

И. А. Михайлова
О. Б. Бондаренко
О. П. Обручева

Общая палеонтология

Допущено Государственным комитетом СССР по народному образованию в качестве учебника для студентов геологических специальностей университетов

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1989

ББК 28.1
М 69
УДК 56 (075.8)

Рецензенты:

кафедра палеонтологии геологического факультета
Ленинградского государственного университета;
доктор биологических наук,
профессор *В. Н. Шиманский*

507371

Михайлова И. А., Бондаренко О. Б., Обручева О. П.
М 69 Общая палеонтология: Учебник. — М.: Изд-во
МГУ, 1989. — 384 с.: ил.
ISBN 5—211—00434—5.

Учебник, написанный в соответствии с утвержденной программой, знакомит с новейшими представлениями о развитии органического мира прошлого; приведены характеристики пяти царств — бактерий, цианобактерий, растений, грибов и животных (беспозвоночных и позвоночных), а также некоторых групп неясного систематического положения. На многочисленных иллюстрациях, хорошо дополняющих текстовый материал, изображены наиболее типичные представители описываемых групп.

Для студентов геологических, географических и биологических факультетов университетов и других вузов.

М 1904000000 (4309000000)—160
077(02)—89 143—89

ББК 28.1

ISBN 5—211—00434—5

© Михайлова И. А.,
Бондаренко О. Б.,
Обручева О. П., 1989

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый учебник «Общая палеонтология» состоит из трех частей: введения, систематической части и заключения. Во введении рассмотрены история палеонтологии, ее современное состояние (разделы, задачи, методы), даны общие сведения об объектах исследования, породообразующей роли и механизме фоссилизации, условиях существования организмов в настоящем и прошлом, о правилах систематизации современных и ископаемых организмов, приведены основные геохронологические и стратиграфические подразделения и Международная стратиграфическая шкала. Принципиально новая глава посвящена классификации и кодированию в палеонтологических исследованиях, что позволяет хранить и выдавать информацию с помощью средств вычислительной техники (ЭВМ).

В систематической части приведены характеристики пяти царств — бактерий, цианобионтов, растений, грибов и животных (беспозвоночных и позвоночных), а также некоторых групп неясного систематического положения. Авторы поставили перед собой несколько задач: 1) дать описание надтиповых таксонов; 2) выделить основные признаки, по которым проводится классификация и строится систематика; 3) охарактеризовать породообразующую роль ископаемых; 4) отразить геологическую историю группы.

Общие характеристики высших таксонов в учебниках по биологии и палеонтологии не принято давать выше типа или надраздела. Чаще всего приводят только название надтиповых категорий, а их краткая характеристика обычно находится в общей части, где рассматриваются строение клетки, развитие многоклеточных животных и т. д. В предлагаемом учебнике все надтиповые категории охарактеризованы целенаправленно, начиная с надцарства (прокариоты, эукариоты) и далее в такой последовательности: царство, подцарство, надраздел, раздел, подраздел, тип, класс, отряд (порядок). Последовательные характеристики от высших к более низким таксонам отражают различные уровни организации, что позволяет продемонстрировать иерархию органического мира и тот эволюционный путь, который прошли организмы начиная с археозоя и протерозоя. Диагнозы одноранговых таксонов определенной родственной группировки рассмотрены по одним и тем же особенностям строения с акцентом на противопоставление признаков.

Именно поэтому особое внимание обращено на классификационные признаки начиная с подцарства и кончая отрядами. Чем полнее сохранность и больше сумма признаков у ископаемых организмов,

тем легче установить их принадлежность к уже известной группе либо выделить самостоятельную группу в соответствующем ранге, вплоть до царства. Специфика ископаемых приводит к тому, что в палеонтологии выделяют неформальные группы организмов неясного систематического положения и строения. Следует также подчеркнуть, что классификационные признаки и их иерархия являются основой подготовки любой информации для ЭВМ.

Геологическая история различных групп ископаемых дана прежде всего через морфологические изменения во времени. Иногда в скобках указаны ранг и название определенных систематических категорий, если они были охарактеризованы в предыдущих параграфах. Следует остановиться на том, почему в палеонтологии принято писать о геологической истории развития, а не просто об истории развития группы. Необходимость использования термина «геологический» обосновывается тем, что в ископаемом состоянии сохраняется ничтожная часть организмов, обычно обладающих скелетом или какими-нибудь скелетными структурами. Особенно ярко это положение можно проиллюстрировать на типе Губковые. В современном мире губки, имеющие спаянный минеральный скелет, составляют около 15%, а в прошлом — еще меньше. У остальных губок минеральные иголки находятся в теле изолированно либо объединены органической составляющей, которая разрушается при захоронении. Таким образом, ископаемые губки представлены на 90% спаянными минеральными скелетами, что не отвечает реальным соотношениям в прошлом.

В заключительной части приведена характеристика органического мира эонов и периодов. Иллюстрации к этой части даны на форзацах книги: форзац 1 — по Б. С. Соколову, форзацы 3, 4 — по В. В. Друщину.

Учебник подготовлен сотрудниками кафедры палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета О. Б. Бондаренко и И. А. Михайловой. Тип Хордовые написан О. П. Обручевой, а характеристика органического мира — всеми тремя авторами.

При написании учебника авторов консультировали сотрудники Палеонтологического института Академии наук и кафедры палеонтологии Московского университета. По общим вопросам биологии авторы советовались с Н. Н. Марфениным, по составу биогенных минералов — с Л. К. Яхонтовой, неоценимую помощь в подготовке палеоботанической части оказали М. А. Ахметьев, М. П. Долуденко, Н. О. Рыбакова, С. Б. Смирнова, Т. А. Якубовская. Новые данные по геохронологической шкале были обсуждены с В. В. Мекнером, а кембрийская биота — с М. А. Федонкиным. За ценные советы авторы глубоко признательны всем перечисленным специалистам.

В подготовке рукописи принимали участие М. В. Кнорина, Т. И. Бажанова, Е. К. Миклашевская, О. Н. Путятина, М. В. Вепрева, за что авторы выражают им искреннюю благодарность. Мы особенно признательны М. В. Вепревой, выполнившей большинство оригинальных рисунков, и М. В. Кнориной, активно и творчески помогавшей авторам с самого начала написания учебника, а также составившей указатель латинских названий.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Палеонтология — биологическая наука, изучающая органический мир геологического прошлого (это и отражено в ее названии как сочетание трех греческих слов: *palaios* — древний; *on*, род. п. *ontos* — существо, сущее и *logos* — понятие, учение). Как любая самостоятельная наука, палеонтология имеет свои объекты, задачи и методы исследования. Объектами палеонтологии служат любые ископаемые, имеющие биогенное происхождение: от полностью сохранившихся организмов до следов их жизнедеятельности и отдельных органических молекул. Предметом палеонтологии как науки является органический мир прошлого с его законами развития во времени и в пространстве.

ГЛАВА I ИСТОРИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

§ 1. Ископаемые организмы с точки зрения древних ученых

Ископаемые организмы, или окаменелости, известны человеку с палеолита. Об этом свидетельствуют находки ожерелий из фрагментов вымерших кораллов, а также находки окремнелых панцирей ископаемых морских ежей, использовавшихся в ритуалах погребений, и другие археологические находки. Ископаемые организмы упоминаются в преданиях, мифах и сказках. Так, белемниты называют «чертовы пальцы», в восточных сказках их рассматривают как ногти джинов; раковины фораминифер-нуммулитид в сказаниях о битвах Александра Македонского с Дарием описывают как окаменевшие монетки.

Первые научные письменные документы об ископаемых организмах принадлежат древнегреческим естествоиспытателям и философам, и прежде всего Ксенофану (VI—V вв. до н. э.) и Аристотелю (384—322 гг. до н. э.). Ксенофан впервые описал ископаемые листья, у которых он находил сходство с современным лавром. Аристотель разработал одну из первых классификаций органического мира. Окаменелости ему были известны благодаря находкам в осадочных породах Греции. Он считал их остатками морских животных, сохранившихся

в тех местах, где раньше было море. В XV—XVI вв. такой взгляд на окаменелости поддерживал Леонардо да Винчи (1452—1519). Одновременно в среде ученых существовали иные взгляды на окаменелости как на объекты, созданные богом, оставшиеся после библейского потопы, или как на «игру» природы (воздействие лунного света и т. д.).

В течение XVII—XVIII вв. начинаются интенсивные исследования в разных разделах естествознания, что привело не только к накоплению огромного фактического материала, но и к появлению различных идей, гипотез, методов и методик. Среди известных натуралистов того времени следует указать голландца А. ван Левенгука (1632—1723, создание микроскопа и открытие с его помощью новых неизвестных объектов и явлений), шведа К. Линнея (1707—1778, общая систематика органического мира), француза Ж. Бюффона (1707—1788, основной автор 36-томной «Естественной истории»), нашего соотечественника М. В. Ломоносова (1711—1765, практик, теоретик и популяризатор естествознания) и многих других естествоиспытателей. В XVIII в. практически все ученые рассматривали ископаемых как вымершие организмы. Актуальным стал вопрос о причинах их гибели, условиях захоронения и развитии. Палеонтологические данные стали привлекать для решения вопроса о возрасте Земли, который оценивали в то время от 6000—75000 лет (Ж. Бюффон) до 400000 лет (М. В. Ломоносов).

В России палеонтологические объекты стали специально собирать с начала XVIII в. для создания первого музея, известного под названием «Кунсткамера Петра Великого», послужившего прообразом большинства естественно-исторических академических музеев. Основоположником естествознания в России стал М. В. Ломоносов, деятельность которого проходила в XVIII в. в царствование Анны Иоанновны, Елизаветы, Петра III и Екатерины II. Так же, как Аристотель и Леонардо да Винчи, М. В. Ломоносов считал, что ископаемые были обитателями прежних морских бассейнов. Причину гибели организмов М. В. Ломоносов видел в непостоянстве положения морей, проявлявшемся в чередовании морских и наземных условий, в результате чего захоронения морских организмов оказывались на суше. Неоднократное наступление и отступление моря он объяснял колебаниями «земной тверди». Во времена М. В. Ломоносова были известны находки «червяков и других гадин» в янтаре, и он красочно описал, как они попали в смолу и окаменели.

Огромное значение для развития палеонтологии и биологии имеют работы шведского натуралиста Карла Линнея. Он предложил правила и процедурные приемы для классификации разнообразия организмов и на их основании создал первую единую систему животных и растений. Работы К. Линнея заложили основу Зоологического и Ботанического кодексов номенклатуры, имеющих статус международных законов для биологов и палеонтологов.

§ 2. Становление палеонтологии как науки

Становление палеонтологии происходило в три этапа: додарвиновский (конец XVIII — середина XIX в.), дарвиновский (середина — конец XIX в.) и последарвиновский (XX в.).

Этапы палеонтологии характеризуются господством того или иного мировоззрения. Так, в додарвиновский этап преобладало учение о неизменяемости видов, наиболее ярким выразителем которого был Ж. Кювье. Этому этапу предшествовало время первых описаний ископаемых

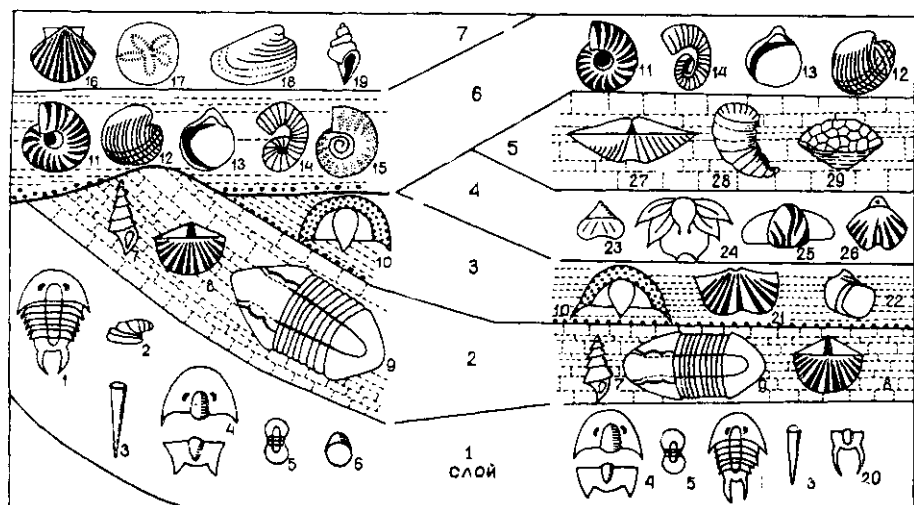


Рис. 1. Схема сопоставления двух разрезов по комплексам ископаемых (Moore, Lallicker, Fisher, 1952). Одинаковые ископаемые обозначены одинаковыми цифрами (1—29)

организмов, выполненных в духе достижений и требований того времени. Таковые имелись, например, у К. Линнея и в диссертации его ученика Х. Фогта (1745), посвященной ископаемым кораллам Балтики, где впервые были изображены силурийские гелиолитиды. Однако уже в додарвиновский этап Ж. Бюффон и Ж. Ламарк высказывали идеи об изменчивости видов.

Додарвиновский этап палеонтологии (конец XVIII — середина XIX в.) связан с именами многих ученых, но только четверых из них считают родоначальниками научной палеонтологии: английского инженера-геолога В. Смита (1769—1839; палеонтологический метод) и французских естествоиспытателей Ж. Ламарка (1744—1829; палеозоология беспозвоночных), Ж. Кювье (1769—1832; палеозоология позвоночных), А. Броньяра (1801—1876; палеоботаника). Следует подчеркнуть, что изучение вымерших организмов с самого начала имело два аспекта: биологический (природа объекта) и геологический (нахождение ископаемых в определенной последовательности в земных слоях). Именно последняя особенность ископаемых в начале XVIII в. послужила основой для установления времени библейского потопы, а отсюда и возраста Земли. Второй раз ископаемые как индикаторы возраста отложений были использованы в самом общем виде профессором Горной академии в Саксонии А. Вернером (1750—1817) и детально с внедрением в практическую деятельность человека — В. Смитом.

В 1799 г. инженер-геолог Вильям Смит (Smith) предложил два постулата: 1) слои, содержащие одинаковые окаменелости, являются одновозрастными; 2) слои, содержащие разные окаменелости, являются разновозрастными (рис. 1). Эти два положения были столь просты и очевидны, что сразу вызвали понимание современников. На основании этих положений В. Смит построил сводный стратиграфический разрез Англии, где выделил 23 последовательных слоя, а также составил геологическую карту, где разновозрастные слои раскрасил различными

цветами. Эти принципы Смита для построения сводного разреза и геологической карты уже на протяжении почти 200 лет являются классическими и незыблемыми. Расчленение и корреляция отложений в биостратиграфии, основанные на двух положениях Смита, также остаются классическими, но с одной очень существенной оговоркой. Второе положение Смита, как оказалось впоследствии, не столь просто и однозначно, как первое. Разные окаменелости могут быть разновозрастными, но принадлежать разным экологическим обстановкам. Данная принципиальная поправка стала уже достижением последующих ученых, а окончательный ее триумф начался только во второй половине XX в. Эта поправка ничуть не умаляет достижений В. Смита, и его справедливо считают основателем палеонтологического метода в геологии («метод Смита»). Таким образом, становление палеонтологии началось с ее практической функции как основополагающего метода определения возраста пород в геологии.

Основы палеонтологии как науки были заложены почти одновременно тремя французскими натуралистами Ж. Ламарком, Ж. Кювье и А. Броньяром.

Жан Батист Ламарк (Lamarck) стал систематически заниматься естествознанием с 1793 г., после получения места профессора естественной истории в Ботаническом саду Парижа. Самыми знаменитыми трудами Ламарка являются «Философия зоологии» (1809, 11 томов) и «Естественная история животных и растений» (1815—1822, 7 томов). Ж. Б. Ламарк не только развил идеи своих предшественников, в том числе Ж. Бюффона, о постепенных переходах между организмами, но и предложил новую трактовку истории органического мира. Основные положения учения Ламарка: 1) виды существуют в течение определенного интервала времени и постепенно переходят один в другой; 2) общий путь истории развития органического мира — постепенное градуированное усложнение (развитие от низших к высшим) — принцип градации; 3) изменчивость видов, или приобретение новых признаков, связана с влиянием внешней среды и с упражнением или неупражнением органов (I закон Ламарка — закон изменчивости); 4) приобретенные изменения передаются потомкам через наследственность (II закон Ламарка — закон наследования). Учение Ламарка представляет собой первую эволюционную концепцию, называемую ламаркизмом (по аналогии с дарвинизмом). Идеи Ламарка не получили поддержки у современников, многие считали их безумными. Ч. Дарвин в одном из писем писал: «Я почти убежден (в противоположность мнению, с которым я начал работу), что виды (это равносильно признанию в убийстве) не неизменны... Выводы не так уж далеки от его [Ламарка] выводов, хотя способы изменений совершенно другие» (Избранные письма, 1950, с. 30). В настоящее время Ламарка считают одним из основателей учения об изменчивости видов и идейным предшественником Ч. Дарвина. Вопросы соотношения внешней среды, образа жизни, изменчивости и ее наследования, поднятые Ламарком, до сих пор актуальны.

Ламарк заложил основы палеозоологии беспозвоночных, которых он интенсивно изучал и включил в свою систематику и «Учение о развитии органического мира». С его именем связаны первые описания таких широко известных родов ископаемых беспозвоночных, как фораминиферы — *Nodosaria*, *Lenticulina*, *Rotalia*, *Nummulites*; кораллы — *Catenipora*, *Favosites*, *Alveolites*, *Sarcinula*, *Calceola*, *Cyclolites*, *Stylina*; гастроподы — *Turritella*, *Ampullina*, *Lymnaea*; двустворки — *Nucula*, *Cucullaea*, *Plicatula*, *Gryphaea*, *Modiolus*, *Cyprina*, *Diceras*, *Hip-*

purites, Radiolites; аммониты — Turrilites, Baculites; морские ежи — Clypeaster и т. д.

Жорж Кювье (Cuvier) начал систематически заниматься естествознанием с 1795 г., почти одновременно с Ламарком, а в 1802 г. стал профессором сравнительной анатомии в том же Ботаническом саду Парижа, где работал Ламарк. Научная деятельность Ж. Кювье вызывала у современников неизменное признание и восхищение. Историю органического мира Кювье рассматривал совершенно иначе, чем Ламарк. Он, как и К. Линней, считал, что виды неизменны и постоянны. Вместе с тем Кювье видел, что ископаемые разных слоев отличаются друг от друга. Он предложил такое объяснение: отличия ископаемых от слоя к слою связаны с периодическими революциями, после которых старое исчезает и возникает новое; постепенных переходов не существует. Это объяснение сразу приобрело многочисленных сторонников.

Кювье в своих рассуждениях об изменениях органического мира использовал слово «революция» (лат. *revolutio* — переворот, перестройка), реже его эквивалент «катастрофа» (греч. *katastrophē* — переворот, поворот). Впоследствии его объяснение развития органического мира стали называть теорией катастроф. В дальнейшем понятие «катастрофа» перестали связывать с неизменностью видов, а стали использовать его в различных сочетаниях, обычно как «неокатастрофизм» — для объяснения массовых вымираний, особенно значительных на рубеже ордовика и силура, палеозоя и мезозоя, мезозоя и кайнозоя.

Кювье был блестящим ученым, и его положительное научное наследие велико, особенно в области сравнительной анатомии. Он добыл и проработал огромное количество фактов, которые он согласно своему девизу «назвал, классифицировал и описал», и, кроме того, на их основании вывел целый ряд закономерностей и законов. С именем Кювье связан закон корреляции органов, заключающийся в том, что органы и функции организма взаимосвязаны и составляют целостную систему (I принцип Кювье), соответственно приспособленную к определенным условиям существования (II принцип Кювье). На основании закона корреляции он восстановил строение многих ископаемых позвоночных. Кювье ввел в биологию понятие «план строения», которому подчиняется разнообразие организмов. Для планов строения он предложил таксономическую единицу «тип». Кювье разработал также целостную систематику животных, известных в то время.

Кювье является основоположником палеозоологии позвоночных. Им описаны и реконструированы многочисленные ископаемые позвоночные, в том числе впервые установлены роды: *Semnopithecus* (обезьяны), *Lagomys* (зайцеобразные), *Allactaga* (тушканчиковые), *Eligmodontia* (хомяковые), *Mephitis* (скупсы), *Mastodon* (хоботные) и т. д. Кювье сгруппировал ископаемых и современных позвоночных в четыре фауны: 1) пресмыкающиеся, 2) палеотерии, анаплотерии, 3) млекопитающие мастодонты, мамонты, мегатерии, 4) современные виды плюс человек. Сравнительно-анатомические и палеонтологические работы Кювье, а также установленные им закономерности были тщательно учтены Ч. Дарвином и сыграли положительную роль в развитии эволюционного учения.

Становление палеонтологии растений, т. е. палеоботаники, связано с именем французского ботаника Адольфа Броньяра (Brongniart), описавшего и предложившего первую единую систематику и историю развития ископаемых растений (1828—1838).

Ламарк, Кювье и Броньяр использовали ископаемых для определения относительного возраста вмещающих пород и реконструкций условий обитания (глубина бассейна, палеоклимат). Они также давали оценку продолжительности существования Земли как планеты.

В России в додарвиновский период первые научные работы по палеонтологии и стратиграфии принадлежат Х. Пандеру, П. М. Языкову, Г. И. Фишеру. Х. Пандер разработал палеонтологически обоснованную стратиграфию кембрия и ордовика окрестностей Петербурга и дал 200 рисунков ископаемых (1830). Он открыл также новую группу ископаемых — конодонты — получивших большое стратиграфическое значение в современных исследованиях палеозоя. П. М. Языков (1832) впервые палеонтологически обосновал стратиграфию юры и мела Поволжья и ввел русские эквиваленты иностранным терминам и латинским названиям, такие, как ярус, брюхоногие, головоногие моллюски, плеченогие. Г. И. Фишер (1837) занимался биостратиграфией и фауной палеозоя и мезозоя Подмосквья. Он впервые описал такие известные ископаемые роды, как фораминиферы — *Fusulina*, *Streblus*; кораллы — *Chaetetes*, *Halysites*; двустворки — *Amphidonta*; брахиоподы — *Chonetes* и т. д. В 1806 г. Фишер организовал Московское общество испытателей природы (МОИП).

В начале XIX в. в России были изданы первые два учебника: по палеозоологии беспозвоночных — «Конхиология...» (греч. *conche* — раковина) и палеоботанике — «Сокращенное руководство к систематическому определению ископаемых растений...», написанные Я. Г. Зембницким (1831, 1833). Зембницкий перевел многие латинские и латинизированные термины и названия родов и видов, приведя для них русские эквиваленты (например: *Lepidodendron* — чешуедрев, *Sphenopteris* — клинокрыл).

Изучение ископаемых в России в XIX в. постепенно приобрело биологический характер, но биостратиграфические аспекты при этом обязательно сохранялись (К. Ф. Рулье, Э. И. Эйхвальд и др.). К. Ф. Рулье (1814—1858) был сторонником изменчивости видов. Изучая ископаемых Подмосквья, он подчеркивал, что история развития мира живого связана с историей неживого. Рулье дал первые палеоэкологические и палеоклиматические реконструкции юры Подмосквья.

Э. И. Эйхвальд (1795—1876) собрал и описал коллекцию ископаемых России, включающую беспозвоночных, позвоночных и растения всего фанерозоя. Он издал книгу о них под названием «Палеонтология России» на русском и французском языках (1860—1868). Экспозиция коллекции Эйхвальда, явившаяся первым единым собранием ископаемых России, была развернута в Петербургском университете, где она находится и в настоящее время. Ценность коллекции была ясна уже современникам, недаром миллионер Пибоди хотел приобрести ее для американского музея.

Дарвиновский этап палеонтологии (середина — конец XIX в.). Теоретические и практические достижения палеонтологии как науки тесно связаны с общими успехами биологии. К середине XIX в. натуралисты-биологи установили много закономерностей в строении и развитии живого, в том числе (кроме упомянутых выше): отсутствие резкой границы между животным и растительным миром (Ж. Бюффон); клеточное строение, становление зародышевых листков (Х. Пандер); закон соответствия зародышей высших и зародышей низших животных и закон о последовательности закладки признаков в эмбриогенезе от общих к частным (К. М. Бэр); значение изменчивости и наследственности в выведении новых разновидностей растений и животных и т. д.

Чарльз Дарвин (Darwin, 1809—1882) приступил к планомерным работам по естествознанию с 1831 г., исполняя в течение пяти лет обязанности штатного натуралиста на научно-исследовательском корабле «Бигль». Материалы плавания определили направление всех дальнейших работ Дарвина и легли в основу его учения, названного впоследствии теорией эволюции, или дарвинизмом. Эволюция, т. е. процесс исторического развития органического мира, может происходить, как установил Дарвин, только при сочетании трех неизменных условий: изменчивости, наследственности и естественного отбора. Эта триада условий является целостным движущим фактором эволюции. Так, если предположить, что отсутствует изменчивость, то естественный отбор будет проявлять себя альтернативно: или все уничтожать, как неприспособленное к существованию, или все сохранять, но до определенного времени, пока не изменятся условия. В любом случае развития не происходит. В действительности наблюдается непрерывное развитие органического мира, выражающееся в появлении и вымирании различных групп организмов, образующих пространственные и временные биоценозы и биоты, определяющие развитие биосферы в целом.

Основные идеи своей теории Ч. Дарвин изложил в записных книжках уже в возрасте тридцати лет. Полный развернутый вариант был опубликован спустя двадцать лет, в 1859 г., в книге «Происхождение видов». Для разработки эволюционного учения Дарвин привлек и палеонтологический материал. Выводы, к которым пришел Дарвин, можно суммировать следующим образом: 1) если вид однажды исчез, то он не возникнет вновь (закон о необратимости эволюции); 2) более специализированная организация потомков, лучше приспособленная к окружающей среде, приводит ко все более усложненным формам (причина прогрессивной эволюции); 3) определенные организмы могут существовать в определенных условиях, поэтому эволюция является по своей сути приспособительной, скоррелированной с условиями обитания (адаптивная эволюция); 4) расхождение, или дивергенция, признаков происходит путем расщепления признаков от одной предковой формы (монофилетическая эволюция); 5) в ископаемом состоянии сохраняется незначительное число организмов (неполнота геологической летописи).

Теория Дарвина явилась мощным импульсом к дальнейшим исследованиям в этом направлении, позволившим обосновать, детализировать и раскрыть ряд неизвестных ранее закономерностей, а некоторые заключения в дальнейшем пересмотреть. Но неизменным осталось основное содержание эволюционной теории, заложенной Дарвином: развитие органического мира осуществляется через триаду — изменчивость, наследственность, отбор.

Из современников Дарвина самым настойчивым пропагандистом и защитником его теории стал Т. Г. Хаксли (Huxley, 1825—1895, неправильная транскрипция — Гексли). И это несмотря на то, что Хаксли до работ Дарвина придерживался взглядов Линнея и Кювье о неизменяемости видов. К научным заслугам Хаксли следует отнести: установление родственных связей между медузами и полипами, доказательство происхождения птиц от пресмыкающихся, опровержение гипотезы, что череп позвоночных произошел от видоизмененных позвонков, и ряд других научных положений.

Для дарвиновского этапа развития палеонтологии характерно фактическое обоснование теоретических основ эволюционной палеонтологии. Во второй половине XIX в. трудились блестящая плеяда естествоиспытателей: В. Вааген, М. Неймайр, В. О. Ковалевский, Л. Долло

и др. Особое внимание было обращено на послышное изучение ископаемых, что позволило построить филогенетические ряды развития вымерших животных. Одна из таких работ была проведена В. Ваагеном (Waagen, 1869) по юрским аммонитам. При этом Вааген призывал не путать изменчивость организмов в пространстве (разновидность) с их изменениями во времени (мутация, термин Ваагена). Смена мутаций, как считал Вааген, может служить основой зональной шкалы.

Общезвестны исследования венского палеонтолога и геолога М. Неймайра (1845—1890), принявшего эволюционную теорию Ч. Дарвина и подкрепившего ее собственными наблюдениями. «Ни в одной области естествознания учению о происхождении видов не суждено оказать большего влияния, как в палеонтологии, которая призвана дать историю органической жизни и наблюдать постепенное развитие ее» (Неймайр, 1898, с. 6). Изменяемость видов показана М. Неймайром на раковинах брюхоногих моллюсков, последовательно собранных из неогеновых отложений Западной Славонии (Югославия). Он изобразил временной ряд форм рода *Paludina*, у которых отчетливо видна как унаследованность формы и скульптуры при переходе от одной формы к другой, так и резкое отличие крайних членов этого ряда (рис. 2). Причиной изменчивости М. Неймайр считал влияние окружающей среды.

В России одним из первых ученых, воспринявших учение Ч. Дарвина, был В. О. Ковалевский (1842—1883), который использовал палеонтологические данные для подтверждения дарвиновской теории. Объектом исследования В. О. Ковалевского явились ископаемые копытные, при изучении которых затрагивались проблемы морфофункционального анализа скелетных остатков, выявлялись связи между строением скелета животного со средой обитания, закладывались основы науки, позднее названной «палеоэкология».

В. О. Ковалевский создает новую классификацию копытных, доказывает их происхождение от общего предка, устанавливает принцип радиации. Во всех его исследованиях вопросы о факторах эволюции рассматривались с точки зрения естественного отбора. В. О. Ковалевский является основателем новой, научной палеонтологии, его методы анализа ископаемого материала положены в основу достижений эволюционной палеонтологии.

Последователем В. О. Ковалевского в области палеонтологии позвоночных был бельгийский исследователь Л. Долло (1857—1931), убежденный дарвинист. Одна из его работ — «Законы эволюции» (1893) — содержала теоретические обобщения, развивавшие эволю-

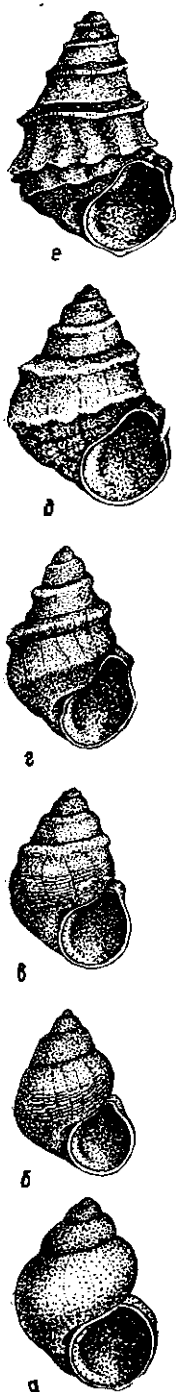


Рис. 2. Последовательная изменяемость раковин брюхоногих моллюсков (а—е) из палиудиновых слоев неогена Западной Славонии (Неймайр, 1903, с упрощением)

ционную палеонтологию и подкреплявшие учение Дарвина. Л. Долло сформулировал мысль о прерывистости эволюции, т. е. о наличии в ходе развития резких скачков. Он пояснил свою мысль следующим образом. Увеличение длины тела позвоночных может идти как за счет вытягивания отдельных позвонков, так и за счет возрастания числа позвонков. Во втором случае постепенность исключена, возможно лишь скачкообразное развитие. Вторая, высказанная Л. Долло закономерность, касается ограниченности эволюции и сводится к тому, что организм после прохождения определенного цикла непременно вымирает. Широкому кругу естествоиспытателей Л. Долло известен как автор закона о необратимости эволюции, т. е. о невозможности возврата потомков к состоянию, характерному для предков. Впоследствии появились факты, подтверждавшие возможность частичного возврата к предковому состоянию.

После организации в 1882 г. Геологического комитета, во главе которого стал выдающийся геолог и палеонтолог А. П. Карпинский, было начато систематическое изучение геологического строения территории России. Исследования на юге России и в Сибири положили начало накоплению отечественного материала по ископаемым позвоночным.

Последарвиновский этап палеонтологии (XX в.). Теория Дарвина явилась основой эволюционной палеонтологии и привела к тому, что у ископаемых стали рассматривать всевозможные аспекты развития, начиная от индивидуального развития особи и кончая историческим развитием органического мира и биосферы в целом. Несмотря на современные достижения палеонтологии, молекулярной биологии, генетики, цитологии, три основных положения учения Ч. Дарвина (изменчивость, наследственность, отбор) остаются незыблемыми.

Выдающаяся роль в становлении отечественной эволюционной палеонтологии принадлежит А. А. Борисяку (1872—1944), крупнейшему ученому — палеонтологу и геологу, одному из организаторов науки в СССР, превосходному педагогу.

Научная деятельность А. А. Борисяка в области палеонтологии была посвящена изучению различных групп палеогеновых — четвертичных млекопитающих: копытных (носороги, «индрикотериевая» фауна Казахстана, лошади, халикотерии), хоботных, пещерных медведей, моржей и других из разных районов страны.

На протяжении всей жизни А. А. Борисяк последовательно отстаивал взгляд на палеонтологию как на самостоятельную биологическую науку, а не только как на «служанку геологии» (палеонтологический метод), что нашло отражение в его научной, научно-организационной и учебно-организационной работе. В различные периоды жизни он трудился в Геологическом комитете, преподавал на кафедре палеонтологии (1898—1899), а позднее на кафедре исторической геологии (1911—1930) Ленинградского горного института, основал и руководил Палеонтологическим институтом АН СССР (1930—1944) и кафедрой палеонтологии Московского университета (1939—1944). Педагогическая работа А. А. Борисяка неразрывно связана с созданием учебников по палеонтологии и исторической геологии, получивших широкое признание и выдержавших несколько изданий.

§ 3. Современное состояние палеонтологин: разделы, задачи, методы

В настоящее время в палеонтологии имеются следующие разделы: палеозоология беспозвоночных, палеозоология позвоночных, палеоневрология, микропалеонтология, палеоботаника, палеопалинология, докембрийская биота, палеонтологические проблематики, биоминерализация, палеоэкология, тафономия, палеобиогеография, палеофаунистика и палеофлористика, биостратиграфия, экостратиграфия, событийная стратиграфия. Некоторые разделы совпадают с крупными систематическими категориями органического мира, другие — отражают тематические направления исследований.

Задачи исследований в различных разделах отличаются, но основной целью является восстановление эволюции органического мира геологического прошлого Земли и выяснение общих и частных закономерностей развития жизни. В настоящее время перед биологами и палеонтологами встает новая задача — прогнозирование эволюции. В этом отношении палеонтология обладает уникальной информацией по развитию биосферы.

Основой методологии, т. е. руководящей идеей научных исследований, в палеонтологии является принцип диалектического развития. Методы, или процедурные приемы, палеонтологических исследований разнообразны, они зависят от типа сохранности и строения объекта, а также от задач исследования. Различают методы полевых сборов и камеральной обработки ископаемых, т. е. подготовки ископаемых к изучению (отмывка, механическое и химическое препарирование, изготовление шлифов, реплик, фотографирование и т. д.), а также методы научного исследования (онто-филогенетический, асто-филогенетический, микроструктурный и т. д.). Исследование палеонтологических объектов в настоящее время ведется обязательно с использованием различных световых, поляризационных и электронных микроскопов.

Палеозоология (палеонтология) беспозвоночных была обоснована Ламарком (первая четверть XIX в.). Объектами исследований являются ископаемые всех типов царства животных, кроме хордовых. Среди ископаемых беспозвоночных известны представители следующих типов: саркодовые, ресничные, губковые, археоциаты, книдарии, черви, моллюски, членистоногие, мшанки, брахиоподы, иглокожие, полухордовые, погонофоры.

Палеозоология (палеонтология) позвоночных была заложена Ж. Кювье (первая четверть XIX в.). Этот раздел палеонтологии связан с изучением ископаемых животных, принадлежащих типу хордовых, преимущественно одному из его подтипов — позвоночным. Основные исследования палеозоологин беспозвоночных и палеозоологин позвоночных посвящены морфологии, систематике и эволюции. Морфологию описывают, учитывая изменчивость и историческое развитие (морфогенез). Определение систематического состава и положения сопровождается пересмотром систематики и классификационных признаков. Выяснение морфофункциональных соотношений заканчивается реконструкцией животного и его образа жизни, что позволяет восстановить историческое развитие экологии ископаемого животного (*экогенез*). При изучении скелета выясняют способ его образования, состав и структурные особенности организации скелетной ткани (биоминерализация). В задачи палеозоологии также входят: установление распространения и развития во времени и в пространстве (эволюция, палеогеография, палеозоогеография); расчленение и корреляция, опреде-

ление геологического возраста (биостратиграфия, экостратиграфия, биотические аспекты событийной стратиграфии); выяснение породообразующей роли окаменелостей и т. д. Таким образом, палеозоология беспозвоночных охватывает огромный круг вопросов, в том числе и те, которые составляют содержание других разделов.

В палеозоологии позвоночных имеется самостоятельный раздел исследований, называемый *палеоневрология* (греч. *neurōn* — жила, нерв). Начало палеоневрологии положил Ж. Кювье, впервые изучивший слепок мозговой коробки ископаемого млекопитающего. Объектами палеоневрологии служат естественные и искусственные слепки (внутренние ядра) черепной коробки, отражающие форму, размеры, рельеф и соотношения различных отделов головного мозга. Основная задача палеоневрологии — расшифровка деятельности высшей нервной системы, т. е. реконструкция поведения и образа жизни ископаемых позвоночных. Одновременно решаются и вопросы родственных связей, систематического положения и эволюции.

В Советском Союзе вопросами палеоневрологии интенсивно занимался Ю. А. Орлов (1893—1966). В своих работах он доказал, что слепки черепной коробки не полностью совпадают с объемом, формой и рельефом мозга, нередко они отражают также строение и внутреннюю скульптуру черепной коробки. Ю. А. Орлов показал, как у ископаемых животных по характеру развития разных долей мозга можно оценить степень обоняния, слуха (височные доли), интерпретацию звука (лобные доли), зрение (затылочная доля), ловкость и быстроту движений (полушарии мозжечка).

Ю. А. Орлов, достойный преемник А. А. Борисяка, был выдающимся ученым и крупнейшим организатором науки в Советском Союзе. С его деятельностью связаны дальнейшее развитие Палеонтологического института Академии наук и кафедры палеонтологии Московского университета, организация нового Палеонтологического музея, носящего ныне его имя, издание 15 томов «Основ палеонтологии» (1958—1964), учебника «Палеонтология беспозвоночных» (1962), основание «Палеонтологического журнала» (1958), организация многих крупных экспедиций, в одной из которых он открыл третичные фауны на реках Ишим и Иртыш.

Во второй четверти XX в. в палеонтологии обособился самостоятельный раздел *микropалеонтология*, бурное развитие которого началось благодаря интенсивным нефте- и газоразведочным работам. Во второй половине XX в. микropалеонтология стала одной из ведущих дисциплин и в океанографических исследованиях, связанных с изучением дна океанов и морей. Учитывая специфику керна скважин и донных проб, необходимо «из минимума объема извлекать максимум информации». Такому требованию отвечают организмы и их части, имеющие микроскопические размеры: фораминиферы, радиолярии, тинтининды, остракоды, конодонты, зубы акул, одноклеточные водоросли, споры и пыльца. Тем не менее объектами изучения микropалеонтологии традиционно считают только животных, особенно фораминифер, а микроскопические растения и группы неясного систематического положения (акритархи и др.) рассматривают в разделах палеоботаники. Первоначально задачей микropалеонтологии были расчленение и корреляция отложений (биостратиграфия). Но решение этой задачи сразу вызвало необходимость изучения морфологии, систематики, эволюции и всего остального круга вопросов.

Палеоботаника (греч. *botanē* — трава), или *палеофитология* (греч. *phyton* — растение), ведет свое начало от работ А. Броньяра (первая

половина XIX в.). Объектами палеоботанических исследований являются ископаемые представители царства растений, а также двух других царств (грибов и цианобионтов), ранее рассматривавшихся вместе с растениями. Палеоботанический материал представлен разнообразными остатками: оболочками бактерий, минеральными выделениями бактерий и цианобионтов, листообразными выростами и листьями, стеблями, стволами, корневой системой, спорами, пыльцой, шишками, плодами и семенами. Остатки растений обычно находят в разрозненном состоянии, что очень затрудняет комплексное изучение растений в целом.

В последнее время большое значение для ископаемых растений приобрело изучение клеточного строения внешнего покрова растений с помощью эпидермально-кутикулярного метода (греч. *epidermis* — надкожица; лат. *cuticula* — кожа). Палеоботаника, как и палеозоология, решает задачи и других разделов палеонтологии, и прежде всего биостратиграфические, палеогеографические, палеоклиматические, фитогеографические. Исследование спор и пыльцы составляет самостоятельный раздел палеоботаники, известный под названием *палеопалинология* (греч. *palupo* — сыплю, посыплю), или *спорово-пыльцевой анализ*. В настоящее время в палеоботанике оформилось новое направление исследований эволюции растений — *флорогенез*, или *палеофлористика*, — изучающее историю развития флор в пространственно-временном аспекте.

Во второй половине XX в. было открыто уникальное местонахождение докембрийских бесскелетных ископаемых в Эдиакаре (Австралия), что принципиально изменило представление о развитии органического мира. Своеобразие этого этапа развития по сравнению с остальными этапами фанерозоя привело к обособлению в палеонтологии самостоятельного раздела под названием *докембрийская биота* (греч. *biote* — жизнь). Основоположителем данного раздела в Советском Союзе является Б. С. Соколов. В настоящее время объектами исследования докембрийской биоты служат все ископаемые от археозоя по венд включительно. Биота раннего археозоя представлена царством бактерий, а биота венда — всеми пятью царствами: бактериями, цианобионтами, грибами, растениями и животными. В задачи исследований ископаемых организмов докембрийской биоты входят: описание морфологии; определение систематического состава; морфофункциональный анализ, выявление образа жизни; реконструкция частных и планетарных условий обитания, вплоть до выяснения количества кислорода и других элементов в гидросфере, атмосфере и биосфере; реконструкция истории развития живого в докембрии. Решаются также и биостратиграфические задачи.

К разделу докембрийской биоты примыкает и раздел *палеонтологические проблематики*, возникший во второй половине XX в. Объектами изучения являются любые ископаемые неясного систематического положения, встречающиеся от археозоя до кайнозоя, но особенно ископаемые венда, кембрия и ордовика. Основное внимание при изучении проблематики обращено на морфологию, морфофункциональный анализ, образ жизни и поиски современного (или ископаемого) аналога для выяснения систематического положения.

Становление раздела *биоминерализация* в палеонтологии началось во второй половине XX в. Объектами изучения служат скелеты ископаемых и современных организмов, а также минеральные выделения бактерий и цианобионтов. Биоминерализация — область исследований многих наук, и круг ее проблем простирается от осадочной геохимии

до медицины. На первом этапе исследований преобладало изучение химического вещественного состава скелетов. С середины 70-х годов большое значение приобретают структурно-морфологические исследования, изучающие механизм формирования скелета как твердого тела с определенными уровнями организации скелетной ткани (макроструктура, микроструктура, ультрамикроструктура). Конечная цель исследований биоминерализации — выявление закономерностей процесса эволюции скелетообразования.

Палеоэкология (греч. oikos — жилище, родина) как самостоятельная дисциплина в палеонтологии ведет начало с работ О. Абеля (первая четверть XX в.). В Советском Союзе наибольший вклад в развитие этого направления внес Р. Ф. Геккер. Объектами палеоэкологических исследований служат ископаемые организмы в совокупности со всей палеобиологической и геологической информацией. Задачей палеоэкологии является установление взаимоотношений ископаемых организмов между собой и окружающей средой и изменение их во времени. Эта задача решается как на уровне отдельных организмов и отдельных факторов среды, так и на уровне различных сообществ и экосистем от палеопопуляций и палеобиоценозов до биосферы в целом. Особое внимание в последнее время в палеоэкологии уделяют рубежам, на которых происходили значительные глобальные биологические перестройки, характеризующиеся массовостью и «внезапностью». К ним относятся: появление скелетной фауны на рубеже венда и кембрия; вымирание на границе ордовика и силура, палеозоя и мезозоя, мезозоя и кайнозоя; появление новых систематических групп; выход растений на сушу. Эти перестройки в зависимости от содержания принято называть *биотическими событиями*, или *палеоэкологическими кризисами*.

Родоначальником раздела *тафономия* (греч. taphos — захоронение, могила) был советский палеонтолог и писатель И. А. Ефремов, разработавший ее основные положения (1940, 1950). Объектами изучения тафономии являются местонахождения как ископаемых вымерших организмов, так и погибших, умерших современных организмов, находящихся в разных фазах захоронения (актуопалеонтология). Задача тафономии заключается в выявлении закономерностей перехода живого организма в ископаемое (окаменелое) под влиянием биологических и геологических факторов. Ефремов выделил четыре последовательных сообщества (греч. koinos — общий) в процессах захоронения (рис. 3): сообщество живых — *биоценоз* (греч. bios — жизнь), сообщество мертвых — *танатоценоз* (греч. thanatos — смерть), сообщество захоронившихся — *тафоценоз* (греч. taphos — захоронение, могила) и сообщество ископаемых — *ориктоценоз* (греч. oryktos — ископаемое). Благодаря тафономическим исследованиям палеоэкологические реконструкции становятся более обоснованными.

Палеобиогеография (палеозоогеография и палеофитогеография) как самостоятельная дисциплина оформилась во второй половине XIX в. Она исследует закономерности пространственного распределения ископаемых организмов на Земле в геологическом прошлом. Палеобиогеографическая дифференциация (области, провинции и т. д.) значительно влияла на развитие органического мира. Палеобиогеографические исследования позволяют реконструировать расположение и соотношение суши — моря, климата и палеоклиматических поясов, т. е. отвечают на целый ряд вопросов палеогеографии.

Палеофаунистика и *палеофлористика* являются логическим продолжением *палеобиогеографии*, когда пространственные закономерности

сти распределения фаун и флор изучают в эволюционной последовательности.

Палеонтологический (биостратиграфический) метод в геологии, заключающийся в установлении относительного возраста отложений на основе последовательной смены ископаемых организмов во времени, представляет мощный импульс развития палеонтологии в целом. Непосредственно с палеонтологическим методом связаны такие разделы, как биостратиграфия, экостратиграфия, событийная стратиграфия. Ос-

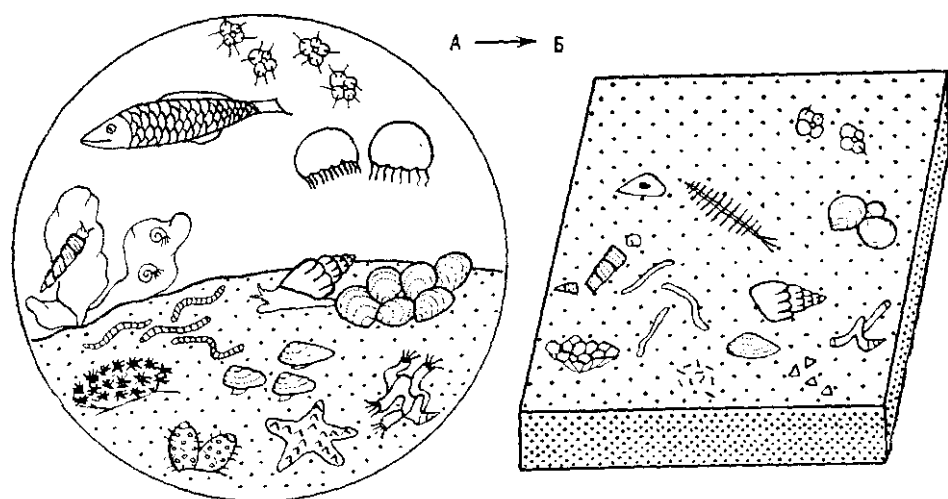


Рис. 3. Схема преобразования биоценозов (А) в ориктоценоз (Б)

новоположником *биостратиграфии* справедливо считается В. Смит (конец XVIII в.). Задача биостратиграфии — расчленение и корреляция отложений, содержащих ископаемые, и в итоге выделение различных стратиграфических и геохронологических подразделений. Биостратиграфические исследования в последнее время получили более глубокое содержание, так как стали учитывать и палеобиогеографическую дифференциацию и палеоэкологические особенности. *Экостратиграфия* как одно из направлений биостратиграфии базируется не только на истории развития органического мира, но и на палеоэкологических и тафсономических закономерностях (рис. 4).

Событийная стратиграфия — новая дисциплина, объединяющая достижения различных разделов палеонтологии и геологии. Ее становление связано с работой английского ученого Д. В. Эгера (Ager, 1973). Цель событийной стратиграфии — установление общепланетарных событий и на их основании проведение глобальной геохронологической корреляции. Событийная стратиграфия позволяет коррелировать морские и наземные геохронологические шкалы, не сопоставимые по другим методам. При акцентировании внимания на причинах, вызывающих события, говорят о *каузальной стратиграфии* (лат. causa — причина). Основное внимание событийной стратиграфии обращено на скачкообразные изменения в развитии Земли, происходящие повсюду, но в течение небольшого с точки зрения геохронологии промежутка времени, длящегося 10 000—300 000 лет. Палеонтология в событийной стратиграфии изучает глобальные палеобиологические перестройки — биотические события, заключающиеся в массовом и «мгновенном»

появлении и исчезновении различных палеонтологических объектов. Первое биотическое событие в истории Земли связано с возникновением жизни. Биотические события разного масштаба и проявления послужили основой для создания геохронологической шкалы. Русские геологи еще в XIX в. отмечали, что глобальные события проявляются по всей планете, но по-разному, и это надо учитывать. Например, в

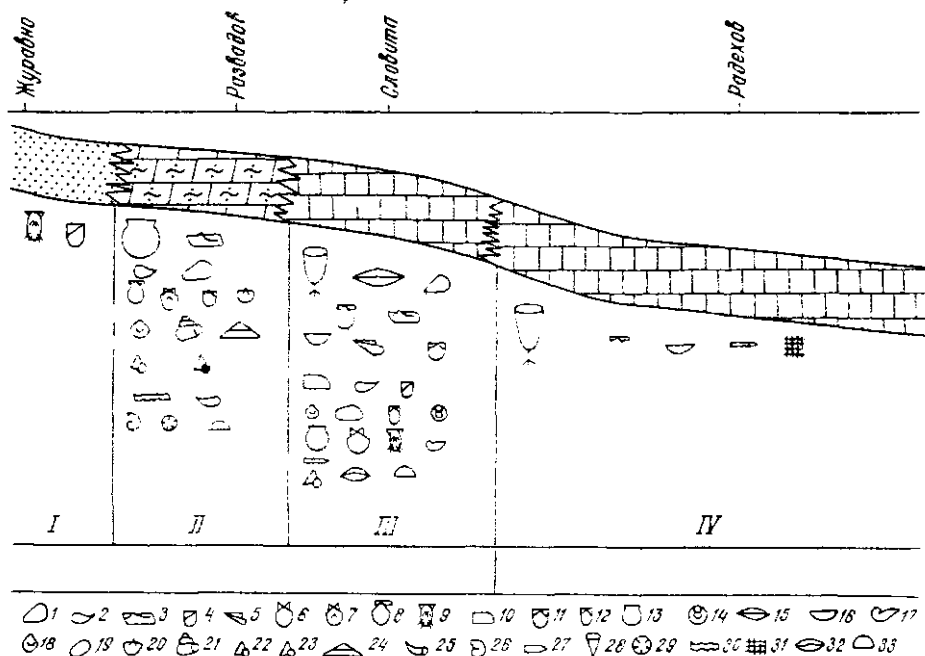


Рис. 4. Биофациальный профиль позднекампанского моря Юго-Запада СССР (время *B. mucronata* — *B. langei*)

I — песчаные осадки; II — карбонатно-алевритовые осадки; III — карбонатно-глинистые осадки; IV — мелкозернистые карбонатные илы. 1—20 — двусторчатые моллюски (в том числе: 1 — *Nucula*; 3 — *Arca*; 4 — *Inoceramus*; 8 — *Chlamys*; 18 — *Astarte*; 19 — *Tellina*); 21—24 — брюхоногие моллюски; 25 — лопатоногие моллюски; 26 — аммониты; 27 — белемниты; 28 — губки; 29 — шестилучевые кораллы; 30 — черви; 31 — мшанки; 32 — брахиоподы; 33 — морские ежи (Собоцкий, 1978)

одном регионе наблюдается резкая смена морских условий континентальными, в другом происходит только обмеление моря. Разные группы органического мира также реагируют неодинаково: одни вымирают полностью (динозавры), другие после «кратковременного» упадка продолжают развиваться и процветать (планктонные фораминиферы).

ГЛАВА II ОБЪЕКТЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами палеонтологических исследований являются любые ископаемые органического происхождения. Ископаемые, или фоссилии (лат. *fossilis* — погребенный, ископаемый), классифицируются с различных

позиций. С точки зрения эволюционного уровня организации выделяют царства, типы, классы и т. д. По образу жизни и условиям обитания различают наземные и водные ископаемые организмы, а среди последних выделяют донные и пелагические.

Классификация ископаемых по категориям сохранности. Если расположить ископаемых по степени полноты и характеру сохранности, то получится следующая классификация категорий сохранности: 1) полная сохранность организма (скелет+мягкое тело), 2) скелет и его фрагменты, 3) отпечатки мягкого тела и скелета, 4) ядра, 5) следы жизнедеятельности, 6) продукты жизнедеятельности, 7) органические молекулы или их фрагменты.

1. Полная сохранность организма встречается крайне редко и присуща преимущественно животным и растениям четвертичного времени. Такие ископаемые настолько близки по сохранности и облику к современным организмам, что их называют *субфоссилиями*, т. е. почти ископаемыми (лат. sub — под, около). Самыми знаменитыми субфоссилиями являлись мамонты в вечной мерзлоте, носороги в горном воске — озокерите, насекомые в янтаре, а из растений — семена, орехи, шишки и древесина в торфяниках.

2. Скелеты и их фрагменты составляют подавляющее большинство ископаемых. Такие ископаемые являются основными исходными объектами изучения палеонтологии. К ним относятся раковины и скелеты животных, а также оболочки бактерий, стебли, стволы, корни, споры, пыльца и, кроме того, эпидермально-кутикулярные образования растений.

