Protozoa) 32
Arca (Mollusca, Bivalvia) 77, 80
Arhaeoapterix (Chordata) 156
Arhaeocyathi 43–46, 193
Arhaeopteridales (Telomophyta) 183
Archosauria (Chordata) 151, 152
Articulata (Brachiopoda) 112, 113
Artiodactyla (Chordata) 165
Arthropoda 65–75
Atrypa (Brachiopoda) 115, 117, 195
Aulopora (Coelenterata) 49, 51, 196
Australopithecus (Chordata) 167
Aves (Chordata) 155–158
Bacillariophyta (Diatomeae) (Thallophyta) 174
Balanus (Arthropoda) 70, 71
Beirychia (Ostracoda) 72
Belemnites (Mollusca) 99, 100
Belodon (Chordata) 150, 152
Bennettiales (Telomophyta) 184
Bilateralia 63
Bivalvia (Mollusca) 76–84
Brachiopoda 108–118, 193
Brontosaurus (Chordata) 150, 153
Brooksina (Brachiopoda) 114
Bryopsida (Telomophyta) 179
Bryozoa 103–108, 193
Calamitales (Telomophyta) 181
Calcarea (Spongia) 40
Calcispongia (Spongia) 40
Camarotoechia (Brachiopoda) 115
Cardium (Mollusca) 81, 78
Carinata (Brachiopoda) 115
Carnivora (Chordata) 164
Carpoidea (Echinodermata) 121
Ceratitida (Mollusca) 97
Cercopithecoidea (Chordata) 167
Cephalopoda (Mollusca) 76, 87–101, 193
Cetacea (Chordata) 163
Chaetetida (Coelenterata) 59, 62, 196
Charophyta (Thallophyta) 175
Chascothyris (Brachiopoda) 115
Cheilostomata (Bryozoa) 105, 106, 107
Chelicerata 74
Chelonia (Chordata) 151, 152
Chiroptera (Chordata) 163
Chlorophyta (Thallophyta) 175
Chondrichthyes (Chordata) 138, 140–141
Chordata 131–168
Chrysophyta (Tallophyta) 173
Cirripedia (Arthropoda) 71
Clymenia (Mollusca) 97
Cnidaria (Coelenterata) 48
Coelenterata 46–63, 193
Conchidiella (Brachiopoda) 114
Conchidium (Brachiopoda) 114, 117
Conchifera (Mollusca) 76, 75
Conchostraca (Arthropoda) 70, 71
Condylathra (Chordata) 164
Coniconchia (Mollusca) 101–102
Coniferales (Telomophyta) 183, 186
Conodontophorida (Vermes) 64–65
Cordaitales (Telomophyta) 184
Corneruspongia (Spongia) 41
Cotilosauria (Chordata) 151
Crania (Brachiopoda) 113
Crinoidea (Echinodermata) 122–125, 194
Crustacea (Arthropoda) 70–73
Crustaceomorpha (Arthropoda) 70–73
Cryptostomata (Bryozoa), 106, 107
Cyanophyta (Thallophyta) 172–173
Cycadales (Telomophyta) 183
Cyclostomi (Chordata) 133, 135
Cyclostomata (Bryozoa) 105, 106, 107, 199
Cystoidea (Echinodermata) 121, 122, 123, 194
Desmodonta (Mollusca) 81
Dinosaurus (Chordata) 150
Diplorhina (Chordata) 133