3. Отпечатки, или оттиски, сохраняются в ископаемом состоянии как от растений, так и от животных и встречаются довольно часто. Отпечатки мягкого тела животных известны из немногих местонахождений, но их число благодаря специальным исследованиям все возрастает. В венде известны уникальные отпечатки мягкого тела бесскелетных животных, принадлежащих медузоидам, червям, членистоногим и группам неясного систематического положения. Из них самое известное местонахождение — в Австралии (Эдиакара). На территории Советского Союза такие местонахождения вендской биоты открыты в Подольском Приднестровье, Архангельской области, Предуралье. Для мезозоя уникальные отпечатки различных организмов найдены в юрских золенгофенских сланцах.

4. Ядра в отличие от отпечатков являются образованиями объемными. Они представляют собой слепки определенных полостей (рис. 5). Различают внутренние и внешние ядра. Внутренние ядра образуются при заполнении породой внутренней полости раковины или мягкого тела. Широко известны внутренние ядра раковин двустворок, гастропод, аммонитов и других животных. Часто встречаются внутренние ядра сифонов головоногих и очень редко внутренние ядра медуз и полостей мягкого тела. Внешние ядра формируются при заполнении породой полости, возникшей после разрушения организма. Такие ядра сохраняют строение внешней поверхности полостей тела и скелета. Внешние различия между внутренними и внешними ядрами особенно хорошо видны у скульптурированных двустворок. У них внутренние ядра гладкие, а внешние — различно орнаментированы.

Скелеты и их фрагменты, отпечатки и ядра образуют группу настоящих ископаемых, т. е. *зуфоссилии* (греч. eu — хороший), так как они сохраняют в той или иной степени форму и строение организма.

5. Следы жизнедеятельности встречаются часто. Они представляют собой следы передвижения по поверхности грунта (хождения, пол-

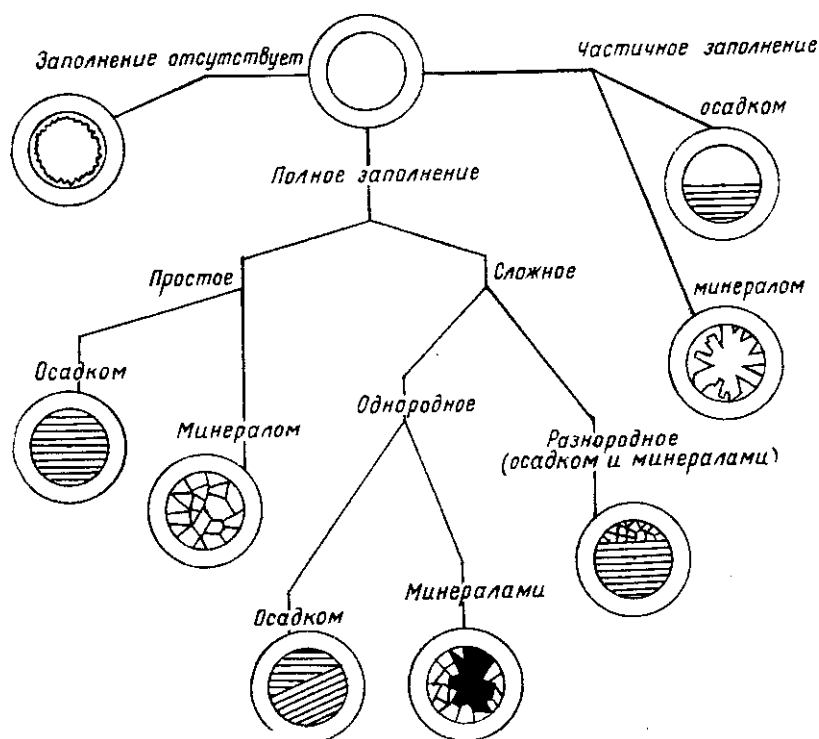


Рис. 5. Основные типы заполнения первичной полости в окаменелостях (Янин, 1983)

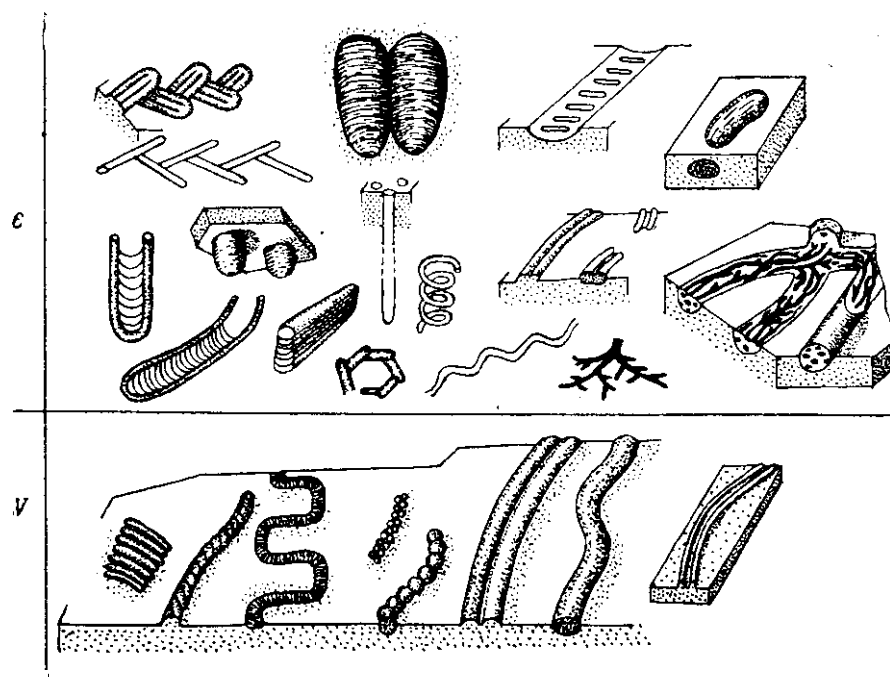


Рис. 6. Усложнение ископаемых следов грунтоедов от венда к кембрию (Федонкин, 1981)

зания) и внутри его (ходы и норки зарывающихся и сверлящих животных). Для следов жизнедеятельности предложен общий термин — *ихнофоссилии* (греч. *ichnos* — след). Ихнофоссилии, за редким исключением, не сохраняют строения организма, но систематическое положение иногда по ним определить можно. Особенно впечатляющи следы динозавров и копытных.

6. Продукты жизнедеятельности в отличие от следов жизнедеятельности представляют собой конечные продукты обмена веществ и поэтому выделяются нами в отдельную категорию — *копрофоссилии* (греч. *kopros* — навоз, помет). Продукты жизнедеятельности червей и других грунтоедов сохраняются в виде валнков различной конфигурации (рис. 6), членистоногих — в виде холмиков, нередко расположенных звездообразно. От позвоночных остаются копролиты. Но особенно удивительными кажутся продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов в виде железной руды (джеспилиты), серы, нефти, известняков (строматолиты) и т. д.

7. Органические молекулы бактериального, цианобионтного, растительного и животного происхождения, извлеченные из пород, образуют категорию *хемофоссилий* (греч. *chemie* — химия). Хемофоссилий стали интенсивно изучать в связи с проблемами происхождения нефти и происхождения жизни (палеобиохимия).

Характер сохранности отпечатков, ядер, следов и продуктов жизнедеятельности приводит к тому, что их систематическое положение часто трактуют неправильно. В палеонтологической литературе как ископаемые медузы были описаны ядра инволютных аммонитов, отпечатки округлых двустворок и водорослей, конечные продукты жизнедеятельности крабов, следы сверления дубок. За ископаемые растения принимали отпечатки крыльев насекомых и следы ползания червей.

К ископаемым организмам иногда относят различные минеральные агрегаты и литологические структуры. Радиально-лучистые агрегаты пелестина были описаны как кораллы—хететиды, изолированные игольчатые кристаллы — как одноосные спикеры губок, трещины усыхания — как радиальные каналы пищеварительной системы медуз, минеральные дендриты — как растения. Такие образования получили название *псевдофоссилий* (греч. *pseudos* — ложь).

Ископаемые и их скелеты. Наиболее распространенная категория ископаемых — это скелеты, следы и продукты жизнедеятельности. Под скелетом (греч. *skeleton* — высохшее) у позвоночных понимают совокупность костей и хрящей. У беспозвоночных скелетами называются любые плотные структуры минерального и органического состава. Например, скелеты фораминифер, иглы акантарий, раковины двустворок и брахиопод, панцири членистоногих, таблички иглокожих, статолиты медуз, челюстной аппарат червей и т. д. У бактерий скелетами можно считать плотные органические или минерализованные оболочки. У низших растений скелетами считаются кремневые створки диатомовых водорослей, известковые «плоды» харовых, известковые панцири кокколитофорид и другие минеральные образования. Органический скелет у высших растений представлен оболочками спор и пыльцы, лигнином, целлюлозой и т. д.

Скелеты по способу образования делятся на агглютинированные и секреционные. *Агглютинированные* (лат. *agglutinare* — приклеивать) скелеты возникают за счет склеивания инородных частиц. Состав и размер частиц совпадают с теми, которые слагают дно бассейна. Большинство организмов используют любые частицы субстрата, некоторые — избирательно, определенного размера или состава, например

только гранатовые зерна, фрагменты панциря кокколитофорид либо спикулы губок. Агглютинированные скелеты известны у простейших (фораминиферы, тинтиниды), губок, кишечнополостных (гидроидные), червей и членистоногих (ручейники). Цементом служат различные органические выделения организма, например хитин, слизь, паутинные образования.

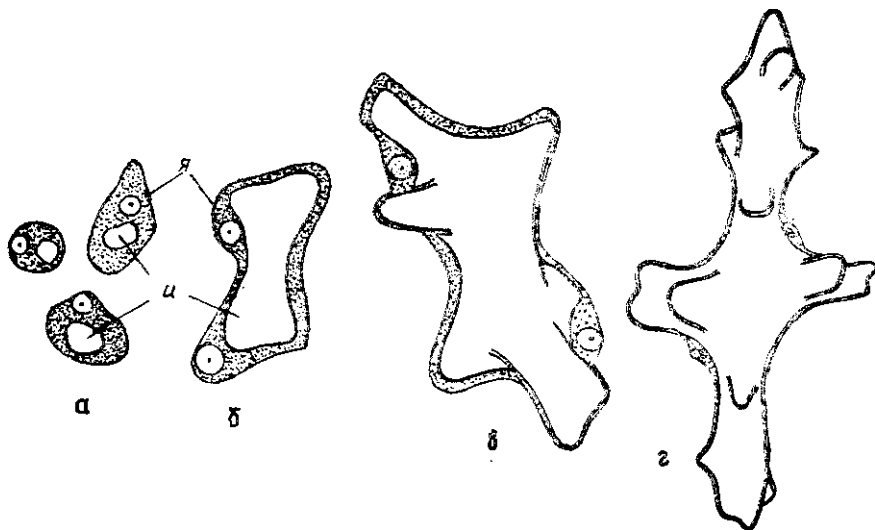


Рис. 7. Последовательные стадии (а—г) внутриклеточного образования секреторного известкового скелета на примере современных восьмилучевых кораллов. и — известковый элемент, я — ядро (Woodland, 1905)

Секреторные (лат. *secretio* — отделение) скелеты образуются за счет выделений клеток (внутри- и внеклеточно) и тканей (рис. 7). Секреторные скелеты могут быть органическими и минеральными. Органические скелеты, хотя и состоят из молекул сложного строения, для организма являются самыми простыми. Это обусловлено тем, что организм сам построен из подобных молекул. Органические скелеты в эволюции появились раньше агглютированных или одновременно с ними. По составу органические скелеты могут быть хитиновыми, хитиноподобными, шелкоподобными (спонгин), роговыми (близкие к шелку и соединительной ткани). К органическим скелетам относятся также целлюлоза и другие образования растений.

Хитиновыми скелетами обладают одноклеточные животные (фораминиферы и др.), кишечнополостные (гидроидные, конуляты, единичные актинии), черви, членистоногие, брахиоподы, некоторые мшанки. У многих беспозвоночных наблюдаются обызвествление (CaCO_3) и фосфатизация (CaPO_4) органических скелетов (конуляты, членистоногие, беззамковые брахиоподы). Хитиноподобные скелеты известны у граптолитов (граптин), хитиной и акритарх. Роговые скелеты развиты у восьмилучевых кораллов.

Секреторные минеральные скелеты являются объектами интенсивного изучения в разделе *биоминерализация*. Наиболее распространены минеральные скелеты известкового, кремневого и фосфатного составов (табл. 1). Одноклеточные животные акантарии строят уникальный скелет celestinitового состава (SrSO_4).

Распространение биогенных минералов у ископаемых организмов (Лоуэнстам, 1984, с дополнениями)

		бактерии	цианобактерии	грибы	Растения								Животные											
					динофлагелляты	диатомовые водоросли	бурые водоросли	красные водоросли	зеленые водоросли	зелотистые водоросли	харовые водоросли	моховидные	высшие растения	саркодовые	ресничные	акантарии	губковые	книдарии	черви	моллюски	членистоногие	мшанки	брахиоподы	иглокожие
Карбонаты	кальцит CaCO_3 арагонит CaCO_3 витерит BaCO_3 моногидрокарбонат $\text{CaCo}_3\text{H}_2\text{O}$ доломит первично-осадочный $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ с $(\text{Ca}, \text{Mg})\text{CO}_3$ аморфный водный карбонат	○ ○ ○ ○ ○ ○ ○	○	○ ○ ○ ○	○		○	○ ○ ○ ○	○ ○		○	○	○ ○ ○ ○	○ ○			○ ○	○ ○ ○ ○	○ ○ ○ ○	○ ○		○	○ ○	○ ○ ○ ○
Фосфаты	апатит $\text{Ca}_5/\text{Po}_4/3$ (F, Cl, OH) даллит (франколит)=карбонат-апатит хантит $\text{Mg}_3\text{Ca}(\text{CO}_3)_4$ брушит $\text{Ca}/\text{HPO}_4/2\text{H}_2\text{O}$ фосфат ортокальциевый пирофосфат кальция аморфный представитель даллита аморфный представитель брушита витлокит $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ аморфный Fe—Ca фосфат	○		○								?		○			○		○	○		○	○ 	

Наиболее распространены известковые скелеты, обычно в модификации кальцита и арагонита. Они встречаются во всех пяти царствах: у бактерий, цианобионтов (строматолиты), грибов, растений (харовые водоросли, красные водоросли, зеленые водоросли, кокколи-тофорида) и животных.

Кремневые скелеты, или опаловые ($\text{SiO}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$), встречаются у примитивных животных и низших растений. Кремневые скелеты имеют простейшие животные из типа саркодовых (фораминиферы?, солнечники, радиолярии), губки, из растений — диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые (диофлагелляты).

Фосфатные скелеты обычно представлены фосфатом кальция (CaPO_4) или фосфоринокислой известью. Такие скелеты встречаются у различных ископаемых кембрия, конодонтов, а также у статолитов-медуз. Нередко фосфатная составляющая пропитывает органические скелеты, придавая им темно-бурый или почти черный цвет, как, например, у конулят и беззамковых брахиопод. Фосфатная биоминерализация широко встречается у позвоночных животных. Кроме первичной фосфатизации, по-видимому, встречается и вторичная диагенетическая, возникающая в процессе фоссилизации.

Секретионные органические и минеральные скелеты имеют различные минеральные компоненты, содержащие цинк, марганец, фосфор, обычно в виде фосфата кальция и апатита, железо в виде окислов, а также магнетита, пирита и лимонита. В настоящее время обнаружено около 40 минералов, входящих в состав скелетов (см. табл. 1).

Считается, что скелеты формируются на конечных стадиях метаболизма, когда избыточные продукты обмена веществ переходят в ряд инертных соединений. Есть образное выражение «скелет — это шлаки организма». Скелеты появились не для того, чтоб исполнять функцию защиты, опоры, украшения. Они возникли как продукты жизнедеятельности организма. Появившиеся скелетные образования стали выполнять определенные функции. Скелеты, занимающие внешнее положение по отношению к организму, становятся его защитой и убежищем, а их внутренние поверхности выполняют функцию прикрепления различных структур мягкого тела. Скелеты, находящиеся внутри организма, выполняют опорную роль и также служат местом прикрепления разных структур мягкого тела.

Породообразующая роль организмов проявляется в трех основных направлениях: 1) накопление минеральных и органических образований за счет массового скопления скелетов животных и растений и жизнедеятельности бактерий и цианобионтов, 2) обогащение осадка магнием, калием, фосфором, железом и другими веществами благодаря грунтоедом и биофильтраторам, 3) изменение механического состава пород за счет сверлильщиков и других разрушителей.

Организмы, обладая каким-нибудь преимущественным составом скелета, захватывают из окружающей среды и многие другие элементы и минералы, участвуя в образовании многих горных пород и полезных ископаемых. Бактерии в процессе своей жизнедеятельности создают железные (джеспилиты) и марганцевые руды, серосодержащие породы, фосфаты, графит, нефть и газ. За счет растений возникают различные угли и горючие сланцы, а также смолы (янтарь). Животные, обладающие минеральными скелетами, участвуют в образовании известняков, мергелей, доломитов, а также кремнистых пород и фосфоритовых конкреций. Горная порода, состоящая из 40% и более ископаемых скелетов животных, считается органогеиной. Иногда наличие скелета и его массовое захоронение не приводили к образованию породы, что свя-

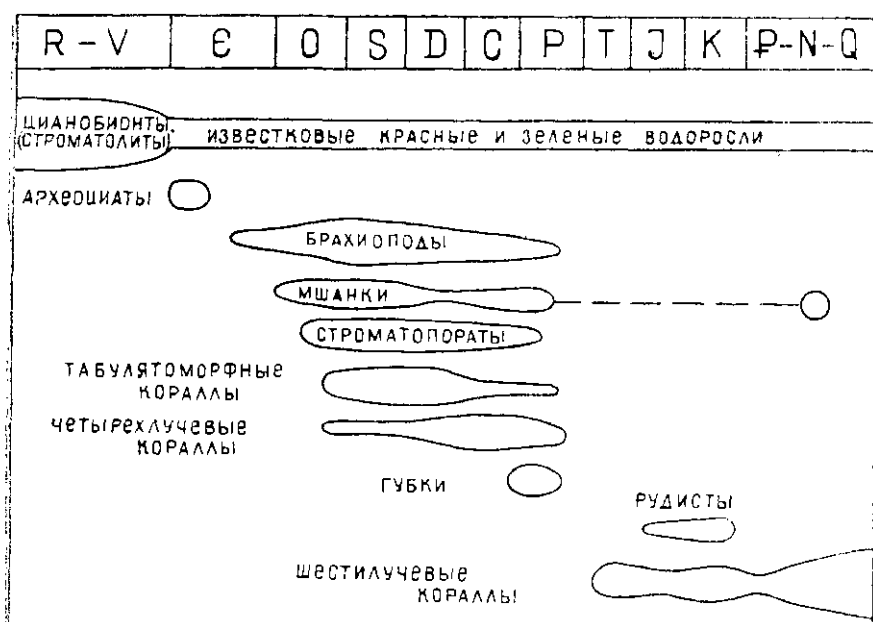


Рис. 8. Распространение во времени организмов, участвующих в строении рифов (Шепард, 1987)

зано уже с законами fossilization. Так, одноклеточные животные акантарии, имеющие целестиновый скелет (SrSO_4), неизвестны в ископаемом состоянии, что объясняется растворением их скелета в морской воде после смерти животного. Процесс такого растворения был установлен недавно специальными исследованиями. Они проводились в связи с проблемой использования акантарий для очистки зараженных сточными водами бассейнов.

Организмы принимают участие и в образовании особых известковых форм рельефа океанов и морей, называемых *рифами*, имеющими огромную протяженность, мощность и приуроченных к тропическому и субтропическому поясам, как правило к тектонически активным зонам (рис. 8).

В докембрии рифообразующими организмами были цианобактерии (строматолиты), в раннем кембрии — археоциаты и цианобактерии, с позднего ордовика по пермь — строматопоры, табулятоморфные и четырехлучевые кораллы, частично мшанки, в мезокайнозой — шестилучевые кораллы и мшанки. В образовании пермских рифов принимали участие и брахиоподы — *Richthofenia*, а меловых — двусторонки (рудисты). На всем протяжении фанерозоя в строении рифов участвовали известковые красные и зеленые водоросли.

Наиболее распространенными органогенными породами являются карбонаты, или известняки, на втором месте стоят кремневые, а на третьем — фосфатные образования. Перечень названий пород, возникших за счет вымерших организмов, дан в описании каждого типа.

Фossilization. Организмы после захоронения подвергаются влиянию различных факторов среды. Они проходят все процессы диагенеза, т. е. физических и химических преобразований при переходе осадка в породу, в которой они заключены. Эти процессы преобразования

погибших организмов в ископаемые называют *фоссилизацией* (лат. fossa — яма, fossilia — ископаемое). После гибели организма в первую очередь разрушаются мягкие ткани, затем начинается заполнение пустот скелета вмещающим осадком или минеральными соединениями. Иногда пустоты скелета подвергаются пиритизации, ожелезнению, часто в них возникают друзы и щетки кальцита, аметиста, флюорита, галенита и т. д. Ископаемые скелеты нередко оказываются заключенными в фосфоритовые конкреции. При фоссилизации скелеты подвергаются перекристаллизации, приводящей к более устойчивым минеральным модификациям. Например, арагонитовые раковинки преобразуются в кальцитовые. Нередки случаи минерализации, когда первичный химический состав скелета замещается другими минералами. Так, известковые раковины частично или полностью замещаются водным кремнеземом и наоборот. Также наблюдается фосфатизация, пиритизация и ожелезнение минеральных и органических скелетов.

Растения при фоссилизации обычно разрушаются полностью, чему способствуют процессы гниения и брожения. Тем не менее ископаемые растения обнаружены начиная с докембрия. Чаще всего от растений сохраняются обугленные остатки листьев, листовидных образований, стеблей, стволов, корней, семян, плодов, шишек, спор и пыльцы. В процессе фоссилизации первичные растительные ткани могут разрушаться полностью, и тогда остаются отпечатки и ядра. Нередко при фоссилизации растительные ткани замещаются различными минеральными соединениями, чаще всего кремнеземом, карбонатом и пиритом. Некоторые органические образования растений (воск, смола, лигнин, целлюлоза) сохраняются в ископаемом состоянии, почти не изменяясь. Минеральные компоненты растений встречаются довольно часто: это кремневые раковинки диатомовых водорослей, известковые «плодовые шарики» харовых растений, известковые пленки и желваки красных водорослей и т. д.

ГЛАВА III УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Современные бактерии, цианобионты, грибы, растения и животные встречаются повсюду: в водной среде, на суше, в почвах и воздушном пространстве. Но так было не всегда. В геологическом прошлом были времена, когда суша была необитаема. Даже в настоящее время водные организмы по систематическому разнообразию и биомассе опережают сухопутных.

Условия существования в водной среде. В настоящее время известно около 20 типов и 70 классов животных. Из них представители 57 классов существуют только в морях, 10 классов — в морях и на суше и 3 класса — только на суше. Первые сухопутные беспозвоночные появились в позднем кембрии: это были черви и членистоногие. Из членистоногих с позднего кембрия на суше встречаются многоножки, а с девона — насекомые и ракоскорпионы. Начиная с каменноугольного периода сушу освоили моллюски — гастроподы. Отсюда понятен интерес палеонтологов и геологов именно к водным беспозвоночным, широко встречающимся в геологической летописи. Изучение ископаемых водных беспозвоночных невозможно без знания условий существования современных представителей в морях и океанах.

Под условиями существования подразумевают абиотические и биотические факторы среды. К первым относятся физико-географические условия обитания, а ко вторым — взаимоотношение организмов. Физические условия водной среды складываются из следующих факторов: соленость, глубина, давление, температура, освещенность, кислородный режим и характер грунта. Под географическими факторами понимают соотношение суша — море и положение данного места относительно экватора (или полюса) Земли, т. е. климатическую зональность. Среди современных бассейнов по степени солености выделяют нормально-морские, солоноватые, пресноводные водоемы, а также бассейны с повышенной соленостью. На температуру бассейна влияют и климатическая зональность и глубина. В зависимости от географической широты современные морские бассейны разделяются на тропические, субтропические, бореальные (нотальные) и арктические (антарктические). Тропические и субтропические бассейны часто называют *тепловодными*, а бореальные и арктические — *холодноводными*. Соответственно беспозвоночные организмы в первом случае называют *теплолюбивыми*, а во втором — *холоднлюбивыми*. В тропических и субтропических бассейнах температура с глубиной понижается, приближаясь к температуре бореальных и арктических бассейнов. С глубиной увеличивается давление, но уменьшаются освещенность и содержание кислорода в воде, изменяются грунты. Кроме того, солнечный свет и температура меняются от географической широты и времени года.

По отношению к условиям обитания выделяют две группы организмов: 1) приспособленные к широкому диапазону колебания факторов среды (*эврибионты*) и 2) приспособленные к очень узкому диапазону колебания факторов среды (*стенобионты*). Можно выделить следующие группировки по отношению к разным факторам среды:

фактор среды	стенобионтные организмы (греч. <i>stenos</i> — узкий)	эврибионтные организмы (греч. <i>euryx</i> — широкий)
соленость (греч. <i>halos</i> — соленый)	стеногалинные	эвригалинные
температура (греч. <i>termos</i> — тепло)	стенотермные	эвритермные
глубина (греч. <i>bathos</i> — глубина)	стенобатные	эврибатные

В морских бассейнах выделяют дно (бенталь) и толщу воды (пелагиаль). Растения и животные, обитающие на дне, называются *бентосными*, или *бентосом* (греч. *benthos* — придонный). Организмы пелагиали (греч. *pelagos* — открытое море) называют *пелагическими*. Они образуют две группы: *планктон* и *нектон* (греч. *planktos* — парящий, носящийся туда-сюда; греч. *nekto* — плавающий). Образ жизни большинства животных изменяется с возрастом, а у некоторых животных он меняется и от времени суток. Так, большинство личинок беспозвоночных ведет планктонный образ жизни, а взрослые животные — бентосный. Бентосные организмы подразделяются на четыре группы (рис. 9): 1) подвижный ползающий бентос, 2) неподвижный свободноележащий бентос, 3) неподвижный прикрепленный бентос, 4) подвижный зарывающийся бентос. Некоторые бентосные организмы ведут смешанный образ жизни от прикрепленного и свободноележащего до плавающего в придонной толще воды. Первые три группы составляют *эпифауну*, а четвертая группа — *инфауну*.

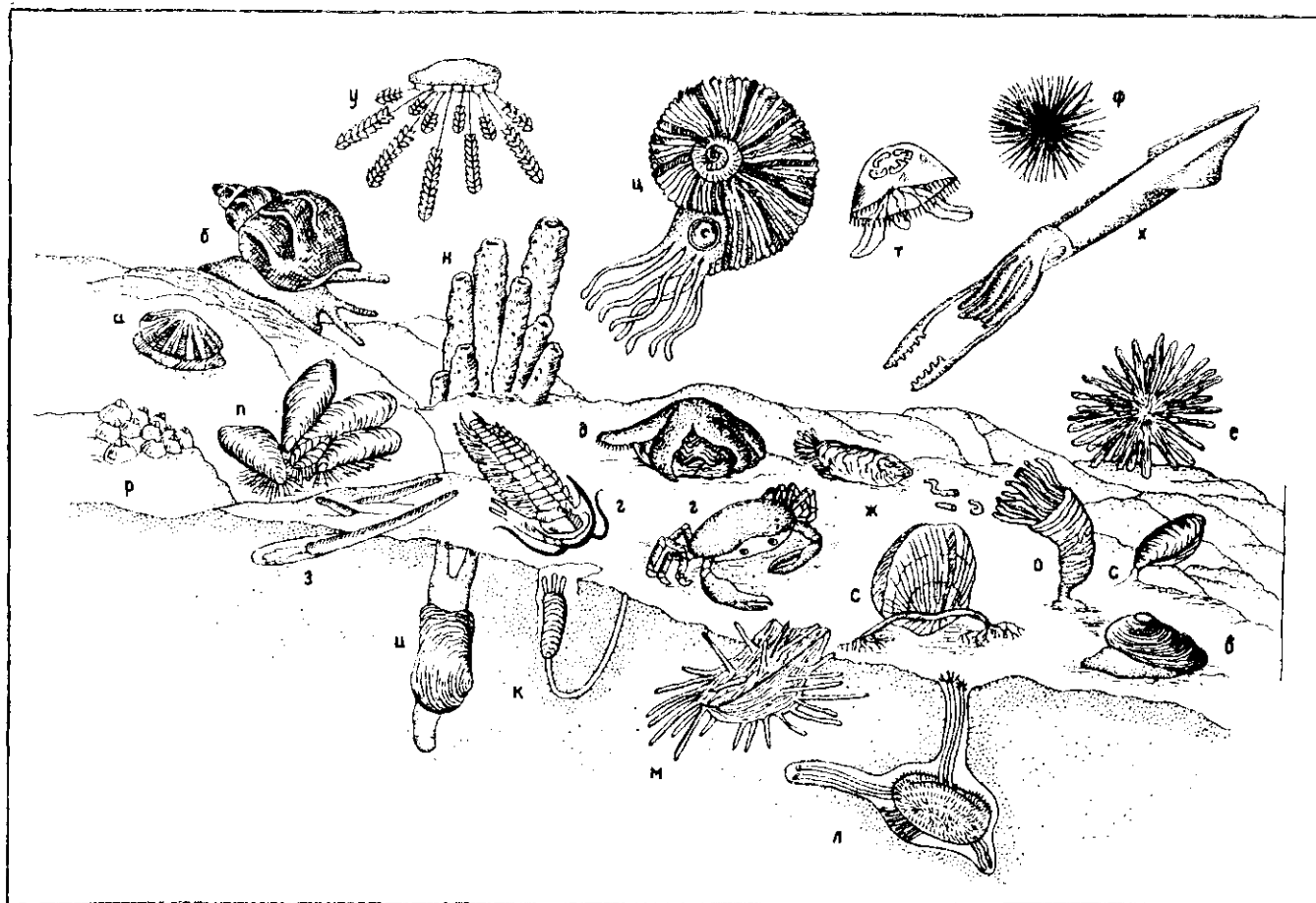


Рис. 9. Схема образа жизни беспозвоночных

а—ж — подвижный ползающий бентос, представленный моллюсками — гастроподами (а, б) и двустворками (в), членистоногими (г), иглокожими — морскими звездами (д), морскими ежами (е) и голотуриями (ж); з—л — подвижный зарывающийся бентос, представленный моллюсками — скафоподами (з) и двустворками (и), брахиоподами (к), иглокожими — морскими ежами (л); м — неподвижный свободнолежащий бентос, полупогруженный в осадок, представленный брахиоподами; н—с — неподвижный прикрепленный бентос, представленный губками (и), кораллами (о), моллюсками — двустворками (п — прикрепленные с помощью биссусных нитей), членистоногими (р — прикрепление цементацией), брахиоподами (с —

прикрепление ножкой); т—ф — планктон, представленный медузами (т), граптолитами (у) и фораминиферами (ф); х, ц — нектон, представленный головоногими моллюсками — кальмарами (х) и аммонитами (ц)

Бентос обитает на всех глубинах, вплоть до глубоководных желобов. Наиболее многочисленны представители подвижного и прикрепленного бентоса. К подвижному бентосу относятся одноклеточные организмы из класса фораминифер, трилобиты, ракообразные, двустворчатые и брюхоногие моллюски, хитоны, моноплакофоры, морские ежи, морские звезды, офиуры, голотурии и многие другие. Большинство ползающих животных обладает двусторонней симметрией. В строении тела у них выделяются передний и задний концы, а также брюшная и спинная стороны. К прикрепленному бентосу относятся губки, археоциаты, книдарии (строматопораты, кораллы), мшанки, брахиоподы, морские пузыри, морские лилии, черви-трубкожилы, часть двустворчатых моллюсков (большинство устриц), хордовые (асцидны) и водоросли.

Беспозвоночные ко дну прикрепляются по-разному: у одних имеется каблук прирастания или корневые выросты (археоциаты, губки, кораллы), другие прикрепляются с помощью ножки (брахиоподы), стебля (морские лилии, морские бутоны) или нитей биссуса (двустворки), третьи — цементом (кораллы, некоторые двустворчатые моллюски и брахиоподы). У многих прикрепленных донных животных наблюдается радиальная симметрия. К лежащему бентосу относятся некоторые двустворчатые моллюски, брахиоподы и иглокожие. Беспозвоночные животные, сверлящие и зарывающиеся в грунт, представлены преимущественно двустворками, лопатоногими и червями. К зарывающемуся бентосу можно также отнести некоторых животных, обитающих в норках, например морских ежей. Большинство представителей лежащего и зарывающегося бентоса имеет двустороннюю симметрию. В ископаемом состоянии прикрепленные, зарывающиеся и сверлящие донные животные часто сохраняются в прижизненном положении.

К планктону относятся растения и животные, находящиеся в воде во взвешенном состоянии, не обладающие способностью активного движения. Планктонные организмы в отличие от нектонных не могут в своем движении противостоять течениям и волнению воды. Планктонные растения образуют *фитопланктон*, а животные — *зоопланктон*. Фитопланктон существует в приповерхностной толще пелагиали до глубины 200 м, что связано с глубиной проникновения света. К зоопланктону относятся большинство радиолярий, некоторые фораминиферы, медузы, крылоногие гастроподы, граптолиты, некоторые морские лилии, часть ракообразных, очень редко головоногие, а также личинки большинства беспозвоночных и многих низших хордовых животных. Зоопланктон в отличие от фитопланктона существует по всей толще пелагиали. Пелагический образ жизни характерен для некоторых многощетинковых червей. Отдельно выделяют категорию псевдопланктона для организмов, прикрепляющихся к плавающим предметам или другим планктонным формам и вместе с ними парящих в воде. Планктонные организмы обычно имеют микроскопические размеры, радиальную симметрию и прозрачное тело. Размеры планктонных радиолярий, диатомовых водорослей, кокколитофорид столь малы, что их выделяют в особую группу — *наннопланктон* (греч. *nanpos* — карлик).

К нектону относятся организмы, активно плавающие в воде, способные противостоять течению и волнению воды. Нектонный образ жизни ведет подавляющее большинство водных позвоночных, а из беспозвоночных только головоногие. У нектонных организмов симметрия тела двусторонняя.

В современных морях и океанах выделяют пять геоморфологических элементов дна: континентальная отмель (или континентальный

шельф), континентальный склон, континентальное подножие, ложе Мирового океана и глубоководные желоба (рис. 10). Континентальная, или материковая, отмель является продолжением суши, она простирается до глубин 200—500 м и характеризуется пологим дном. Континентальный склон отделяется от континентальной отмели резким перегибом, после которого до глубин 2000—3000 м наблюдается более крутой наклон дна. У основания материкового склона на глубинах ниже 3000—3500 м располагается континентальное подножие, характеризующееся более пологими поверхностями. Континентальное подножие переходит в ложе Мирового океана, которое осложнено подводными поднятиями и глубоководными желобами. Глубина последних достигает 11 022—11 053 м.

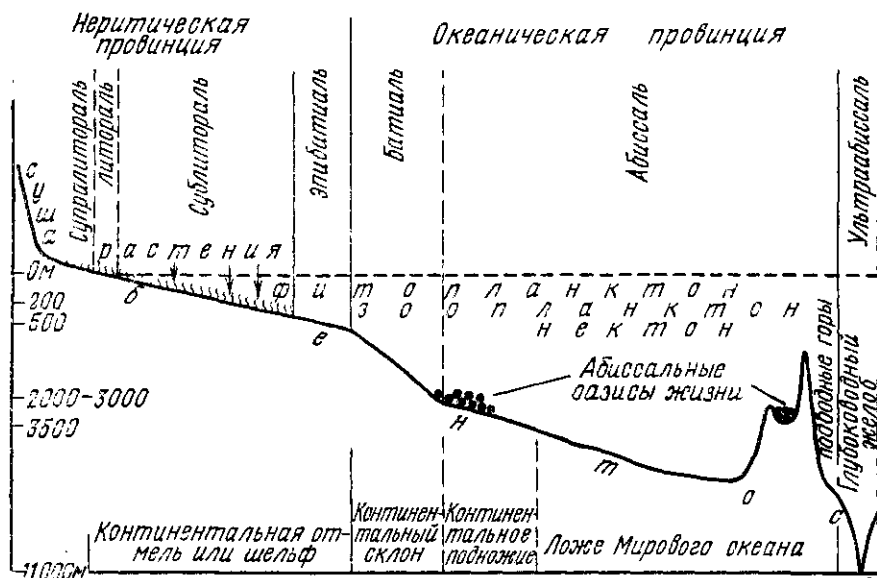


Рис. 10. Соотношение биономических зон с геоморфологическими элементами дна морей и океанов

По характеру распределения донных растений и животных в морях и океанах от шельфа к глубоководным желобам можно выделить до восьми биономических зон: супралитораль, литораль, сублитораль, эпибатналь, батналь, абиссаль, ультраабиссаль, абиссальные оазисы жизни. Первые четыре зоны составляют неритическую провинцию, а последние четыре — океаническую провинцию. Первые три зоны часто объединяют под названием *неритовая область*. Биономические зоны и геоморфологические элементы тесно связаны друг с другом, и их границы, как правило, совпадают.

Супралитораль (лат. *super* — вверх, плюс *литораль*) представляет собой зону, в которую морская вода попадает постоянно в виде брызг прибое и которая заливается водой только во время штормов. К супралиторали нередко приурочена полоса выбросов водорослей с морскими беспозвоночными и мальками рыб. К *литорали* относится приливно-отливная полоса, ширина которой может быть различна (лат. *litus* — берег). *Сублитораль* (лат. *sub* — под, плюс *литораль*) расположена после литорали. Верхняя граница литорали принимается за

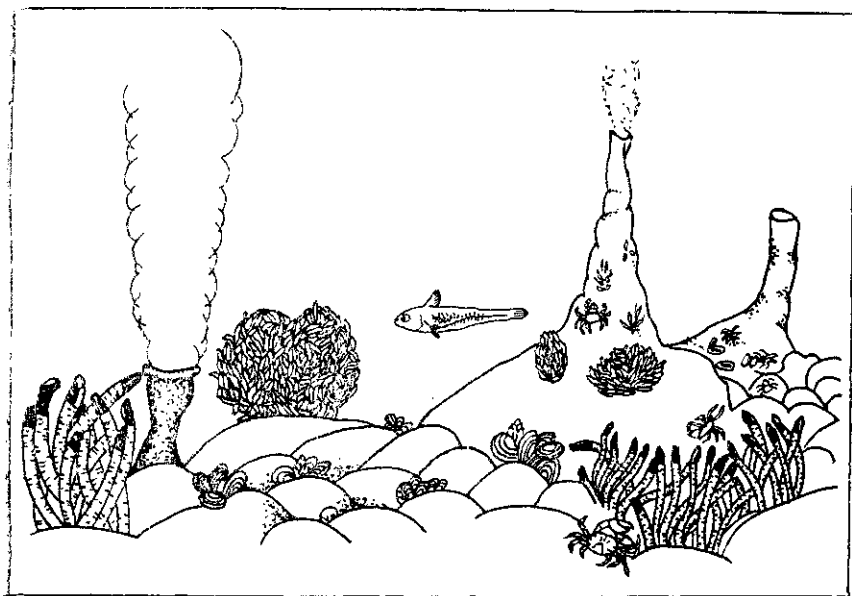


Рис. 11. Абиссальный оазис жизни

нулевую поверхность Мирового океана. Нижняя граница сублиторали определяется исчезновением растений и вместе с ними растительноядных организмов и хищников, поедающих растительные формы. Сублитораль простирается примерно до глубины 130—200 м. Нижняя граница сублиторали может совпадать или не совпадать с перегибом между континентальной отмелью и континентальным склоном. И тогда в нижней части континентальной отмели выделяется самостоятельная биомическая зона — *эпibatиаль* (греч. *epi* — над, плюс *батиаль*), или *псевдоабиссаль* (греч. *pseudos* — ложный, плюс *абиссаль*). Она простирается до глубин 250—500 м. Для нее характерны полное отсутствие растений и глубоководный облик фауны. Таким образом, супралитораль, литораль, сублитораль и эпibatиаль располагаются на континентальной отмели.

Зона *батиали* (греч. *bathos* — глубина) соответствует площади распространения континентального склона и простирается от 200—500 до 2000—3000 м. К *абиссали* (греч. *abyssos* — морская пучина) относятся континентальное подножие и обширнейшие пространства ложа Мирового океана, до глубин 6000—6500 м. *Ультраабиссаль*, или *хадал* (лат. *ultra* — дальше, плюс *абиссаль*, *hadal* — пучинный), приурочена к глубоководным желобам. Пелагические организмы наиболее разнообразны и многочисленны в поверхностном слое воды, а бентосные — в верхней части сублиторали. Это явление связано с солнечным светом, проникающим в толщу воды до глубин 60—200 м.

В настоящее время открыта еще одна биомическая зона, располагающаяся в виде оазисов интенсивной жизни среди практически безжизненной абиссали. Эти оазисы получили различные названия: *рифтовые сгущения жизни*, *рифтовые оазисы жизни* и *абиссальные оазисы жизни* (рис. 11). Последнее название предпочтительнее, так как оказалось, что такие оазисы приурочены не только к рифтам, но и к площадям, где сквозь поры пород и отложений просачиваются газообразные и жидкие вещества недр. Абиссальные оазисы располага-

ются преимущественно около действующих гидротермальных источников («черные или белые курильщики») на глубинах от 1500 до 3300 м в районах рифтов (англ. *rift* — ущелье). Максимальная температура в зоне «курильщиков» достигает 320°, но уже при 140° могут существовать хемосинтезирующие бактерии за счет биохимических реакций, в которых присутствуют сероводород, аммиак, азот, железо, марганец. Хемосинтезирующие бактерии являются основой питания остальных организмов абиссальных оазисов жизни: двустворок, гастропод, актиний, червей, погонофор, ракообразных, рыб, связанных друг с другом определенными пищевыми цепями. Для абиссальных оазисов жизни в отличие от других биономических зон характерно сочетание четырех особенностей: хемосинтезирующие бактерии, симбиоз бактерий с остальными организмами, гигантизм и специфичность систематического состава для каждого отдельного оазиса. Абиссальные оазисы жизни распространены широко; так, в Тихом океане они образуют меридиональную зону протяженностью около 8000 км. Ископаемыми аналогами абиссальных оазисов жизни, вероятно, являются некоторые пермские сообщества Урала и меловые сообщества Дальнего Востока.

Органический мир Земли и продукты его жизнедеятельности вместе с окружающей средой составляют *биосферу*. Учение о биосфере и ее влиянии на литосферу и атмосферу было разработано В. И. Вернадским. В биосфере выделяют две зоны: верхнюю — *фотобиосферу* и нижнюю — *меланобиосферу*. Для фотобиосферы характерны *фототрофные* и *гетеротрофные* организмы. Исходным энергетическим фактором существования фотобиосферы является солнечная энергия, обеспечивающая фотосинтез. Для меланобиосферы характерны *хемотрофные* и *гетеротрофные* организмы. Исходным энергетическим фактором существования меланобиосферы служит вещество недр Земли, обеспечивающее хемосинтез. Таким образом, привычное для нас представление об автотрофных и гетеротрофных организмах существенно дополняется в отношении первой группы. В настоящее время к *автотрофным* относятся не только фотосинтезирующие, но и хемосинтезирующие организмы, которые, вероятно, возникли почти одновременно в истории Земли.

Оценивая распределение жизни на Земле, В. И. Вернадский выделял две формы концентраций жизни: *жизненные пленки* и *сгущения жизни*. *Жизненные пленки* имеют почти непрерывное площадное распределение. К ним относят верхние слои воды с планктоном и nekтоном, зону дна с разнообразным бентосом и сопутствующими организмами, растительный и животный покров суши. К *сгущениям жизни* относят морские побережья, сублиторальную зону, рифы, абиссальные оазисы жизни, области скопления плавучих бурых и красных водорослей (Саргассово море, Черное море), континентальные стоячие водоемы, поймы и т. д.

Условия существования организмов в наземной среде. Условия существования и экологические ниши, занимаемые животными и растениями в наземной среде, более разнообразны, чем в водной. Наибольшее количество сухопутных видов животных и растений обитает на поверхности земли, меньшая часть — в различных водоемах (реках, озерах, болотах). Некоторые животные освоили воздушное пространство (птицы, насекомые и млекопитающие). Все животные и растения (как наземные, так и морские) занимают определенные ареалы распространения. Виды, обитающие повсеместно на большой территории, охватывающей несколько зоогеографических областей, называют *космополитами*. Виды, встреченные на небольшой площади, относятся к

эндемикам. Если эндемики являются остатками когда-то обширной группы космополитов, то их называют *реликтами*. В пространстве ареалы распространения могут быть сплошными или разобщенными.

Распределение фауны и флоры на суше обусловлено следующими основными факторами: а) совокупностью физико-географических условий, определяющих возможность существования данных организмов (климат, почва, давление); б) биологической обстановкой, т. е. соотношением между группами организмов на почве конкуренции и приспособления (даже при наличии подходящих условий животные или растения не могут овладеть площадью, если для их конкурентов жизненная обстановка оказывается более благоприятной); в) наличием или отсутствием барьеров для миграций: пустыни, горные цепи, широкие реки и озера, водоразделы оказывают большое влияние на развитие фауны и флоры соответствующих областей и часто являются границей ареалов; г) изменениями в распределении континентов и морей прошлых геологических эпох, которые определяют происхождение и историческое развитие органической жизни данной области.

На распространение высших растений влияют многие географические факторы: распределение атмосферных осадков по временам года, температура воздуха и почвы, количество света, почва, из которой растения добывают воду и минеральные вещества, идущие на синтез органических соединений.

Совокупность определенных растений и среды обитания позволяет выделять ландшафтно-географические зоны, такие, как тундры, зимнезеленые хвойные леса, летнезеленые лиственные леса, степи, пустыни, жестколистные леса, влажные тропические леса и мангры — кустарники и низкорослые деревья, растущие в приокеанской зоне и периодически заливаемые водой.

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

Биогеографическое районирование суши и Мирового океана стремятся проводить по однозначным критериям, но это не всегда удается. Даже такой общепринятый критерий, как широтная температурная зональность (климатические пояса), учитывается преимущественно в схемах районирования Мирового океана, где выделяют пять или семь зон (поясов): тропическую, северную и южную субтропические, северную (бореальную) и южную (нотальную) умеренные, северную (арктическую) и южную (антарктическую) полярные.

Кроме климатических зон рассматривают зоогеографические царства, области, провинции, округа и т. д. На суше по распространению главным образом млекопитающих выделяют три царства: Нотогею (присутствуют яйцекладущие, многочисленные сумчатые и малочисленные плацентарные — Австралийская область), Неогейю (отсутствуют яйцекладущие, присутствуют немногочисленные сумчатые и многочисленные плацентарные — Южная и Центральноамериканская области) и Арктогею (только плацентарные — все остальные области).

При описании органического мира часто используют понятия «фауна» и «флора». *Фауной* называют исторически сложившуюся совокупность видов животных, а *флорой* — растений, приуроченных к определённому местообитанию либо к определённому геологическому времени. Например, мы говорим о фауне и флоре Европы, морской и наземной фауне, о флоре юрского периода, о фауне кембрия и т. д. Таким образом, «фауна» и «флора» являются понятиями довольно свободного пользования, особенно, если учесть, что некоторые исследователи при-

меняют их к отдельным систематическим группам, говоря о фауне рыб, фауне верблюдов и т. д., что кажется уже совсем бессмысленным.

В наземных сообществах и вдоль границ между сушей и водой может иметь место *сукцессия* (лат. *successio* — преемственность, наследование), проявляющаяся в последовательном изменении сообществ, живущих на определенном участке. Обычно сукцессия наблюдается там, где недавно произошло резкое изменение условий среды (например, отступление ледника), освобождающее место для возникновения начального сообщества. Причина сукцессии состоит в том, что некоторые сообщества постепенно так изменяют свою среду, что она становится пригодной для других сообществ. Это явление характерно для высших растений, которые изменяют почву, что приводит к последовательной смене растительных сообществ. В морских бассейнах явление сукцессии проявляется слабее, чем на суше.

ГЛАВА IV. КЛАССИФИКАЦИЯ И СИСТЕМАТИКА В ЗООЛОГИИ И БОТАНИКЕ

§ 1. Основные правила и принципы классификации и построения систематики

Под *классификацией* понимают разделение множества на отдельные группы, подгруппы и т. д. (лат. *classis* — разряд; *facere* — делать). Основным правилом всех классификаций является выработка шкалы классификационных группировок — таксономических единиц, соподчиненных друг другу по принципу иерархии (греч. *hierarchia* — служебная лестница). Органический мир можно классифицировать с различных точек зрения, например с точки зрения условий существования (наземные и водные, бентос, планктон, нектон) или с точки зрения родственных либо пищевых связей и т. д. Но только классификация, основанная на родственных связях, дает возможность построения системы органического мира (греч. *systema* — целое, составленное из частей). Упорядоченное расположение таксонов внутри единой системы представляет собой систематику (греч. *systematikos* — упорядоченный).

Общие правила. В XVII в. Д. Рэй (1628—1705) для растений предложил категории «вид» и «род», а также бинарную номенклатуру (лат. *binarius* — состоящий из двух частей; *nomenclatura* — перечень имен). Таким образом, вид получил двойное наименование: первое слово отвечало названию рода, а второе — собственно видовому названию, например *Betula alba*, т. е. Береза белая. Но окончательно правила и принципы классификации и построения систематики органического мира были изложены в XVIII в. шведским натуралистом К. Линнеем, давшим единую систематику для всех известных в то время современных и ископаемых животных и растений. К. Линней к номенклатуре Рэя добавил еще три категории, и иерархия таксонов, т. е. иерархия систематических единиц, стала выглядеть следующим образом (от высшего к низшему): царство, класс, род, вид, разновидность. Кроме того, Линней ввел понятие «дифференцированный диагноз», заключающийся в

том, что признаки, перечисленные в диагнозе высшего таксона, уже не даются в диагнозе следующего, более низкого, таксона. Бинарное название вида, предложенное Рэем, было полностью сохранено Линнеем. Латинский язык был международным языком ученых начиная с раннего средневековья. Поэтому названия всех таксонов стали давать на латинском языке или латинизировать, если речь шла о географических названиях, именах и фамилиях. Латинские названия видов обладают международным юридическим статусом, в то время как народные названия тех же видов такого статуса не имеют, и поэтому они отличаются в разных странах.

Построение систематики в зоологии и ботанике в основном совпадает. Вид имеет двойное название. Название виду дается по какому-нибудь характерному признаку (например, ребристая), или используется географическое название (например, казахстанский), или вид называется в честь известных людей и т. д. В конце видового названия должна стоять фамилия автора (в латинской транскрипции), впервые описавшего данный вид. Иногда ставится год установления вида. Фамилия очень широко известного автора может быть сокращена, но всегда единообразно. Написание вида может быть следующим: *Cardium costatum* Linnaeus, 1758, или *Cardium costatum* L., или просто *Cardium costatum*. Первое предложенное название согласно правилу приоритета сохраняется за видом.

Подвид имеет тройное название; например, *Pseudofusulina jaroslavlensis fraudulensis* Kireeva. Иногда между названием вида и подвида ставится латинское слово *subsp.*, что означает *subspecies* — подвид. В старых работах были очень распространены категории, называвшиеся варьететами — *var.* (*varietas*), или разновидностями. Оказалось, что в одних случаях варьететы соответствуют подвидам, в других — это экземпляры, отличающиеся от остальных благодаря иным условиям существования (экоморфы) или патологическим изменениям и т. д. Сейчас в палеонтологии использовать варьететы как систематические категории нельзя.

Систематические единицы выше вида имеют одинарное название, кроме подрода, у которого на первом месте стоит название рода, а в скобках — подрода. Например, подрод *Cardium* (*Cerastoderma*).

Номенклатура таксономических единиц и их порядок в зоологии и ботанике в некоторых случаях не совпадают, что связано с самостоятельным развитием этих дисциплин. Некоторые одноранговые таксоны стали называться по-разному (синонимы), а другие неодноранговые таксоны получили одинаковые названия (омонимы). Попытки унифицировать названия и последовательность таксонов

предпринимались не раз, особенно в учебной литературе (Друщиц, Якубовская, 1961; Друщиц, Обручева, 1971; Немков и др., 1978). Интересно отметить, что таксон «ordo» в зоологии и палеонтологии переводят как «отряд», а в ботанике и палеоботанике — как «порядок». В данном случае разночтение связано только с переводом (табл. 2).

Таблица 2
Основные таксономические категории
в зоологии и ботанике

Зоология	Ботаника
Раздел (Divisio)	Отдел (Divisio)
Тип (Phylum)	Класс (Classis)
Класс (Classis)	Порядок (Ordo)
Отряд (Ordo)	Семейство (Familia)
Семейство (Familia)	

Ниже приводится номенклатура категорий, начиная с надцарства и кончая видом на примере животных (аммонит) и растений (береза).

I пример — животные:

Надцарство Eucaryota — Ядерные организмы, или Эукариоты

Царство Animalia — Животные

Подцарство Metazoa — Многоклеточные

Надраздел Eumetazoa — Настоящие многоклеточные

Раздел Bilateria — Двустороннесимметричные

Подраздел Protostomia — Первичноротые

Надтип¹

Инфратип¹

Тип Mollusca — Мягкотелые

Подтип¹

Класс Cephalopoda — Головоногие

Подкласс Ammonoidea — Аммоноидеи

Инфракласс, когорта, надотряд¹

Отряд Ammonitida — Аммонитиды

Подотряд Perisphinctina — Перисфинктины

Надсемейство Perisphinctaceae — Перисфинктацеа

Семейство Perisphinctidae — Перисфинктиды

Подсемейство Virgatitinae — Виргатитины

Триба¹

Род Virgatites — Виргатитэс

Вид Virgatites virgatus (Buch) — Виргатитэс виргатус (Бух).