- Dryopithecus (Proconsul) africanus* (Chordata) 168
 Echinodermata 119–128
 Echinoconchus (Brachiopoda) 114
 Echinoidea (Echinodermata) 127–128
 Ectocochlia (Mollusca) 88
 Edentata (Chordata) 164
 Elasmobranchii (Chordata) 140–141
 Eleutherozoa (Echinodermata) 125–128
 Endoceratoidea (Mollusca) 91
 Endocochlia (Mollusca) 99–101
 Equisetales (Telomophyta) 182
 Esteria (Arthropoda) 70
 Esteriopsis (Arthropoda) 70
 Eurypterida (Arthropoda) 74–75
 Eutheria (Chordata) 163–168
 Favositida (Coelenterata) 48
 Filices (Telomophyta) 182
 Foraminifera (Protozoa) 24–34
 Fusulina (Protozoa) 30
 Fusulinida (Protozoa) 32, 34, 195
 Gastropoda (Mollusca) 76, 84–86
 Geboidea (Chordata) 167
 Gigantoproductus (Brachiopoda) 115
 Ginkgoales (Telomophyta) 184
 Gnathostomi (Chordata) 136–168
 Goniatitida (Mollusca) 96
 Graptolithina (Hemichordata) 128–131
 Gymnolaemata (Bryozoa) 106
 Gymnospermae (Telomophyta) 183–186, 198
 Gypidula (Brachiopoda) 114
 Halysites (Coelenterata) 49
 Heliolitoidea (Coelenterata) 51–53
 Hemichordata 128–131
 Heterostraci (Chordata) 135
 Heterodonta (Mollusca) 81
 Hexacoralla (Coelenterata) 57–58
 Hominidae (Chordata) 167
 Hominoidea (Chordata) 167
 Homo (Chordata) 167
 Homo erectus (Chordata) 167
 Homo habilis (Chordata) 168
 Homo sapiens neanderthalensis (Chordata) 167
 Homo sapiens sapiens (Chordata) 21, 167
 Hyenales (Thaliophyta) 181
 Hydrozoa (Coelenterata) 48–62
 Hyolithoidea (Mollusca) 101
 Hypothyridina (Brachiopoda) 115
 Ichthyopterygia (Chordata) 151
 Ichthyosaurus (Chordata) 150
 Iguanodon (Chordata) 150
 Infuzoria (Protozoa) 24
 Inarticulata (Brachiopoda) 112, 113, 116, 117
 Inoceramus (Mollusca) 8
 Irregulares (Spongia) 44, 45
 Insecta (Arthropoda) 73
 Insectivora (Chordata) 163
 Karpinskia (Brachiopoda) 115
 Ladogia (Brachiopoda) 115
 Lagena (Protozoa) 29
 Lagenida (Protozoa) 32
 Lamellibranchiata (Mollusca) 76
 Latimeria (Chordata) 142
 Lenticulina (Protozoa) 30
 Lepidodendrales (Telomophyta) 179, 180
 Lepidosauria (Chordata) 151, 152
 Lingula (Brachiopoda) 113, 116
 Lissatrypa (Brachiopoda) 115
 Lycopsida (Telomophyta) 179–180
 Mactra (Mollusca) 77
 Mammalia (Chordata) 158–168
 Mastigophora (Protozoa) 24
 Megosaurus (Chordata) 150
 Metallogenium 189
 Metatheria (Chordata) 162
 Metazoa 193
 Miliolida (Protozoa) 32
 Miomera (Arthropoda) 68
 Mollusca 75–103
 Monorhina (Chordata) 133
 Mosasaurus (Chordata) 150
 Murex (Mollusca) 77
 Mya (Mollusca) 77
 Mytilus (Mollusca) 77
 Natica (Mollusca) 77
 Nautiloidea (Mollusca) 88, 89–91, 194
 Nautilus (Mollusca) 88
 Neornites (Chordata) 156
 Nodosaria (Protozoa) 29
 Nummulitida (Protozoa) 32, 34, 201
 Obolus (Brachiopoda) 117
 Octocoralla (Coelenterata) 58–59
 Ophiuroidea (Echinodermata) 126–127
 Oreopithecidae (Chordata) 167
 Orthida (Brachiopoda) 113, 194
 Orthis (Brachiopoda) 113
 Orthoceratida (Mollusca) 192
 Ortoceratoidea (Mollusca) 92
 Ostrostraci (Chordata) 133
 Ostracoda (Arthropoda) 71–73
 Ostrea (Mollusca) 78, 81
 Osteichthyes (Chordata) 138, 142–144
 Pantotheria (Chordata) 162
 Paradoxides (Arthropoda) 69
 Patella (Mollusca) 85, 86
 Pecten (Mollusca) 76, 81, 82
 Pelecypoda (Mollusca) 76
 Pelmatozoa (Echinodermata) 120–125
 Pentamerida (Brachiopoda) 113, 194, 195

- Pentamerus* (Brachiopoda) 113
 Perissodactyla (Chordata) 165
 Petalonamae 192
 Phillipsia (Arthropoda) 69
Pholas (Mollusca) 81
 Phyllospemidae (Telomophyta) 183
 Placentalia (Chordata) 163
 Placodermi (Chordata) 138, 143
Planorbis (Mollusca) 85
Platygena (Mollusca) 78
 Pliopitheciidae (Chordata) 167
 Pinnipedia (Chordata) 164
 Pisces (Chordata) 136–144
 Polimera (Arthropoda) 67
 Pongidae (Chordata) 167
 Porifera 37–43, 193
 Psilopsida (Telomophyta) 177, 178
 Primates (Chordata) 166
 Primofilicea (Telomophyta) 182
 Proboscidea (Chordata) 164
 Productida (Brachiopoda) 115
Productus (Brachiopoda) 114, 115, 117
Propora (Coelenterata) 52
 Prosimii (Chordata) 167
 Protolpidodendrales (Telomophyta) 179
 Prototheria (Chordata) 161
 Protozoa 23–36
Pteria (Mollusca) 81
 Pteridospermae (Telomophyta) 183
 Pteropsida (Telomophyta) 182–186
Pugnax (Brachiopoda) 115
 Pyrophyta (Thallophyta) 175
 Salterella (Cephalopoda) 90
 Saurornithes (Chordata) 156
 Sarcodina (Protozoa) 24–36
 Sarcopterygii (Chordata) 142–143
 Scaphopoda (Mollusca) 76
 Schizodonta (Mollusca) 81
Schwagerina (Protozoa) 30
 Sclerospongia (Spongia) 41
 Scorpionomorpha (Arthropoda) 74
 Scyphozoa (Coelenterata) 48
Siderococcus limoniticus 189
Solen (Mollusca) 78
 Sphenophyllae (Telomophyta) 181
 Sphenopsida (Telomophyta) 181
Spirifer (Brachiopoda) 115
 Spiriferida (Brachiopoda) 115, 195
 Spiriferillina (Brachiopoda) 115
 Spongia 37–43
 Sporozoa (Protozoa) 24
Staxella (Protozoa) 30
Stringocephalus (Brachiopoda) 115
 Stromatoporata (Coelenterata) 59–62
Stegosaurus (Chordata) 150
Striatifera (Brachiopoda) 115
Strophalosia (Brachiopoda) 115
Stropheodonta (Brachiopoda) 115
Strophomena (Brachiopoda) 114, 115
 Strophomenida (Brachiopoda) 115, 194
 Synapsida (Chordata)
 Synaptosauria (Chordata) 151
Syringopora (Coelenterata) 49, 51, 196
 Radiata (Coelenterata) 46
 Radiolaria (Protozoa) 34–36
Ramapithecus (Chordata) 167
 Regulares (Archaeocyatha) 44, 45
 Reptilia (Chordata) 149–155
 Rhaeophyta (Thllophyta) 175
Rhynchonella (Brachiopoda) 115
 Rhynchonellida (Brachiopoda) 115
 Rodentia (Chordata) 164
 Rudistae (Mollusca) 78
 Rugosa (Coelenterata) 53–57
 Tabulata (Coelenterata) 48–51
 Taxodonta (Mollusca) 80
 Telomophyta 177–186
 Tentaculoidea (Mollusca)
Terebratula (Brachiopoda) 114, 115
 Terebratulida (Brachiopoda) 114, 115
 Tetracoralla (Coelenterata) 53–57
 Thallophyta 172–177
 Thecoidea (Echinodermata) 121
 Textulariida (Protozoa) 32
 Thamnoporida (Coelenterata) 49
 Thecoidea (Echinodermata) 121
 Thelodonti (Chordata) 133, 135
 Theromorpha 151
Torredo (Mollusca) 85
 Tracheata (Arthropoda) 73–74
 Trepostomata (Bryozoa) 105, 106, 107
 Triaxonida (Spongia) 40
Triceratops (Chordata) 150, 153
 Triconodonta (Chordata) 152, 162
Trigonia (Mollusca) 81
 Trilobita (Arthropoda) 65–70, 193
 Trilobitomorpha (Arthropoda) 65–70, 193
 Tunicata (Chordata)
Unio (Mollusca) 78, 81
 Vendotaenides 191, 192
Venus (Mollusca) 81
 Vermes 63–64
 Vertebrata (Chordata) 131–133
Virgatites (Mollusca) 97
Volbortella (Mollusca) 90
Vologdinella (Mollusca), 90
 Xantophyta (Thallophyta) 174