II пример — растения:

Надцарство Eucaryota — Ядерные организмы, или Эукариоты

Царство Phyta — Растения

Подцарство Telomorphyta — Высшие, или листостебельные, растения

Отдел Angiospermae — Покрытосеменные, или цветковые, растения

Класс Dicotyledones — Двудольные

Порядок Betulales — Березовые

Семейство Betulaceae — Березовые

Род Betula — Береза

Вид Betula alba Linnaeus — Береза белая Линней.

Перед названием пишется ранг категории или на родном языке автора, или на латинском. После названия категории могут стоять фамилия автора, установившего данную категорию, и год первого описания ее. Названия всех категорий начиная с рода пишутся с заглавной буквы. В учебниках принято систематическим единицам выше семейства давать после латинского названия транскрипцию или перевод на русский язык.

Категории царство, тип, класс, отряд, семейство, род, вид являются основными, остальные — дополнительными. Обычно для высших таксономических категорий приняты определенные окончания. Для подклассов и надотрядов рекомендуют использовать окончания -oidea (подкласс Nautiloidea, надотряд Heliolitoidea), для отрядов окончания -ida (Spiriferida), для надсемейств -oidea или -aceae (Cardiaceae), для семейств -idae (Cardiidae), для подсемейств -inae (Rhynchonellinae), для трибы -ini. Окончания отрядных категорий узаконены, остальных — дискуссионны.

¹ В данном случае категории дискуссионны либо не выделены.

Все эти и ряд других правил были утверждены на Международных зоологических и ботанических конгрессах, а также на специальных сессиях Международных геологических конгрессов (1901, 1953, 1958 и др.). Они обязательны для всех биологов и палеонтологов.

В современных работах принято, чтобы автор при первом описании новой категории указывал после ее названия и своей фамилии, что категория новая (nov.). Например:

Класс Hydroconozoa Korde, class. nov. (classis novum — класс новый).

Отряд Hydroconida Korde, ord. nov. (ordo novum — отряд новый).

Семейство Hydroconidae Korde, fam. nov. (familia nova — семейство новое).

Род Hydroconus Korde, gen. nov. (genus novum — род новый).

Вид Hydroconus mirabilis Korde, sp. nov. (species nova — вид новый).

В ряде случаев виды, первоначально установленные в составе рода «А», в дальнейшем были отнесены к другим родам («Б», «В» и т. п.). В этих случаях фамилия автора, установившего вид, ставится в скобки. Например, *Deshayesites deshayesi* (Leuherie). Фамилия Leuherie стоит в скобках, так как этот автор описал свой вид под названием *Ammonites deshayesi*.

Особенности использования зоологической и ботанической номенклатуры в палеонтологии. В тех случаях, когда из-за плохой или неполной сохранности или своеобразного строения невозможно точно определить ископаемые, используются условные обозначения так называемой открытой номенклатуры:

incertus — неизвестный, употребляется для категорий начиная с семейства и выше; например, *Spiriferida incertae familiae* означает, что данный экземпляр относится к отряду *Spiriferida*, но семейство неизвестно (на ранг отряда указывает окончание -ida); *Athyris incerti ordinis* означает, что неизвестно, к какому отряду надо относить род *Athyris*;

incertae sedis — неопределенное место; используется, когда экземпляр имеет своеобразное строение или очень плохую сохранность, не позволяющие отнести его ни к одному из известных отрядов, классов, типов;

sp. (species) — экземпляр не определен до вида вследствие каких-то обстоятельств; например, *Heliolites sp.* означает, что экземпляр относится к роду *Heliolites*, но вид не определен из-за недостатка литературы;

sp. indet. (species indeterminata) — экземпляр невозможно определить до вида; например, *Strophomena sp. indet.* означает, что экземпляр относится к роду *Strophomena*, но вид определить невозможно из-за плохой сохранности;

ex gr. (ex grege) — из стада; например, *Globigerina ex gr. G. bulloides* означает, что данный экземпляр принадлежит к роду *Globigerina* и относится к группе вида *Globigerina bulloides* или происходит из этой группы;

cf. (conformis) — похожий, сходный с каким-нибудь видом; например, *Lytoceras cf. L. postfimbriatum*;

aff. (affinis) — родственный, близкий какому-нибудь виду; например, *Nautilus aff. N. pompilius*;

s. l. (sensu lato) — в широком смысле; например, *Spirifer s. l.*;

s. str. (sensu strictiore) — в узком смысле.

Ископаемые организмы нередко сохраняются только в виде отдельных частей из-за процессов фоссилизации, а нередко вследствие частичной биоминерализации каких-то структур. Сохранившиеся структуры иногда можно сопоставить со структурами ныне живущих организмов, как, например, сколекодонты — челюстные аппараты червей. Но нередко систематическая принадлежность ископаемого не поддается расшифровке, и тогда их включают в неформальную группу, получившую название «проблематики». К ним относятся акритархи, конодонты, фосфатные образования кембрийской биоты и многие другие ископаемые. Анализ проблематики иногда позволяет примерно определить уровень эволюции, и тогда они описываются как приложение или сателлиты какой-нибудь группы животных и растений. С ископаемыми растениями возникают и другие трудности. В процессе жизнедеятельности разные структуры растений возникают в определенном порядке, и их захоронение происходит в разное время. Поэтому так трудно восстановить единое растение, когда листья, споры и пыльца, плоды, семена захороняются в разное время и в разных местах. И разные части одного растения описывают как разные роды и виды. Кроме того, разные формы минеральных выделений цианобактерий (строматолиты) получили родовые и видовые названия и свою систематику. Такие систематики являются искусственными и, по сути, не должны строиться по правилам Международных кодексов зоологической и ботанической номенклатуры (1966, 1980). В палеоботанике, особенно при описании объектов неясного систематического положения для упорядочения их разнообразия, применили обычное правило классификации. Множество в иерархическом порядке разделили на разные группы и подгруппы. В отличие от названий таксонов естественной систематики (семейство, отряд и выше) для таких групп предложено использовать ные названия, например, такие, как субтурма, турма, антетурма. Эти группировки в противоположность таксонам названы паратаксонами.

Построение естественной систематики органического мира является процессом непрерывным, что связано с бесконечной серией все углубляющихся и усложняющихся исследований. В настоящее время с учетом ископаемого и современного органического мира выделяют от 4 до 26 царств, от 33 до 50 типов, от 100 до 200 классов, а общее число видов оценивается в несколько миллионов.

§ 2. Классификация и кодирование в палеонтологических исследованиях

Для обработки информации средствами вычислительной техники (ЭВМ) используют классификаторы. Классификаторы представляют собой классификационные группировки и отдельные позиции с присвоенными им кодовыми обозначениями. Основой классификаторов служат классификации объектов, обычно традиционные для той или иной науки или ее разделов.

Условия машинной обработки информации предъявляют свои требования к разработке и совершенствованию традиционных классификаций. Эти условия направлены на повышение информативности классификаторов, позволяющих записывать в коде свойства и взаимные связи классифицируемых объектов. Для составления классификатора необходимо последовательно осуществить следующие операции: 1) построить классификации с выделением рангов в иерархическом порядке, если возможно; 2) разработать структуру кодового обозначения; 3) осуществить кодирование.

Классификация как одно из направлений исследования и как метод познания существует сейчас, будет существовать и в будущем, что обусловлено, во-первых, непрерывным появлением новых распознаваемых объектов; во-вторых, детализацией старых; и, в-третьих, различными конечными требованиями разных классификаций.

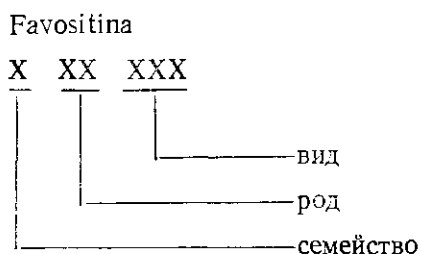
В данной главе рассмотрен пример создания классификатора на основе одной из традиционных систематик ископаемых табулятоморфных кораллов, опубликованной в «Основах палеонтологии» (1962). В качестве примера взят подотряд Favositina, относящийся к отряду Favositida. Колонии, принадлежащие подотряду Favositina, необходимо сгруппировать по семействам, родам и видам, что вместе с подотрядом дает нам четыре ранга, иерархически связанных друг с другом. Самой высокой ранговой единицей является подотряд, далее следуют семейство, род и вид. Все названия семейств, родов, видов являются позициями классификатора. Позиции низшего ранга составляют группировку, название которой отвечает названию позиции более высокого ранга. Например, сумма видов (=позиций) составляет группировку, названную родом. А роды как позиции входят в группировку «семейство».

Подотряд Favositina — состоит из 6 семейств, 40 родов и примерно 500 видов.

Построение структуры кодового обозначения. Прежде всего требуется установить значность, т. е. число знаков-разрядов в кодовом обозначении, для чего необходимо определить число объектов (наименований), отвечающих тому или иному рангу классификации. В десятизначном коде каждый разряд — знак «X» — может принимать значение от 0 до 9. В подотряде Favositina выделяется 6 семейств, что требует одного знака-разряда «X» в кодовом обозначении. Максимальное число родов в семействах 19, что требует два знака «XX» в кодовом обозначении. Максимальное число видов в родах около 500, что в кодовом обозначении занимает три знака «XXX». Таким образом, общее число знаков в коде для подотряда Favositina составляет шесть знаков «XXXXXX».

Структура кодового обозначения для рассматриваемого примера будет выглядеть следующим образом: по горизонтали отмечено число знаков-разрядов через «X», группы которых отвечают рангам принятой классификации.

Структура кодового обозначения подотряда



Кодирование. В качестве примера кодирования рассмотрим вид *Michelinia tenuisepta*, для чего составим классификационную таблицу (табл. 3). Для кодирования наименований семейств выделен один знак «X», который может принимать значения от 0 до 9, т. е. дает возможность включить девять позиций. Согласно данной классификации подотряда Favositina мы используем только цифры 1, 2, 3, 4, 5, 6, так как

Классификационная схема подотряда Favositina

X—Семейство	XX—Род (в скобках—число родов)	XXX—Вид (в скобках—число видов)	Код вида M. tenuisepta
1. Theciidae	(6)	(50)	
2. Favositidae	(19)	(500)	
3. Syringolitidae	(4)	(40)	
4. Micheliniiidae	1. Pleurodictyum	(15)	402001
	2. Michelinia	(20) 2..... 20.....	
	3. Michelinopora	(15)	
	4. Holacanthopora	(10)	
	(4)		
5. Cleistoporidae	(4)	(40)	
6. Palaeacidae	(3)	(10)	

имеем только 6 семейств. Рассматриваемое семейство занимает позицию 4, поэтому в коде первая цифра (слева направо) — 4. Для кодирования наименований родов выделено два знака «XX», так как максимальное число родов 19. В семействе Micheliniiidae род Michelinia является вторым по счету, что и записывается цифрами 02, идущими сразу после цифры 4 порядкового номера данного семейства. Для кодирования наименований видов выделено три знака XXX, так как максимальное число видов 500. В составе рода Michelinia вид M. tenuisepta является первым, что записывается как 001. Таким образом, целиком код M. tenuisepta согласно принятой структуре кодового обозначения подотряда Favositina выглядит как 402001 (см. табл. 3). Записанный на магнитную ленту (или диск) полный классификатор подотряда Favositina, как и любой другой, может быть введен в ЭВМ, и по специальной программе его отдельные позиции или классификационные группировки могут быть выданы на дисплее или АЦПУ (автоматизированное цифровое печатающее устройство).

Таким образом, палеонтологический классификатор должен быть создан для обработки геологической информации средствами вычислительной техники и заполнения унифицированной геологической документации.

Справочные массивы. Для отнесения конкретных палеонтологических объектов к видовым, родовым и более высоким ранговым категориям необходимо создание справочного массива, который должен состоять из системы классификаторов показателей-признаков (табл. 4).

Таблица 4

Пример кодирования к справочному массиву подкласса *Tabulatomorpha*

Тип колонии	Септы	Пространство между кораллитами	Днища
1—кустистая 2—массивная	1—септы отсутствуют 2—число септ 12	1—свободное 2—заполнено промежуточными трубками	1—горизонтальные 2—воронковидные
3—цепочечная 4—трубчатая	3—число септ 24 4—число септ неопределенное		3—пузырчатые 4—разнообразные

Согласно таблице кодирования к справочному массиву (см. табл. 4) колония отряда *Heliolitida* будет иметь код 2224. Поместив справочный массив в ЭВМ и узнав код признаков по таблице, можно, введя код в машину, получить на дисплее название или изображение, т. е. определить найденный объект.

ГЛАВА V ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ

Современные и ископаемые организмы представляют собой единую систему жизни. Современный мир живого кажется нам более разнообразным, многочисленным и понятным, чем ископаемый. Это объясняется тем, что современный мир не претерпел еще процессов фоссилизации, приводящих к уничтожению почти 80—90% организмов.

Эволюцию, т. е. законы развития живого, сначала изучали сравнительно-морфологическим (анатомическим) методом, затем к нему прибавились эмбриологические и палеонтологические исследования. И эволюцию начиная с XVIII—XIX вв. стали восстанавливать тремя независимыми способами, образно названными Э. Геккелем методом тройного параллелизма. В настоящее время вопросы эволюции интенсивно изучаются на молекулярном уровне с помощью различных методов генетики, а также на популяционном уровне, т. е. на уровне развития совокупностей особей одного вида.

Причины и процесс развития органического мира имеют определенные законы и закономерности, система которых составляет содержание теории эволюции. Теория эволюции представляет собой синтез достижений многих наук, и в этом отношении она всегда была и будет синтетической. В данном учебнике мы остановимся только на некоторых вопросах теории эволюции, в разработке которых участвуют палеонтологи.

§ 1. Соотношение онтогенеза, астогенеза и филогенеза

На Земле живые организмы существуют в виде отдельных или различно сгруппированных особей. Особи в течение жизни не остаются постоянными, а претерпевают различные морфофизиологические преобразования. Индивидуальное развитие особи от момента возникновения от половых (или половой) клеток и до конца жизни называется *онтогенезом*, или *онтогенезом* (греч. *on*, род. п. *ontos* — сущее; *genesis* — происхождение, процесс образования). *Филогенез* (греч. *phyle* — племя) представляет собой историческое развитие группы организмов, рассматриваемое в целом для таксонов различного ранга.

Интенсивное изучение онтогенеза связано с эмбриологическими работами многих исследователей, но особенно с работами русского ученого К. М. Бэра (1792—1876) и немецких ученых Ф. Мюллера (1821—1897) и Э. Геккеля (1834—1919). Взаимоотношения онтогенеза и филогенеза были обобщены Мюллером (1864) и сформулированы Геккелем (1866) в виде закона, получившего впоследствии название «биогенетический закон Мюллера — Геккеля». Закон гласил, что онтогенез есть сжатое повторение филогенеза. Мюллер и Геккель указали, что в онтогенезе могут возникать новые признаки, а прежние признаки могут исчезать на любой стадии. Благодаря этому меняется ход прежнего онтогенеза, что в итоге приводит к новому филогенезу. Онтогенез и филогенез представляют собой взаимно обусловленный процесс, циклически направленный ход которого и составляет содержание эволюции.

При изучении онтогенезов и филогенезов нередко прослеживают развитие отдельных структур и органов (рис. 12), а не всего организма, что особенно ярко проявляется на палеонтологическом материале, когда из-за неполноты сохранности остаются только части организма и, как правило, полностью отсутствуют эмбриональные стадии. Тем не менее онто-филогенетические исследования в палеонтологии полностью подтверждают биогенетический закон и являются неотъемлемой частью «филогенетических построений родословных древ» вымерших организмов. Палеонтологи в своих построениях непременно учитывают также хорологический принцип (ареалы распространения) и вводят принцип основного звена развития. Согласно принципу основного звена в становлении каждой группы один из признаков является ведущим, и при восстановлении истории развития группы в первую очередь следует опираться на него. Онтогенезы и филогенезы ископаемых восстанавливаются по изменению морфологии скелета, и поэтому в палеонтологии часто используют термин *морфогенез*. Онтогенезы ископаемых проиллюстрированы на рисунках в систематической части текста (см. рис. 54, 73, 80, 104, 180).

Колониальные организмы, например кораллы, мшанки и граптолиты, также проходят определенные стадии развития, отвечающие *астогенезу*, или *астогенезу* (греч. *asty* — город). Астогенез — это аналог онтогенеза, но только по отношению к колоннальным организмам. Любая колония состоит из совокупности особей в количестве от двух до нескольких тысяч. Только первая особь колонии возникает за счет половых клеток, а все остальные образуются за счет «телесных» — соматических клеток, т. е. за счет вегетативного размножения. Начальная часть (стадия) колонии по строению отличается от средней и всех последующих частей, которые в своей последовательности отвечают колониям с более низкой организацией. Взаимоотношения астогенеза

Рис. 12. Онтогенез стеблей морских лилий
 а—г — последовательные стадии изменения фор-
 мы и строения члеников стебля; ок — осевой ка-
 нал, лп — лигаментное поле

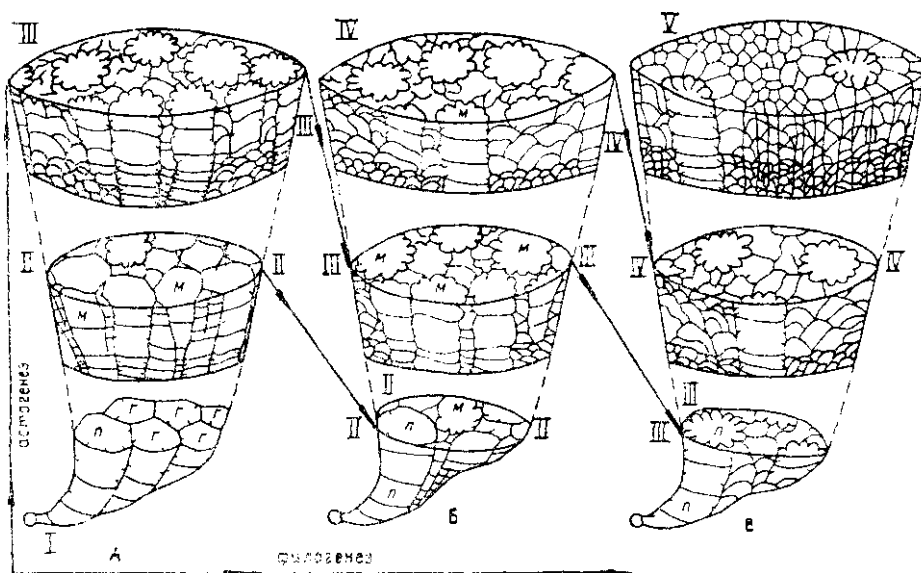
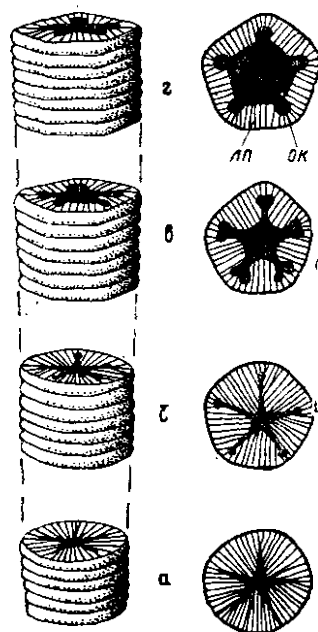


Рис. 13. Соотношение астогенеза и филогенеза на примере ископаемых кораллов геллиолитонидей А, Б, В — три колонии, п — скелет первой особи, г, м — скелеты последующих особей, возникающих вегетативным способом; I—V — стадии астогенеза, стрелками показано смещение стадий (Морфогенез и пути развития колонияльности... 1987)

и филогенеза совпадают с соотношениями онтогенеза и филогенеза, т. е. отвечают биогенетическому закону. На рис. 13 показаны три колонии ископаемых кораллов, связанные друг с другом в асто-филогенезе. У колоний Б и В последовательно исчезают некоторые признаки колоний-предков, часть прежних признаков смещается на более ранние стадии развития колонии, а новые признаки появляются у потомков в конце существования колонии.

§ 2. Радиация и дивергенция

В результате онто-филогенетических и асто-филогенетических преобразований возникают различные направления развития организмов. Если расхождение признаков происходит по нескольким направлениям, то такой процесс называется *радиацией* (лат. *radius* — луч), а если только по двум направлениям — процесс называется *дивергенцией* (греч. *dis* — дважды; лат. *virga* — ветвь, побег). Иногда термин «дивергенция» используют и в значении радиации, как его употреблял Дарвин.

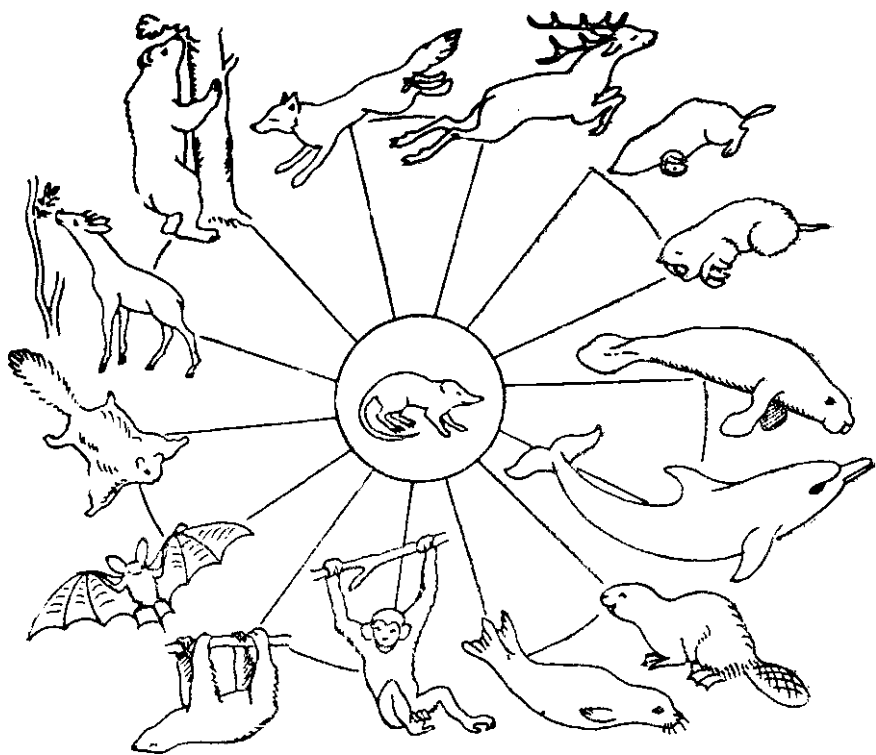


Рис. 14. Адаптивная радиация плацентарных млекопитающих, имеющих общего предка (Биологический словарь, 1986)

Расхождение признаков в эволюции органического мира происходит все время. Часть отличий связана с изменчивостью, а часть новых признаков — с онто- и астогенетическими преобразованиями. Особи с новыми признаками обладают различной жизнестойкостью, часть из них вообще не жизнеспособна и погибает очень быстро, а другая

часть в различной степени приспосабливается к существованию (изменчивость и естественный отбор, по Дарвину). Поэтому и говорят, что эволюция *адаптивна*, т. е. организмы приспособлены к определенным условиям существования (лат. *adaptatio* — прилаживание, приуровнение). По степени расхождения признаков можно построить морфологический ряд, крайние члены которого будут отличаться наи-

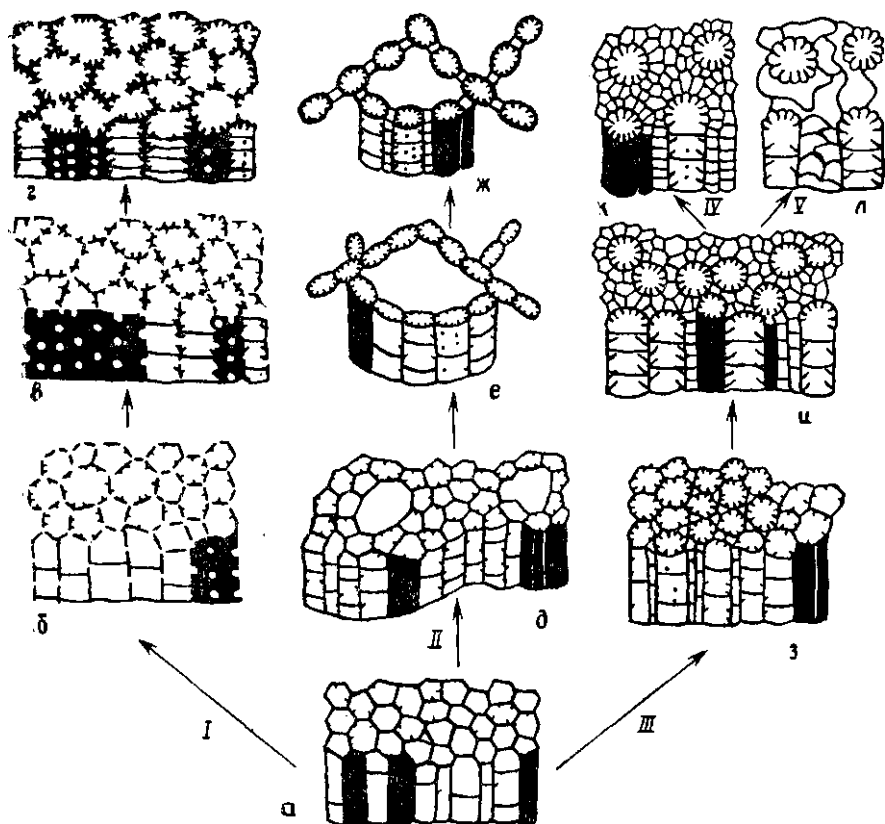


Рис. 15. Радиация (I—III) и дивергенция (IV—V) у некоторых табулятоморфных кораллов
а—ж — надотряд Tabulatoidea (а — отряд Lichenariida, б—г — отряд Favositida, д—ж — отряд Halysitida); з—л — надотряд Heliolitoida (к — с трубчатыми, л — с пузырчатыми гетероморфными компонентами)

большим числом признаков, отчего и разница условий существования будет между ними также больше, чем у промежуточных форм. Последние из-за сильной конкуренции с правыми и левыми представителями постепенно погибают. От поколения к поколению различия углубляются не только морфологически, но и территориально и экологически, применительно к условиям обитания. Постепенно возникают новые подвиды, виды и т. д. Этот процесс Дарвин и считал основным в видообразовании и называл его дивергенцией (*закон дивергенции Дарвина*). Генетики в настоящее время объяснили механизм процесса видообразования на уровне генетического кода и его отражения в генотипе и фенотипе; они пытаются также найти закономерности и на популяционном уровне (*генетика популяций*).

Процессы радиации и дивергенции на палеонтологическом материале прослежены у многих ископаемых организмов (рис. 15). Закономерности радиации и ее приспособительного и неприспособительного характера были впервые обобщены и сформулированы в 1873—1875 гг. русским палеонтологом В. О. Ковалевским на примере ископаемых лошадиных. Он установил, что появление новых групп организмов в результате расхождения признаков приводит к освоению и приспособлению этими группами новых экологических ниш (*адаптивная радиация*). Второе положение радиации гласит, что может возникнуть такая ситуация, когда особенности строения какой-то группы не соответствуют изменившимся условиям обитания (физико-географические условия, появление более сильного конкурента, изменение пищевых — трофических связей и т. д.), и тогда данная группа (подвид, вид и т. д.) погибает (*инадаптивная радиация*). Спустя тридцать лет, в 1915 г., американский палеонтолог Г. Осборн пришел вслед за В. О. Ковалевским к тем же выводам и ввел впервые в научную литературу термины «радиация», «адаптивная радиация», «инадаптивная радиация».

Радиация и дивергенция у беспозвоночных проиллюстрированы на примере вымерших табулятоморфных кораллов (рис. 15) на уровне надотрядов и отрядов, а также на примере современных двустворчатых моллюсков (см. рис. 161) на уровне экологических групп, состоящих из форм разного систематического состава.

§ 3. Параллелизм, гомологичные и аналогичные ряды

Радиация и дивергенция связаны с расхождением признаков, что лежит в основе эволюции. Но этот процесс осложняется тем, что в ходе эволюции возникают внешне похожие организмы, или сходные структуры, принадлежащие разным филогенетическим рядам. Такое сходство можно назвать *параллелизмом в развитии* (греч. *paral'elos* — рядом идущий). Как показывает палеонтологическая летопись, внешне сходные формы и структуры могут возникать неоднократно в течение геологического времени. Параллелизм в развитии возникает благодаря общности происхождения и проявляется иногда даже на уровне подклассов. Например, такой параллелизм наблюдается среди сумчатых и плацентарных млекопитающих.

Параллелизм в развитии как закон гомологических (гомологичных) рядов наследственной изменчивости был установлен Н. И. Вавиловым в 1920 г. на примере злаковых. Эти закономерности оказались универсальными и прослеживаются у всех современных и ископаемых организмов. Закон *гомологичных рядов* Вавилова заключается в том, что потомки наследуют общий набор присущих предку генов, и поэтому при радиации и дивергенции они какое-то время развиваются параллельно, так как имеют большое число тождественных структур. По Вавилову, о гомологичных рядах развития (он называл их *рядами наследственной изменчивости*) можно говорить только относительно видов одного рода или близких родов одного подсемейства. Параллельное развитие подсемейств, семейств и более высоких категорий Вавилов называл *аналогичными рядами*. Последователи Вавилова, особенно палеонтологи, к гомологичным рядам нередко относят и аналогичные ряды. Закон гомологичных рядов позволяет на основании суммы тождественных структур решать вопрос о степени родства видов и родов.

не прибегая к расшифровке генетического кода. Кроме того, закон гомологичных рядов дает возможность прогнозировать, какие виды и роды еще надо искать и можно найти в природе. Эти два аспекта закона Вавилова особенно большое значение имеют для палеонтологии. Гомологичные ряды изучены у ископаемых фораминифер, археоциат, книдарий и др.

§ 4. Конвергенция

Термин «конвергенция» был введен Ч. Дарвином. *Конвергенцией* называют процесс, приводящий к независимому появлению внешне сходных форм (аналогичные ряды), благодаря общему образу жизни или наличию сходной структуры (лат. *convergere* — приближаться, сходиться). Конвергентно-сходные организмы возникают независимо друг от друга, они известны в разных отрядах, классах, типах и даже царствах (рис. 16, 17). Например, существуют в мезозое бегающие, плавающие и летающие рептилии, а в кайнозое — конвергентно-сходные с ними млекопитающие. Частично подобный параллелизм можно объяснить происхождением млекопитающих от рептилий и их общим планом строения. Такой вариант конвергенции, когда на первичное сходство за счет общности происхождения (гомология) накладывается вторичное сходство, связанное с одинаковым образом жизни (аналогия), называют *гомеоморфией* (греч. *hómoios* — подобный, *morphe* — форма).

§ 5. Биологический прогресс и регресс

История органического мира показывает, что различные группы организмов когда-то появляются, затем, как правило, испытывают расцвет, преобразуются в процессе онто-, асто-, филогенеза в другие группы организмов или вымирают полностью. А. Н. Северцов (1912, 1914, 1925, 1939) предложил различать в истории развития вида два состояния, которые он назвал биологическим прогрессом и биологическим регрессом.

Биологический прогресс характеризуется тремя признаками: 1) большой численностью особей, 2) огромным ареалом распространения, 3) дифференциацией прежней группы на новые систематические группировки (популяции → подвиды → виды). Биологический прогресс, как правило, связан с морфофизиологическим прогрессом. Но известны случаи, когда биологический прогресс испытывают группы морфофизиологические — деградирующие, как, например, паразиты.

Биологический регресс как состояние, противоположное биологическому прогрессу, характеризуется теми же тремя признаками, но со знаком минус: 1) малая численность особей, 2) небольшой ареал распространения, 3) сокращение числа систематических группировок.

Преобразование одной группы организмов в другую происходит в состоянии биологического прогресса, когда начинается дифференциация исходной группы на новые систематические единицы. Но такой переход предков в потомки означает, что предковая группа, например какой-нибудь вид, начинает исчезать, т. е. испытывать биологический регресс, а его потомки или некоторые из них биологически прогрессируют. Палеонтологическая летопись показывает, что такие переходы наблюдаются в истории органического мира бесконечно и на разных систематических уровнях, а не только на уровне видов. Биологический регресс, сопровождающийся специализацией, приводит в конце концов

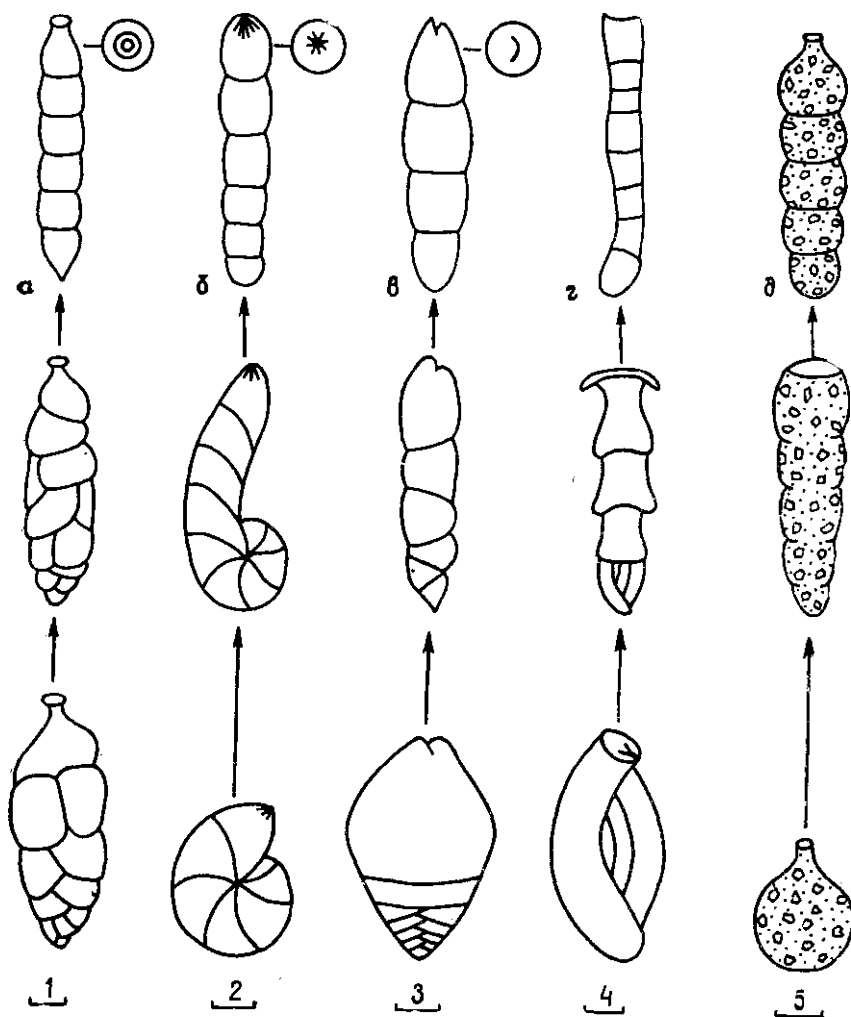


Рис. 16. Конвергентно-сходные однорядные раковины секреторных известковых (а—г) и агглютинированных (д) фораминифер, возникающие в конце развития разных (1—5) филогенетических ветвей (Pokorny, 1958)

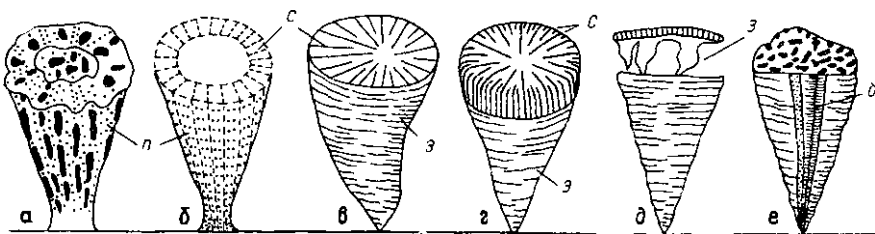


Рис. 17. Конвергентно-сходные конические скелеты разных типов животных а — губковые; б — археоциаты; в, г — кишечники, четырех- и шестилучевые кораллы; д — моллюски — двустворки; е — брахиоподы, д — дельтидий, з — зубы, л — поры, с — септы, э — эпитека

к вымиранию. Ярким примером служит история развития подкласса амmonoидей, появившегося в девоне и вымершего в конце мела. Биологический прогресс амmonoидей наблюдался в палеозое и мезозое на протяжении свыше 100 млн лет. С середины позднего мела начинается биологический регресс, окончившийся быстрым вымиранием. Продолжительность биологического регресса, как правило, меньше продолжительности биологического прогресса.

§ 6. Ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация, ценогенез

Биологический прогресс, по А. Н. Северцову, достигается четырьмя различными способами, которые он называл «ароморфоз», «идиоадаптация», «дегенерация» и «ценогенез». Первые три способа, или направления, эволюции являются морфофизиологическими (рис. 18), а последний — эмбриональным и личиночным.

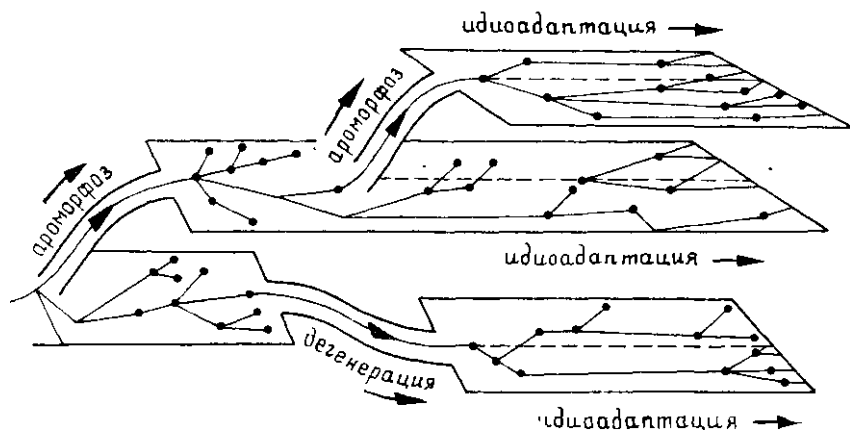


Рис. 18. Схема направлений эволюционного процесса (по Северцову, 1939)

Ароморфоз характеризуется усложнением морфологии и функций, что поднимает общий эволюционный уровень и интенсивность жизнедеятельности организмов (греч. *aigo* — поднимают; *morphe* — форма, образ). Вся история органического мира свидетельствует об ароморфозах, приводящих к последовательному усложнению организмов от бактерий до человека. С ароморфозами связано появление крупных систематических подразделений: в ранге надцарств, царств, типов, подтипов и классов. Вот некоторые примеры ароморфозов: появление эукариот, имеющих клеточное ядро, от прокариот, не имеющих его (надцарства); возникновение многоклеточных животных от одноклеточных (подцарства); появление членистоногих и моллюсков от кольчатых червей (типы) и т. д.

Идиоадаптация характеризуется дифференциацией морфологии и функций, что помогает потомкам лучше, чем предкам, приспособиться к изменившимся разнообразным условиям обитания (греч. *idios* — своеобразный; лат. *adaptare* — приспособлять). С идиоадаптацией связано появление подклассов, отрядов, семейств и более низких систематических категорий. Примером идиоадаптации являются различ-

ные отряды двустворок, слабо дифференцированные по морфологии, но характеризующиеся каким-нибудь преобладающим образом жизни. Так, двустворки отряда рядозубых относятся преимущественно к ползающему бентосу, отряда связкозубых — к зарывающемуся бентосу, а отряда толстозубых (рудисты) — к неподвижному бентосу, прикреплению или свободнолежащему. Идиоадаптации отвечают и различные группировки особей в стаде. Так, среди обезьян наблюдаются особи, почти не спящие ночью, из-за чего они непроизвольно начинают выполнять роль «ночных сторожей». Идиоадаптация часто приводит к специализации.

Дегенерация характеризуется упрощением морфологии и функций, что понижает общий эволюционный уровень (лат. *degenerate* — вырождаться). Дегенерация всегда связана с узкой специализацией и сопровождается упрощением строения. Но следует иметь в виду, что дегенерация может приводить как к биологическому регрессу и вымиранию, так и к биологическому прогрессу (не путать с морфофизиологическим прогрессом!), что, например, наблюдается среди паразитов. Особенно ярко это проявляется у вирусов — виутрикеточных паразитов, представляющих собой сильно упрощенные бактерии. Среди ископаемых животных дегенерацию испытывают из табулятоидей некоторые синрингопориды, живущие в симбиозе с определенными видами и родами строматопорат.

Эволюция симбионтов взаимообусловленна. Такой вариант эволюции соответствует понятию «коэволюция» (лат. *co* — вместе). *Козволюция* — явление очень широко распространенное, так как к ней относятся и взаимообусловленные направления эволюции насекомых и растений, и многие другие примеры. Вероятно, коэволюция относится к универсальным явлениям, особенно среди животных, так как нет такого животного, которое могло бы существовать независимо от других организмов. Более того, существует гипотеза, что царства животных и растений, относящиеся к надцарству эукариот, произошли в результате симбиоза (Мережковский, 1905, 1909). Благодаря симбиозу амебоподобных клеток с бактериями возник простейший эукариотный организм. Царство растений появилось в результате двойного симбиоза, когда в ядро клетки встроились цианобактерии, давшие начало различным растительным пигментам — *хлоропластам* (рис. 19). Происхождение и дальнейшую эволюцию животных и растений, по К. С. Мережковскому, надо рассматривать как симбиогенез (греч. *symbiosis* — сожительство; *genesis* — происхождение).

Ценогенез характеризуется появлением в эмбриогенезе и на личиночной стадии новых признаков, изменяющих морфологию и повышающих интенсивность жизнедеятельности взрослого организма (греч. *kaipos* — новый; *genesis* — возникновение, происхождение). Понятие «ценогенез» ввел Э. Геккель (XIX в.). Сложность организации и способ существования при ценогенезе могут оставаться почти без изменений, но интенсивность жизнедеятельности повышается. Примером ценогенеза у ископаемых кораллов могут служить размеры и способ прикрепления личинки. Размеры личинки, по-видимому, связаны с более продолжительным временем ее существования в планктонном состоянии. Причем личинка не просто увеличивается в размерах, но и претерпевает определенные морфофизиологические изменения. У палеозойских табулятоидей и гелиолитоидей личинки и первый кораллит маленькие, личинка прикрепляется к дну боковой стороной. На взрослой стадии табулятоидей и гелиолитоидей представлены мелкими кораллитами с малым числом септ, указывающим на малую степень складчатости

пищеварительной полости. У палеозойских четырехлучевых кораллов личинки и первый кораллит крупные, на взрослой стадии кораллиты имеют большое число септ, что соответствует и большей складчатости пищеварительной полости, хотя сохраняется боковое прикрепление личинки. Современные и ископаемые шестилучевые кораллы, появившиеся в триасе, обладают крупной личинкой, имеющей осевое прикрепление к дну, т. е. личинка садится на дно своим широким основанием, как «ванька-встанька», сразу воздымаясь над ним. На взрослой стадии кораллиты, как правило, крупные с большим числом септ. Недаром табулятоидеи, гелиолитоидеи и четырехлучевые кораллы вымерли, а шестилучевые существуют и процветают до сих пор.

А. Н. Северцов рассматривал ароморфозы,

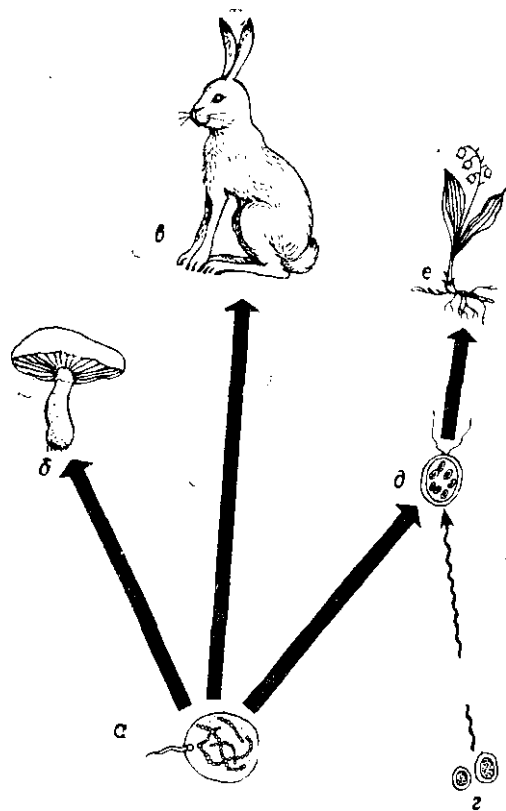


Рис. 19. Схема эволюции эукариотных организмов
а — простейший эукариотный организм; б — царство грибов; в — царство животных; г — царство цианобактерий; д, е — царство растений: д — низшее, е — высшее (по Мережковскому, 1909 и Тахтаджяну, 1973)

идеоадаптации, дегенерации и ценогенезы как главные направления эволюционного процесса. Свою концепцию он назвал *морфобиологической теорией эволюции*. Она не противоречит теории эволюции Дарвина, а раскрывает и дополняет ее.

§ 7. Монофилия, полифилия, парафилия

При построении филогении органического мира основной проблемой до сих пор является решение вопроса о том, произошла ли данная группа от одной или нескольких предковых групп. Решение проблемы долгое время имело характер альтернативы: или монофилия, или полифилия. Под *монофилией* понимают происхождение данной группы от одной предковой группы (греч. monos — один, единый; phyle — племя). Например, разные виды нового рода произошли от одного вида предкового рода (рис. 20). Под *полифилией* понимают происхождение данной группы от нескольких разных предковых групп. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков (1977, с. 194) считают, что «правомочно говорить о полифилетическом происхождении форм какого-либо таксона лишь в том случае, если удастся показать,

что они произошли от разных таксонов такого же систематического ранга». По-видимому, полифилетическое происхождение имеют бактерии. Они так сильно отличаются друг от друга по способу получения энергии для жизнедеятельности, что их монофилетическое происхождение кажется сомнительным. Учитывая наличие на Земле с самого начала разнообразнейших физико-географических обстановок, можно предположить, что большинство первых бактерий возникло самостоятельно и независимо друг от друга.

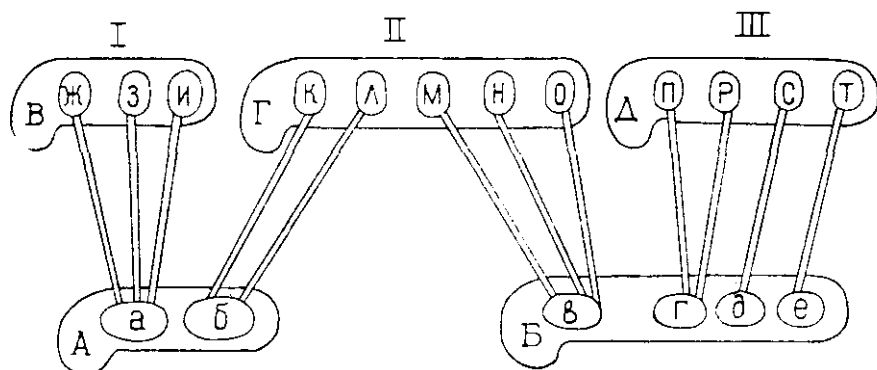


Рис. 20. Схема соотношения видов и родов при монофилии (I), полифилии (II) и парафилии (III): A—D — роды, а—г — виды

Парафилия — это происхождение данной группы от нескольких групп того же таксономического ранга (греч. пара — возле, рядом). Например, если разные виды данного рода произошли от разных видов другого рода, то это парафилия. В пользу существования парафилии говорят новые исследования биологов и палеонтологов. Примером парафилии у животных является происхождение разных групп типа членистоногих от разных групп типа кольчатых червей.

§ 8. Вымирание организмов

Исследование любой истории развития ископаемых и современных организмов показывает, что рано или поздно группы различного таксономического ранга и систематического положения перестают существовать. В одних случаях прекращение существования связано с эволюционными преобразованиями исходной предковой группы в последующие группы потомков. Здесь происходит трансформация одних организмов в другие, т. е. идет обычный эволюционный процесс появления новых групп организмов. В других случаях прекращение существования связано с вымиранием, т. е. с исчезновением ветви как таковой. И этот процесс относится к обычным явлениям эволюции. Вымирание, как и появление новых организмов, происходит с разной скоростью. Одни группы организмов вымирают почти мгновенно, другие медленно угасают. Кроме того, интервал существования зависит от таксономического ранга группы. Наименьшую продолжительность имеют виды и подвиды (до 20 млн лет), наибольшую — надцарства (прокариоты и эукариоты), которые появились 3,8—3,2 млрд лет назад и существуют поныне.

Таким образом, геологическая история органического мира свидетельствует, что рано или поздно каждая филогенетическая веточка исчезает. Иногда это исчезновение совпадает с какими-то изменениями среды обитания. Чаще всего оно происходит на фоне довольно спокойного режима Земли. Исчезновение группы происходит по трем основным путям. Один путь связан с эволюционными преобразованиями, приводящими к появлению новых групп за счет изменения старых. Другой путь связан собственно с вымиранием («слепая ветвь эволюции»). Третий путь является комбинацией первых двух: какое-то время идет преобразование, а затем группа вымирает. Внешний эффект во всех трех случаях сходен — прежняя группа исчезает.

Гипотезы о причинах вымирания обобщены в монографии Л. Ш. Давиташвили (1969) и в книге «Современная палеонтология» (1988). В них анализируются как внутренние, так и внешние причины вымирания. Предполагают, что внутренними причинами вымирания могут являться: исчерпание жизненного запаса сил («старение» и «смерть» по аналогии с индивидуальной жизнью); понижение изменчивости и сверхспециализация (отсюда невозможность приспособления к изменяющимся условиям жизни). Внешними причинами вымирания считаются: тектогенез, вызывающий периодические изменения соотношения море — суша; усиление вулканической деятельности и землетрясений; изменения состава атмосферы; изменение расположения климатических поясов; колебание уровня океана; изменение химического состава пищи; разрыв пищевых связей; повышение радиоактивности или за счет миграции из недр Земли, или за счет взрыва сверхновой звезды; космические причины (иридиевая бомбардировка, столкновения с астероидами, метеоритами и т. д.).

В истории органического мира выделяют несколько рубежей, где наблюдается массовое вымирание: между ордовиком и силуром, средним и поздним девоном, пермью и триасом, мелом и палеогеном. В последнее время оживились идеи о космических причинах вымирания. В настоящее время выдвинута идея о космической иридиевой бомбардировке. Проверка содержания иридия на границе ордовика и силура показала, что в Шотландии высокое, но без пиков, содержание иридия связано с региональной эрозией ультраосновных пород, а в Канаде концентрация иридия не обнаружена. На рубеже мела и палеогена иридий отсутствует в Крыму и других местах. Кроме того, вымирание динозавров и головоногих началось до начала палеогена, т. е. до предполагаемой иридиевой бомбардировки.

§ 9. Необратимость эволюции

Основное направление эволюции связано с усложнением уровней организации организмов. Одновременно с усложнением (араморфозы, идиоадаптация, специализация, по А. Н. Северцову) наблюдается и упрощение организации (дегенерация). И возникает вопрос: является ли эволюция обратимой?

Палеонтологические и биологические исследования указывают, что организмы, даже оказавшиеся в условиях существования предков, не возвращаются к морфофизиологической целостности предков. Эта закономерность эволюции была впервые сформулирована бельгийским палеонтологом Л. Долло (1893) как *закон необратимости эволюции*. Впоследствии закон необратимости эволюции несколько раз подвергали сомнению. Отрицание его универсальности пытались доказать

тем, что в эволюции иногда наблюдается появление признаков, когда-то имевшихся у предков, затем исчезнувших у последующих организмов, а потом вновь появившихся у потомков. Оказалось, что такие сходные признаки, как правило, являются вторичными, похожими только внешне. Так, у некоторых аммоноидей в позднем мелу на заключительном этапе развития наблюдается упрощение аммонитовой линии, приводящее к появлению линии цератитового типа. Для некоторых раннемеловых аммонитов установлен переход от гетероморфных раковин к мономорфным (рис. 21), причем этот переход четко фиксируется как по смене одних форм другими во времени, так и по особенностям лопастной линии. У морских ежей с разорванным вершинным щитком возможно повторное смыкание пластинок.

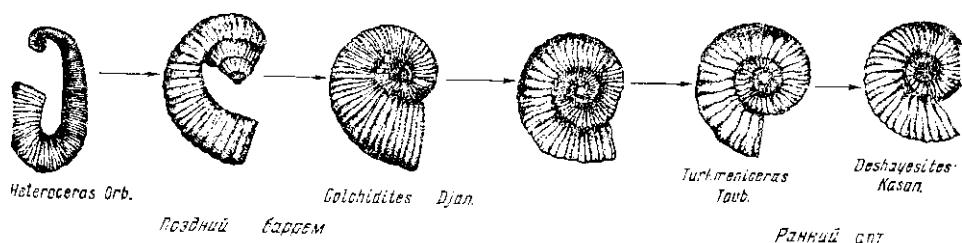


Рис. 21. Эволюционный ряд, отражающий переход от гетероморфных аммонитов к мономорфным (Михайлова, 1983)

Закон необратимости эволюции универсален и безусловен по отношению к целому организму, представляющему собой единую конструкцию взаимосвязанных признаков, сумма которых огромна. Даже теоретически, не говоря о реальной жизни, невозможно полное тождественное повторение конструкции в целом, особенно через какой-то промежуток времени.

§ 10. Родословное дерево

С самого начала познания органического мира пытались устанавливать родственные связи между организмами. Взаимоотношения предков с потомками изображали графически в виде расходящихся линий. В целом такая схема напоминала рисунок дерева, почему она и получила название «Родословное дерево». Вопрос о происхождении крупных систематических групп (надцарств, царств, типов) обычно не вызывает споров. Несомненно, надцарство эукариот произошло от надцарства прокариот, подцарство многоклеточных животных — от подцарства одноклеточных, тип членистоногих — от типа кольчатых червей и т. д. Установить предка на уровне вида и даже рода чрезвычайно трудно. Кроме того, оказалось, что происхождение разных групп не обязательно является монофилетическим, оно может быть и парафилетическим (см. рис. 20).

С появлением новых данных картина родословного дерева все более усложняется. В настоящее время число царств по одним данным равно 4—5, по другим 13—26. На рис. 19 показано происхождение трех царств: грибов, животных и растений. На рис. 22 для царства животных

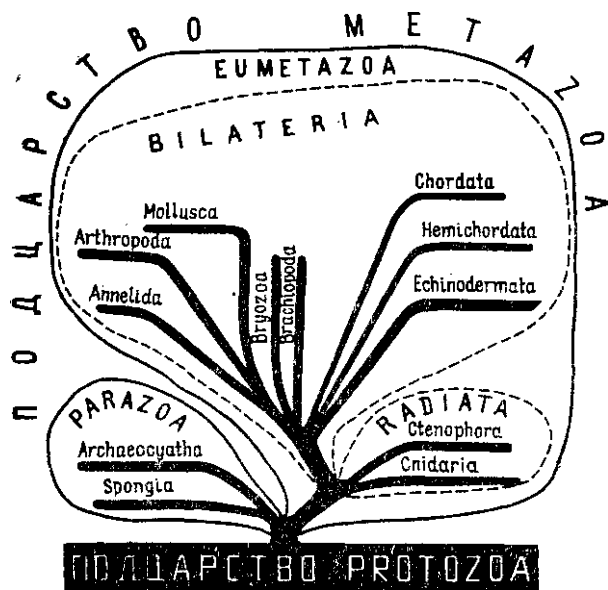


Рис. 22. Родословное древо животных

приведены взаимоотношения подцарств Protozoa и Metazoa, подразделов Parazoa и Eumetazoa, разделов Radiata и Bilateria и типов, входящих в состав этих подразделений.

ГЛАВА VI ОСНОВНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ МЕЖДУНАРОДНОЙ ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКОЙ (СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ) ШКАЛЫ

В конце XIX в. на II—VIII сессиях Международного геологического конгресса (МГК, 1881—1900 гг.) были приняты иерархия, номенклатура и названия геохронологических и стратиграфических подразделений, составляющие в совокупности стандарт Международной стратиграфической шкалы (МСШ). На последующих сессиях МГК Международная стратиграфическая шкала непрерывно уточнялась и детализировалась, и эта работа продолжается до сих пор. В настоящее время иерархия рангов и номенклатура подразделений международной шкалы выглядят следующим образом (сверху вниз по порядку понижения ранга):

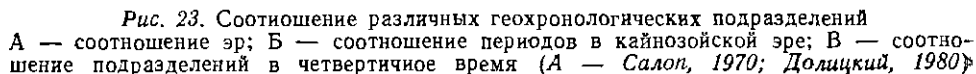
Геохронологические подразделения

эон
эра
период
эпоха
век
хрон (хронозона, зональный момент)

Стратиграфические подразделения

зонотема
эратема (группа)
система
отдел
ярус
зона

B



Наиболее спорны шкалы четвертичного периода и докембрия. Сравнение четвертичного периода с другими периодами фанерозоя показывает, что по содержанию, объему, продолжительности и рангу он отвечает одному хрону (рис. 23). Поэтому четвертичное время соответствует не периоду, а только части века, входящего в состав неогенового периода (Ганелин, Зубаков, 1977). Время, связанное с производственной деятельностью человека, предлагают называть *техноценом*, или *техногеом*.

Подразделения докембрия по сравнению с подразделениями фанерозоя более продолжительны по времени. По разным данным докембрий подразделяется на две—четыре эры. Деление докембрия на четыре эры наиболее убедительно исходя из последовательного уменьшения продолжительности эр во времени. Сокращение во времени длительности эр известно давно. Изменение продолжительности геохронологических подразделений объясняется различными причинами, в том числе закономерностями вращения Земли, тектоническими перестройками и циклически направленным ходом эволюции органического мира.

Международная геохронологическая шкала, особенно ее фанерозойская часть, с самого начала была построена как событийная история, где события разного типа проявления (изменение фауны и флоры, тектонический режим, климатическая зональность и т. д.) и разного масштаба проявления легли в основу расчленения шкалы на подразделения различного ранга — от эр до веков. Историческая последовательность событий, неповторимость и необратимость эволюции органического мира (палеонтологический метод) придали Международной геохронологической шкале ту стабильность, которая в настоящее время подвергается изменениям только с точки зрения границ, объемов, а также детализации. Последовательность событий давала возможность установления *относительного возраста*. Продолжительность события пытались вычислить косвенно, например по мощности отложений, сравнивая скорость накопления древних толщ со скоростью накопления современных осадков.

С появлением возможности определения возраста пород изотопными методами удалось установить продолжительность эр, периодов, эпох, и веков в годах. Изотопный метод казался столь безупречным, что его стали называть *методом определения абсолютного возраста* в геохронологии. Но оказалось, что коэффициент ошибки изотопного метода не является безобидным для геохронологии, а сама ошибка от молодых к древним породам (а значит, и событиям) изменяется от ± 3 млн лет (на границе мезозоя — кайнозоя) до ± 20 млн лет (начало венда), ± 50 млн лет (начало рифея), ± 100 млн лет (начало протерозоя). В настоящее время принято говорить о изотопном возрасте, когда дают временные рубежи и объемы, и об относительном возрасте, когда называют время его именем собственным, как, например, силур, юра, мел. и т. д.

В последнее время предлагали Международную геохронологическую шкалу разделить на равные отрезки времени и выделять соответственно подразделения, равные 1000, 100 и 10 млн лет. А от подразделений кембрий, ордовик, силур и т. д. отказаться. При таком подходе теряется основной смысл геологической истории, состоящей, как и всякая история, из серии последовательных и параллельных событий, которые являются материальным и векторным отражением времени от прошлого к настоящему. В противном случае время «безлико» и никакой информации не несет.

Необходимо остановиться и на степени возрастной детализации событий (пород), получаемой палеонтологическим и изотопным методами. В качестве примера возьмем меловых аммонитов. Распределение комплексов аммонитов в альбских отложениях юга СССР позволяет расчленять эти отложения на 3 подъяруса и 11 зон (табл. 5). Поскольку продолжительность альбского века составляет (по Харленду и др., 1985) около 15 млн лет, время накопления отложений одной зоны (в усредненном варианте) можно оценить примерно в 1,5 млн лет. Для этого уровня ошибка в определении возраста методами абсолютной гео-

Схема зонального деления альбских отложений юга СССР,
принятая Меловой комиссией МСК в 1979 г.

Ярус	Подъярус	Аммонитовые зоны
Альбский	верхний	<i>Stoliczkaia dispar</i> <i>Mortoniceras inflatum</i> , <i>Hysterocheras orbigny</i> <i>Anahoplites rossicus</i>
	средний	<i>Anahoplites daviesi</i> , <i>Daghestanites daghestanensis</i> <i>Anahoplites intermedius</i> <i>Hoplites dentatus</i>
	нижний	<i>Protohoplites archiazianus</i> <i>Sonneratia perinflata</i> <i>Leymeriella tardefurcata</i> <i>Proleymeriella schrammeni</i>

хронологии составляет ± 5 млн лет, что примерно равняется продолжительности одного века мелового периода. Возможность столь детального расчленения, которую в данном конкретном случае дает палеонтологический метод, вряд ли может быть достигнута в обозримом будущем в результате изотопных датировок.

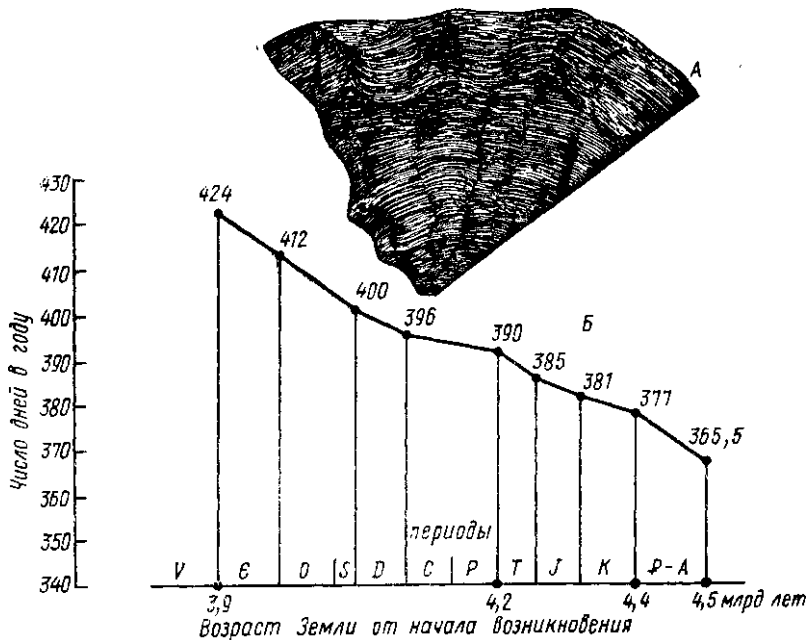


Рис. 24. Уменьшение числа дней в году в течение фанерозоя
А — ископаемые кораллы с линиями роста на эпитеке, Закавказье, поздняя пермь;
Б — график изменения числа дней в году, вычисленный по линиям роста различных кораллов (Wells, 1963; Николов, 1986)

Следует остановиться также еще на одном временном аспекте палеонтологического метода, связанном с ростом организмов. У современных и ископаемых животных и высших растений наблюдаются струйки, линии, морщины и кольца роста. Одни из них соответствуют суткам (струйки, тонкие линии), другие — месяцам (морщины), третьи — годам (кольца). У ископаемых животных линии и кольца роста особенно хорошо фиксируются на внешнем морщинистом слое (эпитеке) кораллов, на раковинах двустворчатых и головоногих моллюсков. По линиям роста эпитеки ископаемых кораллов было подсчитано число дней в году в прошлые геологические периоды (Wells, 1963). Оказалось, что в кембрии год состоял из 420—425 дней, а в настоящее время — из 365,25 дней (рис. 24). Уменьшение числа дней в году в течение фанерозоя указывает на замедление вращения Земли вокруг своей оси при условии, что длина орбиты вокруг Солнца осталась прежней. Правоммерно и другое объяснение: Земля вращается вокруг своей оси с той же скоростью, но сокращается длина орбиты, т. е. Земля приближается к Солнцу. Возможно, что действуют оба процесса. Так, палеонтологический метод дал абсолютное исчисление времени (число суток в году) для разных периодов геологического прошлого, что оказалось важным выводом для планетологии.

Геохронологическая (стратиграфическая) шкала, приведенная в табл. 6, требует пояснений. Последние десятилетия во многих странах были созданы государственные организации по стратиграфическим шкалам. В СССР это Межведомственный стратиграфический комитет (МСК). Кроме того, существуют международные комиссии по стратиграфии отдельных систем и их границ. Задачей комитетов и комиссий является усовершенствование стратиграфических (геохронологических) шкал местного, регионального и международного значения. Рекомендации международных комиссий рассматриваются на международных геологических конгрессах, которые принимают то или иное решение, приобретающее после этого юридический статус закона. Так, на XXV Геологическом конгрессе в Монреале был принят для силура четвертый ярус «пржидол» со стратотипом в Баррандиене Чехословакии, а прежний ярус «даунтон» со стратотипом в Англии упразднен.

Конкретные названия системам (периодам) давали по разным признакам. Чаще всего использовали географические названия. Так, название кембрийской системы происходит от лат. *Cambria*, прежнего обозначения Уэльса, девонский — от графства Девоншир, пермской — от района г. Перми, юрской — от гор Юра в Европе. В честь древних племен названы системы вендская (славянское племя венды), ордовикская и силурийская (кельтские племена ордовики и силуры). В других случаях названия отражают положение систем в единой шкале: палеоген — от греч. *palaios* — древний плюс *genos* — рождение, возраст; неоген — от греч. *neos* — новый плюс *genos*; четвертичная система следует за третичной (устаревший термин, объединявший палеоген и неоген). Реже названия связаны с составом пород. Каменноугольная система, или карбон (лат. *carbonis* — уголь), содержит большое число угольных пластов, а в меловой — широко распространен писчий мел. В названии триаса отражено число составляющих его отделов (греч. *trias* — троица).

Основные геохронологические (стратиграфические) подразделения

Эон (эонотема)	Эра (эра- тема или группа)	Период (система)	Эпоха (отдел)	Век (ярус)
Фанерозой (570 млн лет)	KZ—кайнозойская (65 млн лет)	Q (A) четвертичный, или антропогенный (2,0)	голоценовая (0,01) плейстоценовая эоплейстоценовая	
		1,6—2,3	поздняя, или плиоцен (3)	плезанский N _{3p} табианский N _{2t}
		N неогеновый (23)	ранняя, или миоцен (20)	мессинский N _{1m} тортонский N _{1t} серравалийский N _{1s} лангийский N _{1l} бурдигальский N _{1b} аквитанский N _{1a}
		25	поздняя, или олигоцен (13)	хаттский P _{3h} рупельский P _{3r} латторфский P _{3l}
		P палеогеновый (40)	средняя, или эоцен (17)	приабонский P _{2p} бартонский P _{2b} лютетский P _{2l} ипрский P _{2i}
			ранняя, или палеоцен (10)	таиетский P _{1t} монский P _{1m} датский P _{1d}
	MZ—мезозойская (185 млн лет)	65±3	поздняя (33)	маастрихтский K _{2m} кампанский K _{2cp} сантонский K _{2s} коньякский K _{2cp} туронский K _{2t} сеноманский K _{2c}
		K меловой (80)	ранняя (47)	альбский K _{1a} аптский K _{1a} барремский K _{1br} готеривский K _{1h} валанжинский K _{1v} берриасский K _{1b}
		144	поздняя, или мальм (25)	титонский J _{3t} кимериджский J _{3km} оксфордский J _{3o}
		J юрский (70)	средняя, или доггер (20)	келловейский J _{2k} батский J _{2bt} байосский J _{2b} ааленский J _{2a}

Эра (эпохеми)	Эра (эра-тема или группа)	Период (система)	Эпоха (отдел)	Век (ярус)
Фанерозой (570 млн лет)	MZ — мезозойская (185 млн лет)	213	ранняя, или лейас (25)	тоарский J _{1t} плинсбахский J _{1p} синемюрский J _{1s} геттангский J _{1h}
		Т триасовый (5)	поздняя (18)	рэтский T _{3r} норийский T _{3n} карнийский T _{3k}
			средняя (12)	ладинский T _{2l} анизийский T _{2a}
			ранняя (5)	оленецкий T _{1o} индский T _{1i}
	PZ — палеозойская (340 млн лет)	286	поздняя (10)	татарский P _{2t} казанский P _{2kz} уфимский P _{2u}
			ранняя (28)	кунгурский P _{1k} артинский P _{1ar} сакмарский P _{1s} ассельский P _{1a}
		С каменноугольный, или карбон (74)	поздняя (10)	гжельский C _{3g} касимовский C _{3k}
			средняя (24)	московский C _{2m} башкирский C _{2b}
			ранняя (40)	серпуховский C _{1s} визейский C _{1v} турнейский C _{1t}
		D девонский (50)	поздняя (14)	фаменский D _{3fm} франский D _{3f}
			средняя (13)	живетский D _{2gv} эйфельский D _{2ef}
			ранняя (21)	эмский D _{1e} зигенский D _{1s} жединский D _{1g}
		410		

Эон (эонотема)	Эра (эри- тема или группа)	Период (система)	Эпоха (отдел)	Бек (ярус)	
Фанерозой (570 млн лет)	PZ—палеозойская (340 млн лет)	S силурийский (30)	поздняя (13)	пржидольский S _{1p} лудловский S _{2l}	
			ранняя (17)	венлокский S _{1w} ллановирский S _{1l}	
		440			
		O ордовикский (67)	поздняя (10)	ашгильский O _{3a}	
			средняя (30)	карадокский O _{2c} лландейльский O _{2ll} лланвирский O _{2l}	
			ранняя (27)	аренигский O _{1a} тремадокский O _{1t}	
		505			
		Є кембрийский (85)	поздняя (18)	общепринятых ярусов нет	
			средняя (17)		
			ранняя (50)	еланский Є _{1l} ботомский Є _{1b} атдабанский Є _{1a} томмотский Є _{1t}	
		590±20			
PR—Протерозой (≈1800 млн лет)	поздний рифей	V вендский (80)			
		поздний (400)	общепринятые названия и ранги (эры? периоды?) не выработаны		
		средний (300)			
		ранний (300)			
ранний- средний		2500+100			

Эон (эонотема)	Эра (эратема или группа)	Период (система)	Эпоха (отдел)	Век (ярус)
AR—Архезой >2000 млн лет		общепринятых делений нет		
			>4500	

Примечание.

1. Продолжительность периодов и эпох (указана в скобках в миллионах лет) дана по У. Б. Харленду и др. (1985). Данные Харленда в некоторых случаях значительно отличаются от принятых в отечественной и иностранной литературе.

2. Вместо названия «архей» использовано название «архезой», так как начиная уже с рубежа 3,5 млрд лет известны бактерии, т. е. существовала жизнь (греч. *zoe* — жизнь).

3. Архезой и протерозой рассматриваются, как фанерозой, в ранге самостоятельных эонов. Термин «криптозой» и его синонимы исключены, так как «скрытая жизнь» благодаря новейшим исследованиям стала явной, а термины «архезой» (греч. *archaios* — древний) и «протерозой» (греч. *proteros* — первый) вполне отражают поступательный характер развития жизни.

4. В раннем кембрии томмотский и атдабанский века иногда объединяются в алданский ярус или надъярус, а ботомский и еланский — в ленский.

5. В раннем девоне предлагают вместо веков жединский, зигенский и эмсский использовать века лохновский, пражский, элиховский.

6. В раннем карбоне намюрский век заменен серпуховским, как принято сейчас в СССР.

7. Ранний триас предлагают делить на четыре века: грисбахский, динерский, смитский, спэтский.

8. Датский век отнесен к палеогену, граница между мезозоем и кайнозоем проходит между маастрихтом и данием.

9. Для палеогена, неогена и антропогена общепринятые подразделения не выработаны. В палеогене для юга СССР принято выделять: для раннего палеогена выше датского века — нингерманский, качинский века; для среднего палеогена — бахчисарайский, симферопольский, бодракский, альминский.

10. В неогене для юга СССР принято выделять следующие века: сарматский, мзотический, понтический, киммерийский, акчагыльский, с границей между ранним и поздним неогеном внутри понтического века.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Разнообразие окружающего мира, удивляя и поражая человека, привело к стремлению систематизировать этот мир. Систематизация упорядочивала кажущийся хаос и устанавливала между различными категориями иерархические и причинно-следственные связи. Построение системы органического мира началось еще до Аристотеля и в каждый отрезок времени было достаточно научным, так как отвечало достигнутому в то время знаниям.

Разнообразие живого рассматривают как единый мир и противопоставляют ему мир неживого. Эти две крупнейшие категории можно считать некими империями. Границы между империей живого и империей неживого достаточно жесткие, но в ряде случаев они стираются, как, например, у вирусов, которые способны существовать и в виде кристаллов. Процедурная прямолинейность систематизации нередко приходит в противоречие со сложной реальностью, что наблюдается и при разграничении животных и растений.

Формы жизни самые разнообразные, но в основе всего лежит клетка. Мир живого подразделяют на два надцарства, отличающихся прежде всего наличием или отсутствием ядра: прокариоты — доядерные организмы и эукариоты — ядерные организмы.

НАДЦАРСТВО ДОЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. PROCARYOTA

(лат. *pro* — раньше, вместо; греч. *karyon* — ядро)

Надцарство *Procaryota*
Царство *Bacteria*
Царство *Cyanobionta*

Надцарство прокариот характеризуется отсутствием в клетке ядра. Клетка имеет цитоплазму, мембрану и стенку. Генетическая информация заключена в единственной хромосоме, находящейся в мембране. У прокариот отсутствует не только ядро, но и митохондрии, комплекс Гольджи и другие элементы, составляющие клетки эукариот.

Прокариоты представлены как одноклеточными, так и многоклеточными формами, отсюда и размеры их колеблются от 0,015 мкм до 20 см. К прокариотам относятся вирусы, бактерии и цианобионты («си-

незеленые водоросли»). Прокариоты появились в начале археозоя — около 3,8 млрд лет т. н. (см. форзац 1).

В надцарстве прокариот выделено два царства: бактерии (*Bacteria*) и цианобионты (*Cyanobionta*). В основу деления положено прежде всего наличие или отсутствие растительных пигментов.

ЦАРСТВО БАКТЕРИИ. BACTERIA

(греч. *bacterion* — палочка)

К бактериям относятся одноклеточные прокариоты, неподвижные или со жгутиками. Нередко клетки объединены в различные скопления. Клетки и их группировки имеют разнообразную форму: нитевидную,

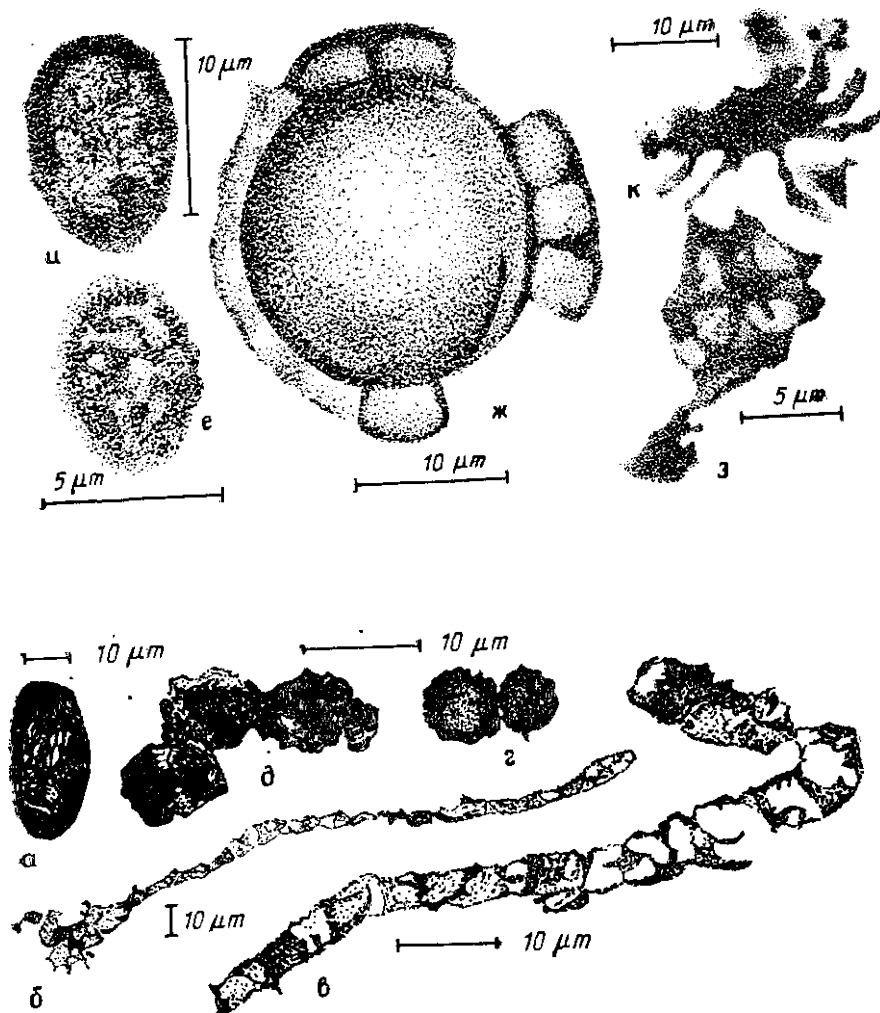


Рис. 25. Ископаемые прокариоты и эукариоты (?) археозоя и протерозоя
а — древнейший организм (?) или минеральное зерно (?) (3,8 млрд лет); б—д — прокариоты, представленные бактериями и цианобионтами (б—г — 3,5 млрд лет, д — 2,5 млрд лет); е—к — прокариоты и эукариоты (?) (2 млрд лет) (а—д — *Earth's...*, 1983; е—к — *Крылов*, 1968)

палочковидную, округлую, спиральную, звездообразную или зонтиковидную (рис. 25). Размеры бактерий и их скоплений колеблются от 0,015—0,2 до 10 мкм и более, средние размеры около 1 мкм. Гигантские бактерии обнаружены в абиссали у гидротерм в абиссальных оазисах жизни («черные» и «белые» курильщики). Их размеры достигают 0,11 мм, что далеко выходит за рамки наших представлений о размерах бактерий.

К бактериям можно отнести и вирусы, ведущие паразитический образ жизни внутри клеток прокариот и эукариот, в связи с чем у них, вероятно, и исчезла оболочка клетки. Возможно также, что вирусы являются наиболее примитивными доклеточными формами жизни, вторично перешедшими к паразитическому образу жизни.

Бактерии встречаются повсюду: во всех водных бассейнах и на всех глубинах, в толщах почв и горных пород, в воздухе, внутри животных, растений, в том числе внутри клеток простейших и самих себя. Бактерии нередко существуют в условиях, которые, с точки зрения человека, кажутся невыносимыми для жизни. Они обитают в горячих источниках вулканических областей при температуре до 110—140°, в соленых водах при концентрации NaCl до 32%, усваивают CO₂ за счет неорганических соединений литосферы. Бактерии по типу обмена веществ образуют две группы: анаэробную и аэробную. Процессы жизни у аэробных бактерий протекают в присутствии свободного кислорода, а у анаэробных — без него. Исходные и конечные продукты жизнедеятельности разнообразнейшие, почему и различают бактерии метано-, углеродо-, серообразующие, железисто-марганцевые, сульфидные, азотные, ацетатные и т. д. С жизнедеятельностью бактерий связано накопление таких полезных ископаемых, как железные руды (жеспициты, железистые конкреции и т. д.), сера, пирит, селитра, графит, карбонаты, фосфориты, нефть и газ.

Таким образом, по способу получения энергии для жизнедеятельности бактерии сильно отличаются друг от друга, и скорее всего они возникли независимо и самостоятельно в различных средах обитания. Бактерии являются универсальными формами жизни, активно участвующими в круговороте различных веществ в природе. Этой особенностью бактерий обусловлено их колоссальное значение для становления биосферы.

Проблематичные бактерии в виде нитчатых и округлых образований найдены в породах, имеющих возраст 3,8 млрд лет (археозой). Достоверные бактерии известны из кремнистых образований, возраст которых соответствует 3,5 млрд лет (см. рис. 25).

ЦАРСТВО ЦИАНОБИОНТЫ. CYANOBIONTA

(греч. *kyanos* — синий; *bion*, род. пад. *biontos* — живущий)

До недавнего времени эта группа организмов носила название «сине-зеленые водоросли». Однако в общей иерархии живых организмов цианобионты стоят на более низкой ступени, чем водоросли (клетка не имеет ядра, и поэтому их рассматривают среди прокариот — доядерных), и на более высокой, чем бактерии (более сложная структура и наличие пигментов, способствующих окраске и выделению молекулярного кислорода при фотосинтезе). Поэтому от названия «синезеленые водоросли» отказались. Представляется более правильным использо-

вать термин «цианобионты», или «цианеи». Наряду с этим употребляют название «цианобактерии».

Эти организмы имеют относительно постоянную форму клеток, но без обособленного ядра. Среди них встречаются как одиночные, так и колониальные формы. Колониальные формы обычно покрыты общей слизистой оболочкой (чехол). В слизи, а также в самом организме или на его поверхности может происходить накопление карбонатов, что приводит к образованию мощных толщ известняков (строматолиты и др.). Наличие нескольких пигментов (хлорофилла, фикоциана, фикоэритрина и каротина) определяет сине-зеленую или розоватую, желтую или почти черную окраску.

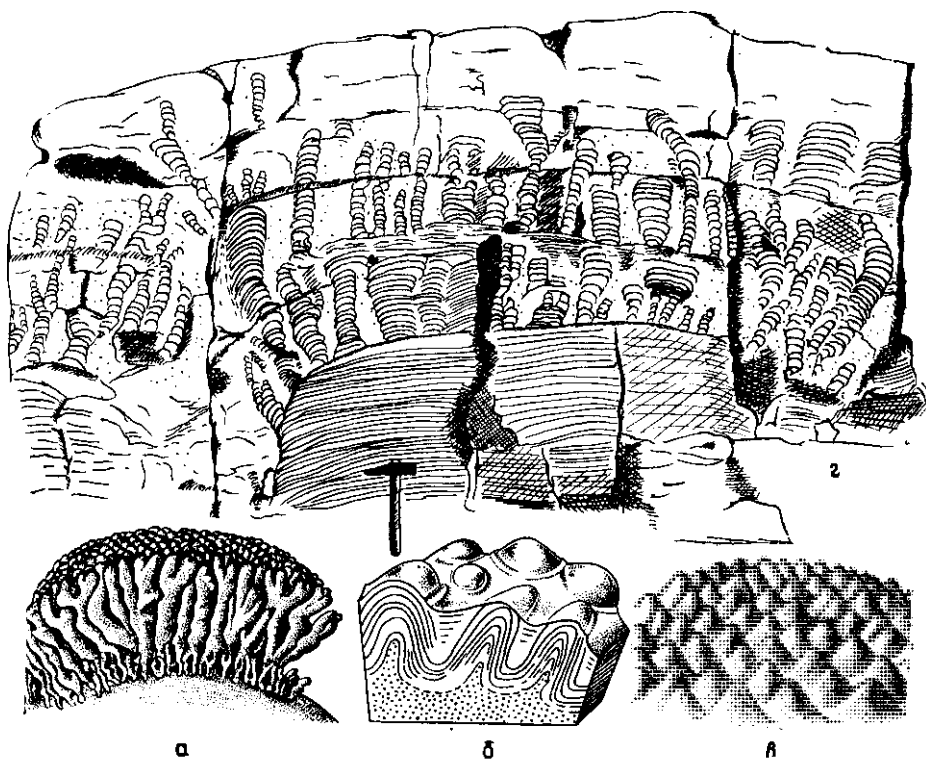


Рис. 26. Строматолиты (PR—Q)

а—в — различные формы строматолитовых построек; г — строматолитовый биогеоморф раннего рифея (г — Крылов, 1968)

Цианобионты — первые организмы в истории Земли, продуцирующие свободный кислород. На Земле он образуется двумя способами: абиогенным (фотохимические реакции) и биогенным (фотосинтез). Первый способ существовал всегда и был исходным при формировании кислородной атмосферы. А уже в конце раннего археозоя 3,7—3,5 млрд лет т. н. в атмосфере появился биогенный кислород за счет деятельности цианобионтов. И по-видимому, содержание его в атмосфере в то время было близким к современному.

В настоящее время цианобионты обитают в пресноводных и морских бассейнах; могут переносить загрязнение и резкие колебания солености вплоть до засоления; многие приспособились к жизни на

суше (в почве и на ней, на камнях, такырах, в пустынях и т. д.). В морях цианобионты распространены преимущественно на мелководье, что связано с фотосинтезом.

Среди ископаемых форм наиболее известны строматолиты и онколиты. *Строматолиты* представляют собой известковые слоистые образования разнообразной формы (рис. 26). Выделяются пластовые, желваковидные и столбчатые строматолиты, между которыми имеются промежуточные вариации. Разнообразие строматолитов определяется типом микроструктуры, устанавливающейся с помощью продольных и поперечных срезов. Так как собственно материнские клетки, как правило, не сохраняются, то вопрос о принадлежности строматолитов только цианобионтам в настоящее время подвергается сомнению. Скорее всего строматолиты представляют собой минеральные выделения (продукты жизнедеятельности) не только цианобионтов, но и сообществ таких с бактериями и другими микроорганизмами. Так, исследование формирования современных строматолитов подтверждает, что они являются результатом взаимодействия бактерий и цианобионтов. При отмирании цианобионтов бактерии способствуют их разложению. Этот процесс сопровождается минеральными выделениями и образованием строматолитов.

Форма построек строматолитов зависит преимущественно от экологических факторов, и поэтому их можно использовать для восстановления физико-географических условий прошлого. Древнейшие строматолиты встречены в породах, имеющих возраст около 2 млрд лет. Они были широко распространены в протерозое, где нередко слагали тела, достигавшие нескольких метров в высоту и длину.

Онколиты отличаются от строматолитов желваковидной или неправильно-округлой формой. Размеры их изменяются от миллиметров до нескольких сантиметров. Они так же, как и строматолиты, являются продуктом жизнедеятельности сообщества цианобионтов и бактерий, возможно при участии других растительных микроорганизмов. Существуют с археозоя (3,7—3,5 млрд лет) по настоящее время.

Помимо строматолитов и онколитов в ископаемом состоянии сохраняются нити, органические оболочки и известковые чехлы. В большинстве случаев строгая принадлежность этих образований к цианобионтам не доказана.

НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. EUCARYOTA

(греч. *eu* — хорошо; *karyon* — ядро)

Надцарство Eucaryota
Царство Phyta
Царство Fungi
Царство Zoa

К эукариотам относятся растения, грибы и животные, состоящие из одной или множества клеток. Для эукариот характерно наличие ядра, ограниченного оболочкой. В хромосомах ядра заключена генетическая информация. Строение клетки эукариот у одноклеточных организмов чрезвычайно сложно, у многоклеточных, особенно у высших животных и растений, оно в результате специализации упрощается. Наименьшие размеры эукариот 10 мкм (одноклеточные простейшие), наибольшие — 33 м (длина китообразных) — 100 м (высота некоторых хвойных). Эукариоты появились в раннем протерозое, около 2 млрд лет т. н.

Надцарство эукариот объединяет три царства: растения (Phyta), грибы (Fungi) и животные (Zoa), отличающиеся друг от друга прежде всего способом «питания» (фотосинтез, автотрофия или гетеротрофия), процессами ассимиляции и диссимиляции и строением клеток (наличие или отсутствие целлюлозы, хлорофилла т. д.). Грибы, а также некоторые одноклеточные имеют смешанный набор признаков, что затрудняет их классификацию.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ. ФНУТА

(греч. *phyton* — растение)

Царство Phyta
Подцарство Thallophyta
Подцарство Telomorphyta

К царству растений относятся разнообразные неподвижные одно- и многоклеточные организмы с неограниченным верхушечным ростом, плотными целлюлозными оболочками клеток, а главное, обладающие автотрофным способом питания. Для автотрофных организмов характерно создание с помощью энергии света, поглощаемой хлорофиллом, органических веществ из неорганических — фотосинтез (греч. *photos* — свет; *synthesis* — соединение). Эти особенности позволяют проводить четкую границу между царством растений и царством животных. Только некоторые наиболее примитивные ядерные одноклеточные организмы (например, эвгленовые водоросли) занимают промежуточное положение между двумя царствами.

Схема строения клетки растений в упрощенном виде представляется следующим образом. Основное содержимое клетки — цитоплазма. В ней заключено ядро, несущее генетический аппарат, полости — вакуоли и органоиды. Применительно к растениям органоиды представляют собой разнообразные пластиды. Они являются самостоятельными внутриклеточными образованиями, ограниченными мембранами и различающимися между собой строением (форма, размеры,), окраской и функцией. По окраске (пигментам) выделяют зеленые пластиды — хлоропласты, желто-оранжевые и красные — хромопласты и др.

Клетка растений имеет обычно твердую оболочку, пронизанную порами. Оболочки клеток обладают способностью минерализовываться, пропитываясь лигнином, кремнеземом и т. д.

Растения, видимо, возникли почти одновременно с грибами — на уровне около 2 млрд лет, хотя достоверно известны с верхов венда. В царстве растений выделяют два подцарства: низшие растения (Thallophyta) и высшие растения (Telomorphyta), различающиеся между собой уровнями организации (наличие или отсутствие проводящей системы, эпидермиса, устьиц, минерального скелета и т. д.).

Образ жизни и условия обитания. Низшие растения объединяют в неформальную группу «Водоросли», т. е. в группу растений, растущих в воде. Современные водоросли обитают в разнообразных бассейнах: нормально-морских, солоноватоводных, с повышенной соленостью, пресноводных, горячих минерализованных источниках, а также в почве вплоть до гор и пустынь. Образ жизни водорослей в водоемах — бентосный или планктонный. Бентосные водоросли встречаются до глубин 130—200 м, а планктонные — в верхней толще пелагиали не ниже 200 м, что связано с фотосинтезом. Батиметрический предел существования разных водорослей в морских бассейнах не совпадает. Зеленые обитают на меньших глубинах, чем бурые, а красные водоросли встречаются вплоть до 200 м.

Высшие растения являются наземными, реже вторично-водными. Условия существования наземных растений гораздо более разнообразны, чем низших растений. Высшие растения встречаются практически на всех широтах в различных экологических обстановках от побережья до пустынь, от равнин до альпийских лугов вплоть до кромки горных ледников.

По жизненным формам среди наземных растений выделяют: травянистые, полукустарники, кустарники, деревья и лианы.

Сохранность ископаемых растений. От растений в ископаемом состоянии сохраняются, как правило, только отдельные его части: у водорослей — органические оболочки, минеральные скелетики, отпечатки слоевищ, а у высших растений — отпечатки листьев, нередко с эпидермально-кутикулярным слоем, стебли, стволы, корни, спорангии, стробилы, споры, пыльцевые зерна, семена, плоды, шишки и т. д. Разные части растений встречаются разрозненно, и объединить их в одно растение удается нечасто. В настоящее время основное внимание при изучении ископаемых растений обращено на эпидермально-кутикулярные исследования, диатомовый и спорово-пыльцевой анализы.

Изучение растений прошлого сталкивается еще с одним негативным явлением — отсутствием ископаемых растений многих фитоценозов. Так, ископаемая растительность высокогорий неизвестна. Наиболее часто встречается растительность побережий морских и пресноводных бассейнов, речных долин. Такая растительность обычно захороняется на месте произрастания, реже сносится течениями в устья рек. Неполнота сведений по листовой растительности компенсируется массовыми

находками спор и пыльцы, которые захороняются не только в местах обитания, но и разносятся ветром на далекие расстояния. Споры и пыльца по трещинкам пород могут проникать в более древние отложения и путать картину последовательности появления того или иного растения.

ПОДЦАРСТВО НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ.

THALLOPHYTA

(греч. *thallos* — зеленая ветвь)

Подцарство *Thallophyta*

Отдел *Dinophyta*

Отдел *Chrysophyta*

Отдел *Diatomeae*

Отдел *Phaeophyta*

Отдел *Rhodophyta*

Отдел *Chlorophyta*

Отдел *Charophyta*

Общая характеристика. Для низших растений характерно единое тело (слоевище, таллом), не разделенное на стебель, листья, и корни. К этой группе организмов относят водоросли, а до недавнего времени в нее включали также грибы, цианобионты и бактерии. Водоросли являются сборной группой одиночных и колониальных низших растений, живущих в воде, изредка в почве. Их размеры изменяются от нескольких микрометров до 60 м. У водорослей имеются фотосинтезирующие (хлорофилл) и окрашивающие пигменты: фукоксантин, каротин, ксантофилл, фикобилин, пироксил и др. Перечисленные пигменты выполняют и другие функции.

Водоросли размножаются бесполым и половым путем; половые клетки, имеющие минерализованные покровные образования, иногда сохраняются в ископаемом состоянии. Многие водоросли обладали способностью образовывать минеральный скелет (чехлы, оболочки). Наиболее древние достоверные находки встречены в отложениях верховенды.

В настоящее время выделяется от 7 до 12 отделов (типов)¹, которые различаются набором пигментов, числом клеток (одноклеточные и многоклеточные) и строением минерального скелета. Ниже рассмотрено семь отделов.

ОТДЕЛ (ТИП) ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ.

DINOPHYTA

(греч. *deinos* — страшный; *phyton* — растение)

Динофитовые (пирофитовые) водоросли, или перидиней, одноклеточные, редко многоклеточные. Они имеют обычно бурую, желтоватую, красноватую или зеленоватую окраску благодаря наличию пигмента пироксилла, а у некоторых и хлорофилла. Большинство — автотрофные, но имеются и гетеротрофные, последние занимают промежуточное положение между растениями и животными и нередко относятся к одноклеточным животным. Динофитовые водоросли обладают целлюлозным панцирем. Он состоит из двух-трех или множества покровных пластинок (рис. 27). Обычно на панцире имеются поперечная (горизонтальная) и продольная (вертикальная) борозды, в которых находились жгутики. Иногда борозды спирально завиваются. В неблагоприятных условиях образуются диноцисты. Диноциста представляет собой толстую органическую оболочку, в которой заключено клеточное содержимое панциря. Пластины панцирей при образовании диноцист разрушаются.

¹ Отделы по своему объему и содержанию соответствуют типам в царстве животных (см. табл. 2), поэтому нами принята сводная номенклатура: отдел (тип).

Динофитовые водоросли живут обычно в морях, значительно реже в пресных или солоноватых водах. Они ведут планктонный образ жизни: один из жгутиков сообщает поступательное, а второй — вращательное движение. При массовых скоплениях диноцист наблюдается «цветение» воды.

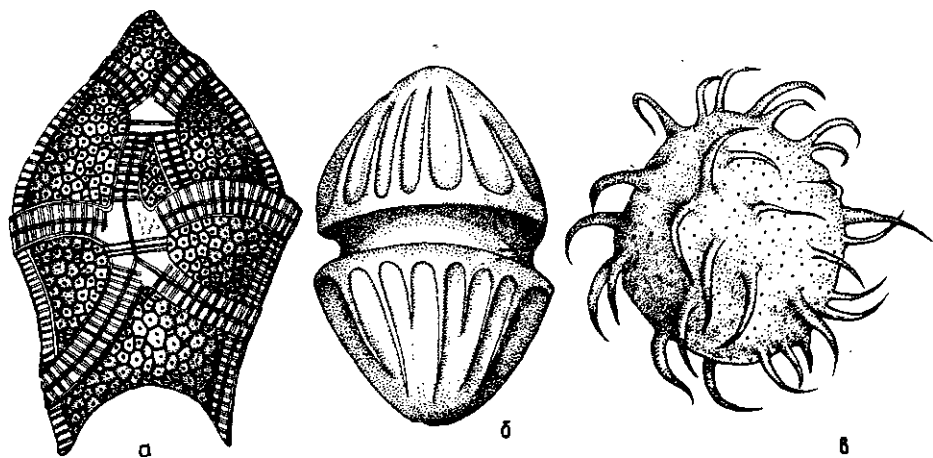


Рис. 27. Отдел Динофитовые водоросли (S?, T₂—Q)
а — Peridinium (K₂), б — Gymnodinium (K), в — Histrichodinium (K₂)

Динофитовые водоросли часто образуют симбиоз с радиолариями и особенно с кишечнополостными, способствуя интенсивному росту современных (видимо, так было и в прошлом) рифостроящих кораллов.

В ископаемом состоянии преимущественно встречаются диноцисты. Они известны в силуре и раннем девоне, а начиная с перми встречаются непрерывно по настоящее время. Диноцисты имеют большое стратиграфическое значение для мезокайнозоя, где по ним строят зональные шкалы. Панцири динофитов известны с перми, они встречаются в ископаемом состоянии гораздо реже диноцистов.

ОТДЕЛ (ТИП) ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ.

CHRYSORHUTA

(греч. *chryson* — золото; *phyton* — растение)

Золотистые водоросли одноклеточные, редко многоклеточные, имеющие золотисто-желтую или бурую окраску (пигмент — фукоксантин). Формы планктонные (фитопланктон), иногда прикрепленные, обитающие в пресных, реже в морских водоемах. Движение осуществляется с помощью одного-двух жгутиков и псевдоподий подобно многим простейшим, от которых их отличает способность к фотосинтезу. В ископаемом состоянии сохраняются кокколитофориды и кремневые жгутиковые — группы, различающиеся прежде всего строением и составом скелета. Их рассматривают в ранге от порядка до класса.

Кокколитофориды — микроскопические водоросли с двумя жгутиками, имеющие размеры не выше 30 мкм, живущие в морских, редко в пресноводных водоемах (рис. 28). Они обитают преимущественно в тепловодных бассейнах на глубинах до 150 м, входя в состав фито-

планктона, а точнее (благодаря мельчайшим размерам) — наннопланктона (греч. *nanpos* — карлик). Клетка окружена известковой сферой (коккосфера), состоящей из большого числа элементов — кокколитов (греч. *kokkos* — зерно). После гибели растения и оседания на дно коккосфера обычно распадается на отдельные элементы и входит в состав карбонатных илов, причем на глубинах свыше 4000 м происходит растворение карбонатов.

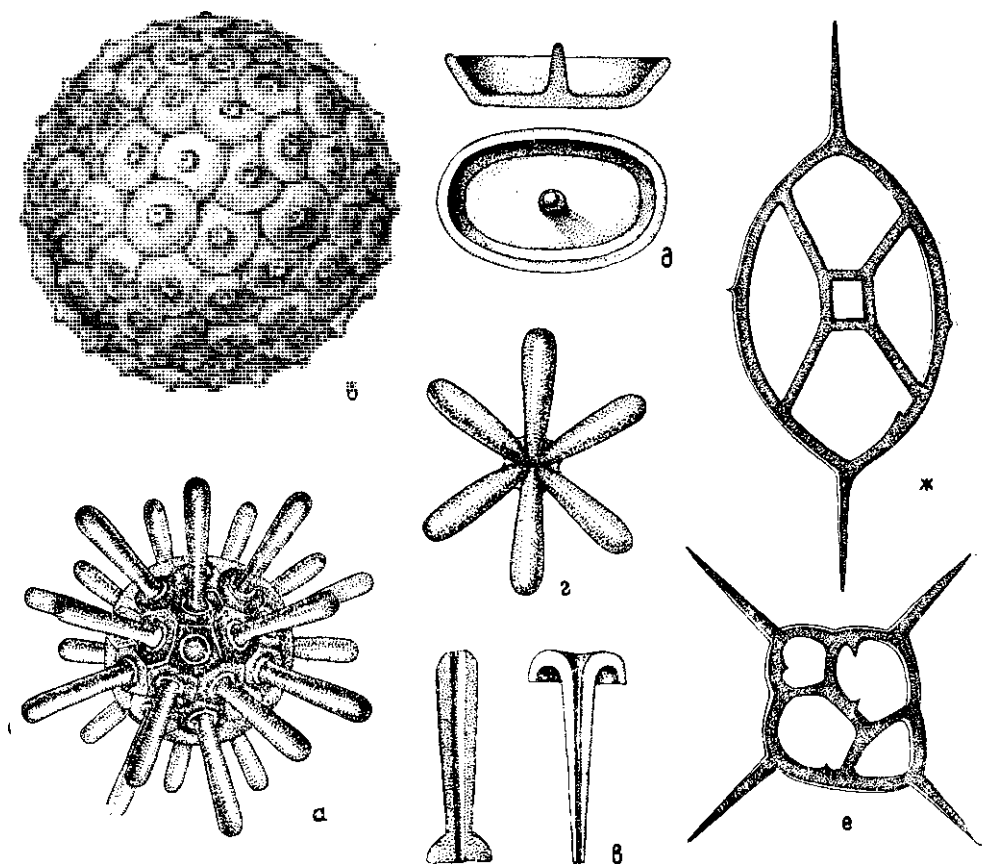


Рис. 28. Отдел Золотистые водоросли (Т—Q)
а—д — кокколитофориды: а — *Rhabdosphaera*, б — *Umbricosphaera*, в—д — элементы известковых пластин панциря; е, ж — кремневые жгутиковые: е — *Dictyocha* (К—Q), ж — *Distephanus* (P₂—Q)

Кокколитофориды существуют с триаса, как породообразователи они приобретают роль начиная с мелового периода, слагая до 90% писчего мела. В последние годы они используются для зонального расчленения юрских, меловых и более молодых отложений. Благодаря тому что кокколитофориды являются организмами теплолюбивыми, их количественное распределение по разрезу позволяет судить об интервалах потепления и похолодания.

Кремневые жгутиковые (или силикофлагелляты) имеют меньшее значение, чем кокколитофориды. Они тоже морские планктонные фор-

мы, имеющие один жгутик и псевдоподии, среди них известны и теплолюбивые и холоднолюбивые формы. Внутренний кремневый скелет представляет собой каркас из одного или двух округлых либо угловатых колец (рамок) с перекладинами (см. рис. 28). Кремневые жгутиковые существую с мела по настоящее время, их максимальное разнообразие приурочено к миоцену.

ОТДЕЛ (ТИП) ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ. DIATOMEAE (BACILLARIOPHYTA)

(греч. *diatome* — расщепление надвое)

Диатомовые водоросли — одиночные, редко колониальные микроскопические (0,75 мкм — 2 мм) организмы бурого цвета (пигмент — фукоксантин). Они широко представлены в планктоне, реже бентосе морских и пресных водоемов, некоторые обитают в почве; современные диатомовые предпочитают приполярные и арктические бассейны.

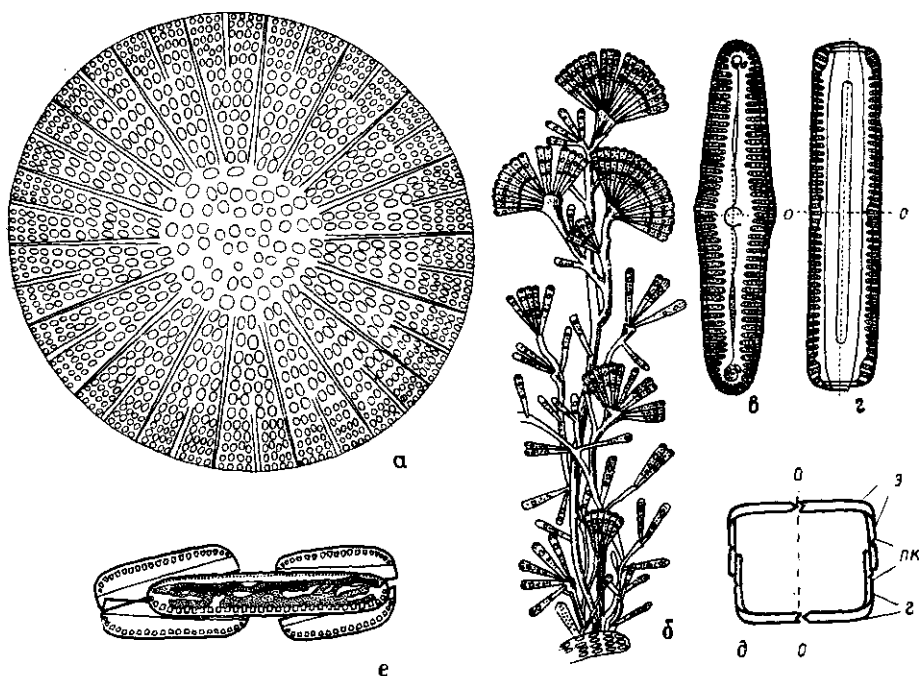


Рис. 29. Отдел Диатомовые водоросли (К—Q)
а — *Arachnoidiscus* (P—Q); б — *Licmophora* (Q); в—д — *Pinnularia* (P₃—Q):
в — вид со створки, г — вид с пояса, д — поперечный разрез; е — *Surirella* (N—Q), момент размножения. г — гипотека, оо — морфологическая ось клетки, пк — поясковое кольцо, э — эпитека

Клетка располагается внутри кремневого двустворчатого панциря, что определило название Diatomeae. Панцирь состоит из двух элементов, наподобие коробки с крышкой, из которых один (крышка) всегда крупнее другого и несколько его перекрывает (рис. 29). В панцире различают диск (основание створки) и пояс (боковые стороны). По форме диска выделяют два класса: пеннатные и центрические. Пеннатные

диатомеи обладают двусторонней симметрией. Их форма удлинненно-овальная, игловидная, обычно присутствует срединное щелевидное отверстие (шов). Центрические диатомеи характеризуются радиальной симметрией. Их форма округлая, треугольная, звездчатая. Со стороны пояса все диатомовые имеют палочковидную (удлинненно-прямоугольную) форму, что определило второе название этого типа — *Bacillariophyta* (лат. *bacillus* — палочка).

Створки пронизаны многочисленными крупными и мелкими отверстиями, имеющими гладкие или скульптурные ободки. Расположение отверстий и детали скульптуры в сочетании с формой створок создают исключительное разнообразие диатомовых, среди которых насчитывается до 300 родов и свыше 12 тысяч современных и ископаемых видов.

Диатомовые размножаются половым и бесполом путем. Несколько бесполок поколений приводят к уменьшению размеров особей. При таком делении створки с содержимым клетки разделяются и расходятся в стороны, далее достраивается вторая (и всегда меньшая) створка. Прежние размеры створок восстанавливаются при половом размножении.

Диатомовые являются пороодообразующими организмами: оседая после гибели растения на дно (чаще всего в виде изолированных створок), они дают начало кремневым илам, а в ископаемом состоянии — кремневым породам (диатомитам, трепелам, опокам и т. д.). В этих осадках и породах наряду с диатомовыми, но в подчиненном количестве встречаются кремневые жгутиковые, о которых говорилось выше.

Диатомовые — центрические — появились в мелу (сведения о юрских находках недостоверны), а пеннатные — в палеогене, причем только в среднем палеогене они освоили пресноводные бассейны, а до этого существовали исключительно в морях. Диатомовые имеют большое стратиграфическое значение (диатомовый анализ) и используются для зонального расчленения молодых отложений (начиная с неогена), в частности северных частей Тихого океана, где для этого интервала установлена последовательность свыше 20 диатомовых зон. Диатомовые особенно важны как показатели фаций (озерные, речные и т. д.).

ОТДЕЛ (ТИП) БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ. РНАЕОРНУТА

(греч. *phaios, phaeos* — темный; *phyton* — растение)

Бурые водоросли — наиболее сложно организованные многоклеточные организмы среди царства низших растений. Их название обусловлено наличием желто-бурого пигмента (фукоксантина).

В настоящее время бурые водоросли обитают в морских, очень редко в пресных бассейнах. Наиболее крупные из них (ламинариевые) достигают в длину 60 м, многие отрываются от дна и дают огромные плавающие скопления (например, род *Sargassum*, от которого произошло название «Саргассово море»). Для бурых водорослей характерна специализация отдельных участков таллома (слоевища), внешне напоминающих «корни», «стебель» и т. д. Обычно имеются воздушные пузыри. Центральная часть слоевища сложена клетками, приспособленными для выполнения проводящих функций, наподобие проводящих тканей высших растений. Половое и бесполое поколение ритмично сменяют друг друга, что также свойственно высшим растениям. Все перечисленные признаки долгое время рассматривались как доказательство происхождения высших растений от бурых водорослей. Этому проти-

воречит то, что отпечатки и реже слоевища бурых водорослей встречаются начиная с палеогена. Указания на более древние находки (например, *Vendotaenida*) в большинстве случаев не достоверны и чаще всего представляют собой следы ползания червей или других донных животных.