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Палеонтология и ее основные задачи	5
Палеозоология	23
Одноклеточные	23
Тип Protozoa. Простейшие	23
Класс Sarcodina. Саркодовые	24
Подкласс Foraminifera. Фораминиферы	24
Подкласс Radiolaria. Радиоларии	34
Многоклеточные	36
Низшие многоклеточные	37
Тип Spongia, или Porifera. Губки	37
Тип Archaeocyathi. Археоциаты	43
Высшие многоклеточные	46
Radeata. Радиальные	46
Тип Coelenterata. Кишечнополостные	46
Класс Anthozoa. Коралловые полипы	48
Подкласс Tabulata. Табуляты	48
Подкласс Heliolitoidea. Гелиолитоидеи	51
Подкласс Rugosa, или Tetracoralla. Ругозы, или тетракораллы	53
Подкласс Hexacoralla. Шестилучевые кораллы	57
Подкласс Octacoralla. Восемилучевые кораллы	58
Класс Hydrozoa. Гидроидные полипы	59
Подкласс Stromatopora. Строматопораты	59
Группа Chaetetida. Хететиды	62
Bilateralia. Двусторонне-симметричные	63
Надтип Vermes. Черви	63
Тип Annelida. Кольчатые черви	63
Группа Conodontophorida. Конодонты	64
Тип Arthropoda. Членистоногие	65
Надкласс Trilobitomorpha. Трилобитообразные	65
Класс Trilobita. Трилобиты	65
Надкласс Crustaceomorpha. Крустациеоморфы	70
Класс Crustacea. Ракообразные	70
Подкласс Ostracoda. Остракоды или раковинчатые раки	71
Надкласс Tracheata. Трахейные	73
Класс Insecta. Насекомые	73
Надкласс Chelicerata. Хелицерообразные	74
Класс Scorpionomorpha. Скорпионообразные	74
Тип Mollusca. Моллюски, или мягкотелые	75
Подтип Conchifera. Раковинные	76
Класс Bivalvia (Zamellibranchiata или Pelecypoda). Двустворки	76
Класс Gastropoda. Брюхоногие	84
Класс Cephalopoda. Головоногие	87
Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные	88
Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи	89
Надотряд Endoceratoidea. Эндоцератоидеи	91
Надотряд Orthoceratoidea. Ортоцератоидеи	92
Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи	93
Подкласс Endocochlia. Внутреннераковинные	99
Класс Conicochia. Кониконхии	101

Тип Bryozoa. Мшанки	103
Тип Brachiopoda. Брахиоподы	108
Вторичноротые	119
Тип Echinodermata. Иглокожие	119
Подтип Pelmatozoa. Стебельчатые, или прикрепленные	120
Класс Cарrhoidea Карrhoидеи	121
Класс Thesоoidea. Текоидеи	121
Класс Cystoidea. Цистоидеи, или морские пузыри	122
Класс Crinoidea. Криноидеи, или морские лилии	122
Подтип Eleutherozoa. Подвижные	125
Класс Asteroidea. Морские звезды	125
Класс Ophiuroidea. Офиуры, или змеехвостки	126
Класс Echinoidea. Морские ежи	127
Тип Hemichordata. Гемехордовые	128
Подтип Graptolithina. Граптолиты	128
Тип Chordata. Хордовые	131
Подтип Vertebrata (Craniata). Позвоночные (черепные)	131
Ветвь Agnatha. Бесчелюстные	133
Ветвь Gnathostomi. Челюстноротые	136
Надкласс Pisces. Рыбы	136
Класс Placodermi. Пластинокожие	138
Класс Acanthoidei. Акантоды	139
Класс Chondrichthyes. Хрящевые рыбы	140
Подкласс Elasmobranchii. Акуловые	140
Класс Osteichthyes. Костные рыбы	142
Подкласс Sarcopterygii. Саркоптеригии	142
Подкласс Actinopterygii. Лучеперые	143
Класс Amphibia. Земноводные	144
Класс Reptilia. Рептилии, или пресмыкающиеся	149
Класс Aves. Птицы	155
Класс Mammalia. Млекопитающие	158
Подкласс Prototheria. Первозвери	161
Подкласс Allotheria. Аллотерии	162
Подкласс Triconodonta. Триконодонты	162
Подкласс Pantotheria. Пантотерии	162
Подкласс Metatheria. Метатерии, или низшие звери	162
Подкласс Eutheria (Placentalia). Эутерии (настоящие звери, или плацентарные)	163
Палеоботаника	170
Задачи и методы палеоботаники	170
Thallophyta. Низшие растения, слоевищные, или талломные водоросли	172
Telomophyta. Высшие растения	177
Тип Psilopsida. Псилофитовые	178
Тип Bryopsida. Моховидные	179
Тип Lycopsida. Плауновидные	179
Тип Sphenopsida. Членистостебельные	181
Тип Pteropsida. Папоротниковидные	182
Класс Aspermae. Бессеменные	182
Класс Gymnospermae. Голосеменные	183
Класс Angiospermae. Покрывтосеменные	186
Методика сборов и ископаемых растений	186
Основные этапы развития жизни на Земле	188
Список рекомендуемой литературы	204
Указатель латинских названий	205

коч - I

55 коп.

5253

НЕДРА