ОТДЕЛ (ТИП) КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ. RHODOPHYTA

(греч. *rhodon* — роза; *phyton* — растение)

Красные водоросли — многоклеточные (наиболее примитивные — одноклеточные) растения, они имеют окраску от желто-красной до голубоватой и зеленой (сочетание пигментов фикобилина, фукоксантина, каротина, ксантофилла). В противоположность другим водорослям их споры и гаметы не несут жгутиков. Бесполое размножение осуществляется с помощью тетраспор, которые могут погружаться внутрь слоевища (рис. 30). Слоевища некоторых красных водорослей (10% современных

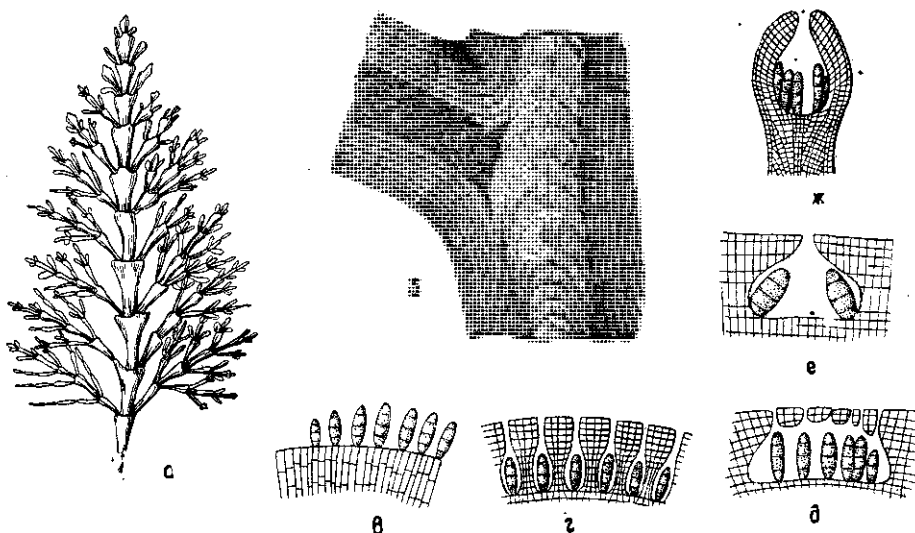


Рис. 30. Отдел Красные водоросли (Э—Q)
а — *Corallina* (К—Q); б — *Lithothamnium* (К—Q); в—ж — схема расположения тетраспор у различных родов

форм) обладают способностью обызвестляться и сохраняться в ископаемом состоянии. Красные водоросли живут в основном в морских, реже в пресных водоемах и в почве, предпочитая тепловодные бассейны с нормальной соленостью. По сравнению с другими водорослями они распространены до наибольших глубин сублиторали.

Красные водоросли известны с кембрия по настоящее время, их расцвет приходится на мезозой и кайнозой; многие из них участвуют в образовании коралловых построек.

ОТДЕЛ (ТИП) ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ. CHLOROPHYTA

(греч. *chloros* — зеленый; *phyton* — растение)

Зеленые водоросли — одно- или многоклеточные организмы, имеющие достаточно сложное строение и, видимо, давшие начало высшим растениям. Их слоевище простое или разветвленное, обычно многослойное. Сходство с высшими растениями проявляется прежде всего в наличии тех же пигментов (хлорофилл, каротин, ксантофилл и др.) и правильном чередовании полового и бесполого поколений. Цвет зеленый, иногда красноватый. Это процветающая группа водорослей, насчитывающая 400 родов и около 15 000 видов.

В настоящее время зеленые водоросли обитают в пресных, реже морских водоемах; некоторые приспособились к жизни в почвах или на стволах деревьев; нередко являются симбионтами животных; в массовом количестве приводят к цветению воды. Их размеры изменяются от 1—2 мкм до 0,5—1 м в длину.

Наиболее удивительны мутовчатые сифоней (порядок *Dasycladales*¹), имеющие размеры до 0,5 м и состоящие из одной клетки с центральной осью и многочисленными мутовчато расположенными простыми или разделенными ветвями. И центральная ось, и боковые ветви обызвествляются, образуя различные по форме чехлы с многочисленными отверстиями (рис. 31). Мутовчатые сифоней известны с кембрия

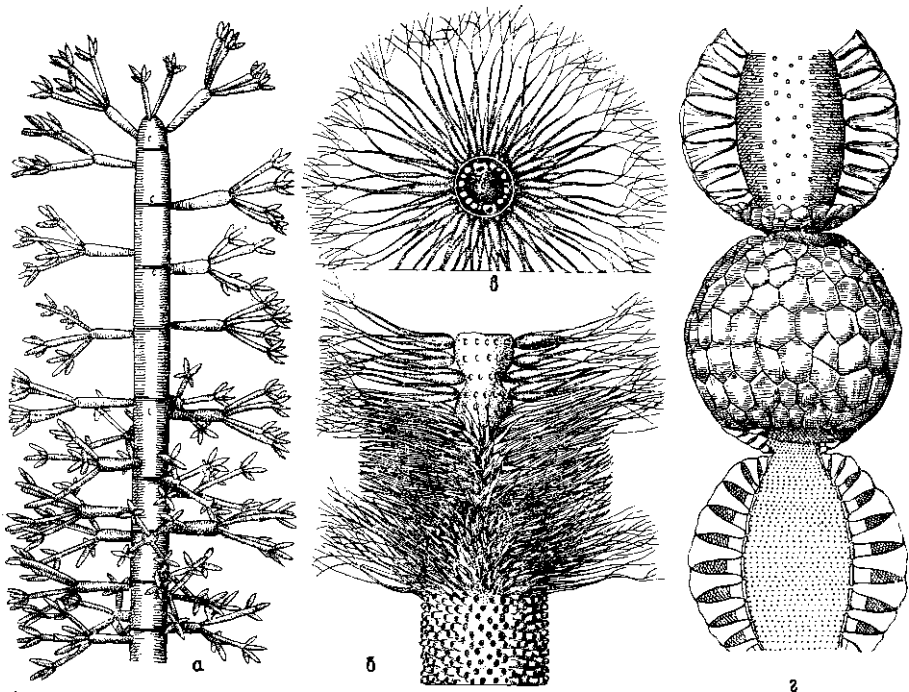


Рис. 31. Отдел Зеленые водоросли (Є—Q)

а — *Primoscorallina* (O); б, в — *Diplopora* (T); б — реконструкция, в — вид в плане;
г — *Mizzia* (P)

¹ Ботаническому таксону «порядок» соответствует зоологический таксон «отряд» (см. табл. 2).

и по настоящее время; особенного разнообразия они достигли в триасе Альп, являясь в тот период рифостроителями. Современные формы преимущественно пресноводные, реже морские, где они растут на глубинах до 50—60 м.

Большой интерес в качестве порообразователей представляет ордовикский род *Gloeocarpomorpha*, скопления которого дали начало горючим сланцам Эстонии — кукурситам. Систематическое положение этого рода спорно, многие относят его к *Cyanobionta*.

Условно к зеленым водорослям причисляют девонские шаровидные образования (*Eovolvox*), которые сравнивают с современной зеленой водорослью вольвокс. Еще более условно отнесение к этому отделу докембрийских шарообразных *Eosphaera*, чаще причисляемых к прокариотам (см. рис. 25).

С зелеными водорослями в настоящее время сближают класс *Ressaculita*, который рассмотрен среди групп неясного систематического положения (см. рис. 261).

Таким образом, зеленые водоросли, несомненно, существовали с кембрия, указания на более ранние находки в значительной мере условны.

ОТДЕЛ (ТИП) ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ. СНАРОРНУТА

(лат. *chara* — дикая капуста, полевой тмин; греч. *phyton* — растение)

Харовые водоросли — многоклеточные организмы, произошедшие от зеленых водорослей, с которыми их иногда объединяют. Слоевища харовых имеют признаки сходства с высшими растениями, в частности, членистые слоевища, мутовчатые ответвления («листья») напоминают хвощи. Размножение вегетативное или половое.

Харовые живут в пресных водоемах либо опресненных лагунах, образуя обширные заросли. Известно 6 родов и около 300 видов. Размеры от 20—30 см до 1—2 м.

Харовые появились в верхах силура и существуют поныне. В ископаемом состоянии нередко сохраняются обызвестленные женские половые клетки — *оогонии* (рис. 32). Массовые скопления обызвестленных оогоний создают породы, называемые «харовый туф», или «харацит».

ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ. ТЕЛОМОРНУТА

(греч. *telos* — конец)

Подцарство *Telomophyta*
Отдел *Rhyniophyta*
Отдел *Lycopodiophyta*
Отдел *Equisetophyta*
Отдел *Polypodiophyta*
Отдел *Gymnospermae*
Отдел *Angiospermae*

Подцарство высших растений характеризуется тремя основными особенностями: 1 — тело растений расчленено на корень, стебель и листья; 2 — специализация клеток приводит к образованию различных тканей (проводящих, покровных, механических и основных); 3 — жизненный цикл представлен закономерным чередованием двух поколений (полового и бесполого) при преимущественном доминировании одного из них.

Функции корня, стебля и листьев общеизвестны. *Корень* закрепляет растение на субстрате и снабжает его питательными веществами и

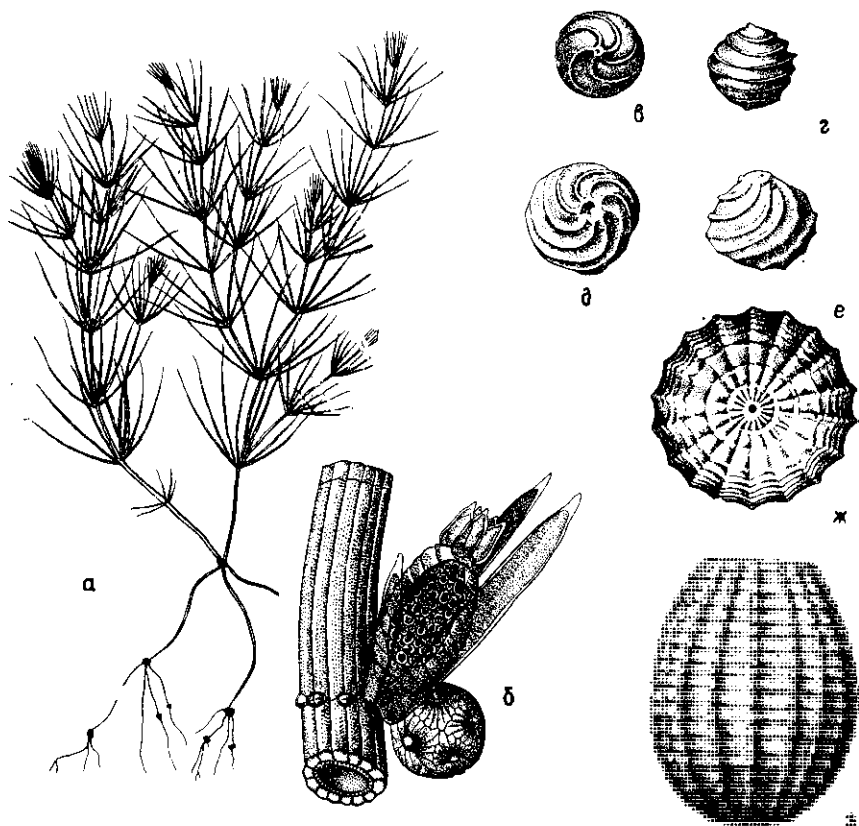


Рис. 32. Отдел Харовые водоросли (S_2-Q)
а—г — Chara (P_2-Q): а — общий вид, б — часть водоросли с антеридием и оогонием, в, г — оогонии; д—з — оогонии; д, е — Trochiliscus (D), ж, з — Sycidium (D_2-C_1)

водой. *Стебель* — осевая часть растения — тоже выполняет две основные функции: опорную и проводящую, а также несет побеги, листья, органы спороношения, а у покрытосеменных растений цветки. У некоторых растений стебель растет в толщину и в этом случае называется *стволом*. *Листья* выполняют три основные функции: фотосинтеза, газообмена и испарения воды растением. В большинстве случаев лист представляет собой пластинку, достигающую у некоторых пальм до 25 м. Эти три основные части растения образованы тканями, отличающимися строением и функциями.

Проводящая ткань осуществляет перемещение вверх (от корней к листьям) воды и питательных веществ — *ксилема* и транспортировку продуктов фотосинтеза в противоположном направлении — *флоэма*. Ксилема (древесина) сложена удлиненными трубками — *трахеидами*, длина которых колеблется от 1 до 5 мм. У покрытосеменных (цветковых) растений трахеиды заменяются *сосудами*, возникшими в результате срастания нескольких клеток и исчезновения перегородок между ними. Сосуды во много раз длиннее трахеид. Флоэма (луб) у всех высших растений состоит из *ситовидных трубок*. Перемещение воды и минеральных питательных веществ сопровождается растяжением и сжатием трахеид и сосудов. Это обусловило появление разнообразной

скульптуры, возникшей за счет чередования утолщенных и неутолщенных участков трахейд.

Проводящие пучки, нередко в сочетании с механической тканью, слагают осевую центральную часть стебля, получившую название *стебла*. Выделяется несколько типов стел, среди которых можно выделить различные варианты. На рис. 33 показаны пять основных типов. У древесных высших растений флоэма окружает ксилему, и они образуют единый осевой комплекс (*протостела*). *Актиностела* отличается от протостелы звездчатым расположением ксилемы. Возникновение сердцевинны приводит к формированию *сифоностелы*. Для *диктиостелы* характерно наличие немногочисленных обособленных участков ксилемы, окруженных флоэмой. *Эвстела* представлена множеством изолированных проводящих пучков, расположенных вокруг центральной полости; *атактостела* отличается рассеянным расположением проводящих пучков и в сердцевине и в коре.

Покровная ткань (*эпидермис*) сложена плотно расположенными клетками и защищает растение от механических повреждений, а также от излишнего испарения и перегрева. Газообмен и испарение влаги осуществляются через устьица — отверстия в эпидермисе, которые с двух сторон ограничены двумя клетками дуговидной формы.

Механические ткани состоят из клеток, которые способствуют прочности растения в целом и обеспечивают сопротивление механическим воздействиям (например, изгибание ствола дерева).

Основная ткань занимает пространство между названными видами тканей. Она состоит из клеток, имеющих по всем направлениям равные размеры и способных изменять свои функции. Главное свойство основной ткани — способность синтезировать и запасать органические вещества. Из основной ткани иногда отдельно выделяют *образовательную ткань* — *меристему* (греч. meristos — делимый), которая осуществляет рост растения. Увеличение стебля в высоту и удлинение корня происходят за счет верхушечных конусов нарастания. Это первичный рост. Утолщение стебля и «вторичный рост» являются функцией *камбия*. Последний представляет собой один ряд клеток, который располагается в проводящем пучке на границе ксилемы и флоэмы.

Особенность высших растений — резкое преобладание одного поколения над другим — можно хорошо проиллюстрировать на папоротниках. Всем хорошо знакомое растение в действительности представляет *бесполое поколение* — *спорофит*. На нем созревают споры, дающие начало *половому поколению* — *гаметофиту*, продуцирующему половые продукты, из которых вновь развивается спорофит. Рассмотрим этот процесс подробнее. На нижней стороне папоротника нередко можно наблюдать группы *спорангиев*, в которых созревают споры. Спорангии иногда группируются в *сорусы* или срастаются вместе, давая *синангии*. На нижней стороне листа спорангии могут быть защищены особым образованием — *индузием*. *Спора* — это клетка, служащая для размножения и сохранения вида; она в большинстве случаев покрыта плотной защитной оболочкой. Споры имеют различную форму, их размеры изменяются от 3—5 до 25—50 мкм, а поверхность нередко несет разнообразную скульптуру. В отличие от низших растений споры высших растений не имеют жгутиков; при созревании они, прежде чем попасть в почву, могут быть перенесены ветром или водой иногда на значительное расстояние.

Гаметофит (за исключением мхов) представляет собой *заросток* — маленькую пластинку сердцевидной формы размером от долей миллиметра до 3 см. На заростке формируются *архегонии* — женские поло-

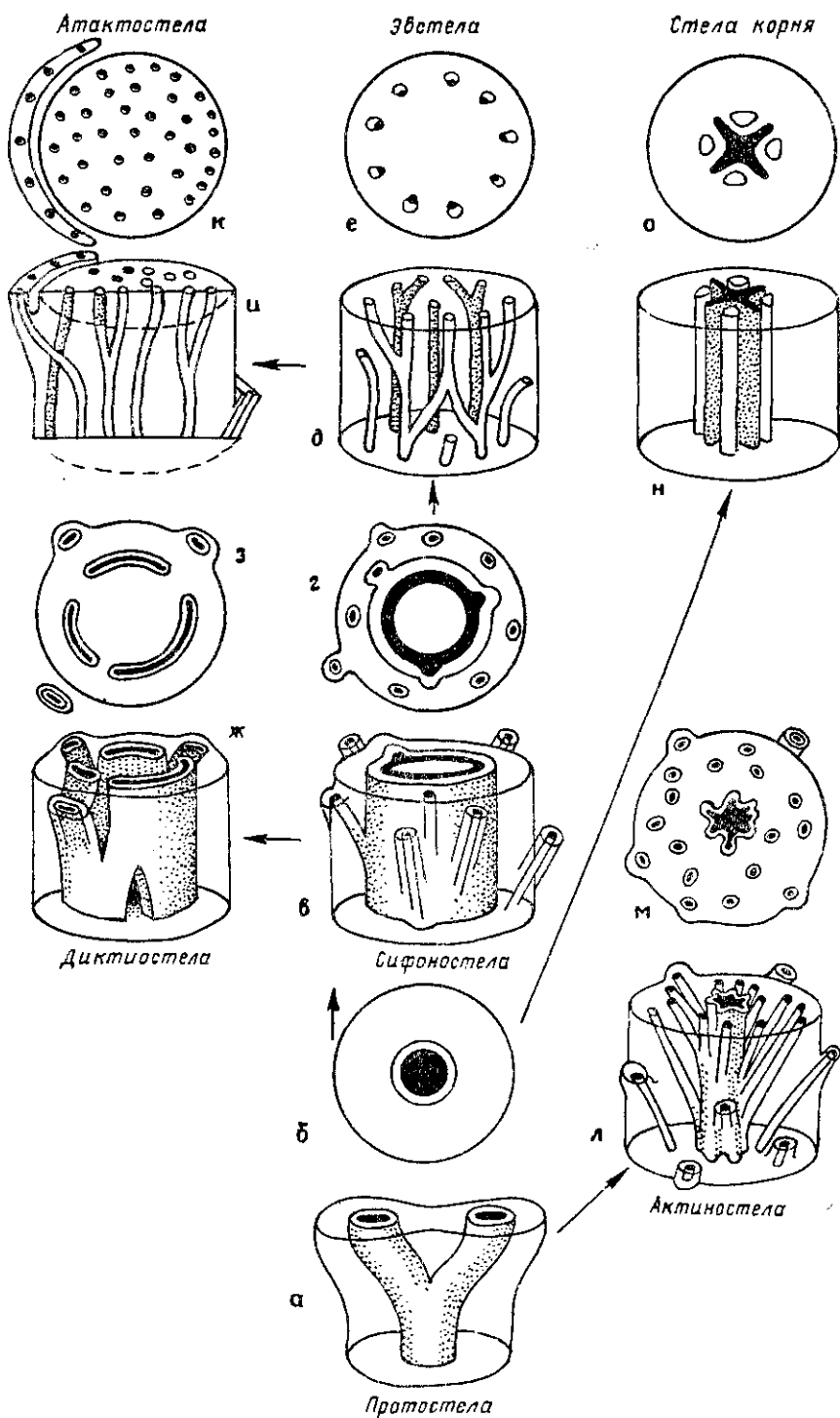


Рис. 33. Типы стел и их эволюция
а, в, д, ж, и, л, н — объемные реконструкции; б, г, е, з, к, м, о — поперечные разрезы. Черным показана ксилема (Биологический словарь, 1986)

вые органы, в которых развиваются яйцеклетки, и *антеридии* — мужские половые органы, в которых созревают сперматозоиды. Оплодотворенная яйцеклетка после прорастания дает спорофит.

Высшие растения, у которых процесс размножения происходит так, как описано выше, получили название споровых. Их противопоставляются растения, размножающиеся с помощью семян, что отражает более высокий этап в эволюции растений.

В настоящее время общепризнанная система высших растений отсутствует. Ниже рассмотрены четыре отдела споровых растений (риниофиты, плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные) и два отдела семенных растений (голосеменные и покрытосеменные).

Описание мохообразных опущено, так как находки их в ископаемом состоянии достаточно редки по сравнению с растениями других отделов. Эти внешне всем хорошо знакомые небольшие растения резко отличаются от остальных высших растений отсутствием корней, слабым развитием проводящей системы и преобладанием гаметофита над спорофитом. Мохообразные появились в карбоне; в настоящее время разнообразные мхи, обитающие на болотах, дают основу торфяникам.

ОТДЕЛ (ТИП) РИНИОФИТЫ. RHYNIOPHYTA

(*Rhynia* — название рода; греч. *phyton* — растение)

Риниофиты представляют собой первые наземные растения, которые имеют ряд примитивных особенностей (рис. 34). Это были растения травянистого облика высотой от 20 до 70 см. Стебель неоднократно дихотомически ветвящийся, обычно голый. Проводящий пучок располагается в центре (протостела), в нижней части стебля иногда сифоностела. Настоящие корни и листья у них отсутствовали. Роль корней выполняла разветвленная подземная часть стебля. Функцию фотосинтеза осуществляли зачаточные листья — филлоиды, представляющие собой выросты эпидермиса. Настоящие листья высших растений, видимо, возникли путем срастания ветвящихся конечных частей — *теломов*. Риниофиты размножались с помощью спор. Спорангии имели преимущественно удлинненную веретеновидную форму и занимали конечное (прямостоящее или наклонное) положение на ответвлениях стебля (побегах).

Остатки риниофитов фрагментарны, чаще всего это отпечатки дихотомически ветвящихся побегов, значительно реже органов спороношения и участков стебля, сохранивших элементы стелы. Изредка скопления кутинизированных побегов образуют прослой углей (девонские отложения Кузбасса). Фрагментарность находок определила то, что к одному таксону относились части различных растений и наоборот. Долгое время описанную группу называли псилофитами; от этого названия пришлось отказаться, так как под названием *Psilophyton* оказались объединены части различных растений. Не совсем удачным является и название «риниофиты», ибо объем и точное систематическое положение рода *Rhynia* не являются точно определенными. Существует и третье название — *Propteridophyta* (допапоротники), отражающее примитивность строения этих растений: нет корней, нет настоящих листьев, листовидные выросты не имеют проводящих пучков, расположение органов спороношения на концах побегов.

Происхождение и эволюция риниофитов не достаточно ясны. Они возникли в середине силура и вымерли в конце девона, расцвет этой группы приходится на ранний и средний девон. Риниофиты начали осваивать сушу около 400 млн лет назад, они могли расти в прибреж-

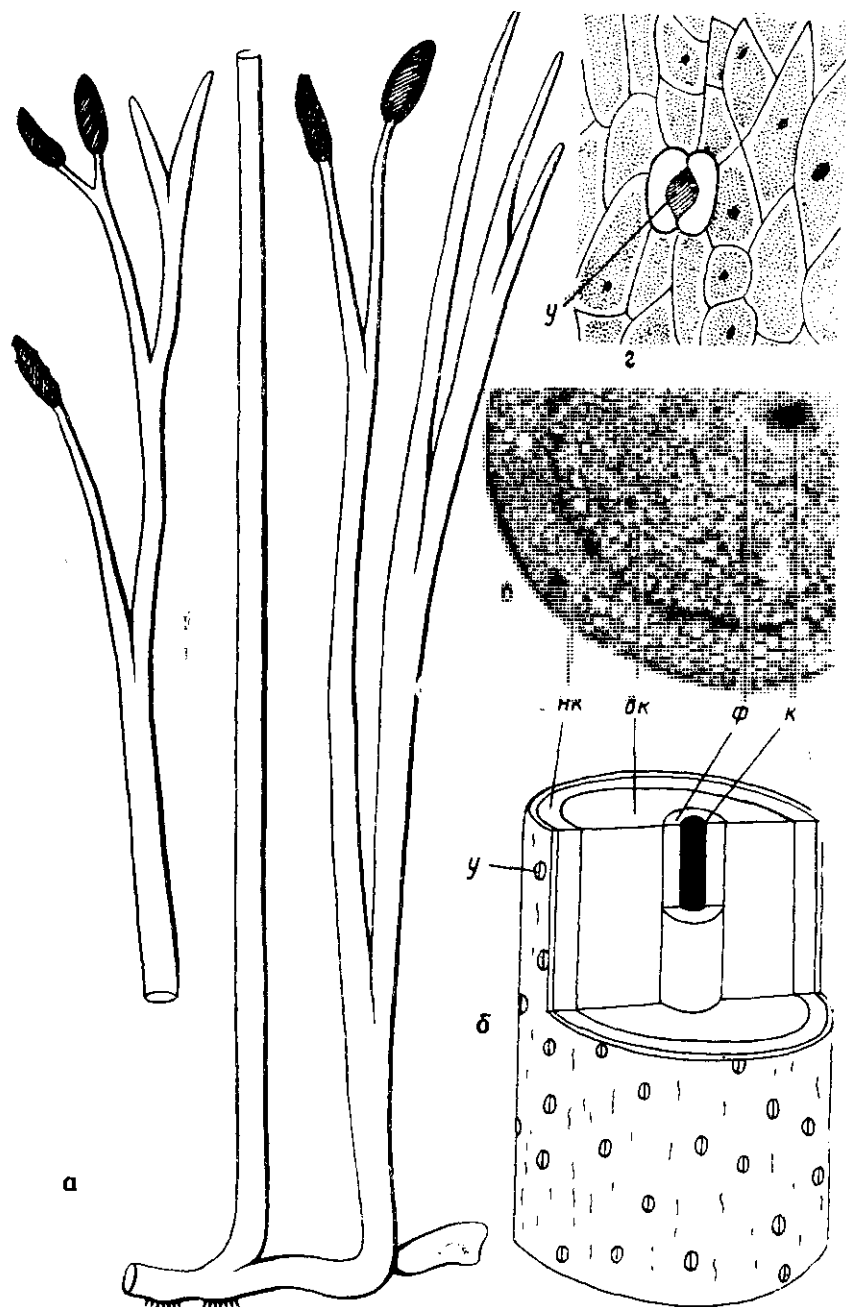


Рис. 34. Отдел Риниофиты (S_2-D)
 а — внешний вид; б — схема строения стебля, ксилема зачернена; в — поперечный разрез стебля; г — внешняя поверхность, вк — внутренняя жора, к — ксилема, нк — наружная жора, у — устьице, ф — флоэма
 (б — Мейен, 1987)

ных частях водоемов, частично располагаясь в воде. До полного освоения суши было еще далеко, но по своей значимости это один из основных эволюционных рубежей в жизни растений. В целом для силура и начала девона характерно удивительное однообразие наземной растительности. По сравнению с другими типами водных и наземных растений риниофиты были очень недолговечны. Они дали начало другим отделам высших растений, однако не всегда представляется возможным проследить конкретные филогенетические ряды.

ОТДЕЛ (ТИП) ПЛАУНОВИДНЫЕ. ЛЫСОРОДИОРНУТА

(*Lycopodium* — плаун; греч. *phyton* — растение)

Отдел *Lycopodiophyta*
Порядок *Drepanophycales*

Порядок
Protolpidodendrales
Порядок *Lepidodendrales*
Порядок *Lycopodiales*
Порядок *Selaginellales*

Отдел плауновидных включает низкоорганизованные высшие растения, произошедшие от риниофитов. Вымершие плауновидные были представлены деревьями и кустарниками и играли существенную роль во флоре позднего палеозоя. У каменноугольных и пермских деревьев ствол достигал 40 м в высоту и 2 м в поперечнике. Он дихотомически ветвился, и создавалась широкая крона; в редких случаях ветвление отсутствовало. В современной флоре известны только травянистые формы, к которым относится плаун.

У плауновидных хорошо развит стебель (ствол), имеющий проводящую систему типа актиностелы либо сифоностелы. Примитивность их строения проявляется в первую очередь в строении листовидных образований — филлоидов, которые подобны таковым у риниофитов. Филлоиды обычно мелкие, узкие, удлинённые. Отпечатки «листьев» игольчатой формы, с трудом отличимы от подобных образований хвойных. Органы размножения (спорофиллы со спорангиями) обычно имеют компактное расположение, образуя стробил, реже спорангии находятся в пазухах или на поверхности листьев. Споры разных или равных размеров. В ископаемом состоянии сохраняются отпечатки коры, листьев, стволы, изредка органы спороношения.

При разделении плауновидных на порядки стремятся исходить из родственных связей внутри отдела. Однако не всегда можно уверенно проследить конкретные филогенетические ряды и поэтому на практике приходится в первую очередь использовать два признака: 1) равно- или разноспоровость, 2) наличие или отсутствие лигулы. Лигула представляет собой язычок, расположенный в основании листа или в его пазухе. Равноспоровые плауновидные, за редким исключением, не имели, а разноспоровые имели лигулу. Ниже рассмотрены пять порядков: *Drepanophycales* ($S_2?$, D), *Protolpidodendrales* (D_{1-2}), *Lepidodendrales* (D_3-T_1), *Lycopodiales* (D_2-Q), *Selaginellales* (C—Q).

Плауновидные, по-видимому, появились в позднем силуре, их расцвет приходится на каменноугольный и пермский периоды, до настоящего времени дожили *Lycopodiales* и *Selaginellales*.

Порядок *Drepanophycales* охватывает наиболее древних плауновидных, которые, видимо, возникли от риниофитов в позднем силуре. Это были кустарниковые растения, не превышавшие в высоту 1 м (рис. 35). Стела просто устроена: актиностела, в нижней части ствола иногда сифоностела, ксилема всегда имеет звездчатое очертание. Стебель дихотомически разветвленный, мелкие тонкие игольчатые филлоидные образования располагаются незакономерно. Округлые или удлинённые спорангии находятся на верхней поверхности филлоидов либо

углублены в их пазухах. Подземная часть стебля ориентирована горизонтально. Дрепанофиковые известны из отложений девона, видимо, они появились в позднем силуре. Иногда с ними сближают кембрийский род *Aldanophyton*. Находки этого рода приурочены к битуминозным известнякам, которые могли образовываться только вдали от берега, и поэтому сомнительно, что *Aldanophyton* мог принадлежать высшим растениям. Сейчас начинают оспаривать и силурийские находки дрепанофиковых, тем самым ограничивая интервал их существования только девоном.

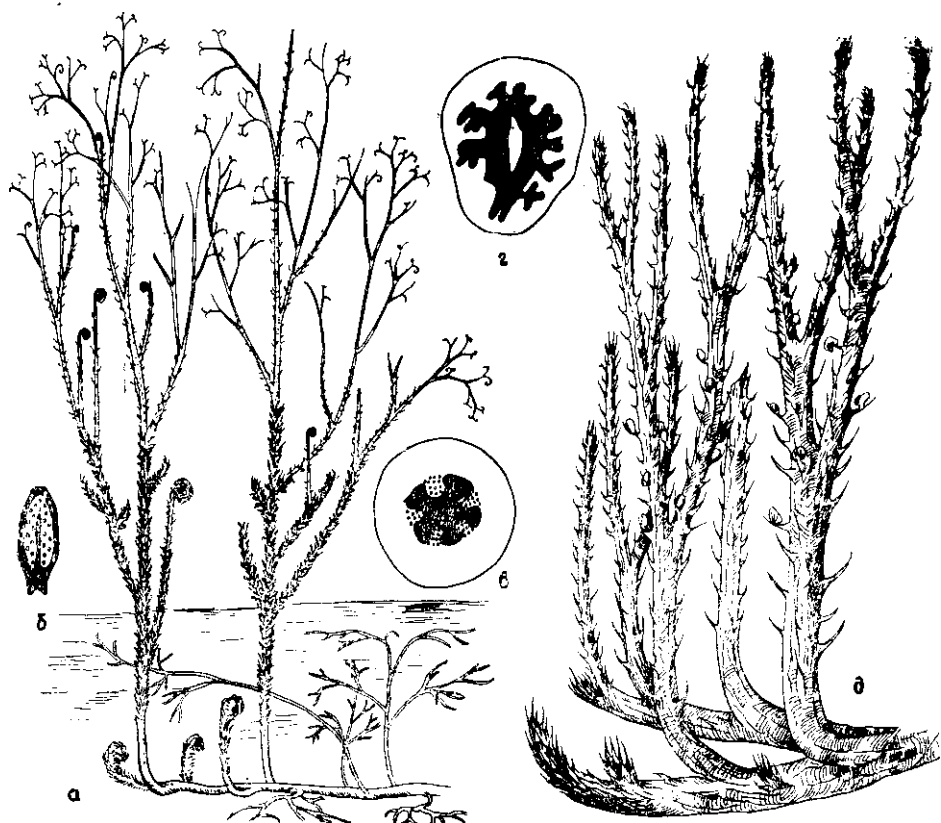


Рис. 35. Порядок Drepanophycales (S_2^2 , D)
а—г — *Asteroxylon* (D_2): а — реконструкция, б — продольный разрез спорангия, в, г — поперечный разрез стебля; д — *Drepanophycus* (D), реконструкция

Порядок *Protolepidodendrales* (греч. *protos* — первый; *Lepidodendrales* — название одного из порядков плауновидных) включает небольшую группу ранне-среднедевонских травянистых растений (рис. 36). Вильчатые или пятилопастные филлоиды имеют закономерное спиральное расположение. При отпадении филлоидов остаются возвышения — подушечки. Имелась небольшая лигула — язычок. Подземная часть стебля ориентирована горизонтально. Спорангии располагались на верхней поверхности филлоидов, иногда спорофиллы группировались в фертильные зоны. Споры равных размеров. Протолепидодендровые находятся на более высокой ступени развития, чем дрепанофиковые.

Правильное расположение листьев, наличие лигулы и листовых подушек сближает их с порядком лепидодендровых.

Порядок *Lepidodendrales* (греч. *lepis*, род. п. *lepidos* — чешуя; *dendron* — дерево) наиболее значительный из всех порядков плауновидных. К нему относятся вымершие крупные древесные растения, до-

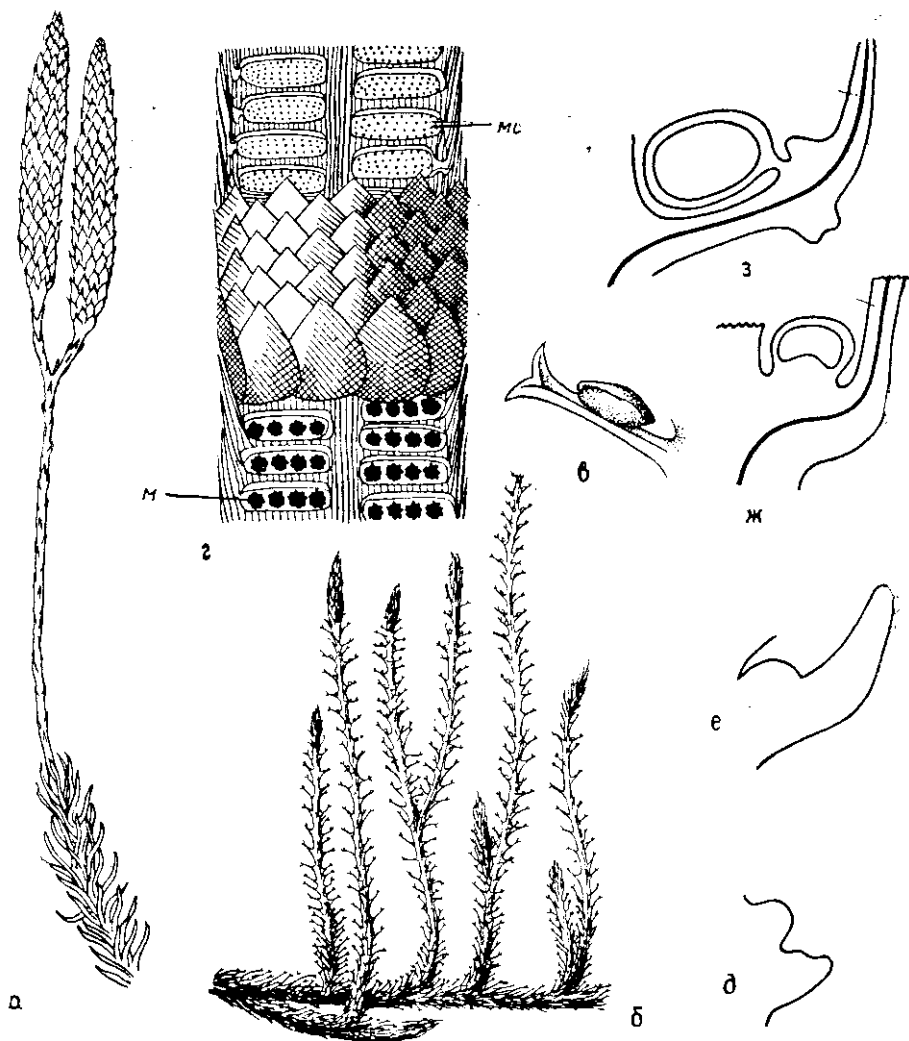


Рис. 36. Отдел Плауновидные ($S_2?$, D—Q)

а — плаун, веточка с двумя спороносными колосками; б, в — *Protolopidodendron* (D_2); б — реконструкция, в — филлоид со спорангием; г — схема продольного разреза стробила; д—з — схема формирования спорангиев. ж — мегаспорангии, мс — микроспорангии

стигавшие в поперечнике до 2 м и в высоту 35—40 м (рис. 37). Стволы лепидодендровых нередко дихотомически ветвятся наверху, создавая широкую крону, несущую удлиненные, обычно линейные филлоиды и органы спороношения. Функцию корней выполняла нижняя подземная часть ствола, которая многократно дихотомически ветвилась, образуя так называемые *стигмари*.

Ствол лепидодендроновых имел толстую кору и тонкий проводящий пучок, устроенный преимущественно по типу прото- или сифоностелы (рис. 38). Наличие камбия определяет вторичный рост растения. Название порядка *Lepidodendrales* — чешуйчатые деревья или чешуедревы — обусловлено наличием определенного рельефа на поверхности ствола.

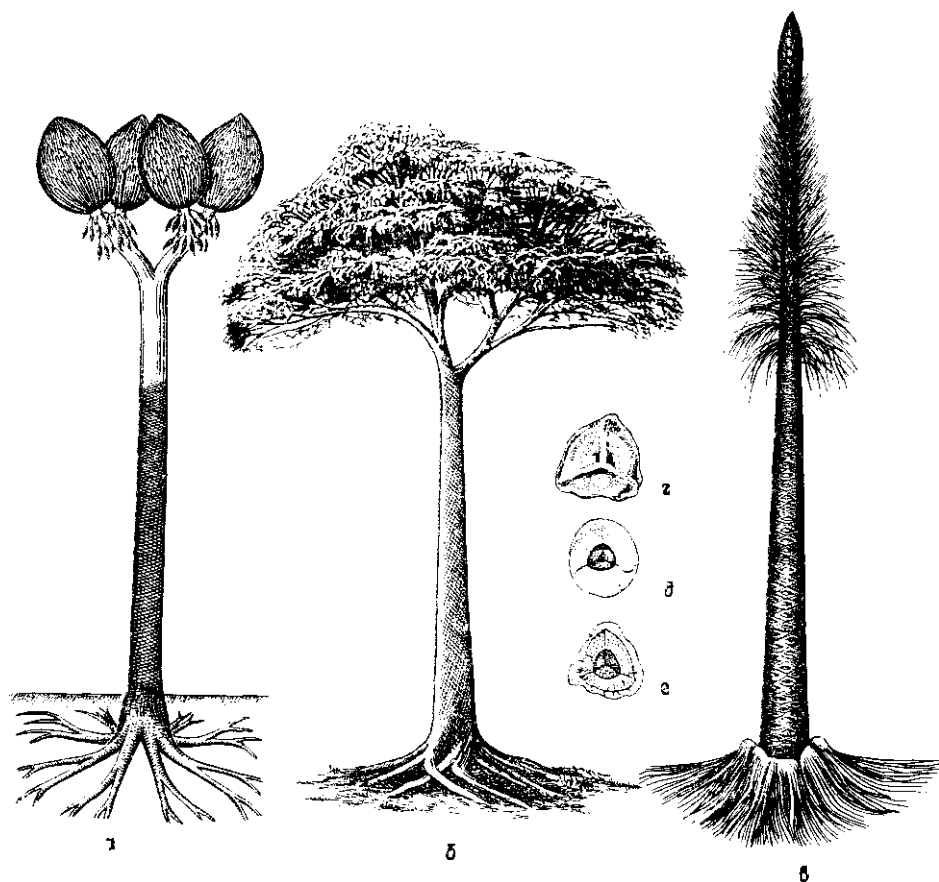


Рис. 37. Порядок *Lepidodendrales* (D_3-T_1)
а—в — реконструкция ископаемых деревьев: а — *Sigillaria* (C—P), б — *Lepidodendron* (C—P), в — *Pleuromeia* (T_1); г—е — споры ископаемых плауновидных

Происхождение закономерного, присущего лепидодендроновым рельефа, или скульптуры коры, поясним на примере рода *Lepidodendron*. Лепидодендрон представлял собой высокое дерево с широкой кроной. Филлоидные листья закономерно располагались на приподнятых участках ствола; по мере роста растения они опадали в нижней части дерева, продолжая появляться в его верхней части. Приподнятые участки ствола получили название *листовые подушки* (рис. 38). Закономерное расположение филлоидов определяло и закономерное расположение листовых подушек. Листовая подушка рода *Lepidodendron* имеет форму ромба, вытянутого в высоту. В ее верхней трети обособлялся листовой рубец, представлявший собой линию отпадения

а, б — схема строения листовой подушки; в, г — отпечаток коры: в — *Lepidodendron* (С—Р), г — *Sigillaria* (С—Р); д — схема строения ствола различной сохранности: е, ж — поперечный разрез *Lepidophloios* (С₁₋₂); з — схема поперечного разреза *Lepidodendron*. *вк* — внутренняя кора, *вт* — воздухоносная ткань, *кб* — камбий, *кс* — ксилема, *л* — лигула, *лп* — листовая пучок, *мкс* — метаксилема, *нк* — наружная кора, *пт* — паренхимные тяжи, *с* — сердцевина, *ф* — флоэма

90

додендроновых разрастались по мере роста растения, поэтому в нижней части дерева они в 20—30 раз превосходят те образования, которые наблюдаются в верхней части стебля, где листья только отпали.

Листовые подушки имеются не у всех лепидодендроновых. Так, у рода *Sigillaria* (см. рис. 37 и 38) они отсутствуют и листовые рубцы располагаются на ребристой коре. Строение листового рубца (проводящий пучок + воздухоносные тяжи) соответствует таковому у рода *Lepidodendron*.

Степень сохранности коры различна, поэтому форма и строение листовых рубцов, как и форма листовых подушек, будут существенно различаться, что схематически показано на рис. 38. По мере снятия (разрушения) слоев коры для различных форм сохранности предложены самостоятельные латинские названия, так как далеко не всегда можно определить точное соответствие отпечатков.

Стигмари — подземная дихотомически ветвящаяся часть стебля, выполнявшая функцию корня. Они имели *аппендиксы*, представлявшие собой подобие корневых волосков. Аппендиксы тянули из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами. Отпадая, аппендиксы оставляли след в виде пятна — глазок, или *стигму*, в центре которой наблюдается выход проводящего пучка.

Лепидодендроновые были разноспоровыми растениями, для мегаспор и микроспор характерна трехлучевая щель разверзания (см. рис. 37). Спорофиллы собраны в стробилы, которые могли содержать как микро-, так и мегаспорангии (см. рис. 36).

Название порядка *Lepidodendrales* дано по отпечаткам коры. В настоящее время некоторые исследователи предлагают изменить это название на *Lepidocarpaceles* (*Lepidocarpaceae* — название стробила), справедливо полагая, что для определения уровня эволюции наиболее важно строение органов размножения.

Лепидодендроновые возникли в позднем девоне, их расцвет приходится на карбон, в раннем триасе существовал последний род — *Pleuromeia* (см. рис. 37).

Порядки *Lycopodiales* и *Selaginellales* существуют со второй половины палеозоя по настоящее время. Они включают травянистые растения, внешне ничем не напоминающие своих древесных собратьев. Так, обычное растение средней полосы — плаун — представляет собой травянистое многолетнее дихотомически ветвящееся растение (см. рис. 36).

ОТДЕЛ (ТИП) ХВОЩЕВИДНЫЕ. EQUISETOPHYTES

(*Equisetum* — хвощ; греч. *phyton* — растение)

Отдел *Equisetophyta*
Порядок *Sphenophyllales*
Порядок *Calamitales*
Порядок *Equisetales*

Хвощевидные, как и плауновидные, в позднем палеозое были представлены деревьями и кустарниками. До настоящего времени дожил только хвощ — многолетнее травянистое растение (рис. 39). Расцвет хвощевидных приходится на каменноугольный и пермский периоды. Современный хвощ и ископаемые хвощевидные объединяют следующие общие признаки. Стебель членистый, состоящий из узлов и междоузлий, отчего эти растения часто называют *Artthropsideae* — членистостебельные. Проводящая система состоит из серии самостоятельных проводящих пучков, клиновидно расходящихся по радиусам; быстрое разрушение сердцевины приводит к образованию полого стебля (см. рис. 39).

Листья и ветви отходят от узлов; листья располагаются мутовками, окружая стебель на одном уровне; число их нередко кратно трем. Листья образовались в результате срастания конечных веточек — теломов. Форма их изменчива: от узких, почти нитевидных до удлиненных ланцетовидных и укороченных клиновидных. Членистое строение характерно не только для стебля, но и для стробиллов. Это подчеркивается тем, что стробиллы нередко представляют собой колосок, в котором мутовчато расположенные спорофиллы собраны достаточно рыхло. Стробиллы на побегах обычно занимают конечное положение.

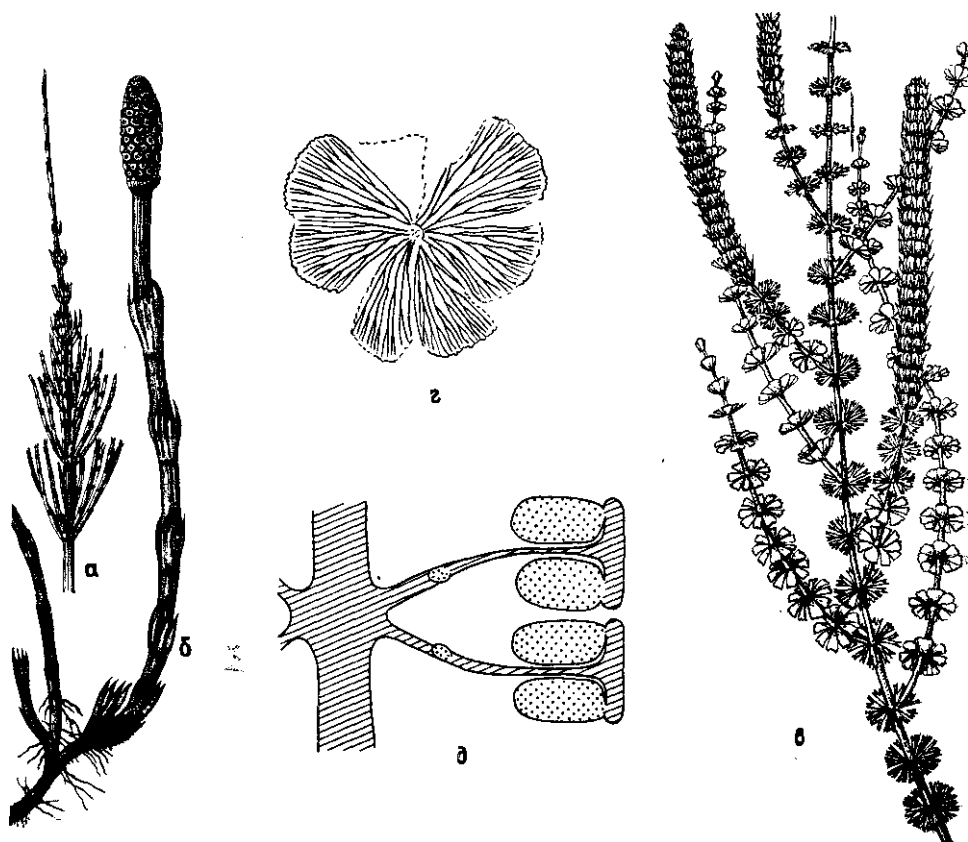


Рис. 39. Отдел Хвощевидные (D_3-Q)
а, б — современный хвощ: а — вегетативный и б — спороносный побеги; в—д — *Sphenophyllum* (D_3-P): в — реконструкция, г — мутовка листьев, д — продольный разрез через стробил с двумя спорофиллами

В ископаемом состоянии встречаются слепки внутренней подости и отпечатки стволов, а также отпечатки листьев, реже органов спороношения.

Хвощевидные на основании строения стебля, листьев и органов спороношения разделяются на несколько порядков; ниже рассматриваются *Sphenophyllales* (D_3-P), *Calamitales* (D_3-P) и *Equisetales* ($P-Q$).

Порядок Sphenophyllales (греч. *sphen* — клин; *phyllon* — лист) охватывает вымершие травянистые растения, видимо, лианы, существовавшие с позднего девона до перми. Стебель продольнорестчатый,

ветвящийся, состоящий из узлов и междоузлий. От узлов отходят ветви и мутовки листьев. Листья клиновидной формы, иногда сильно рассеченные, число листьев в мутовке кратно трем. Некоторые ветви несли конечные стробилы.

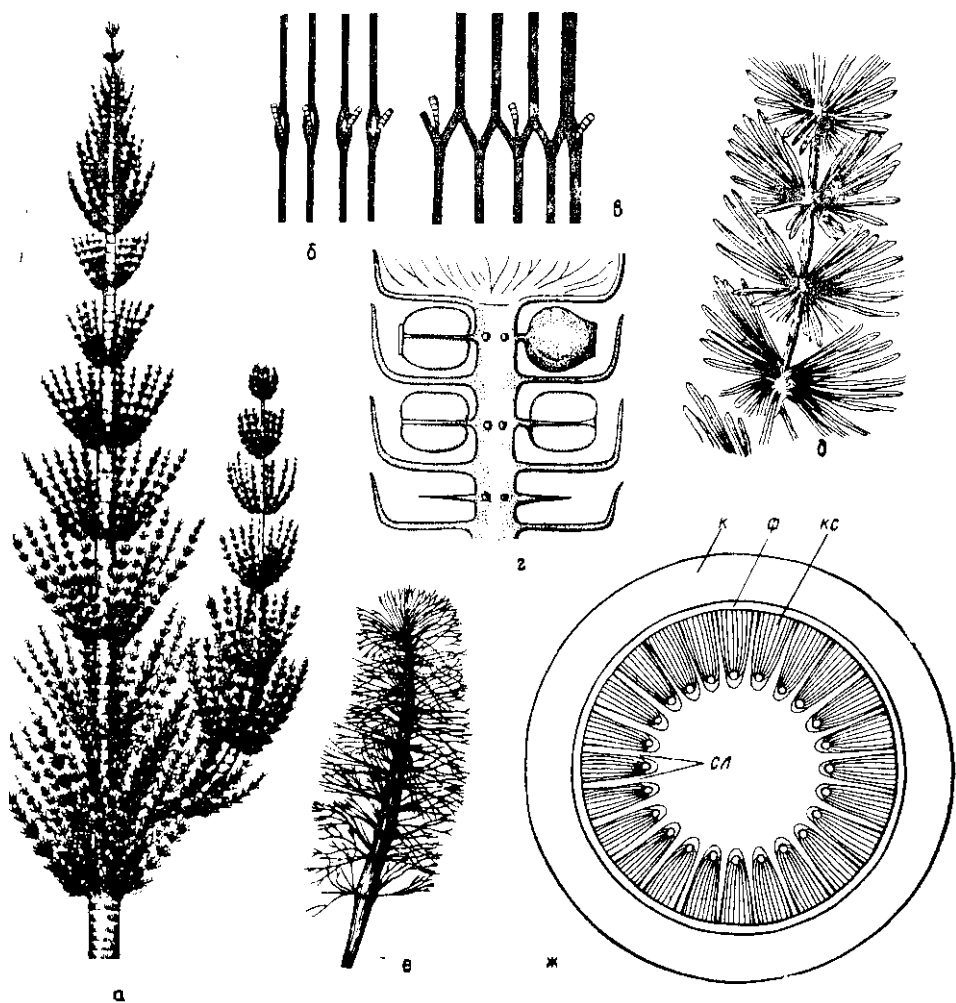


Рис. 40. Отдел Хвощевидные (D_3-Q)

а — *Calamites* (C—P), реконструкция; б, в — схема расположения проводящих пучков: б — *Asterocalamites* (D_3-C_1), в — *Calamites*; г — *Calamostachys* (C—P), стробил; д, е — листья каламитов: д — *Annularia* (C—P), е — *Asterocalamites*; ж — схема поперечного строения каламита. к — кора, кс — ксилема, сл — сердцевинные лучи, ф — флоэма

Порядок Calamitales (лат. *calamus* — тростник) включает вымершую группу древесных растений, существовавших с позднего девона до перми. Каламитовые достигали в высоту 20 м. По внешнему облику (членистое строение ствола, мутовчатое расположение ветвей и листьев) они напоминают огромные хвощи (рис. 40). Поверхность ствола, отпечатки и ядра сердцевины с продольной ребристостью. Ребра соседних междоузлий чередовались в узлах либо были противопостав-

лены. Наиболее часто в ископаемом состоянии встречаются слепки сердцевины. Листья узкие ланцетовидные, число их в мутовке обычно превышает 20 и кратно 3; у наиболее ранних каламитовых листья представляли собой серию многократно ветвящихся нитевидных элементов.

Спорангии каламитовых равно- и разноспоровые, они обычно собраны в компактные стробилы (шишки), занимающие конечное положение.

Порядок Equisetales объединяет травянистые многолетние растения, типичным представителем которых является современный хвощ. Хвощевые существуют с перми до настоящего времени.

Каламитовые и клинолистниковые имеют большое стратиграфическое значение для расчленения континентальных отложений верхнего палеозоя. В период своего расцвета они наряду с лепидодендроновыми являлись углеобразователями.

ОТДЕЛ (ТИП) ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ. POLYPODIORHYZA

(греч. *Polypodium* — родовое название папоротника;
phyton — растение)

К отделу папоротниковидных относятся высшие растения, которые ведут свое начало от риниофитов. Папоротниковидные представлены как крупными древовидными формами, имеющими в высоту 20—30 м, так и мелкими (кустарники и травянистые растения), размеры которых иногда не более нескольких миллиметров. Стебель простой либо разветвленный. Стела современных папоротников обычно состоит из отдельных закрытых пучков, у которых ксилема окружена флоэмой (диктиостела, см. рис. 33), наблюдаются также протостела и сифоностела. Листья преимущественно крупные, редко цельные, как правило, они представляют собой сложно рассеченную пластинку. Часто общая масса листьев преобладает над стволом. Рассеченный лист (или *вайя*) состоит из *перьев*, которые отходят от основной оси — *рахиса*. Перья, в свою очередь, подразделяются на *перышки*, или *сегменты* (рис. 41). Расположение перьев и перышек, а также форма и жилкование последних чрезвычайно разнообразны.

У папоротниковидных, так же как у хвощевидных и плауновидных, бесполое поколение — спорофит — резко преобладает над половым поколением — гаметофитом. Спорангии папоротников имеют различную форму, они располагаются преимущественно на нижней стороне листа или по его краю, чаще всего группируясь в сорусы или срастаюсь в синангии. У большинства папоротников споры равных размеров (равноспоровые). У них развивается один заросток. У водных папоротников споры различаются между собой по размерам (разноспоровые). Споры имеют трехлучевую или однолучевую щель разверзания.

Папоротниковидные известны со среднего девона, в настоящее время они резко преобладают над плауновидными, хвощевидными и голосеменными, уступая только мхам и покрытосеменным. Число современных родов достигает 300, а число видов оценивается в 10 000. Сейчас произрастают преимущественно травянистые формы, лишь в тропиках и субтропиках встречаются древовидные растения.

Отдел папоротниковидных подразделяется на несколько классов и большое число порядков. Разнообразие категорий определяется комбинациями различно устроенных вегетативных частей (листьев,

стелы) и органов размножения. Так как в ископаемом состоянии отпечатки листьев встречаются преимущественно изолированно от органов спороношения, то это крайне затрудняет систематику папоротников. Не всегда можно уверенно определить принадлежность стериль-

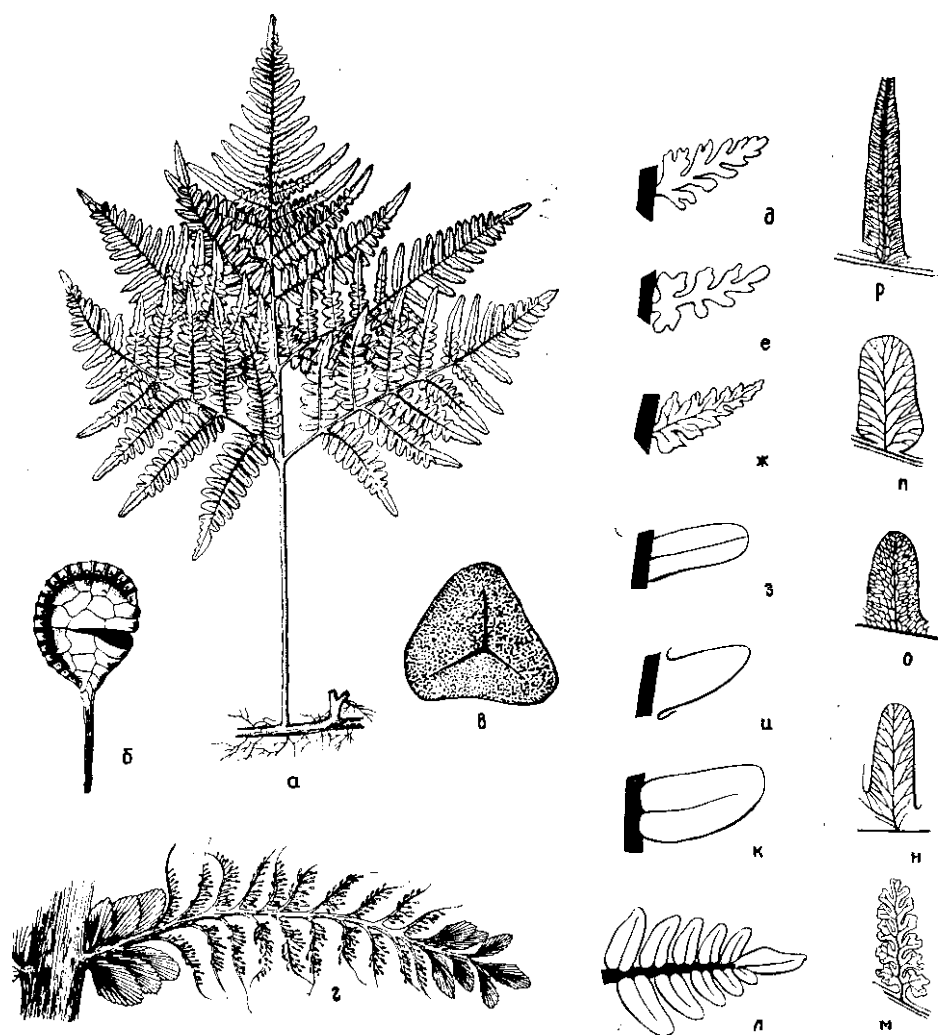


Рис. 41. Отдел Папоротниковидные (D_2-Q)

а — общий вид папоротника; б — спорангий; в — спора; г — *Archaeopteris* (D_3-C_1), спороносное перо; д—л — формы перышек папоротниковидных: д—ж — сфеноптероидная, з — лекоптероидная, и — алетоптероидная, к — невроптероидная; л — перо с невроптероидными перышками; м—р — типы жилкования: м, н — перистое, о — сетчатое, п — перистое, р — перистое с соединенными срединными жилками

ных листьев даже к отделам, так как некоторые голосеменные (порядок *Cusadofilicales*) имеют листья такой же формы, как и папоротниковидные.

В связи с этим для стерильных листьев папоротниковидных и некоторых голосеменных была предложена искусственная классификация, в основу которой положены тип прикрепления, рассеченность и жилкование перышек (см. рис. 41).

К отделу папоротниковидных относятся прогимноспермиды (греч. *pro* — приставка, означающая предшествующий; *gymnos* — голый; *sperma* — семя); или предголосеменные, или праголосеменные, которые имеют некоторые особенности строения, сближающие их с голосеменными: присутствие вторичной ксилемы, а отсюда древесины с годичными кольцами, развитие пор у трахеид.

От прогимноспермид в отложениях верхнего девона сначала был найден стебель с простыми и спороносными листьями (род *Archaeopteris*), а потом ствол (род *Callixylon*). У археоптериса клиновидные перышки с веерным жилкованием. Спороносные листья представляли собой тонкие усикоподобные образования со спорангиями на тонких ножках, несущих в одних случаях крупные, а в других — мелкие споры. У рода *Callixylon* поры в трахедах расположены рядами, в стволе преобладает ксилема, имеются годичные кольца, т. е. строение ствола, как у голосеменных. Вероятно, листья (род *Archaeopteris*) и ствол (род *Callixylon*) являлись частями растения, принадлежавшего к одному роду. В позднем девоне листья археоптериса очень многочисленны, почему нередко говорят о позднедевонской археоптерисовой флоре. Возможно, от прогимноспермид произошли кордаитовые (порядок *Cordaitales*). Средний девон — карбон.

ОТДЕЛ (ТИП) ГОЛОСЕМЕННЫЕ. GYMNOSPERMAE (ПИНОФИТЫ. PINOPHYTES)

(греч. *gymnos* — голый, *sperma* — семя; *Pinus* — родовое название сосны)

Отдел *Gymnospermae*
Порядок *Cycadofilicales*
Порядок *Cycadales*
Порядок *Bennettitales*
Порядок *Glossopteridales*
Порядок *Cordaitales*
Порядок *Ginkgoales*
Порядок *Czekanowskiales*
Порядок *Coniferales*

Общая характеристика. Отдел голосеменных объединяет обширную группу высших семенных растений, представленных деревьями (высотой до 112 м), кустарниками, иногда лианами. Голосеменные произрастают практически на всех широтах — от тропиков до полярного круга. Они являются очень разнообразной группой семенных растений, появившейся в позднем девоне. Общий признак для голосеменных и покрытосеменных — наличие семени, но в отличие от последних у них отсутствует завязь, семя голое, что и отражено в названии отдела. Для многих современных голосеменных характерны игольчатые листья, спиральное расположение семян в шишках, наличие смоляных ходов. У древних голосеменных листья более разнообразные — цельные (округлые, языковидные, стреловидные и т. д.), лопастные, перистые, чешуевидные, игольчатые.

Развитие семени у голосеменных начинается с оплодотворения *семязачатка*, представленного многоклеточным образованием, покрытым тонкой защитной оболочкой. Семязачатки находятся, как правило, на видоизмененных побегах, где они группируются по-разному: в виде кисти, колоска, зонтика, шишки. Эти совокупности у голосеменных обычно называют *мегастробилами*, считая, что они являются гомологами мегастробилов споровых растений. Развитие пыльцы, т. е. пыльцевых зерен, происходит в специальныхместилищах (*пыльниках*). Пыльники расположены на специализированных побегах (гомологи микростробила) так же разнообразно, как и семязачатки, вплоть до образования шишек. Таким образом, шишки бывают женскими и мужскими. Пыльцевые зерна голосеменных обычно имеют два воздушных

мешка, реже один кольцевой, или они отсутствуют. При попадании пыльцы на семязачатки осуществляется оплодотворение яйцеклетки, после чего начинается формирование семян. У современных голосеменных женские шишки бывают двух основных типов: деревянистые (сосна и др.) и реже ягодообразные (можжевельник и др.). Деревянистые шишки состоят из семенных чешуй, располагающихся в пазухах кроющих чешуй, которые ориентированы спирально. Семена хвойных нередко обладают большим запасом питательных веществ (например, кедровые орешки).

Принципы классификации и систематика. В составе современных голосеменных насчитывается около 600 видов. Этот отдел разделяют на 9—20 порядков, входящих в состав 2—5 классов. Число и соотношение классов и порядков дискуссионны, это особенно касается вымерших форм, нередко сочетающих признаки различных современных голосеменных. Так, С. В. Мейен (1987) в класс *Ginkgopsida* включает от 7 до 10 порядков, другие — только один порядок, *Ginkgoales*. Спорность распространяется и на названия порядков, для которых некоторые авторы, и в первую очередь С. В. Мейен, используют родовые названия органов размножения.

При выделении порядков учитывают строение листьев, стеблей и органов размножения. Ниже рассмотрены следующие порядки: *Cycadofilicales* (D_3 —J), *Cycadales* (T_2 —Q), *Bennettitales* (T_3 —K), *Glossopteridales* (C—T), *Cordaitales* (C— T_1), *Ginkgoales* (P—Q), *Czekanowskiales* (T_3 —K) и *Coniferales* (C—Q). Интервал существования голосеменных: поздний девон — современность, расцвет мезозой; в настоящее время преобладает порядок хвойных.

Порядок *Cycadofilicales* (греч. *Kukas* — родовое название пальмы; лат. *filix* — папоротник). К этому порядку относятся вымершие голосеменные растения, получившие название «семенные папоротники». Они имеют папоротниковидный облик, но размножаются с помощью семян, а не спор. Среди них, так же как и среди собственно папоротниковидных, были как древесные, так и травянистые формы. В ископаемом состоянии чаще всего встречаются отпечатки листьев, значительно реже органы размножения и стволы растений. Описание листьев дано выше при рассмотрении отдела папоротниковых (см. рис. 41).

Органы размножения располагаются на осях побегов (рис. 42). Семязачаток удлинненно-овальной формы, окружен защитной оболочкой (интегумент). В ископаемом состоянии нередко встречаются отпечатки семян. В стебле обособляются проводящие пучки с вторичной ксилемой, образованной трахеидами с многочисленными порами.

Порядок *Cycadofilicales* возник на рубеже девона и карбона от папоротниковидных, был широко распространен в карбоне и перми и вымер в юре. У семенных папоротников сохранилось внешнее сходство с их предками, но иное строение ствола и органов размножения свидетельствует о более высоком уровне организации. Анализ органов размножения, проведенный С. В. Мейеном (1987), привел его к убеждению о гетерогенности данной группы.

Порядок *Cycadales* (греч. *Kukas* — родовое название пальмы) объединяет голосеменные растения, обладающие кроной из крупных листьев и в зависимости от формы ствола напоминающие папоротники или пальмы (рис. 43). Внешнее сходство с пальмами и дало название этому и описанному выше порядку, хотя сами пальмы являются покрытосеменными. Папоротниковидный облик имеют цикадовые с коротким расширенным стволом, погруженным или полупогруженным в почву. В стволе преобладает кора, что свидетельствует о тропическом

климате. У другой группы ствол прямой, достигающий в исключительных случаях до 15—20 м в высоту и несущий на вершине крупные перистые листья. Имеются и очень мелкие формы, не превышающие 3 см. Стробилы цикадовых имели разнообразное строение.

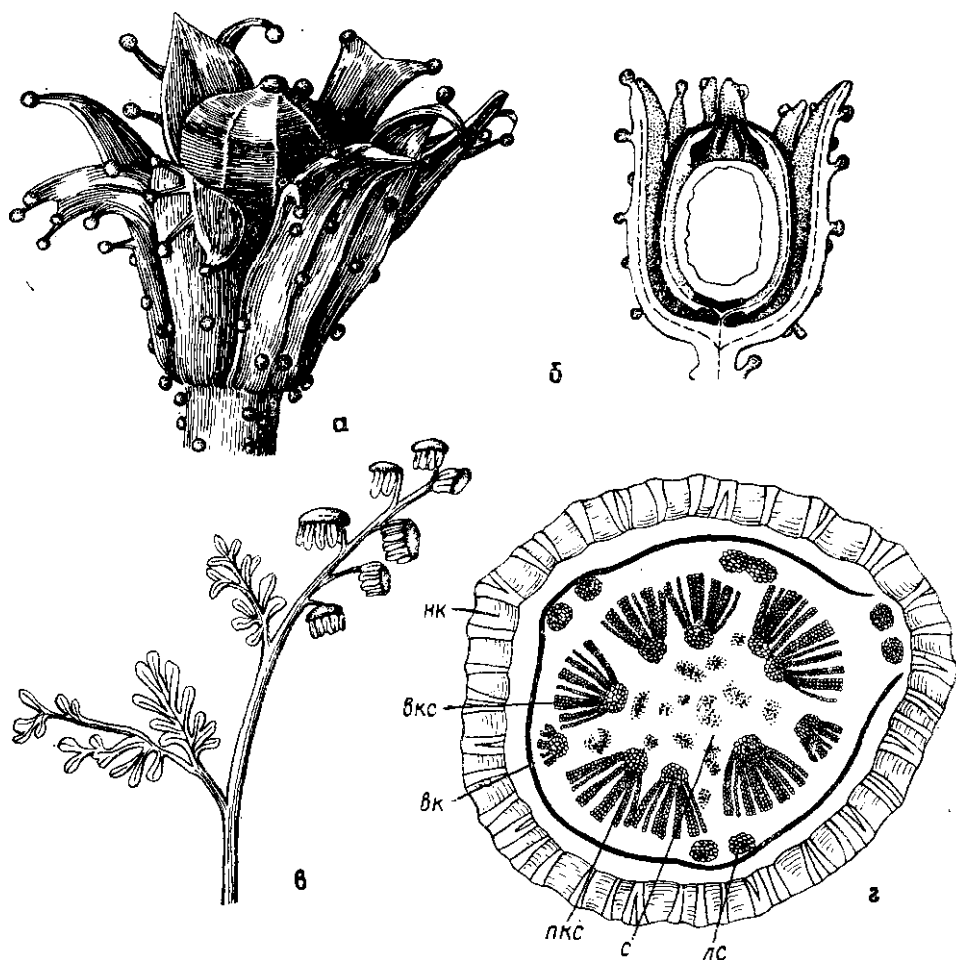


Рис. 42. Порядок Cycadofilicales (D₃—J)

а, б — *Lagenostoma* (C): а — общий вид семени, б — продольный разрез; в — *Crossotheca* (C), микроспорофилл; г — поперечный разрез ствола *Lyginodendron* (C). вк — внутренняя кора, вкс — вторичная ксилема, лс — листовые следы, нк — наружная кора, пкс — первичная ксилема, с — сердцевина

В ископаемом состоянии известны в основном отпечатки листьев. Листья цикадовых по форме не отличаются от листьев порядка беннеттитовых и от листьев некоторых папоротниковидных. Различие в первую очередь сводится к строению эпидермиса и устьиц, что у ископаемых растений удается проследить далеко не всегда. Поэтому выделяется искусственная группа «цикадофиты» (см. рис. 43). Листья бывают цельные или в различной степени сегментированные. Цельные листья имеют удлиненно-овальную форму (род *Taeniopteris*), чаще листья правильно или неправильно рассеченные (как бы разорванные по жилкам), иногда листья правильно сегментированные (роды *Nils-*

sonia, Pterophyllum, Zamites). Помимо листьев встречаются и стволы (или стебли).

Цикадовые появились в середине триаса, их расцвет приходится на юрский период, в настоящее время произрастают в тропических и субтропических областях.

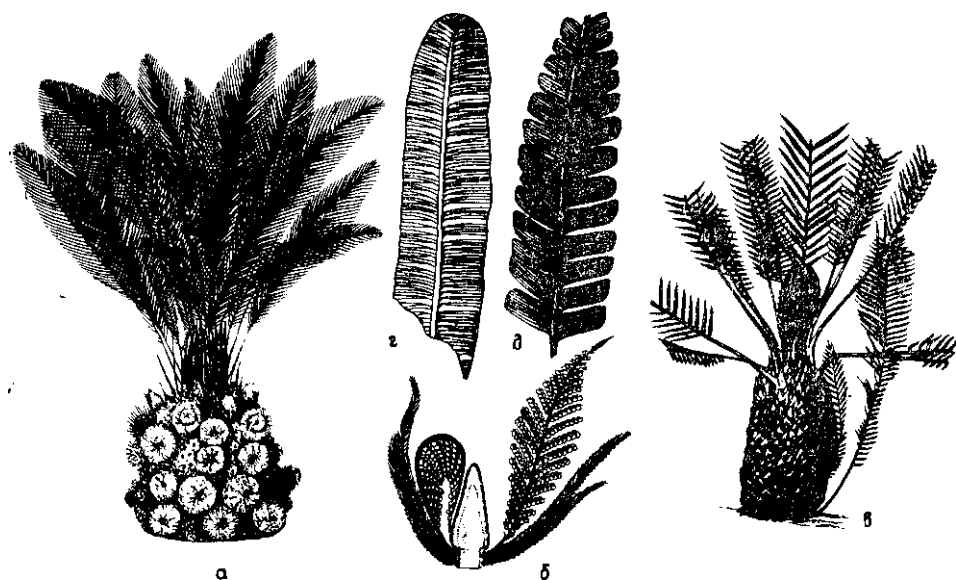


Рис. 43. Порядок Bennettitales (T_3-K) и Cycadales (T_2-Q)
а-в — Cycadeoidea ($J-K$): а — реконструкция, б — схема продольного разреза стробила с распустившимся и свернутым микроспорофиллом, в — современное цикадовое с мегастробилом; г — Taeniopteris (C_3-K_1); д — Nilssonia ($T-K$)

Порядок Bennettitales (Дж. Беннет — английский ботаник) охватывает небольшую группу вымерших голосеменных, внешне сходных с цикадовыми. Как и последние, они имели высокий колоннообразный либо низкий расширенный стебель с кроной крупных перистых листьев. Листья и стволы беннеттитовых подобны таковым у цикадовых, но типы строения стробиллов различны. Семена беннеттитовых из-за незначительного развития питательной ткани были более мелкими. Стробиллы однополые, но не исключено, что и обоеполые.

Беннеттитовые существовали с позднего триаса до мела.

Порядок Glossopteridales (греч. glossa — язык; pteris — окончание, принятое для папоротников) объединяет вымершие голосеменные растения, представленные невысокими древовидными и кустарниковыми формами. Для них характерны крупные вытянутые языковидные листья и сетчатое жилкование. У рода Glossopteris тонкие, сроставшиеся друг с другом жилки перисто отходили от центральной основной жилки (рис. 44, д). У рода Gangamopteris центральная жилка отсутствовала, а тонкие жилки имели веерно-перистое расположение. У глоссоптериевых кроме языковидных листьев встречались также ланцетовидные, стреловидные, иглоподобные, а иногда и перистые. Листья находились на концах ветвей или на укороченном стволе.

Семязачатки группировались в разнообразные совокупности (макроспорангии). Некоторые предлагают называть этот порядок Arberia-

ies по роду *Arberia*, у которого семена созревали на концах коротких ножек, собранных в неправильно-ветвящийся колосок. Глоссоптериевые — специализированная группа голосеменных, по-видимому, не дав-

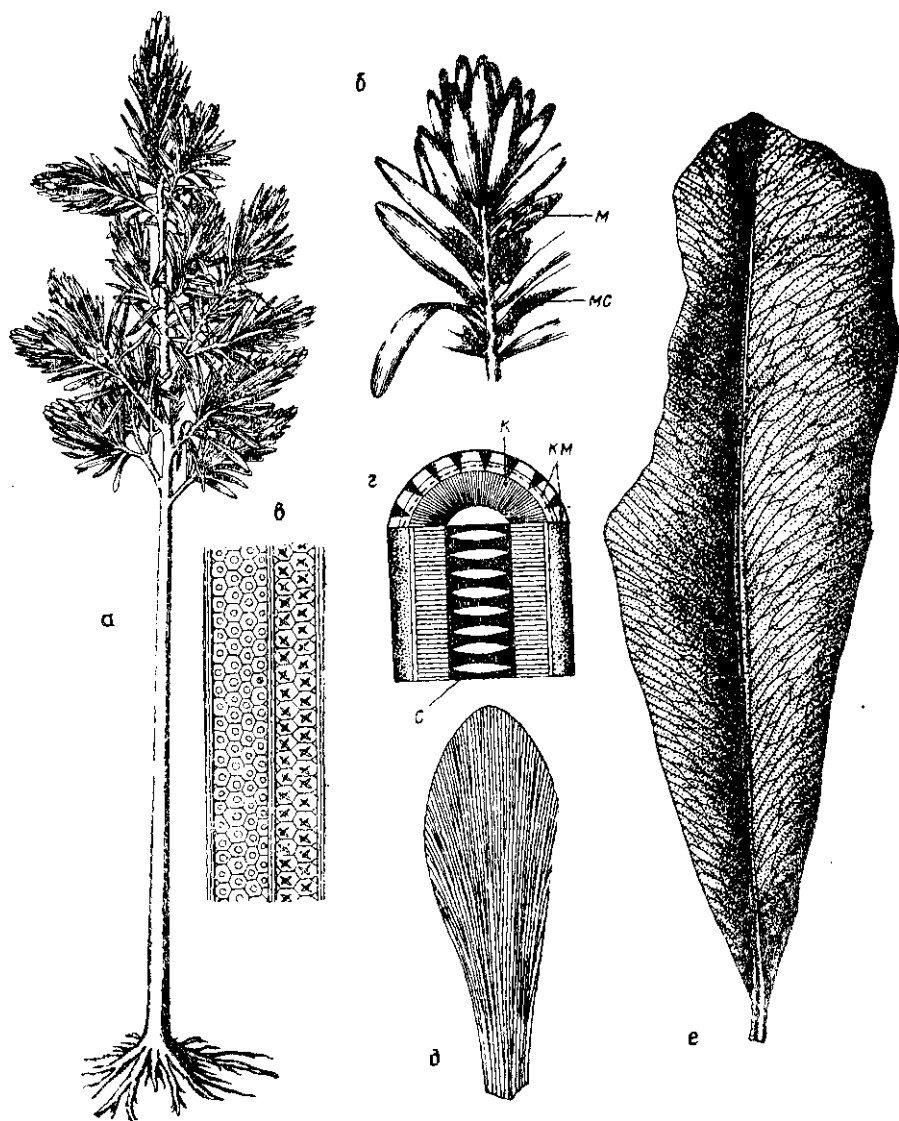


Рис. 44. Порядок Cordaitales (C—T₁) и Glossopteridales (C—T)
а—в — *Cordaites* (C—P): а — реконструкция дерева, б — ветка с листьями, мега-
стробилами и микростробилами, в — трахеиды древесины — лестничные (л) и с по-
рами в шестигранниках (ш); г — схема строения ствола кордаитовых; д — лист
Noeggeratiopsis (C—P); е — лист *Glossopteris* (C—P). к — древесина, км — камбий,
флоэма и кора, м — мегастробил, мс — микростробил, с — сердцевина

шая потомков. Карбон — триас; они образуют основной компонент глоссоптериевой флоры Гондваны.

Порядок *Cordaitales* (А. Корда — немецкий ботаник), или кордаитовые, объединяет вымерших позднепалеозойских голосеменных,

видимо, представленных только деревьями, которые могли достигать в поперечнике ствола 1 м и в высоту 30 м (см. рис. 44, а). Форма листьев от языковидной и округло-эллиптической до ланцетовидной. Жилкование веерное, параллельное и дихотомически-вильчатое (см. рис. 44, б, в). Мега- и микростробилы собраны в специализированные удлиненные побеги — шишки и колоски (см. рис. 44, б). Число семязачатков в мегастробилах колебалось от одного до нескольких. Пыльцевые зерна с одним кольцевым воздушным мешком. Стволы кордаитовых имели тощую гладкую кору, если не считать поперечные рубцы в местах прикрепления листьев. Основную часть ствола составляли ксилема и сердцевина. У некоторых европейских кордаитовых рост ксилемы опережал рост сердцевины, возникали поперечные линзовидные полости. Внутреннее ядро сердцевины такого строения известно как род *Artisia* (см. рис. 44, г).

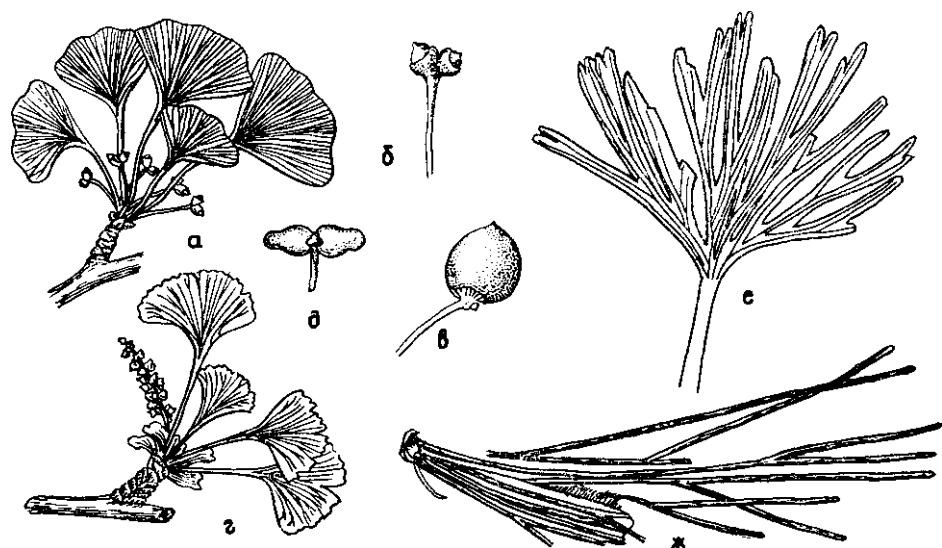


Рис. 45. Порядок Ginkgoales (P—Q) и Czekanowskiales (T₃—K)
а—д — Ginkgo (J—Q): а — побег с листьями и мегастробилами, б, в — семена, г — побег с листьями и микростробилами, д — микростробилы с пыльцевыми мешками; е — Baiera (T₃—K), лист с черешком; ж — Czekanowskia (T₃—K₁), укороченный побег с листьями

Кордаитовых рассматривают как потомков прогимноспермовых папоротниковидных и предков хвойных. С хвойными их объединяет мощное развитие ксилемы (древесины), в строении которой принимают участие трахеиды с окаймленными порами (см. рис. 44, в). Некоторые даже рассматривают кордаитовых в составе хвойных. Достоверные кордаитовые были обитателями тропиков, участвовали в углеобразовании. Карбон — ранний триас.

Порядок *Ginkgoales* (японск. Ginkgo — серебряный абрикос), или гинкговые, объединяет немногочисленных вымирающих голосеменных. Они представлены листопадными деревьями высотой до 40 м, крона которых напоминает дуб. До настоящего времени сохранился один вид *Ginkgo biloba* L., распространенный в диком виде в Китае и культивируемый в Азии и на других континентах (рис. 45). Листья *Ginkgo biloba* L. двулупастные веерообразные, с параллельно-дихотомическим

жилкованием, расположены пучками на укороченных побегах (см. рис. 45, а). Листья других родов цельные ланцетовидные или дихотомически расчлененные, но жилкование всегда параллельно-дихотомическое (род *Baiera*). У основания листьев *Ginkgo biloba* L. находятся ягодоподобные мегастробилы с двумя семязачатками (рис. 45, а—в) и колосовидные совокупности пыльников. Гинкговые раздельнополые, т. е. двудомные растения. У *Ginkgo biloba* семена прорастают без периода покоя, что считается примитивным признаком. Ксилема развита сильно. Поры трахеид редкие, расположены в один ряд, что характерно для сосен, но это сходство считают конвергентным.

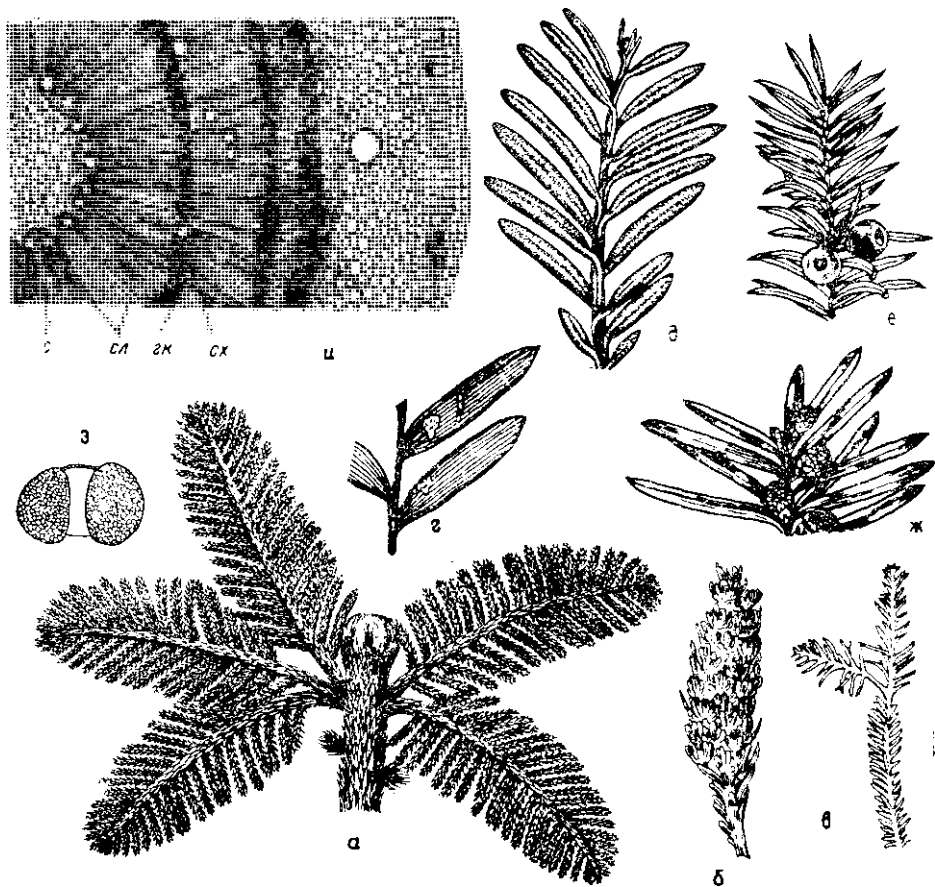


Рис. 46. Порядок Coniferales (С—Q)

а — *Lebachia* (С₂—Р₁), верхушка побега с ветками; б, в — *Voltzia* (С—Т): б — шишка, в — разнолистный побег; г — *Podozamites* (Р₂², Т—К), листья; д — *Sequoia* (К—Q), веточка; е, ж — *Taxus* (К₂—Q): е — ветвь с ягодоподобными мегастробилами, ж — ветвь с микростробилами; з — пыльцевое зерно с двумя воздушными мешками; и — поперечный разрез ствола. гк — годичные кольца, с — сердцевина, сл — сердцевинные лучи, сх — смоляные ходы

Гинкговые иногда рассматривают в ранге класса. Вероятно, от них произошли чекановскиевые. Гинкговые преимущественно бореальные растения, реже тропические и нотальные. Пермь — современность, расцвет юра — ранний мел.

Порядок Czekanowskiales (А. Л. Чекановский — исследователь Восточной Сибири), или чекановские, образуют группу вымерших мезозойских голосеменных, представленных деревьями. Листья дихотомически-вильчатые, каждый элемент имел игловидный облик (род *Czekanowskia*). Листья отходили от укороченного побега, который во время листопада также отделялся от дерева. Жилкование параллельное, иногда дихотомически-вильчатое. Число жилок от одной до десятка (рис. 45, з, д).

Листья *Czekanowskia* и мегастробилы *Leptostrobus* относятся к растениям одного рода, что удалось доказать эпидермально-кутикулярным методом.

Чекановские, вероятно, произошли от гинкговых. Они преимущественно обитали в условиях влажного и теплого климата и были широко распространены в южной части бореального пояса юры и раннего мела Ангарида. Поздний триас — мел.

Порядок Coniferales, или *Pinales* (греч. *conifer* — несущий шишки; лат. *Pinus* — родовое название сосны), охватывает разнообразных хвойных. Состав хвойных весьма дискуссионен. Они насчитывают до 560 видов, которые нередко объединяют в класс *Pinopsida*, включающий от 3 до 8 порядков в зависимости от точки зрения исследователя.

Хвойные представлены преимущественно высокими (до 112 м) и долгоживущими (до 4—6 тысяч лет) деревьями, реже кустарниками. Это вечнозеленые растения, но встречаются и листопадные. У некоторых форм опадают целиком ветки. Листья, как правило, игловидные (хвоя), но известны ланцетовидные и чешуевидные (рис. 46). Они расположены на укороченных побегах одиночно или пучками. Поперечные сечения листьев треугольные, ромбовидные, округлые, плоские. Жилкование параллельное и параллельно-дихотомическое, число жилок от одной до множества.

Семена созревают в женских шишках или ягодоподобных образованиях, а пыльца — в мужских шишках или в колосках. Пыльцевые зерна имеют от одного до трех воздушных мешков. Для трахенд древесины характерны окаймленные поры. В удлиненных полостях между клетками (*смоляные ходы*) обычно накапливается смола, которая образуется как конечный продукт жизнедеятельности хвойных. В меловом и палеогеновом периодах известны массовые захоронения ископаемой смолы (*янтарь*).

Разнообразие и различные комбинации признаков ископаемых хвойных изображены на рис. 46. В какой-то степени эти роды отражают и пути развития хвойных. Примечательно, что ископаемые роды обычно имеют смешанный набор признаков, характерный для отдельных родов современных хвойных.

Хвойные обитают преимущественно в умеренном климате (бореальный и нотальный пояса), доходят и до полярного круга, весьма разнообразны в тропиках.

Хвойные произошли от кордаитовых. Карбон — современность, расцвет в юре.

ОТДЕЛ (ТИП)
ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ.
ANGIOSPERMAE
(ЦВЕТКОВЫЕ,
ИЛИ МАГНОЛИОФИТЫ.
MAGNOLIOPHYTA)

(греч. *angeion* — сосуд, *sperma* — семя; *Magnolia* — родовое название)

Отдел *Angiospermae*
Класс *Dicotyledones*
Класс *Monocotyledones*

Отдел покрытосеменных включает наиболее высоко организованные семенные растения. В современной флоре они составляют подавляющее большинство, встречаясь на всех широтах в самых разнообразных условиях вплоть до пресных и морских водоемов (вторично-водные). Покрытосеменные представлены листопадными или вечнозелеными травами, кустарниками, лианами и деревьями высотой до 50 м. Листья покрытосеменных очень разнообразны по форме и строению (от пластин до колючек), жилкованию (от параллельного до перисто-сетчатого), расположению на стеблях и строению устьиц.

Для покрытосеменных характерны следующие три особенности.

1. Наличие цветка с завязью, в полости которой созревают семена. Одновременно из завязи формируется *плод*, выполняющий функцию защиты и распространения семян. Это обусловило название этого отдела: покрытосеменные, или цветковые. Строение цветка показано на рис. 47.

2. Двойное оплодотворение: оплодотворяется яйцеклетка плюс центральное ядро зародышевого мешка. Этому завершающему моменту предшествует следующий процесс. В завязи находится *семяпочка*, дающая женский гаметофит (*зародышевый мешок*). В последнем возникают яйцеклетка и дополнительные клетки, группирующиеся в центре и у концов зародышевого мешка. Прорастание попавшей на рыльце пыльца (мужской гаметофит) в пыльцевую трубку сопровождается развитием мужского гаметофита с появлением двух сперматозоидов. Один из них оплодотворяет яйцеклетку, а второй сливается с одной из дополнительных клеток, что и определяет сущность двойного оплодотворения. Оплодотворенная яйцеклетка дает начало зародышу, а оплодотворенное центральное ядро зародышевого мешка — питательную ткань — *эндосперм*. Таким образом образуется семя. Так как семена имеют запас питательных веществ, то первичный момент их прорастания происходит в более благоприятной обстановке. Семя дает начало новому растению, т. е. вновь возникает спорофит. Гаметофит как самостоятельное растение не существует и погружен в недра спорофита. Семена покрытосеменных созревают быстрее, чем у голосеменных и других растений, что и явилось одним из основных факторов их почти мгновенного расцвета, начиная с позднего мела и длящегося до сих пор.

3. Строение стебля. Только у покрытосеменных ксилема преимущественно состоит не из трахеид, а из сосудов, поэтому их называют сосудистыми растениями.

Эволюция цветковых растений тесно связана с насекомыми, играющими важнейшую роль в опылении. Наблюдаются определенные совокупности растений и насекомых, существующие и развивающиеся только совместно (коэволюция). Покрытосеменные принимают участие в образовании торфяников и бурых углей.

Покрытосеменные, вероятно, произошли в полуаридных условиях тропиков от беннеттитовых, а затем расселились повсеместно.

Принципы классификации и систематика. В состав покрытосеменных в настоящее время входит около 250 000 видов, принадлежащих двум классам: Двудольные (Dicotyledones) и Однодольные (Моносо-

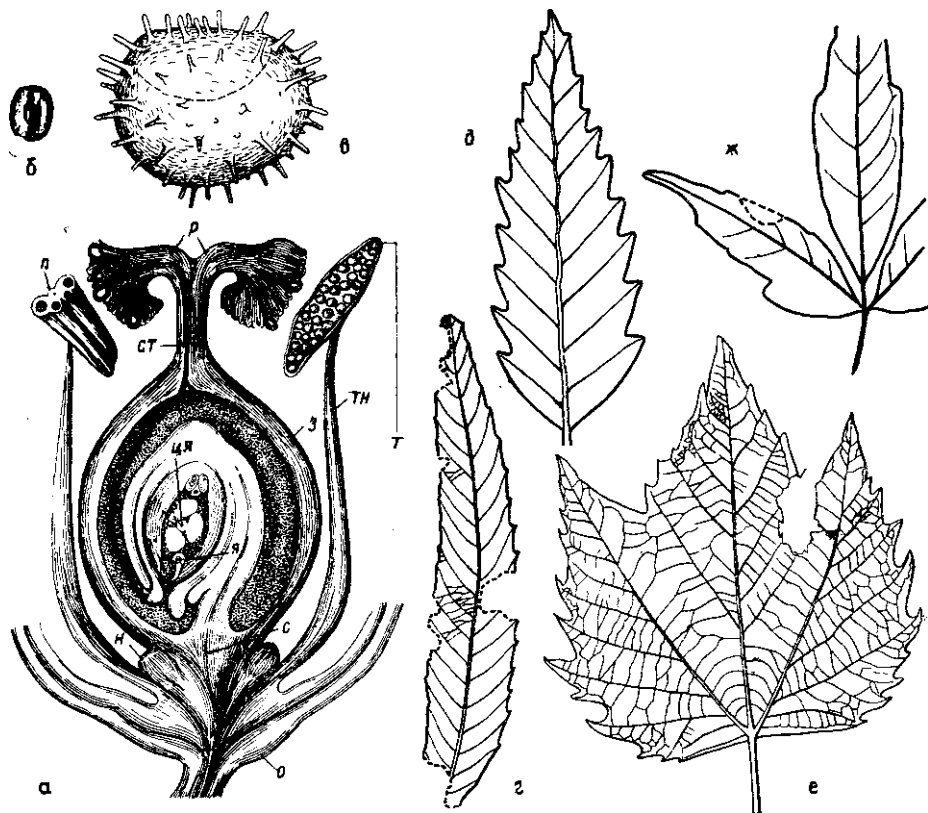


Рис. 47. Класс Двудольные (К—Q)

а — схема строения цветка в продольном разрезе; б, в — пыльцевые зерна: б — фиалки, в — кушанки; г—е — простые листья с различными типами перистого жилкования: г — *Dryophyllum* (P), д — дуб (*Quercus*, K₂—Q), е — платан (*Platanus*, K—Q); ж — сумах (*Rhus*, K₂—Q), сложный лист. з — завязь, н — нектарник, о — околоцветник, п — пыльник с пыльцевыми зернами, р — рыльце, с — семяножка, ст — столбик, т — тычинка, тн — тычиночная нить, ця — центральное ядро зародышевого мешка, я — яйцеклетка

tyledones). Основой разделения на классы служит прежде всего число семядолей в зародыше, что и отражено в названиях. Более древними считаются двудольные цветковые, а от них возникли однодольные.

Мел — современность.

Класс Двудольные. Dicotyledones

(греч. *di* — два, *kotyledon* — чаша, котел)

К двудольным относится около 75% цветковых растений. Они представлены разнообразными травами, кустарниками, лианами и деревьями. Общим для всех является наличие двух семядолей.

По строению листья двудольных бывают простыми и сложными. Простые листья состоят из одной пластинки, а сложные из нескольких, расположенных перисто или веерно вдоль общей оси (см. рис. 47). Простые листья встречаются как у травянистых растений (род *Plantago* — подорожник), так и у деревьев (род *Betula* — береза, род *Quercus* — дуб, род *Platanus* — платан). Сложные листья характерны для деревьев (род *Fraxinus* — ясень, род *Castanea* — каштан), но могут встречаться и у трав (*Achillea* — тысячелистник). Жилкование у простых и сложных листьев обычно перисто-сетчатое, пальчатое, веерное с жилками нескольких порядков, реже — параллельное дуговидное. Различные варианты жилкования используются при классификации листьев, особенно ископаемых. Цветок, как правило, пятичленный: пять чашелистиков, пять лепестков, пять тычинок.

Мел — современность, повсеместно.

Класс Однодольные. Monocotyledones

(греч. *monos* — один, единственный; *kotyledon* — чаша, котел)

Однодольные составляют около 25% цветковых растений. Они представлены преимущественно травянистыми растениями (злаки, водные и болотные формы), реже кустарниковыми и древовидными растениями (пальма). Общим для всех является наличие у зародыша одной семядоли.

Форма листьев у однодольных обычно вытянутая, кинжалоподобная, лентовидная (лилии, злаки, водные растения), реже стреловидная, эллиптическая (род *Convallaria* — ландыш), перистая, либо веерная (пальмы, род *Sabal* — веерная пальма). Жилкование параллельное, дуговидное, веерное (рис. 48). Цветок, как правило, трехчленный.

Мел — современность.

Геологическое значение и породообразующая роль растений

Ископаемые растения чрезвычайно важны для расчленения и корреляции континентальных отложений, которые в основном проводятся по ископаемым растениям, реже по ископаемым позвоночным. Листовая флора и спорово-пыльцевой анализ дают возможность выделять стратиграфические подразделения вплоть до подъярусов и зон. Кроме того, высшие растения, обитающие в водной среде, и водоросли позволяют установить температуру бассейна (холодноводные, тепловодные), его глубину и соленость. Ископаемые наземные растения помогают реконструировать климатические пояса, устанавливать фитогеографические царства, области и провинции, а также экологический тип растительности (тайга, степь, тундра и т. д.).

Породообразующая роль растений значительна, а с точки зрения образования торфа, горючих сланцев и углей — уникальна. В создании биогенных карбонатных пород (особенно известняков) принимают участие различные водоросли: золотистые, красные, зеленые, харовые. Диатомовые водоросли образуют кремневые породы (диатомиты, трепела, опоки). Горючие сланцы ордовика — кукерситы — состоят из массовых скоплений органических оболочек рода *Gloeocapsomorpha*, видимо, принадлежавших зеленым водорослям. Горючие сланцы могли в различные периоды образовываться и за счет скопления других растений.

Очень велико значение ископаемых растений для углеобразования. В этом процессе участвовали высшие растения, обитавшие преимущественно во влажных тропиках и создававшие заросли типа мангровых. Наиболее интенсивное углеобразование происходило в карбоне и юре, в гораздо меньшей степени — в девоне, ранней перми и палеогене. В настоящее время идет массовое накопление органического ве-

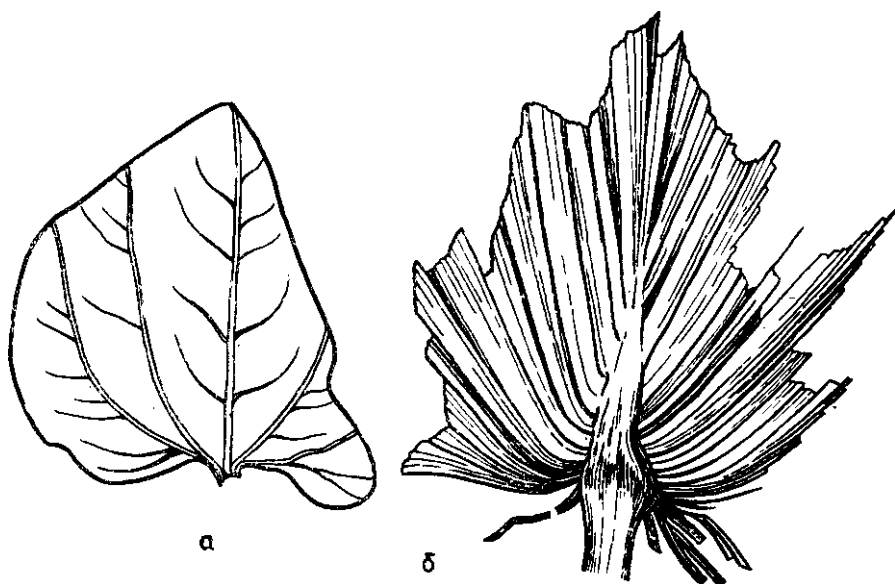


Рис. 48. Класс Однодольные (К—Q)
а — Smilax (К₂—Q), отпечаток листа лианы с дугонервным жилкованием;
б — Sabal (К₂—Q), отпечаток фрагмента листа пальмы с веерным жилкованием

щества в манграх и болотах различных широт (торфяники). В девоне образование углей шло преимущественно за счет риниофитов и плауновидных, в карбоне и ранней перми — плауновидных, хвощевидных и папоротниковидных, в юре — папоротниковидных и голосеменных, в палеогене — папоротниковидных, голосеменных и покрытосеменных, в настоящее время — покрытосеменных.

Геологическая история высших растений

Достоверные растения встречаются с венда, т. е. они существуют на протяжении 670 млн лет, а если учесть, что единичные находки растительного происхождения известны с раннего рифея, то время их существования увеличивается более чем в два раза (1700 млн лет, см. форзац 1).

Родственные связи и история развития водорослей (низших растений) дискуссионны. Скучный и неоднозначный геологический материал по высшим растениям позволяет говорить о том, что первые достоверные наземные растения появились сравнительно недавно — в конце силура, всего 160 млн лет тому назад. Освоение суши растениями состоялось благодаря тому, что предки наземных растений достигли определенного морфофизиологического уровня, позволяющего сущест-

вывать в наземных условиях, сначала в переходной зоне — литорали и на побережьях, а затем и на обширных пространствах континентов.

Долгое время считали, что предками первых наземных растений — риниофитов были бурые водоросли, в настоящее время отдают предпочтение зеленым водорослям. Риниофиты появились в конце силура и заселили побережья окружающих морей и океанов, лагуны, позже они расселились в долинах рек и в болотистых местах. Риниофиты (S_2 — D) были представлены травянистыми, преимущественно полуводными, реже наземными растениями. Нижняя часть риниофитов находилась в воде, а верхняя возвышалась над водой. Расцвет риниофитов приурочен к раннему-среднему девону. В среднем и позднем девоне впервые начинают встречаться тонкие угольные пласты, состоящие в основном из риниофитов и плауновидных.

В девоне, а возможно и в позднем силуре, от риниофитов произошли плауновидные (S_2 ?, D — Q) (см. рис. 267). В отличие от риниофитов они были представлены не только травянистыми растениями, но и полукустарниками, а также деревьями. Первые плауновидные были небольшими растениями, а в карбоне и перми — большинство из них представлено высокими деревьями. Многие древесные плауновидные имели воздухоносные полости, что свидетельствует о произрастании в манграх — влажных тропических лесах вдоль побережья морских бассейнов. Наибольший расцвет плауновидных приурочен к карбону, где они играли основную роль в углеобразовании.

Папоротниковидные (D_2 — Q) возникли от риниофитов в среднем девоне. Кроме травянистых они представлены древесными растениями и лианами, имеющими настоящие листья, корни и довольно сложные спорангии. Но оплодотворение папоротниковидных происходило, как у риниофитов, плауновидных и хвощевидных только при наличии воды. Эти растения испытали расцвет дважды: в карбоне и в юре. Папоротниковидные наряду с голосеменными основные углеобразователи юрского периода.

Хвощевидные произошли от риниофитов в позднем девоне (D_3 — Q). В отличие от всех остальных споровых растений (риниофитов, плауновидных, папоротниковидных) стебель у хвощевидных состоит из узлов и междоузлий. Хвощевидные были представлены травами, деревьями и лианами, имеющими настоящие листья и корни. Наибольшего разнообразия они достигли в карбоне, особенно в зарослях типа мангровых. В карбоне хвощевидные вместе с плауновидными и папоротниковидными были основными углеобразователями.

В конце девона от папоротниковидных возникли голосеменные (D_3 — Q). Они представлены кустарниками, деревьями и лианами. Начиная с перми число и разнообразие голосеменных стало резко увеличиваться, достигнув максимума в юре. Голосеменные вместе с папоротниковидными были основными компонентами углей юрского периода.

Начиная с раннего мела появляются покрытосеменные, или цветковые растения (K — Q). Сначала возникли двудольные, а потом и однодольные, представленные всеми жизненными формами: травами, кустарниками, полукустарниками, деревьями, лианами. У цветковых растений образование семян идет быстрее, чем у голосеменных, так как упрощен процесс репродукции. Эта и ряд других особенностей цветковых растений привели к тому, что начиная с позднего мела они стали на Земле господствующей группой (см. рис. 267). И если травяной покров в мезозое в основном составляли папоротниковидные, то в послемеловое время их сменили покрытосеменные. Современные

леса тоже в основном составляют покрытосеменные. Они возникли от голосеменных, вероятно от беннеттитовых, но не исключено, что от семенных папоротников. В палеогене цветковые растения участвовали в образовании небольших угольных пластов (Сахалин).

При анализе геологической истории растений бросается в глаза, что характеристика спорово-пыльцевых ориктоценозов гораздо богаче и разнообразнее, чем состав листовой флоры. Кроме того, споры и пыльцевые зерна, как правило, появляются в геологической летописи раньше, чем листья соответствующих растений.

Палеофлористическое районирование суши

Палеофлористическое районирование основано на пространственном распределении определенных совокупностей растений в геологическом прошлом. При палеофлористическом районировании используют те же единицы, что и при современном флористическом районировании: царство — область — провинция. Но надо иметь в виду, что ранг палеофлористических подразделений в геологической истории развития Земли мог меняться как в сторону повышения, так и в сторону понижения. Это связано с историей развития растений, изменением положения экватора, разным соотношением суши — моря в геологической истории, изменением рельефа, а также миграциями растений.

Первые наземные растения позднего силура во всех регионах имели довольно бедный и почти одинаковый состав (риниофиты и плауновидные). Местами произрастания были побережья различных водоемов, особенно морских (см. форзац 3). Девонские растения намного разнообразнее, чем силурийские. Среди них известны риниофиты, плауновидные, папоротники и хвощевидные. Тем не менее и девонская флора почти повсеместно имела однотипный состав, поэтому выделить палеофлористические области и царства не удается.

Только с раннего карбона возникла четкая палеофлористическая дифференциация, позволяющая выделить три области: Гондванскую (Гондвана), Еврамерийскую и Ангарскую (Ангарида). В состав Гондванской области в карбоне и перми включают растительность Южной Америки, Африки, Индии, Австралии и Антарктиды. В раннем и среднем карбоне гондванская растительность была представлена плауновидными, папоротниками, хвощевидными, близкими по листовой флоре к Еврамерийской области, но четко отличающаяся по споровым комплексам. Считается, что умеренный и холодный климат был в это время и в Гондванской и в Ангарской палеофлористической областях. Однако Гондвана располагалась в южном полушарии, а Ангарида в северном полушарии, соответственно в нотальном и бореальном поясах. В позднем карбоне наблюдается массовое развитие глоссоптерид, и нередко эту флору называют глоссоптериевой. В позднем карбоне началось потепление, и климат Гондваны стал безморозным и более влажным. К концу карбона исчезли гигантские древесные плауновидные и хвощевидные. В перми наблюдается аридизация.

Еврамерийская область в раннем карбоне объединяла флоры Северной Америки, северной части Южной Америки, Европы (до Урала), Кавказа, Средней и Малой Азии, а также север Африки. Для Еврамерийской области в раннем карбоне характерны древесные плауновидные (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*), древесные хвощевидные (*Calamites*), а также древесные папоротниковидные с крупными вайями. Стволы деревьев имели мощную кору и слабо развитую древесину. Растительность такого строения присуща зарослям мангрового типа,

характерной ассоциации влажных тропиков. Кроме того, для Евразийской области раннего карбона известны континентальные болотные и дельто-равнинные ассоциации растений. Растительность мангр и болот явилась основой мощного углеобразования (Донбасс, Силезия). В среднем карбоне в Евразийской области появились новые группы растений, в том числе и голосеменные, а в позднем карбоне — началось сокращение плауновидных. Вместе с тем увеличилось количество и разнообразие папоротниковидных, в том числе и древовидных. Изменился и климат, он стал более сухим, а в перми — аридным. В перми в Евразийской области продолжалось вымирание плауновидных, уменьшались размеры папоротниковидных.

В позднем карбоне от Евразийской области обособилась Казанская область, объединившая наземные растения Монголии, Китая, Индии, Малой Азии и Африки. Она принадлежала к экваториальному поясу, но обладала более сухим климатом, чем Евразийская область, на что указывают отсутствие стигматий и другие признаки.

Ангарская область объединяла растения Сибири и Казахстана. В раннем карбоне для Ангарской области были характерны плауновидные небольших размеров (стигматии отсутствовали), травянистые хвощевидные, папоротниковидные со слабо развитыми вайями, голосеменные небольшого размера. В начале раннего карбона климат был безморозным, но близким к аридному. В среднем карбоне началось похолодание и растительность в целом напоминала тайгу бореального пояса. Особенно многочисленными были кордантовые, образующие тайгу. Они явились основными углеобразователями (Кузбасс и другие угольные бассейны).

В конце перми началась перестройка растительного мира, выраженная не только в усилении провинциальности растительности, но и в вымирании многих прежних групп и появлении новых растений и их ассоциаций. В триасе границы между Гондванской, Евразийской (включая Казанскую) и Ангарской областями сглаживаются. На рубеже среднего триаса происходит окончательная перестройка и палеофитная флора сменяется мезофитной. Начиная с этого времени выделяются области: Австралийская (Австралийская), Евро-Синийская и Сибирско-Канадская.

Евразийская область в среднем триасе трансформировалась в Евро-Синийскую, имеющую влажный теплый климат экваториального пояса. Появляются много древесных папоротниковидных, голосеменных (цикадовых и беннеттитовых), образующих леса. Максимальное развитие этой растительности происходило в юре, что привело к мощному углеобразованию (Карагандинский угольный бассейн). В Евро-Синийской области в начале мела возникли первые цветковые растения.

В среднем триасе Ангарскую область сменила Сибирско-Канадская, обладавшая умеренным климатом, где гинкговые, чекановские, хвойные и другие растения образовывали тайгу. Цикадовые и беннеттитовые здесь отсутствовали. В это же время Австралийская, или Австралийская, область сменила Гондванскую. В Австралийской области наблюдается много цикадофитов и мало хвойных, имеющих не игольчатые, а ланцетовидные листья.

В юре и далее в мелу и палеогене дифференциация растительности еще более усилилась. В это время возникло 11 палеофлористических провинций, но границы между областями стали менее четкими. Начиная с неогена формируются современные фитогеографические царства, области, провинции, округа.

ЦАРСТВО ГРИБЫ.

FUNGI

(лат. *fungus* — гриб)

Грибы представляют собой своеобразную группу организмов, сочетающую признаки как растений, так и животных. Общим для грибов и растений являются неподвижность, верхушечный рост и размножение с помощью спор. Но в отличие от растений у грибов отсутствует фотосинтез, что сближает их с животными. Кроме того, у грибов, как и у животных, в продуктах обмена присутствует мочевины, а в оболочках клеток имеется хитин. Оболочки большинства клеток плотные и могут сохраняться в ископаемом состоянии. Клетки обычно многоядерные, реже одноядерные. Известно около 100 000 видов грибов.

Грибы могут быть одноклеточными и многоклеточными, соответственно размеры колеблются от микроскопических до 16 см и более в высоту. Многоклеточные грибы состоят из тонких нитевидных образований. Нити, или гифы, при разветвлении переплетаются, образуя грибницу, или мицелий. Грибницы очень разнообразны по размерам и строению: от микроскопических скоплений до крупных шляпочных грибов. Размножение вегетативное или с помощью спор. Среди спор кроме неподвижных встречаются и подвижные со жгутиками. Неподвижные споры имеют плотную оболочку, что позволяет им сохраняться в ископаемом состоянии. Неподвижные споры образуются внутри специальных полостей или на концах гиф.

Грибы по типу питания являются гетеротрофами: сапрофитами, паразитами, редко хищниками. Они обитают в различных средах: в почве, на поверхности и внутри любых объектов и организмов. Споры грибов встречаются также и в атмосфере.

Сложные симбиотические отношения грибов с водорослями привели к возникновению лишайников. Для грибов характерен симбиоз и с высшими растениями, что помогает в случае находок в ископаемом состоянии только грибов реконструировать состав высших растений.

В ископаемом состоянии сохраняются преимущественно споры, реже гифы, мицелии и еще реже отдельные клетки. Наибольшее число спор обнаружено в бурых углях. Достоверные остатки грибов известны с девона. Гифоподобные образования встречены в докембрии (средний рифей). Наиболее сенсационными являются находки микроскопических образований в археозое на рубеже 3,8 млрд лет (см. рис. 25, а). Некоторые сравнивают их с дрожжевыми грибами. Если это так, то эукариоты возникли одновременно с прокариотами, а может быть и раньше. Несомненно только, что грибы и бактерии были первыми наземными организмами.

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ. ZOA(ANIMALIA)

(греч. *зоа*, мн. ч. от *зоон* — животное; лат. *animal* — животное)

Царство *Zoa*
Подцарство *Protozoa*
Подцарство *Metazoa*

К царству животных относятся разнообразные одноклеточные и многоклеточные организмы, питающиеся готовыми органическими веществами (*гетеротрофы*), в отличие от растений, использующих неорганические вещества и солнечный свет (*автотрофы*). У клеток животных отсутствует целлюлозная оболочка, хлорофилл и другие растительные пигменты. Подавляющее большинство животных являются подвижными организмами, в то время как растения — неподвижными. У одноклеточных животных строение клетки сложное, у многоклеточных — более простое, но специализированное. У многоклеточных животных в процессе эволюции возникли не только специализированные клетки, но и ткани, органы, функциональные системы (пищеварительная, половая, мышечная, нервная, выделительная, дыхательная, кровеносная).

Первые животные были одноклеточными, напоминающими современных амебовидных жгутиконосцев. Они появились 1,0—1,5 млрд лет т. н., т. е. в среднем протерозое. Многоклеточные животные, сходные с современными кишечнополостными, червями и примитивными членистоногими, известны начиная с рубежа 670—690 млн лет, т. е. с вендского периода. Первые многоклеточные животные, вероятно, возникли еще раньше, так как в вендское время они разнообразны и отвечают разным эволюционным уровням.

В царстве животных выделяют два подцарства: одноклеточные (*Protozoa*) и многоклеточные (*Metazoa*).

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ. PROTOZOA

(греч. *protos* — первый; *зоа*, мн. ч. от *зоон* — животное)

Подцарство *Protozoa*
Tun Mastigophora
Tun Ciliophora
Tun Sporozoa
Tun Sarcodina
Tun Acantharia

Подцарство одноклеточных включает животных, состоящих из одной клетки. Размеры клетки варьируют в значительных пределах. Наиболее мелкие формы не превышают 10 мкм, наиболее крупные достигают 5—7 см (т. е. 50000 мкм), а в исключительных случаях 10—15 см, средние размеры простейших колеблются от 50 до 150 мкм.

Клетка простейших имеет разнообразное строение и обладает способностью выполнять различные функции, обеспечивающие жизнедеятельность животного: питание, выделение, газообмен, движение, раз-

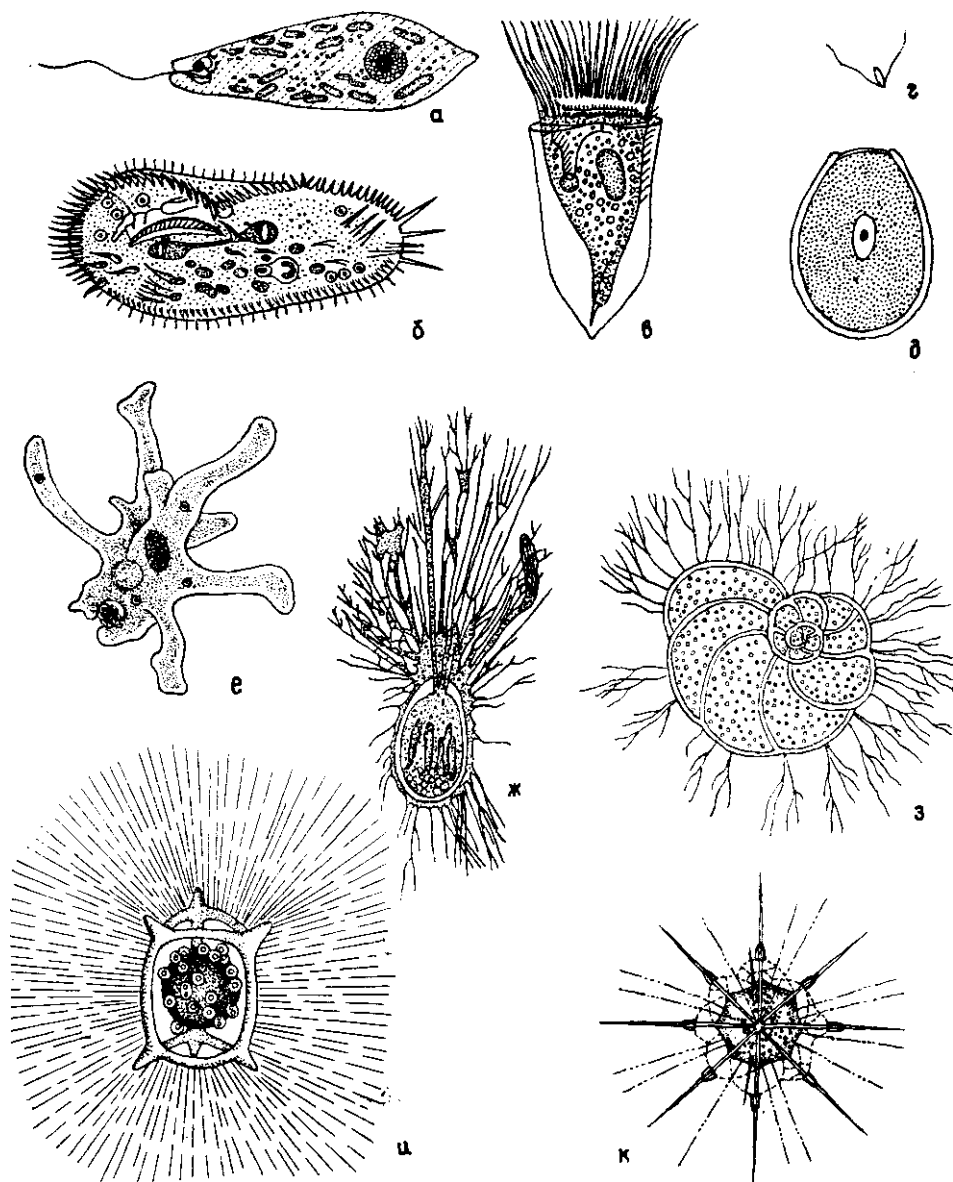


Рис. 49. Основные типы и классы одноклеточных

а — тип жгутиковые; б, в — тип ресничные: б — подвижная форма, в — сидячая форма; г, д — тип споровики: г — в движении, д — в состоянии покоя; е—и — тип саркодовые: е — класс корненожки, ж, з — класс фораминиферы, и — класс радиолярии; к — тип акантарии

множение и др. Отдельные участки, приспособленные к выполнению определенных функций, получили название *органойды* в противоположность органам или системам органов многоклеточных. Выполнение одной клеткой всех функций, свойственных живому организму, обу-

словливает сложность ее строения. Клетка простейших состоит из *цитоплазмы*, внутри которой заключено одно, реже два ядра. Наблюдаются удлинненные тельца с самостоятельными мембранами — *митохондрии*. Они являются основными источниками энергии, осуществляя процессы дыхания и обмена. Кроме того, присутствуют различные по форме и размерам полости — *вакуоли*, участвующие в пищеварении, выделении, регуляции объема и т. д.

По способу питания среди простейших имеются авто- и гетеротрофные организмы; первые способны перерабатывать неорганические соединения, вторые используют в пищу только готовые органические соединения. В последнее время установлено, что пищеварение у одноклеточных осуществляется не только внутри цитоплазмы, но и на внешней поверхности оболочки. В этом случае оболочка впячивается с образованием полусамкнутой полости. Такой тип пищеварения получил название пристеночного. Размножение простейших происходит половым путем, у некоторых видов наблюдается чередование полового и бесполого размножения.

Большинство простейших обладает способностью к перемещению в пространстве. Движение простейших осуществляется с помощью органоидов движения: жгутиков, ресничек, псевдоподий или ложноножек. Наружная часть цитоплазмы (*эктоплазма*) является более плотной, чем внутренняя (*эндоплазма*), поэтому большинство простейших имеет достаточно постоянную форму тела.

В основу деления подцарства простейших на типы (саркодовые, инфузории, жгутиковые, споровики, акантарии) положены строение ядра, цитоплазмы, органоидов движения и состав скелета (рис. 49). Некоторые исследователи рассматривают названные таксоны в ранге подтипов или классов. Саркодовые (*Sarcodina*) имеют органоиды движения в виде ложноножек. Ресничные (*Ciliophora* или *Infusoria*) перемещаются с помощью многочисленных ресничек, производящих гребные движения. Жгутиковые (*Mastigophora*) обладают одним-двумя или множеством жгутиков, в большинстве случаев совершающих колебательные движения. Споровики (*Sporozoa*) в активный период жизни обычно передвигаются с помощью жгутиков. В пределах каждого типа насчитывается много классов, отрядов, родов. Общее число видов простейших составляет около 50000; они распределяются почти поровну между современными и ископаемыми формами. В настоящее время простейшие распространены повсеместно: в пресных и морских бассейнах, в которых населяют дно водоемов и всю толщу воды — пелагиаль, а также на суше (в почве).

Многие простейшие имеют раковину, преимущественно известкового или кремневого состава. Среди инфузорий и жгутиковых раковинные формы встречаются редко. В последние годы большое значение приобрели раковинные инфузории — *тинтинниды*, у которых цитоплазма выделяет органическую оболочку, нередко с включениями посторонних частиц. У ископаемых тинтиннид наблюдается известковая раковина, что, возможно, обусловлено замещением органического вещества. Для своеобразного типа *Acanthagia* характерен цеlestиновый скелет. Только среди саркодовых раковина имеется у большинства форм, поэтому ниже они рассматриваются более подробно.

Геологическая история простейших начинается в кембрии, но несомненно, что они должны были появиться одновременно с докембрийскими бесскелетными многоклеточными или раньше их.

ТИП САРКОДОВЫЕ. SARCODINA

(греч. *sars*, род. п. *sarcos* — мясо, плоть, вещество)

Тип Sarcodina
Класс Foraminifera
Класс Amoebina
Класс Radiolaria
Класс Heliozoa

Саркодовые имеют наиболее простое строение по сравнению с другими одноклеточными животными. Органоидами движения служат псевдоподии, или ложноножки, которые одновременно выполняют функцию захвата пищи. Саркодовые обитают в различных, преимущественно морских, условиях (свыше 80%). Одной из наиболее обычных пресноводных форм этого типа является амёба (см. рис. 49). Многие саркодовые имели раковину, поэтому они сохраняются в ископаемом состоянии. Тип Sarcodina разделяется на два подтипа: *корненожки* (Rhizopoda) и *лученожки* (Actinopoda), отличающихся строением псевдоподий. Для первого подтипа характерны короткие или длинные корненожки, а для второго — тонкие лученожки, имеющие внутри опорную плазматическую нить. Подтип Rhizopoda включает класс Foraminifera, обладающий раковиной, и класс Amoebina, среди которых имеются и голые и раковинные формы. Подтип Actinopoda по строению цитоплазмы подразделяется на два класса: Radiolaria, у которого присутствует центральная капсула, и Heliozoa, не имеющего таковой. Ниже дано описание двух классов: фораминифер и радиолярий, известных с кембрия по настоящее время; среди современных видов число радиолярий резко превышает число фораминифер. Класс амёб и класс солнечников (Heliozoa) ограничены преимущественно современными формами, в ископаемом состоянии начиная с палеогена известны только некоторые раковинные амёбы.

Класс Фораминиферы. Foraminifera

(лат. *foramen*, род. п. *foraminis* — отверстие, дыра; *fero* — носить)

Класс Foraminifera
Отряд Allogromiida
Отряд Astrorhizida
Отряд Ammodiscida
Отряд Textulariida
Отряд Ataxophragmiida
Отряд Lagenida
Отряд Miliolida
Отряд Endothyrida
Отряд Fusulinida
Отряд Rotaliida
Отряд Globigerinida
Отряд Buliminida
Отряд Heterohellicida
Отряд Nummulitida

Общая характеристика. Фораминиферы включают саркодовых, имеющих раковину с одним или несколькими отверстиями — устьями, через которые наружу выходят тонкие длинные нитевидные отростки цитоплазмы (псевдоподии). Псевдоподии выполняют различные функции: служат для передвижения и сбора пищи, так как они нередко переплетаются между собой и создают ловчие сети, а кроме того, принимают участие в газообмене и иногда в построении раковины. Из общего числа современных и ископаемых видов максимум (около 20 тысяч) приходится на долю последних, которые встречаются в ископаемом состоянии начиная с кембрия. Современные формы, насчитывающие до

1000 видов, обитают преимущественно в морских бассейнах.

Все фораминиферы имеют раковину. Размеры раковин колеблются в значительных пределах. Наряду с формами микроскопическими (0,02—0,05 мм) встречаются и «гигантские» раковины (свыше 100 мм). Существует условное разделение фораминифер на крупные и мелкие; к первым относятся фузулиниды и нуммулитиды и единичные представители других отрядов, ко вторым — остальные отряды. Крупные фо-

раминиферы в целом характеризуются более сложным строением, чем мелкие. Это особенно относится к отрядам Fusulinida и Nummulitida, которые отличаются от других отрядов целым комплексом признаков.

По способу образования и составу выделяются раковины агглютинированные (см. рис. 50—52) и секреционные (см. рис. 53—61). Строительство секреционных раковин, как и выделение цемента агглютинированных раковин, обусловлено секрецией цитоплазмы. У большинства фораминифер секреционные раковины имеют известковый состав, у меньшинства — органический и, возможно, кремневый. Агглютинированные раковины состоят из различных посторонних частиц: зерен кварца, кальцита, спикул губок и других, сцементированных между собой выделениями цитоплазмы. Имеются и более сложные варианты, когда секреционные известковые раковины содержат примесь агглютинированных частиц.

Особенности нарастания цитоплазмы определяют формирование однокамерных (см. рис. 50), двухкамерных (см. рис. 51) и многокамерных раковин с различными типами расположения камер. При наличии одной камеры ее форма может быть округлой, звездчатой, цилиндрической и пр. Небольшое число фораминифер имеет раковину, состоящую из двух камер: первая камера обычно шарообразная, вторая в одних случаях имеет цилиндрическую форму, а в других представляет собой длинную трубку, завивающуюся вокруг первой клубкообразно либо спирально.

Многокамерные раковины подразделяются на несколько типов, отличающихся между собой способом расположения камер. В наиболее простом виде камеры следуют друг за другом в один ряд (см. рис. 51, 53), но значительно чаще они располагаются спирально или клубкообразно. В клубкообразном типе навивания наблюдается закономерное (*милиолиновый тип* — см. рис. 54) либо незакономерное расположение камер. Среди спиральнозавитых раковин выделяются спирально-плоскостные, спирально-конические и спирально-винтовые.

Разнообразие спирально-плоскостных раковин определяется степенью перекрывания (объемлемости) оборотов и формой поперечного сечения (см. рис. 51, 53, 56). Если обороты только соприкасаются и не перекрывают друг друга, раковина называется *эволютной*. Если последний оборот полностью перекрывает предыдущий, раковина называется *инволютной*. В первом случае видны все обороты, а во втором — только последний; у инволютных форм действительное число оборотов можно определить лишь на поперечном разрезе. Между инволютными и эволютными раковинами имеются переходные варианты: *полуинволютные* и *полуэволютные*, характеризующиеся частичной объемлемостью оборотов. По соотношению диаметра (D) раковины и ее толщины (T) инволютные формы разделяются на *монетовидные* ($D \gg T$), *линзовидные* ($D > T$), *шаровидные* ($D = T$) и *веретенновидные* ($D < T$).

Характер нарастания раковины фораминифер позволяет изучать онто-филогенетические отношения (отряд Miliolida, Nummulitida, Textulariida и др.). Имеется точка зрения, что онтогенезом можно называть только индивидуальное развитие многоклеточных животных, т. е. процесс развития от одной клетки к ее дроблению и появлению многоклеточного организма и до его смерти.

Очень важным признаком является *устье*, через которое наружу выходят псевдоподии и цитоплазма сообщается с внешней средой. Разнообразие этого признака определяется числом отверстий, их формой и расположением.

Принципы классификации и систематика. При разделении фораминифер на отряды учитывают прежде всего способ образования (агглютинированная или секреторная) и состав раковины (псевдохитиновая, известковая и, возможно, кремневая), а также число камер и характер их расположения, т. е. тип навивания. Помимо этих признаков непременно рассматривают тип устья и строение стенки. В классе фораминифер выделяют от 13 до 52 отрядов. Иногда их объединяют в надотряды или подклассы.

Отряд *Allogromiida* (греч. *allos* — различный, иной; лат. *groma* — палочка) представлен однокамерными раковинами шаровидной или трубчатой формы. Стенка органическая, тектиновая, иногда с включением агглютинированных частиц. Формы морские и пресноводные. Поздний кембрий — современность (см. рис. 49).

Отряд *Astrorhizida* (греч. *aster* — светило, звезда; *rhiza* — корень) включает агглютинированные одно- или двухкамерные раковины (рис. 50). Устье одно или несколько. Формы морские, бентосные, прикрепленные или подвижные. В настоящее время обитают преимущественно в батимальной и абиссальной областях на различных глубинах. Кембрий — современность.

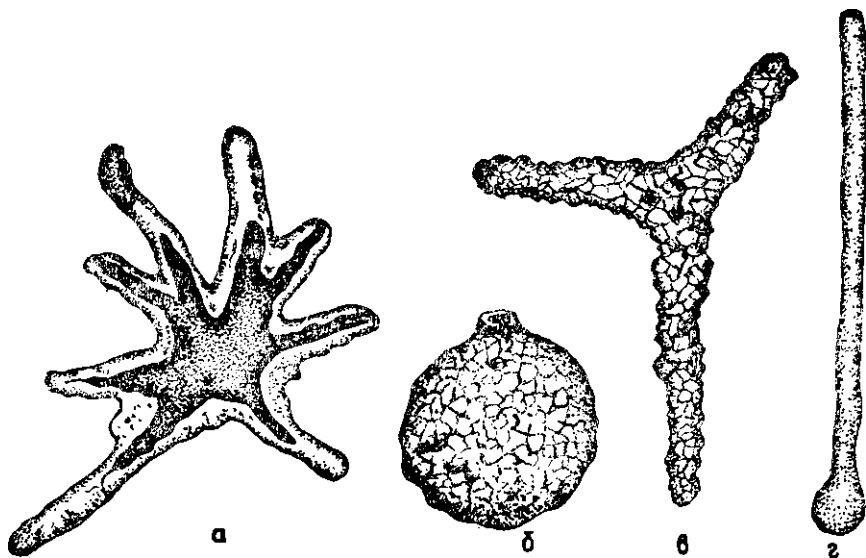


Рис. 50. Отряд *Astrorhizida* (Є—Q)
а — *Astrorhiza* (O—Q); б — *Saccamina* (S—Q); в — *Rhabdammina* (O—Q); г — *Hyperammina* (O—Q); увел.

Отряд *Ammodiscida* (*Аммон* — египетское божество со спирально свернутыми рогами; греч. *discos* — диск, плоский круг) представлен агглютинированными двух- или многокамерными раковинами (рис. 51). Стенка обычно мелко-, реже средне- или крупнозернистая; цемент известковый. Стенка может быть сложно устроенная, губчатая. Двухкамерные раковины имеют шарообразную первую камеру и длинную трубчатую вторую камеру, располагающуюся в одной плоскости эволютно либо клубкообразно на всех или только на ранней стадии. К многокамерным аммодисцидам принадлежат как прямые, так и спирально-плоскостные инволютные формы. Устье простое конечное или

внутрикраевое, иногда сложное ситовидное. Подвижный бентос. Формы морские, эвригалинные. В настоящее время представители отряда встречаются преимущественно в батиальной и абиссальной областях. Силур — современность.

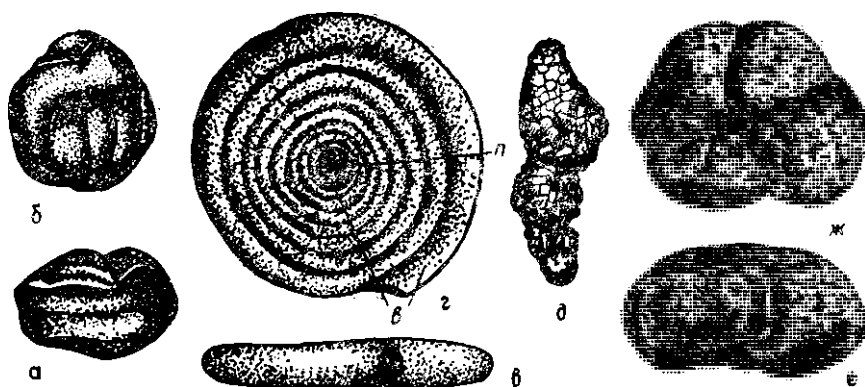


Рис. 51. Отряд Ammodiscida (S—Q)
а, б — Glomospira (S—Q); в, г — Ammodiscus (S—Q); д — Reophax (C—Q); е, ж — Harlophragmoides (C—Q); увел. а — вторая камера, п — первая камера

Отряд *Textulariida* (лат. *textularis* — сплетенный) представлен агглютированными многокамерными раковинами, у которых уплощенные камеры располагаются по винтовой спирали, проектируясь в два ряда (рис. 52, а). Иногда наблюдаются диморфные раковины в двух

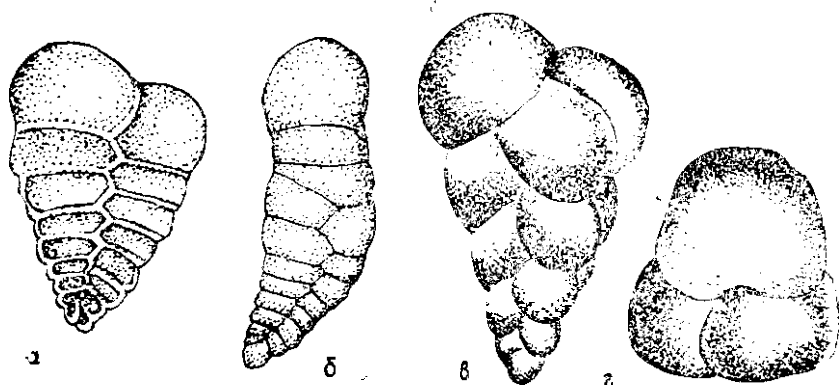


Рис. 52. Отряды Textulariida (D—Q) и Ataxophragmiida (S—Q)
а — Textularia (C—Q); б — Bigenerina (J—Q); в, г — Verneuilina (J—Q); увел.

вариантах: спирально-винтовые на ранних стадиях и однорядные на поздних (рис. 52, б) либо спирально-плоскостные на ранних и спирально-винтовые на поздних. Устье простое либо сложное ситовидное. Формы морские, встречаются во всех морях на различных глубинах, но наиболее часто в неритической провинции. Подвижный бентос. Девон — современность.

Отряд *Ataxophragmiida* (греч. а — отрицание; тахо — приводить в порядок; phragma — изгородь, огораживать) представлен агглюти-

нированными многокамерными раковинами. Трехгранные, уплощенные, субшаровидные или шаровидные камеры располагаются по винтовой спирали обычно в три ряда или наращиваются по конической спирали (рис. 52, в). Иногда встречаются ди- или триморфные раковины. Устье простое или сложное. Представители отряда обитают в нормально-морских и солоноватоводных бассейнах. Подвижный, реже прикрепленный бентос. Силур — современность.

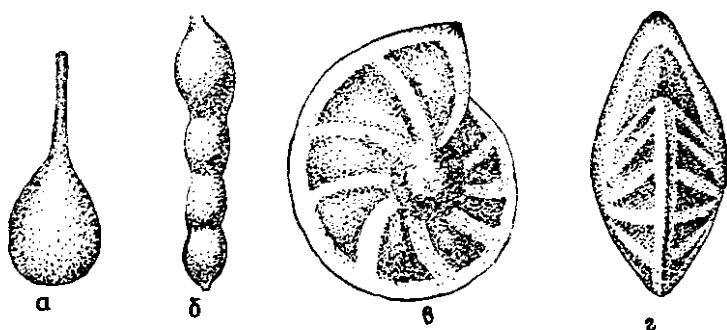


Рис. 53. Отряд Lagenida (S—Q)
а — Lagena (J—Q); б — Nodosaria (P—Q); в, г — Lenticulina (T—Q); увел.

Отряд *Lagenida* (греч. лагоена — узкогорлая бутылка) представлен секреторными известковыми одно- и многокамерными раковинами. Камеры располагаются в один ряд либо навиваются в одной плоскости, реже по винтовой спирали (рис. 53). Стенка раковины стекловатая с многочисленными мелкими порами. Устье лучистое, круглое, реже щелевидное, располагается на конце раковины либо у наружного края септальной поверхности. Формы эвригалинные, но преимущественно морские, реже солоноватоводные, способные переносить значительное опреснение. В современных морях обычно обитают в сублиторальной и батимальной зонах. Подвижный, редко прикрепленный бентос. Силур — современность.

Отряд *Miliolida* (лат. milium — просо) включает секреторные известковые многокамерные раковины, характеризующиеся правильно-клубкообразным типом навивания (рис. 54). Стенка непористая, фарфоровидная. Камеры трубчатые, они располагаются во взаимно пересекающихся плоскостях, между которыми имеется определенный угол (144° , 120° , 180° ; в последнем случае камеры располагаются в одной плоскости). Это и определяет правильное клубкообразное или милиолиновое навивание камер. Раковины моно-, ди- и триморфные, т. е. в процессе роста угол между плоскостями, в которых располагаются камеры, может изменяться. Например, у рода *Triloculina* на ранних стадиях камеры имеют такое же расположение, как и у рода *Quinqueloculina* (рис. 54, ж), а у рода *Purgo* в онтогенезе прослеживаются три стадии, отражающие типы строения: *Quinqueloculina*, *Triloculina* и после этого собственно *Purgo* (рис. 54, к). Таким образом, милиолиды являются хорошей иллюстрацией биогенетического закона, поскольку у потомков отчетливо прослеживаются стадии предков. Устье с выступом-зубом, реже простое или сложное, ситовидное.

Формы морские, нередко эвригалинные, преимущественно теплолюбивые, в северных широтах приурочены к теплым течениям; обитаю-

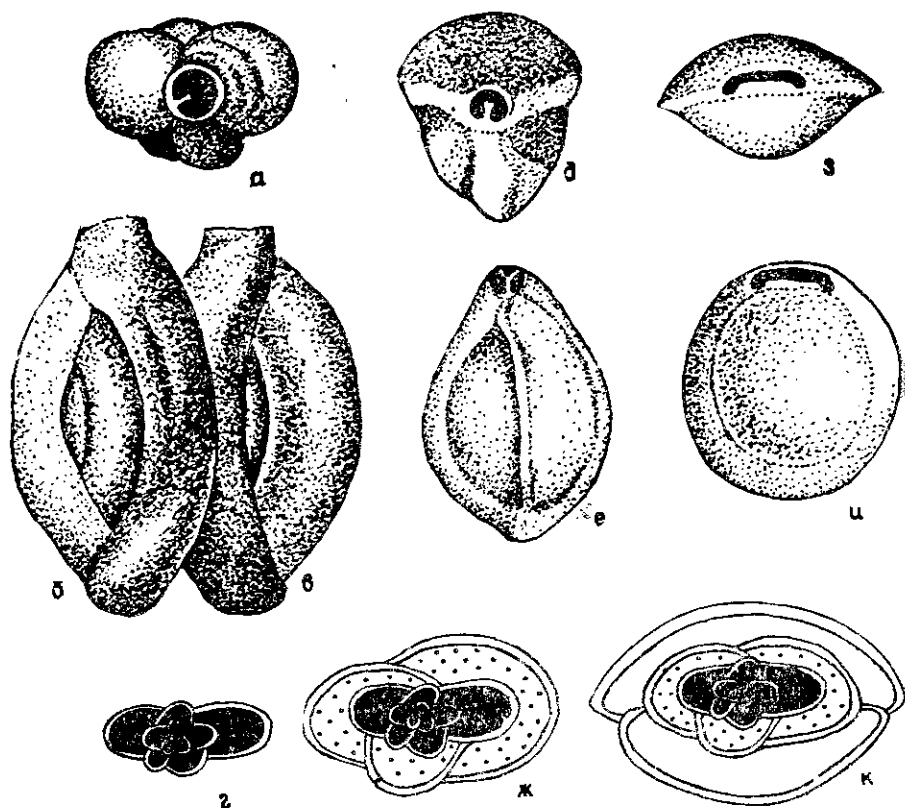


Рис. 54. Отряд Miliolida (C—Q)
а—г — Quinqueloculina (J—Q); д—ж — Triloculina (J—Q); з—к — Purgio (J—Q).
На поперечных сечениях стадии рода Quinqueloculina показаны черным, стадии рода Triloculina — точками, стадии рода Purgio — оставлены белым

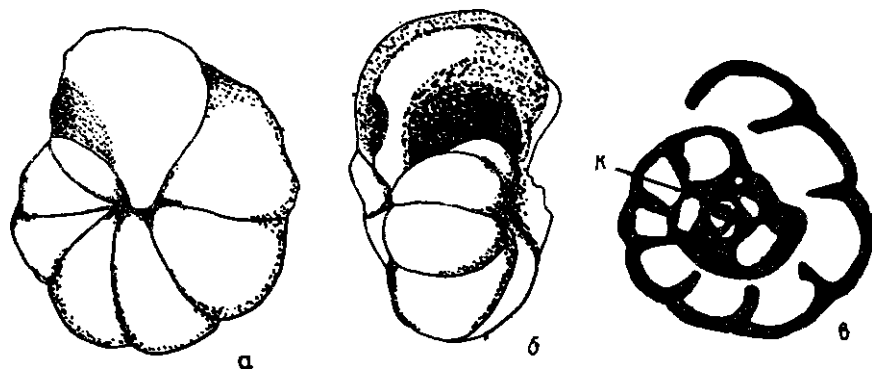


Рис. 55. Отряд Endothyrida (D₃—K)
а—в — Endothyra (D₃—P); увел. к — клубкообразная начальная камера

щие в неритической провинции, иногда опускающиеся до глубин 3000—4000 м. Подвижный, редко прикрепленный бентос; иногда формы породообразующие. Карбон — современность.

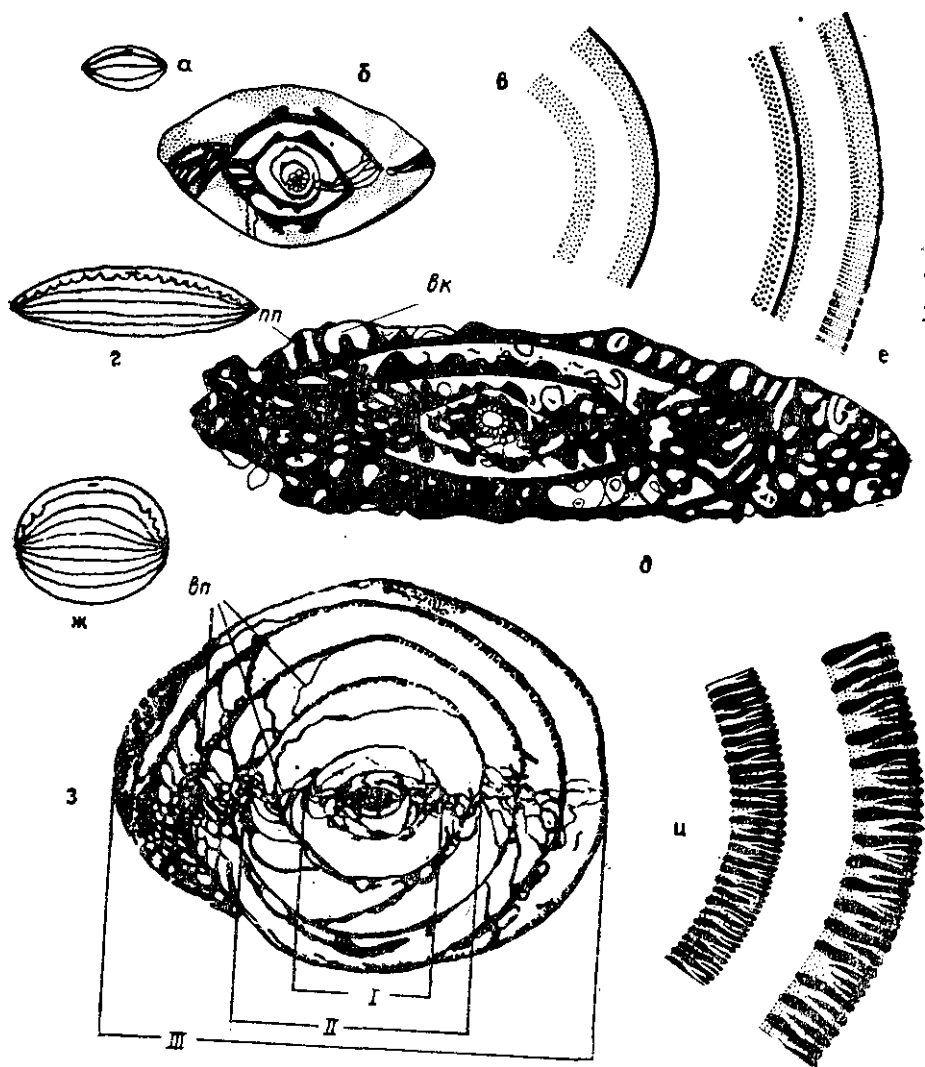


Рис. 56. Отряд Fusulinida (C—P)

а—в — Schubertella (C₂—P); г—е — Fusulina (C₂—з); ж—и — Schwagerina (P₁); увел. вк — вторичные камеры, вп — волнистые перегородки, пп — правильно складчатые перегородки. I—III — стадии веретеновидной (I), овальной (II), шаровидной (III) раковины

Отряд *Endothyrida* (греч. endon — внутри; thyra — дверь, перегородка) представлен известковыми многокамерными раковинами. Для эндотирид характерно спирально-плоскостное или почти спирально-плоскостное навивание с некоторым отклонением оси навивания в каждом последующем обороте (рис. 55). На конечных стадиях раковина может разворачиваться и возникают формы однорядные, иногда вторично однокамерные. Стенка секретионно-известковая, обычно зерни-

стая двухслойная, изредка с примесью агглютинированных частиц. Устье щелевидное или ситовидное. Поздний девон — мел.

Отряд *Fusulinida* (лат. *fusus* — веретено) представлен секреторными известковыми спирально-плоскостными инволютными многокамерными раковинами. Фузулиниды вытянуты по оси навивания, поэтому для них характерна форма от шаровидной до веретеновидной (рис. 56, а, г, ж). Размеры раковин до 20 мм. Перегородки между камерами низкие широкие, обычно складчатые в нижней части. Складки соседних перегородок могут соприкасаться между собой, образуя вторичные камеры.

Стенка фузулинид устроена значительно сложнее, чем стенка раковин остальных отрядов. С помощью шлифов и светового микроскопа установлено несколько типов строения стенки (рис. 56, в, е, и). На рис. 56, в показана стенка двухслойная на последнем обороте и однослойная на предыдущих. Сложнее устроена стенка собственно рода *Fusulina* (рис. 56, е), в которой выделяются четыре слоя на предпоследнем обороте и три на последнем. Наиболее сложное строение стенки показано на рис. 56, и: по числу слоев стенка двухслойная, но внутренний слой (кериотека), имеющий систему каналов, по сложности несравним со слоями двух предыдущих типов.

Устье обычно одно, расположенное в средней части септальной поверхности. По сторонам устья могут наблюдаться дополнительные окаймляющие валики — *хоматы*. При наличии нескольких устьев ограничивающие их валики называются *парахоматы*. Фузулиниды вели бентосный, реже планктонный образ жизни, являясь характерными формами сублиторали тропических и субтропических морей прошлого. Пышный расцвет фузулинид в позднем палеозое обусловил образование органогенных карбонатных осадков, давших начало известнякам. Карбон — пермь.

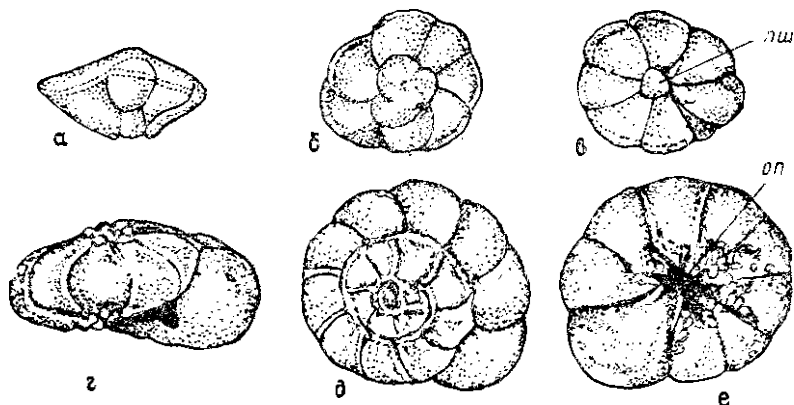


Рис. 57. Отряд *Rotaliida* (J—Q)
а—в — *Rotalia* (K₂—Q); г—е — *Ammonia* (N—Q); увел. оп — открытый пупок, пш — пупочная шишка

Отряд *Rotaliida* (лат. *gota* — колесо) представлен секреторными известковыми многокамерными раковинами, обычно спирально-коническими, реже спирально-плоскостными (рис. 57). Стенка раковины пористая. Устье одно, чаще всего внутрикраевое. Подвижный бентос. Юра — современность.

Отряд *Globigerinida* (лат. *globus* — шар; *gerere* — производить) представлен секреторными известковыми многокамерными раковинами, спирально-коническими, реже спирально-плоскостными (рис. 58).

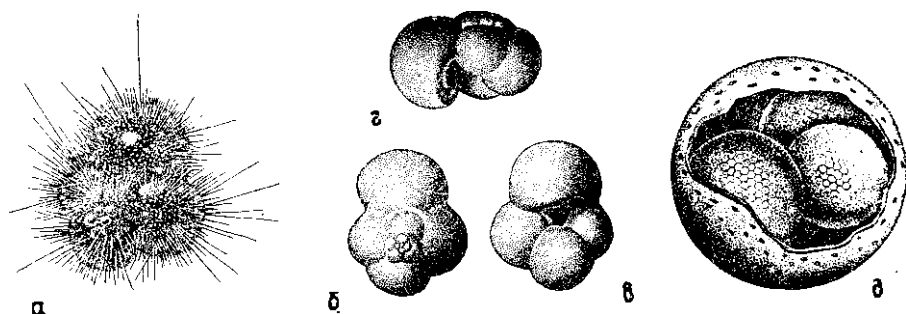


Рис. 58. Отряд *Globigerinida* (J—Q)
а—г — *Globigerina* (P—Q): а — современная форма с многочисленными шипами, б—г — ископаемая форма; д — *Orbulina* (N—Q); увел.

Стенка раковины пористая. Устье внутриккраевое. Камеры нередко шарообразные, несущие многочисленные тонкие иглы (рис. 59). Это приводит к уменьшению удельного веса, увеличению поверхности и возрастанию трения при перемещении раковин в толще воды, что способствует планктонному образу жизни. Такие формы, оседая после смерти на дно, слагают органогенные карбонатные илы. В современных морях и океанах отложения, образующиеся за счет скопления раковин отмерших планктонных глобигеринид, обитавших при жизни в верхнем слое воды, не встречаются глубже 4000—5000 м. По мере осаднения из верхней толщи воды на дно раковинки разрушаются и растворяются. Породы, содержащие в значительном количестве раковины рода *Globigerina* и близких ему родов, получили название *глобигериновых известняков*. Юра — современность.

Отряд *Buliminida* (лат. *bulla* — пузырь) включает секреторные известковые пористые многокамерные раковины. Округлые или угловатые камеры располагаются по винтовой спирали в два, три или много рядов (рис. 60, а, б). Устье петлевидное, при наличии одного или нескольких зубов — арковидное. Подвижный бентос. Юра — современность.

Отряд *Heterohelicida* (греч. *heteros* — другой, различный; *helix* — завиток) охватывает секреторные известковые пористые многокамерные раковины, имеющие двухрядное, на ранних стадиях нередко спирально-плоскостное расположение камер (рис. 59, в—д). Стенки тонкие, обычно гладкие. Устье находится у внутреннего края септальной поверхности. Планктон и подвижный бентос. Мел — современность.

Отряд *Nummulitida* (лат. *nummus* — монетка) представлен крупными секреторными известковыми многокамерными монетовидными раковинами. Навивание камер спирально-плоскостное, реже циклическое (рис. 61). Раковины нуммулитид усложнены столбиками, спиральными валиками и обычно пронизаны системой мелких канальцев. По характеру объемности оборотов наблюдаются инволютные, полуинволютные и эволютные раковины. Они сжаты по оси навивания, отчего приобретают монетовидную форму. Нуммулиты являются гигантами среди фораминифер и вообще среди одноклеточных, так как их

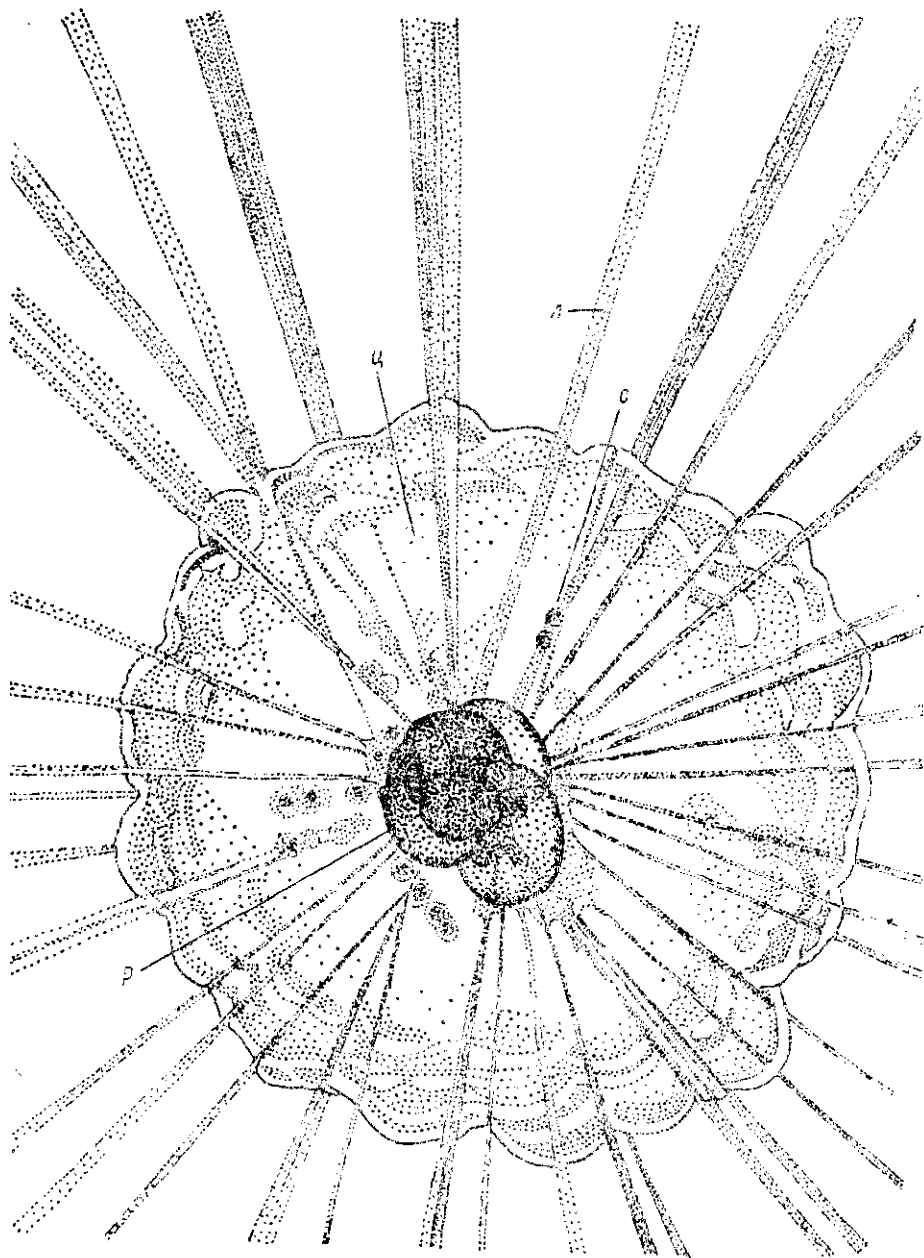


Рис. 59. Цитоплазма окутывает раковинку планктонной глобигериниды *Hastigerina pelagica* (d'Orbigny) перед началом распада на сотни тысяч подвижных клеток-гамет. Сильно увел. Саргассово море. Современность. л — ложноножки, р — раковина, с — симбионты — одноклеточные водоросли, ц — цитоплазма (Be, Anderson, 1976)

размеры могут достигать 100—160 мм. Они относятся к подвижному бентосу, являясь обитателями сублиторали тропических и субтропических морей. Скопления раковин этого отряда привели к образованию нуммулитовых мергелей и известняков. Поздний мел — современность; расцвет нуммулитид приурочен к палеогену.

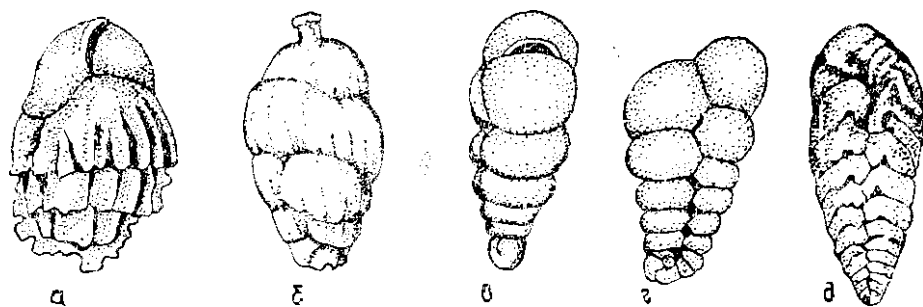


Рис. 60. Отряды Buliminida (J—Q) и Heterohelicida (K—Q)
а — Bulimina (J?, K—Q); б — Uvigerina (P—Q); в, г — Heterohelix (K₂); д — Bolivina (K₂—Q); увел.

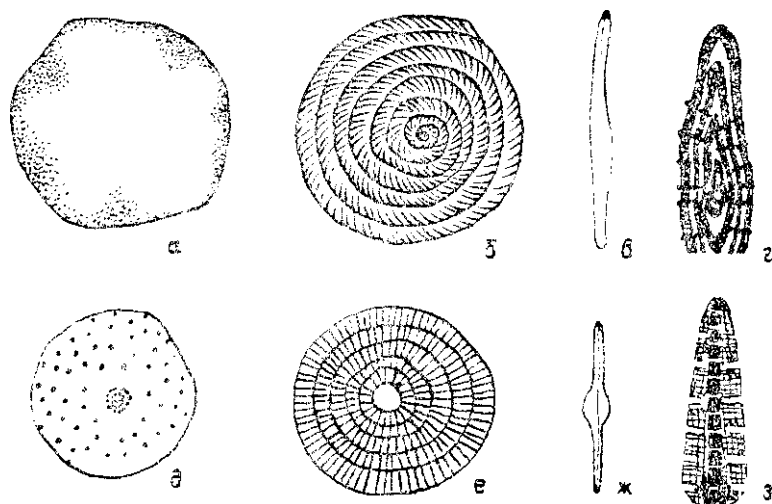


Рис. 61. Отряд Nummulitida (K₂—Q)
а—г — Nummulites (P); д—з — Discocyclina (P₁₋₂)

Образ жизни и условия существования. Современные фораминиферы в подавляющем большинстве обитают в нормально-морских бассейнах на всех глубинах и широтах, достигая максимального разнообразия в сублиторальной зоне тропических морей и океанов. Меньшая часть фораминифер существует в солоноватоводных бассейнах типа Черного и Азовского морей. Некоторые фораминиферы встречаются в пресных водоемах и еще реже в подземных водах пустынь, как, например, в Каракумах и Сахаре.

Большинство современных фораминифер передвигаются по дну с помощью псевдоподий и относятся к подвижному бентосу; меньшинство входит в группу неподвижного бентоса, прикрепленного или сво-

бодно лежащего (*Astrorhiza*, *Rhabdammina*). Часть фораминифер приспособилась к планктонному образу жизни (*Globigerinida*, видимо некоторые *Fusulinida*).

Породообразующая роль. Среди агглютинированных фораминифер породообразующее значение имеют представители отряда *Astrorhizida* (рабдамининовые пески и песчаники). Скопления секреторных известковых раковинок фораминифер приводят к образованию различных известняков и мергелей, получивших названия по преобладанию того или иного рода или отряда: известняки миллиолиновые, фузулиновые, швагерининовые, нуммулитовые, глобигериновые, глобигерино-глоборталиевые и т. д. Органогенные известняки являются хорошим строительным материалом. Они используются при строительстве и украшении зданий. Так, из фузулиновых известняков построены многие здания и украшающие их колонны и скульптуры в городе Москве, Владимире и др. Нуммулитовые известняки слагают многие египетские пирамиды.

Геологическая история. Самые первые фораминиферы, обладавшие хитиновыми и псевдохитиновыми раковинами, вероятно, существовали уже в докембрии. Первые достоверные фораминиферы появились в кембрии. Они имели агглютинированные раковины, состоящие из одной шарообразной камеры или длинной трубчатой, неправильно-червеобразно навивающейся (*Astrorhizida*, ϵ —Q) камеры. В последующие периоды строение агглютинированных раковин усложнялось за счет увеличения числа камер и изменения типа навивания (расположения камер относительно друг друга). Так, в ордовике среди астроризид появились двухкамерные прямые раковины, а в силуре — среди аммодисцид (*Ammodiscida*, S—Q) многокамерные однорядные и двухкамерные спирально-клубкообразные и спирально-плоскостные. В силуре и девоне начинают встречаться и многокамерные агглютинированные спирально-винтовые раковины (*Ataxophragmiida*, S—Q; *Textulariida*, D—Q).

В силурийском периоде появляются первые секреторные известковые фораминиферы, представленные одно- и многокамерными однорядными раковинами (*Lagenida*, S—Q). Дальнейшая эволюция секреторных известковых фораминифер шла, как и у агглютинированных форм, по пути увеличения числа камер и изменения типа навивания, а также по пути усложнения структуры стенки и устья. В результате среди секреторных известковых фораминифер в девоне появились формы с неправильно-клубкообразным навиванием (*Endothyrida*, D₃—K), правильно-клубкообразным навиванием (*Miliolida*, C—Q), спирально-плоскостным навиванием веретено- и шаровидной формы (*Fusulinida*, C—P) и линзовидной среди лагенид. Из перечисленных отрядов наибольшего разнообразия и распространения достигли в позднем палеозое фузулиниды. В мезозое появились раковины спирально-конические (*Rotaliida* J—Q; *Globigerinida* J—Q), спирально-винтовые (*Buliminida*, J—Q; *Heterohelicida*, K—Q) и спирально-плоскостные монетовидной формы (*Nummulitida*, K₂—Q). Расцвет перечисленных отрядов приурочен к меловому и палеогеновому периодам. В настоящее время агглютинированные и секреторные известковые фораминиферы очень широко распространены (см. образ жизни), но их разнообразие меньше, чем в меловом периоде.

Геологическое значение. Значение фораминифер для геологии велико и разнообразно. Фораминиферы являются одной из основных групп, используемых в биостратиграфии при создании зональных схем. Верхний палеозой подразделяется на зоны на основании распределения фузулинид, мезокайнозой — на основании распределения секре-

ционных известковых фораминифер других отрядов, среди которых важнейшее значение имеют планктонные формы отряда Globigerinida. Кроме того, по фораминиферам проводят палеозоогеографические реконструкции, восстанавливают колебания климата прошлого и климатические пояса, комплексы фораминифер используют как показатели глубины (батиметрические зоны) и солености. Породы, содержащие фораминифер, нередко связаны со стратиформными полезными ископаемыми, такими, как нефть и газ.

Класс Радиолярии, или Лучевики. Radiolaria

(лат. radiolus — лучик)

Класс Radiolaria
Отряд Spumellaria
Отряд Nassellaria

Общая характеристика. К классу Radiolaria относятся исключительно планктонные морские саркодовые, имеющие ажурный кремневый скелет. Известно 7000 современных и около 1000 ископаемых видов. Цитоплазма радиолярий разделяется органической центральной капсулой на две части: внекапсулярную (*эктоплазму*) и внутрикапсулярную (*эндоплазму*), в которой находится ядро. Во внекапсулярной цитоплазме располагаются включения слизи и капли жира, которые уменьшают удельный вес радиолярий, способствуя планктонному образу жизни. Очень длинные тонкие псевдоподии — *аксоподии* — имеют опорную плазматическую нить и ориентированы в виде лучей, с чем связано название класса — лучевики. Псевдоподии выполняют функцию парения в толще воды, а также захвата пищи и частично ее переваривания. Радиолярии в среднем намного мельче, чем фораминиферы, их размеры колеблются от 40—50 мкм до 1 мм.

Скелет радиолярий не сплошной, а сетчатый, обычно с многочисленными иглами, максимально облегченный, приспособленный к планктонному образу жизни (рис. 62). Вместе с тем кремневый скелет достаточно прочен и успешно выполняет функцию защиты животного. Геометрическая форма скелета радиолярий чрезвычайно разнообразна, иногда скелет состоит из нескольких вложенных друг в друга сфер. У палеозойских форм имелся внутренний скелет, сходящийся в центральной сфере.

Принцип классификации и систематика. В основу деления радиолярий на отряды положены строение и форма скелета. Ранее в этот класс включали также формы с целестиновым скелетом, сейчас выделяемые в самостоятельный тип Acantharia.

Отряд Spumellaria (лат. spuma — пена; ella — уменьшительное окончание) представлен радиоляриями, имеющими многоосный, реже одноосный скелет разнообразной формы: от шаровидной до цилиндрической (см. рис. 62). Наблюдается одна или несколько органических и минеральных сфер, вложенных одна в другую. Центральная органическая сфера с равномерно расположенными норами. От поверхности сфер отходят радиальные иглы, не сходящиеся в центре клетки. Концы игл заострены или ветвятся. Степень сплюснутости сфер и длина игл определяют многоосность или одноосность скелета. Иногда спумеллярии образуют псевдоколонии. Кембрий?, ордовик — современность.

Отряд Nassellaria (лат. passa — носик, рыльце; ella — уменьшительное окончание) включает радиолярии, имеющие одноосный скелет шлемовидной, колоколовидной, реже цилиндрической формы. Широкий конец раковины, как правило, открыт, узкий — замкнут и обычно оканчивается шипом. Часто наблюдается от 1 до 8 поперечных пере-

жимов (см. рис. 62). Центральная органическая капсула с порами, скоицентрированными на одном конце. Первое появление отряда Nassellaria до сих пор дискуссионно, сведения об интервале их существования противоречивы, скорее всего триас — современность.

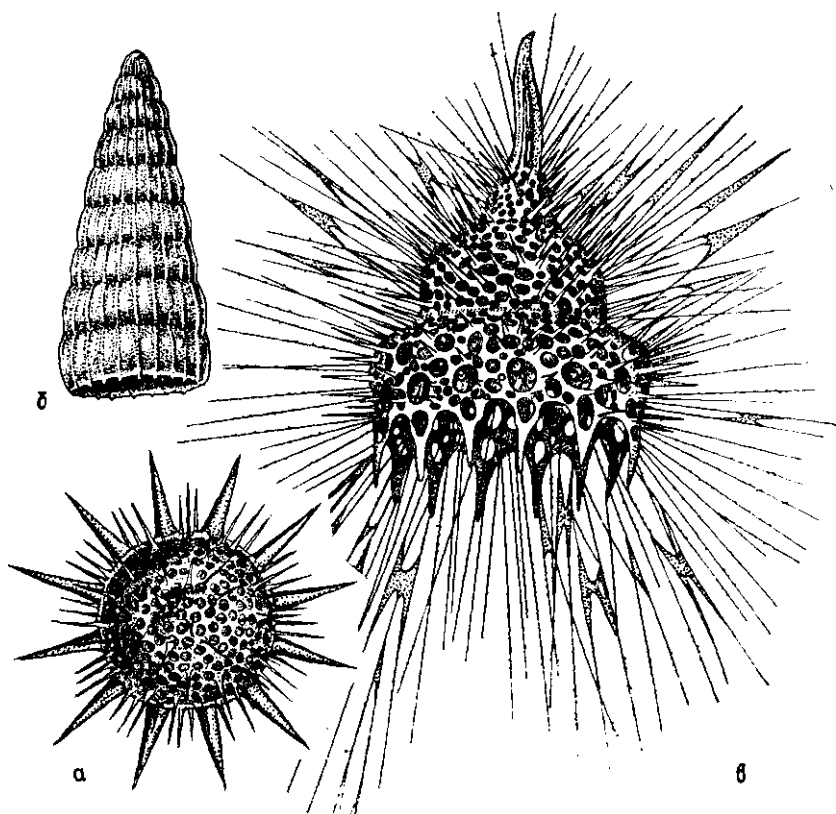


Рис. 62. Класс Radiolaria (Є?, О—Q)
а — отряд Spumellaria (Є?, О—Q), род *Heliodiscus* (Q); б—в — отряд Nassellaria (Т—Q): б — *Dictyomitra* (K₂), в — *Calocyclas* (Q), видны шипообразные иглы и тонкие нитевидные псевдоподии

Образ жизни и условия существования. Радиоларии ведут планктонный образ жизни. В настоящее время они обитают преимущественно в тепловодных бассейнах, на всех глубинах вплоть до абиссали. Среди них имеются эврибатные формы, живущие на разных глубинах, и стенобатные, приуроченные к определенным глубинам.

Породообразующая роль. Радиоларии как породообразующие организмы имеют не меньшее значение, чем фораминиферы. После смерти животного скелеты радиоларий опускаются на дно и входят в состав радиолариевых илов, основную часть которых составляют красные глины. Кремневые породы, образованные на 50% и более скелетами радиоларий, получили название *радиолариты*. Радиоларии участвуют также в образовании различных яшм и опок.

Геологическая история. Радиоларии (отряд Spumellaria) появляются в низах фанерозоя, они достоверно известны с ордовика, хотя не исключено, что возникли в кембрии; видимо, только в мезозое воз-

ники Nassellaria. Сейчас радиолярии испытывают расцвет.

Геологическое значение. В биостратиграфии радиолярии используются меньше, чем фораминиферы, что обусловлено их малыми размерами, трудностью извлечения из породы и меньшей частотой встречаемости. Радиолярии имеют большое значение для индексации палеозойских кремнистых толщ, палеогеновых и четвертичных отложений.

ТИП АКАНТАРИИ.

ACANTHARIA

(греч. *acantha* — колючка)

Общая характеристика. К типу Acantharia принадлежат планктонные стеногалинные простейшие, имеющие целестиновый скелет. Как и у радиолярий, цитоплазма акантарий подразделяется на экто- и эндоплазму, а длинные нитевидные органоиды движения — *аксоподии* — имеют такое же строение. На основании сходства строения клеток акантарий и радиолярий они до недавнего времени рассматривались в составе одного класса. Принципиальное отличие между ними сводится к тому, что цитоплазма акантарий обладает способностью секретировать целестиновый скелет (SrSO_4). Основу скелета образуют 20 радиально, реже 10 диаметрально расположенных игл, пересекающихся в центре клетки (рис. 63, см. также рис. 49). Концы игл за-

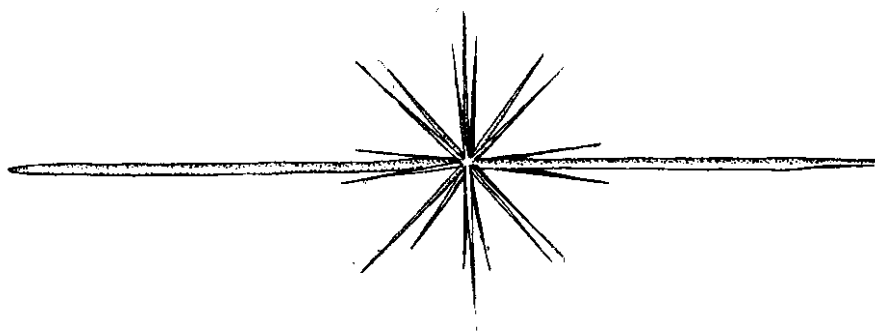


Рис. 63. Тип Акантарии (J?, P?, Q)
Современный род *Amphilonche* с двумя более длинными иглами

остренные, поверхность их гладкая или с различной скульптурой. В результате появления на иглах дополнительных перекладин и дальнейшего последующего срастания образуются шаровидные капсулы. Длина игл одинаковая или разная, но меняющаяся закономерно, поэтому через концы четырех, реже двух игл можно провести круг. Всего насчитывается до пяти параллельных кругов. Центральная капсула обычно отсутствует, а если и имеется, то без пор.

Образ жизни и условия существования. Формы стеногалинные, планктонные, обитающие в поверхностной толще воды, за исключением одного рода, ведущего сидячий образ жизни.

Геологическая история. В ископаемом состоянии акантарии достоверно неизвестны, кроме спорных находок в юре и палеогене. После гибели скелеты акантарий очень быстро растворяются в воде, видимо, этим и определяется наличие только современных форм.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ METAZOA

(греч. *meta* — между, после, через; *zoa*, мн. ч. от *зоон* — животное)

Подцарство *Metazoa*
Надраздел *Parazoa*
Надраздел *Eumetazoa*

Подцарство многоклеточных противопоставляется подцарству одноклеточных и объединяет животных, тело которых состоит из большого числа клеток и их различных производных. В процессе развития многоклеточных усиливалась морфологическая и функциональная дифференциация клеток, приводившая к специализации и образованию тканей, органов и систем органов. Таким образом, если клетка одноклеточных животных выполняет все жизненные функции, т. е. является полифункциональной, то клетки многоклеточных животных являются разнокачественными и выполняют одну функцию или ограниченное их число.

Подцарство многоклеточных подразделяется на два надраздела: примитивные многоклеточные (*Parazoa*) и настоящие многоклеточные (*Eumetazoa*), отличающиеся между собой типом пищеварения, степенью стабильности специализации клеток, а отсюда отсутствием или наличием зародышевых листков и тканей. Зоологи выделяют еще один: весьма дискуссионный надраздел *Plasozoa*, представленный двумя видами очень простого строения многоклеточных.

Надраздел Примитивные многоклеточные. *Parazoa*

(греч. *para* — рядом идущие; *zoa*, мн. ч. от *зоон* — животное)

Надраздел *Parazoa*
Tun Spongiata
Tun Archaeocyatha

У примитивных многоклеточных пищеварение является только внутриклеточным и пристеночным, как у простейших. Кроме того, примитивные многоклеточные отличаются от настоящих тем, что дифференциация клеток не стабильна как по морфологии и месту расположения в теле, так и по функции. Например, жгутико-воротничковые клетки (*хоаноциты*), захватив пищевые частицы, трансформируются в амёбо-

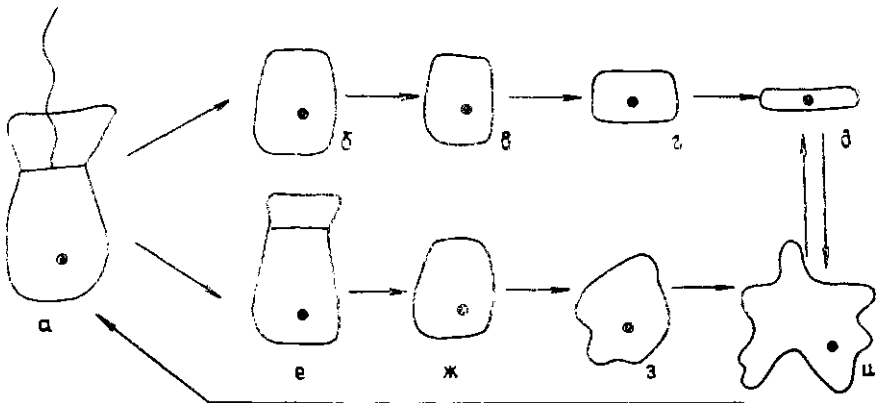


Рис. 64. Схема различных трансформаций клеток губок: преобразование воротничково-жгутиковой клетки в покровную (а—д) или в амёбовидную (а, е—и) клетку и т. д.

видные клетки. В свою очередь, амёбовидные клетки могут опять превратиться в хоаноциты либо в скелетообразующие, половые и другие клетки (рис. 64). В результате нестабильной клеточной дифференциации не образуются ткани и органы, а в эмбриогенезе не закладываются зародышевые листки. Многоклеточные, имеющие такое сочетание признаков, образуют самостоятельную ветвь развития, существующую параллельно настоящим многоклеточным.

Надраздел примитивных многоклеточных включает два типа донных организмов: Spongiata и Archaeosyatha. Все сведения о строении и развитии мягкого тела примитивных многоклеточных основаны только на изучении современных спонгиат, так как археоциаты являются вымершими животными.

ТИП ГУБКОВЫЕ. SPONGIATA

(греч. sponges — губка)

Tun Spongiata
Класс Spongia
Класс Sclerospongia
Класс Sphinctozoa

В состав спонгиат включают современных и ископаемых неподвижных бентосных многоклеточных, скелет которых построен из иглоподобных скелетных образований — *спикул*. Для губковых характерна сквозная пищеварительная система, начинающаяся и оканчивающаяся множеством отверстий — *пор*, через которые входил и выходил ток воды. С наличием пор связано другое название типа — Пороносы (Porifera). При разделении типа спонгиат на классы учитывают состав и строение скелета, в том числе и форму спикул. Основу типа составляет класс губок (Spongia), насчитывающий около 10 000 видов. Два других класса: Sclerospongia и Sphinctozoa — представлены примерно 300 видами. Систематическое положение и ранг этих классов до сих пор дискуссионны, так как неизвестны строение и развитие мягкого тела. Иногда к губковым относят и класс Receptaculita (см. Приложение).

Класс Губки. Spongia

(греч. sponges — губка)

Класс Spongia
Подкласс Silicispongia
Подкласс Calcispongia

Общая характеристика. Губки относятся к наиболее примитивным многоклеточным животным организмам, у которых нет стабильной клеточной дифференциации, а отсюда нет обособленных тканей и органов. Губки могут быть одиночными и колониальными донными животными. Они характеризуются чрезвычайным разнообразием формы и размеров — от нескольких миллиметров до 1,5 м. Губки обитают в морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнах, где они ведут прикрепленный или свободно лежащий образ жизни.

Они являются фильтраторами, так как получают пищу вместе с током воды (рис. 65).

Вода с пищевыми частицами попадает в тело губки через множество микроскопических отверстий — *пор* (входящих пор), расположенных на внешней поверхности тела губки. В простейшем случае (вариант аскон) вода с пищевыми частицами из входящих пор попадает в центральную полость, выстланную жгутико-воротничковыми клетками, а оттуда выбрасывается вверх через отверстие — *устье* — за пределы губки (рис. 66). Ток воды создается за счет направленного колебания жгутиков в сторону центральной полости. В других случаях вода

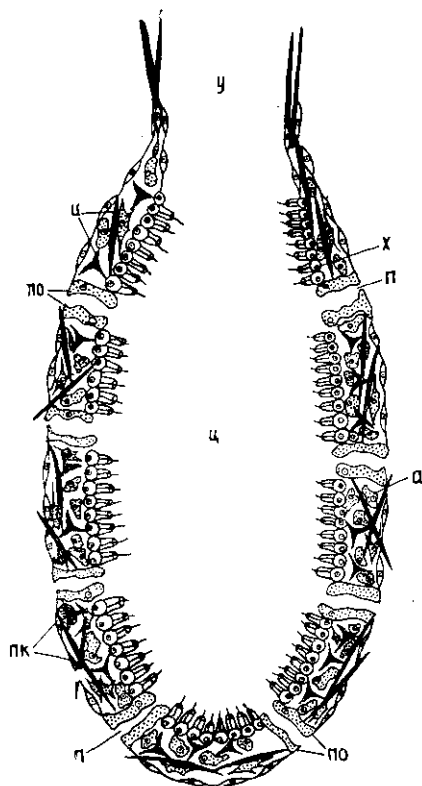
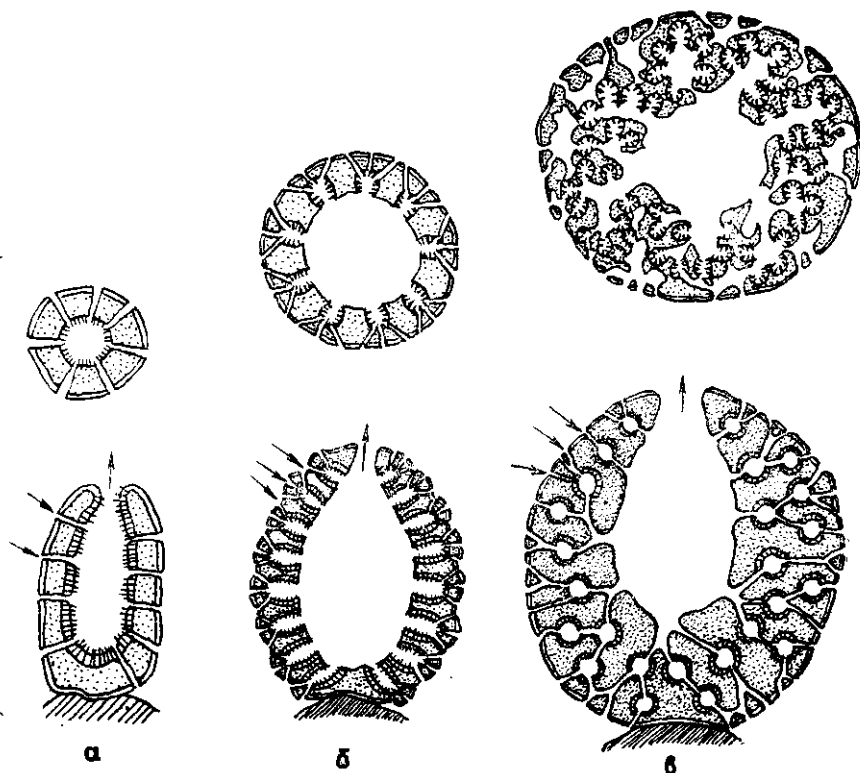


Рис. 65. Строение губки асконоидного типа
 а — амёбовидные клетки, и — иглы—спикулы, п — поры, пк — покровные клетки, по — поровые клетки, у — устье, х — хоанодиты, т. е. воротничково-жгутиковые клетки, ц — центральная полость

Рис. 66. Продольное и поперечное сечения ирригационной системы губок (а — аскон, б — сикон, в — лейкон). Стрелки показывают направление тока воды



с пищевыми частицами через поры попадает сначала в приводящие каналы, а затем в многочисленные камеры со жгутико-воротничковыми клетками, из которых она выводится в центральную полость через крупные выводящие поры (*вариант сикон*). В наиболее сложном варианте (*лейкон*) выводной ток воды также идет по системе каналов и камеры с хоаноцитами из полузамкнутых превращаются в замкнутые. Хоаноциты, захватывая пищевые частицы, сначала теряют жгутик, а затем воротничок и превращаются в амёбовидные клетки (см. рис. 64), которые и осуществляют внутриклеточное и пристеночное пищеварение. Система пор, каналов и камер с хоаноцитами получила название *ирригационной* (лат. irrigatio — поливка, орошение). Она прежде всего выполняет функцию пищеварения, а также функции дыхания и выделения. Помимо этой системы у губок имеется только половая; все остальные системы, в том числе и нервная, отсутствуют.

В строении тела губки кроме жгутико-воротничковых клеток принимают участие и другие специализированные клетки, легко трансформирующиеся одна в другую (см. рис. 64). Кроме того, значительную часть тела губки составляет *мезоглея* — бесструктурное вещество, являющееся производным различных клеток.

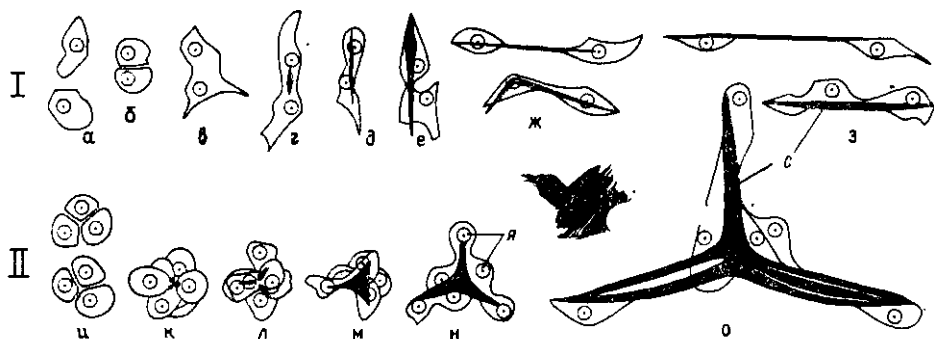


Рис. 67. Последовательные стадии внутри- и внесклеточного образования известковых спикул губок

I: а—з — одноосных; II: и—о — трехосных трехлучевых; увел. с — спикула, я — ядро клетки (Woodland, 1906)

Подавляющее большинство губок обладает секреторным скелетом — органическим, минеральным или смешанным, значительно реже встречается агглютинированный скелет (рис. 67). Органический скелет состоит из склеропротейна — спонгина, имеющего форму нитей, волокон или пленок, сходных по составу с шелком и рогами млекопитающих. Минеральный скелет представлен иглоподобными образованиями — спикулами. Состав, форма и размеры спикул разнообразны. По составу известны кремневые и известковые спикулы. У кремневых губок спикулы образованы водным кремнеземом. В отличие от известковых спикул у кремневых имеется ось, состоящая из спонгина.

Форма спикул определяется как по числу осей, так и по числу лучей и типам окончаний последних. По числу осей спикулы могут быть одно-, двух-, трех-, четырех- и многоосными. По числу лучей известны спикулы двулучевые (одноосные), четырехлучевые (двух- и четырехосные), трех-, пяти- и шестилучевые (трехосные) и т. д. Окончания лучей могут быть заостренными, округлыми или корневидно-

утолщенными, и тогда они называются *десмами*. Размеры спикул колеблются от сотых и тысячных долей миллиметра до нескольких сантиметров. У кремневых губок имеются крупные спикулы — *макросклеры* и мелкие спикулы — *микросклеры*. Микросклеры всегда находятся в мезоглее в рассеянном состоянии, а макросклеры иногда могут срастаться между собой, образуя скелетные каркасы — решетки — различных типов: диктиональный, литистидный, фаретронный. Одноосные кремневые спикулы у многих губок срастаются между собой с помощью спонгина, который может обволакивать их и снаружи. Таким образом образуются смешанные кремнеспонгиновые (кремнероговые) скелеты.

При разделении губок на подклассы учитывают состав скелета, форму спикул и тип скелетных решеток. Объем и названия классов до сих пор варьируют. В учебнике принята классификация К. Циттеля (1934) с учетом современных данных. Класс губок подразделен на два подкласса: кремневые губки и известковые губки.

ПОДКЛАСС КРЕМНЕВЫЕ ГУБКИ. SILICISPONGIA

(лат. *silix*, род. п. *silicis* — *кремь*; греч. *sponges* — *губка*)

Подкласс *Silicispongia*

Отряд *Triaxonida*

Отряд *Tetragonida*

Общая характеристика. Подкласс объединяет губок, имеющих агглютинированный или секреторный кремневый, кремнеспонгиновый (кремнероговой) или только спонгиновый (роговой) скелет, а также бескелетных губок. Между бескелетными и всеми перечисленными вариантами скелетных губок имеются различные переходные формы, что и позволяет объединять их в единый подкласс.

Принципы классификации и систематика. В подклассе кремневых губок на основании формы спикул и типов скелетных решеток выделяют 4—6 отрядов.

Отряд *Triaxonida*, или *Hexactinellida* (греч. *tri* — три; *axis* — ось; *hex* — шесть; *aktis*, род. п. *aktinos* — луч), представлен преимущественно одиночными, реже колониальными губками, имеющими кремневые трехосные — шестилучевые спикулы (рис. 68). Все три оси взаимно перпендикулярны друг другу. В случае редукции одного луча возникает пятилучевая спикула, а если исчезает одна из осей, появляется четырехлучевая спикула. Такие редуцированные спикулы развиты во внешнем покрове губок. Трехосные (шестилучевые) спикулы могут срастаться в правильный каркас с прямоугольными элементами, получивший название *диктиональная решетка* (греч. *dictyon* — решетка). Такие решетки иногда осложнены дополнительными перекладинами — *лихнисками*, образующимися в местах пересечения осей. Современные триаксониды обитают только в бассейнах с нормальной соленостью. Они ведут прикрепленный или свободполежащий донный образ жизни, встречаясь преимущественно на глубинах 500—1000 м. Кембрий — современность.

Отряд *Tetragonida* (греч. *tetra* — четыре; *axis* — ось) представлен одиночными и колониальными губками, имеющими кремневые четырехосные — четырехлучевые или одноосные — двулучевые спикулы (рис. 69). Четырехосные спикулы с утолщенными корневидными окончаниями (десмы) срастаются в сложный каркас с треугольными ячейками, получивший название *литистидная решетка* (греч. *lithos* — камень). Губки, обладающие такой решеткой, относятся к группе каменных губок. Они, как и другие представители отряда, обитают только в бассейнах с нормальной соленостью, достигая глубин ~600 м.

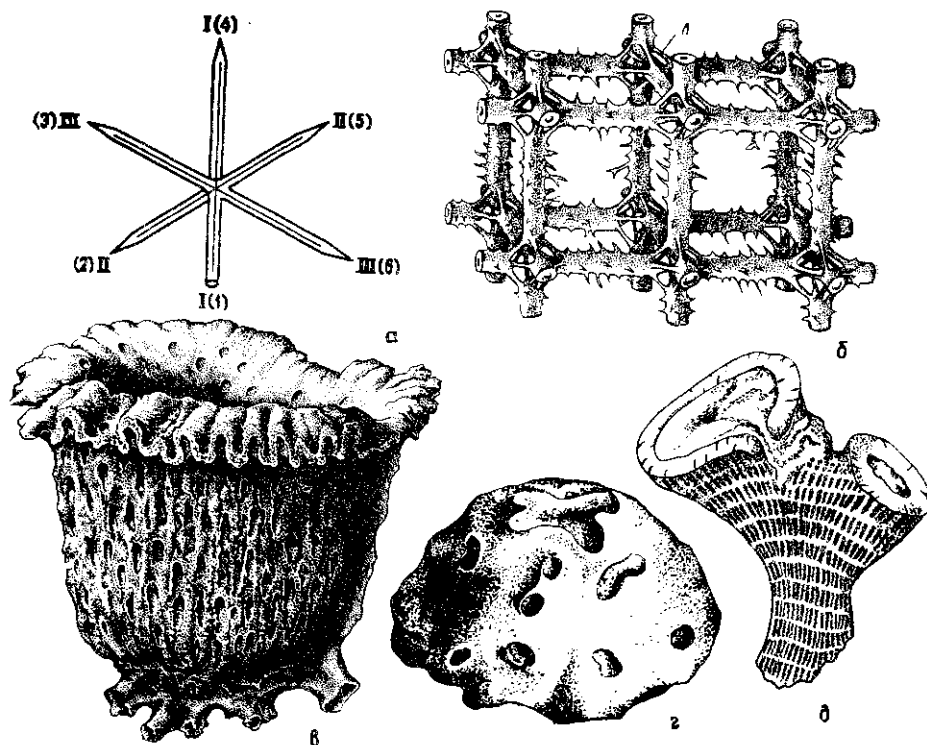


Рис. 68. Отряд Triaxonida (Є—Q)
 а — схема строения трехосной (I—III) шестилучевой (1—6) спикулы; б — схема строения диктиональной решетки с поперечными перекладинами — лихнисками (а);
 в — Ventriculites (K_2); г — Etheridgea (K_2); д — Craticularia (J_3-N_1)

Представители отряда относятся к бентосу, прикрепленному или свободнолежащему, иногда среди них встречаются и сверлящие формы (Clionidae). Кембрий — современность.

ПОДКЛАСС ИЗВЕСТКОВЫЕ ГУБКИ. CALCISPONGIA

(лат. *calx*, род. п. *calcis* — мел, известь;
 греч. *sponges* — губка)

Подкласс объединяет одиночных и колониальных губок, обладающих известковыми спикулами одноосного, трехосного — трехлучевого и четырехосного — четырехлучевого типа (рис. 70). У ископаемых губок трехосные — трехлучевые спикулы слипаются в минеральные волокна — фибры, которые, срастаясь, образуют каркас с неправильными ячейками, иногда называемый *фаретронной решеткой*. У современных губок трехосные — трехлучевые спикулы формируют правильный каркас с шестиугольными ячейками. Известковые губки существуют в нормально-морских бассейнах различных широт, встречаясь на глубинах 0—30 м, редко до 200 м, т. е. не ниже сублиторальной зоны. Бентос прикрепленный. Силур?, девон — современность.

Образ жизни и условия существования. Современные представители класса губок встречаются преимущественно в нормально-морских бассейнах, достигая максимального разнообразия в тропиках и суб-

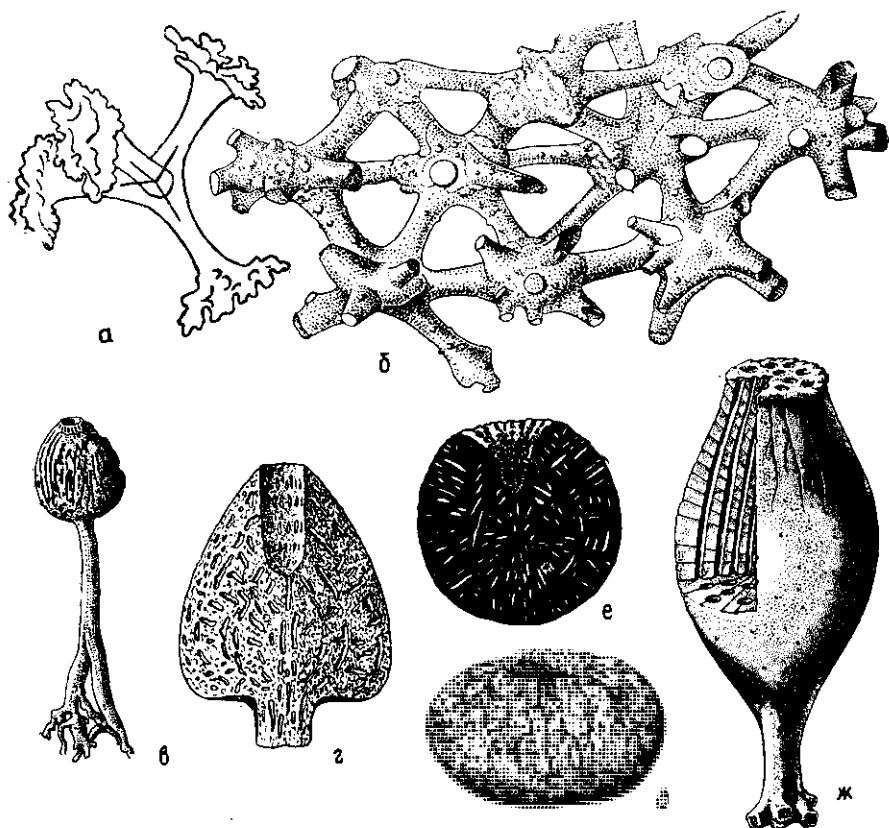


Рис. 69. Отряд Tetraaxonida (C—Q)

а — схема строения десмы — кремневой спикулы с разветвленными утолщенными концами. Сильно увел.; б — схема строения литистидного скелета, состоящего из десм. Сильно увел.; в, г — *Siphonia* (K_2); д, е — *Astylospongia* (O—S); ж — *Jerea* (K)

тропиках. В солоноватоводных и пресноводных водоемах состав губок сильно обеднен, и среди них известны только губки со смешанным кремне-спонгиновым или спонгиновым скелетом. Современные известковые губки распространены только в морях и океанах с нормальной соленостью. В нормально-морских бассейнах губки известны во всех биомических зонах, вплоть до абиссальных глубин (11 000 м), но и здесь наблюдаются свои закономерности. В литоральной и сублиторальной зонах встречаются в основном губки с роговым, кремне-роговым и кремневым скелетами из одно- и четыреххосных — четырехлучевых спикул, а также известковые губки. В батимальной и абиссальной зонах на глубинах 500—1000 м широко развиты кремневые губки с треххосными — шестилучевыми спикулами (подкласс *Silicispongia*, отряд *Tetraaxonida*), среди которых распространены губки с диктиональным скелетом из прозрачных спикул, напоминающих стекло, за что этот отряд нередко называют *стеклянными губками*.

Ископаемые губки в палеозое были исключительно мелководными организмами, освоение глубин началось в мезозое. Все губки ведут донный образ жизни: подавляющее большинство относится к прикрепленному бентосу, меньшинство — к свободнолежащему бентосу и еще реже встречаются зарывающиеся — сверлящие формы. Губки являются

интенсивными биофильтраторами. Так, губка цилиндрической формы высотой около 7 см, а поперечником в 1 см за сутки фильтрует 22,5 л воды, имея 81 000 входящих, 5200 выводящих пор. Струя воды из устья губки выкидывается на расстоянии 25—50 см.

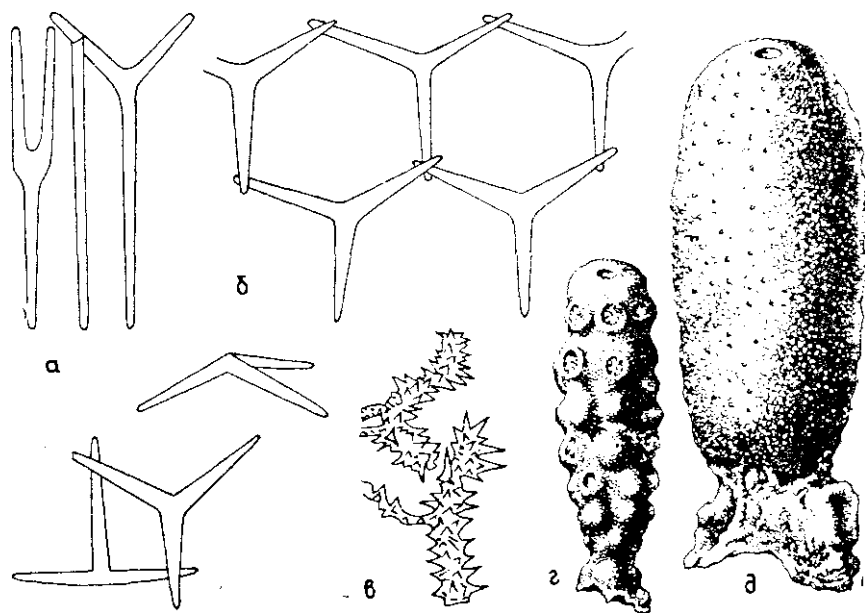


Рис. 70. Подкласс Calcispongia (S?, D—Q)

а — схема строения известковых одноосных и трехлучевых спикул. Сильно увел.; б — схема строения фаретронного скелета у современных губок; в — строение волокон, состоящих из трехлучевых спикул; г — *Eudea* (T—K); д — *Peronidella* (T—K)

Породообразующая роль. Губки в современных бассейнах нередко образуют заросли. При отмирании кремневых губок возникает осадок, сильно обогащенный кремневыми спикулами («стеклянный войлок»), в дальнейшем преобразующийся в породу — *спонголит* — или участвующий в образовании яшм и опок. Заросли известковых губок нередко приурочены к рифам; в ископаемом состоянии они образуют губковые известняки. Нередко породы, содержащие многочисленные губки, называют *губковыми слоями*, или *горизонтами*.

Геологическая история. В современных морях известно около 5000—7000 видов губок. В прежние геологические времена их было значительно больше, но неполнота геологической летописи приводит к искажению числа и соотношений различных групп. Так, в современных морях губки, обладающие связанным каркасным скелетом, составляют около 15%, но именно они в основном и сохраняются в ископаемом состоянии.

Предками губок были простейшие из типа жгутиковых, что доказывается наличием жгутико-воротничковых клеток. Близость к одноклеточным и примитивность строения губок заставляют предполагать, что они появились уже в докембрии. Действительно, в рифейских и вендских отложениях встречаются спикулы, а также различно минерализованные образования, напоминающие спонгин. Но не исключено,

что такие образования являются игольчатыми кристаллами настоящих минералов. Во избежание недоразумений их в противоположность настоящим спикулам называли *спикулитами*. В раннем кембрии появляются достоверные губки, представленные спонгиновыми волокнами, изолированными кремневыми макроспикулами (одно-, трехосными — шестилучевыми, четырехосными — четырехлучевыми, многоосными — разнолучевыми), а также скелетными решетками диктионального, но без перекадин, и литистидного типов (подкласс *Silicispongia*, €—Q).

В мезозое у кремневых губок возникают микросклеры, а диктиональный скелет усложняется за счет перекадин — *лихнисков*. С начала кайнозоя появляются солоноватоводные и пресноводные формы. Расцвет кремневых губок со спаянным скелетом приурочен к юре и мелу. Первые достоверные известковые губки появляются в девоне, где они представлены изолированными спикулами (одно-, трехосными — трехлучевыми, четырехосными — четырехлучевыми) и скелетными каркасами, построенными известковыми волокнами из слипшихся спикул (подкласс *Calcispongia*, S?, D—Q). Кремневые и известковые губки произошли самостоятельно и независимо от бесскелетных губок, что подтверждается онтогенезом, биохимическими процессами и всей историей развития.

Геологическое значение. Закономерности распределения губок по глубинам позволяют выделять различные биономические и батиметрические зоны в прошлом. В стратиграфии губки практически не используются, за редким исключением, когда их широкое распространение позволяет выделять ярусы и зоны, как, например, в мелу Поволжья и палеогене Украины.

Класс Склероспонгии. *Sclerospongia*

(греч. *scleros* — твердый, жесткий; *sponges* — губка)

Склероспонгии представляют собой сборную группу губкообразных и хететоподобных организмов небольших размеров, обнаруженных в современных нормально-морских бассейнах на глубинах до 200 м, {но особенно многочисленных в зоне рифов Ямайки. Скелет склероспонгий состоит из карбоната кальция, органических волокон и кремневых спикул. Карбонат кальция в виде кристаллического арагонита образует сплошную массу или многоугольные микроскопические трубочки, пронизанные одноосными кремневыми спикулами, которые иногда могут

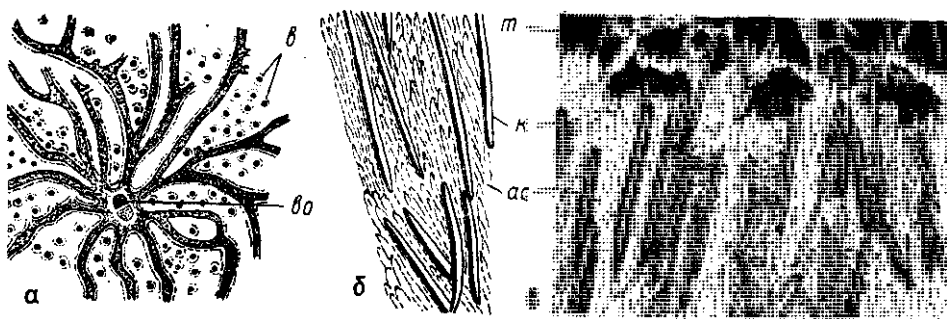


Рис. 71. Современные представители класса *Sclerospongia*
а, б — *Stomatoporella*: а — внешняя поверхность, б — продольное сечение; в — *Ceratoporella*, продольный скол. Сильно увел. ас — арагонитовый скелет, в — входящие поры, во — выводящее отверстие с каналами, к — кремневые спикулы, т — многоугольные трубки (по Hartman и Goreau, 1969, 1972)

и отсутствовать. У некоторых форм наблюдаются звездообразные каналы, напоминающие астроризы строматопорат (рис. 71). Строение мягкого тела ближе всего к губкам подкласса Silicispongia. Наличие кремневых спикул можно рассматривать как специфическую черту самих склероспонгий, но не исключено, что они могут быть остатками симбионтов.

Систематический состав склероспонгий дискусионен. Кроме нескольких современных родов к нему иногда относят хететонидей, строматопорат и даже кораллы, табулятоидей и гелиолитоидей. В зависимости от точки зрения на объем класса Sclerospongia меняется оценка его геохронологического возраста: только современность или палеозой — мезозой — современность.

Класс Сфинктозоа. Sphinctozoa

(греч. sphinkter — сжимать; зоа, мн. ч. от зоон — животное)

К сфинктозоа относятся одиночные и колониальные прикрепленные животные, обладающие пористым известковым скелетом, имеющим с внешней стороны закономерно расположенные пережимы (рис. 72).

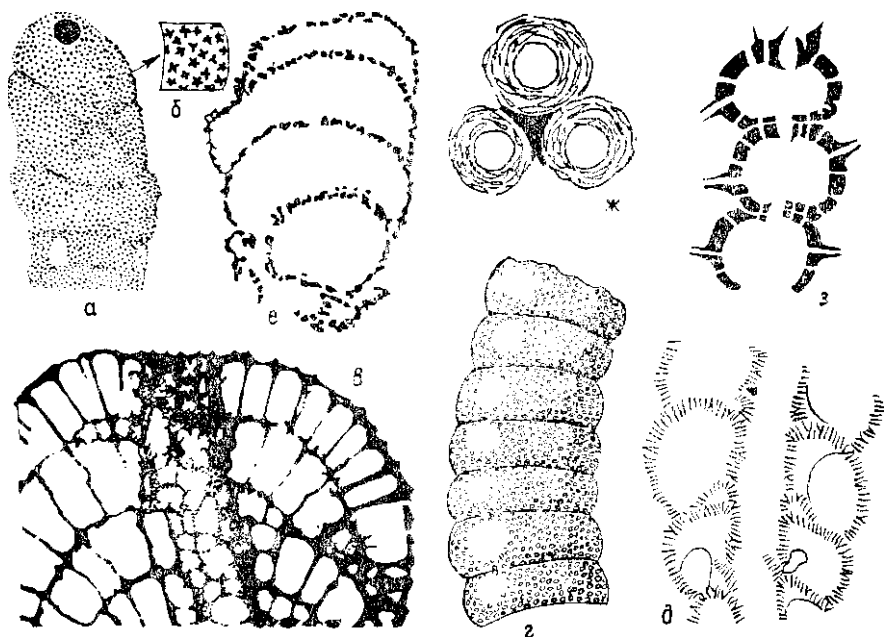


Рис. 72. Класс Sphinctozoa (C₂—P, Q?)

а—в — *Vaceletia cripta* (Vacelet), о. Новая Каледония, современная форма: а — внешний вид, б — неправильно звездчатая форма пор, в — продольный разрез. Сильно увел.; г, д — *Amblylsiphonella* (C₂—T): г — внешний вид, д — продольный разрез; е — *Waagenella* (P—T), продольный разрез; ж — схема строения наружной стенки Sphinctozoa с порами и трехлучевыми «спикулами» между ними; з — схема строения рода *Angulungia* (O₃) (а—в — Vacelet, 1977; з — Webby и Rigby, 1985)

Пережимы возникают за счет последовательного нарастания шарообразных камер. Форма «тела», точнее скелетных построек сфинктозоа, цилиндрическая или коническая; размеры до 15—20 см в высоту и

около 3 см в поперечнике. Все «тело» пронизано многочисленными мелкими порами, а в верхней части обычно имеется крупное округлое отверстие, ведущее во внутренний канал или сразу во внутреннюю полость; иногда в камерах наблюдается пузырчатая ткань. Известно около 160 видов.

Систематическое положение и ранг сфинктозоа являются предметом дискуссии. Предложено несколько вариантов: 1) класс типа *Spongiata*, 2) отряд подкласса известковых губок, 3) одно из подразделений царства *Archeata* и т. д. Если предположить, что плоские трехлучевые образования, находящиеся на стыке трех соседних пор, являются известковыми спикулами, а не просто пространством, заполненным кальцитом (см. рис. 72), то сфинктозоа относятся к типу *Spongiata*.

Сфинктозоа вели донный прикрепленный образ жизни, обитая в мелководье нормально-морских бассейнов. По способу питания они являлись фильтраторами. В перми сфинктозоа участвовали в образовании известняков; для этой системы они имеют стратиграфическое значение. Средний кембрий — палеоген, современность?, если принять, что недавно обнаруженный в Индийском океане вид *Vaceletia crypta* относится к сфинктозоа (Termier, Termier, 1978).

ТИП АРХЕОЦИАТЫ.

ARCHAEOSYATHA

(греч. *archaios* — древний; *cyathus* — небольшой кубок)

Tun Archaeosyatha
Класс *Regulares*
Класс *Irregulares*

Общая характеристика. Тип Археоциаты включает одиночные и колониальные примитивные многоклеточные морские прикрепленные организмы, существовавшие в кембрии. От них сохраняются кубкообразные одно- или двустенные пластинчато-пористые известковые скелеты. По уровню организации археоциаты, видимо, были достаточно близки губкам; как и последние, они, несомненно, были фильтраторами.

Форма скелета археоциат весьма разнообразна. Кубки одиночных археоциат преимущественно конические, реже субцилиндрические и тарельчатые. Высота кубков изменяется от 0,5 до 30—40 см; средние размеры составляют 1—3 см. Археоциаты изучают в шлифах, аншлафах; они легко распознаются на поверхности выветрелой или протравленной кислотой породы. Сочетание продольного и поперечного разрезов кубка дает представление об объемном строении скелета археоциат.

Среди археоциат различают формы одностенные и двустенные. У одностенных кубков единая внутренняя полость может быть свободной либо заполненной различными скелетными элементами: пузырчатой тканью, палочковидными изолированными элементами — *стерженьками*, мелкими пластинчатыми образованиями — *фолиями*, многоугольными трубчатыми элементами — *тубулами*.

Строение двустенных археоциат значительно сложнее. Пространство между наружной и внутренней стенками — *интерваллюм* — заполнено разнообразными скелетными элементами, а у некоторых форм скелетные элементы располагаются и в центральной полости (рис. 73).

В строении интерваллюма различаются вертикальные и горизонтальные элементы. Вертикальные элементы чаще всего представлены правильными радиальными пористыми перегородками — *септами* или искривленными (редко прямыми) обычно утолщенными пористыми или непористыми пластинами — *тениями*, горизонтальные — *днищами*. Днища подразделяются на простые и гребенчатые. Простые днища, как

и септы, являются ситовидно прободенными, но горизонтально ориентированными пластинками; на поперечном или немного скошенном разрезе они прослеживаются в виде секущих линий. Гребенчатые днища представляют собой изолированные балочки, расположенные на определенных горизонтальных уровнях, поэтому на поперечном разрезе они имеют вид зубцов двусторонней гребенки, а на продольном — в местах пересечения отдельных балочек с септами прослеживается горизонтальный ряд вздутий.

Кроме того, в интерваллуме могут наблюдаться изолированные малочисленные балочковидные стерженьки либо достаточно сложная система многочисленных взаимно сросшихся стерженьков, ориентированных по трем направлениям (диктиональная конструкция). В такой системе обычно распознают-

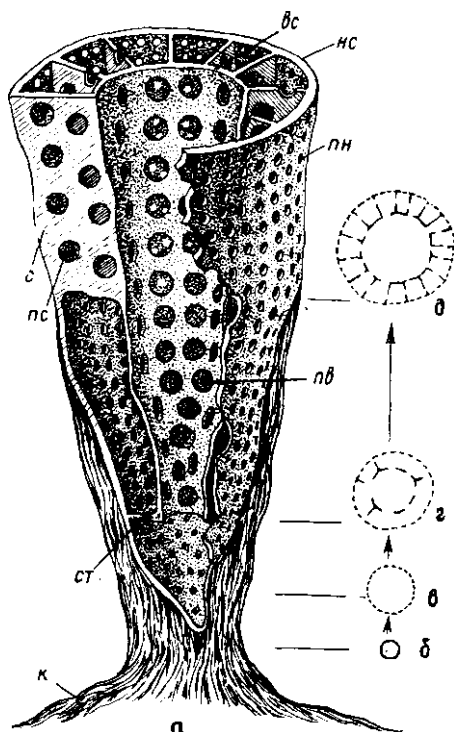


Рис. 73. Схема строения двустенных правильных археоциат

а — реконструкция кубка рода *Aldanocyathus* ($\mathcal{E}_1$); б—д — поперечные сечения: б — одностенного непористого кубка, в — одностенного пористого кубка, г — двустенного кубка со стерженьками, д — двустенного кубка с септами. вс — внутренняя стенка, к — каблучок прирастания, нс — наружная стенка, пв — поры внутренней стенки, пн — поры наружной стенки, пс — поры септ, с — септы, ст — стерженьки (а — Воронин, 1979)

ся стерженьки вертикальные, горизонтальные и радиальные, поэтому на продольном и поперечном разрезе прослеживаются пунктирные линии либо точки. Значительно реже в интерваллуме располагаются фолли, пузырчатая ткань и тубулы — трубочки.

У большинства двустенных археоциат центральная полость остается свободной, у меньшинства в ней наблюдаются дополнительные скелетные элементы различной сложности: пузыри, трубки, стерженьки и т. д.

Принципы классификации и систематика. Систематика археоциат основана на числе стенок, строении интерваллума, внутренней полости у одностенных и центральной полости у двустенных форм. В настоящее время тип *Archaeocyatha* подразделяют на два класса: *Regulares* — правильные и *Irregulares* — неправильные археоциаты.

Класс Правильные археоциаты. *Regulares* (лат. *regulares* — правильный)

Класс *Regulares*
Отряд *Monocyathida*
Отряд *Ajacyathida*

Этот класс объединяет одностенных археоциат со свободной внутренней полостью (отряд *Monocyathida*) и двустенных археоциат (отряд *Ajacyathida*), существовавших в раннем и, возможно, в среднем кембрии.

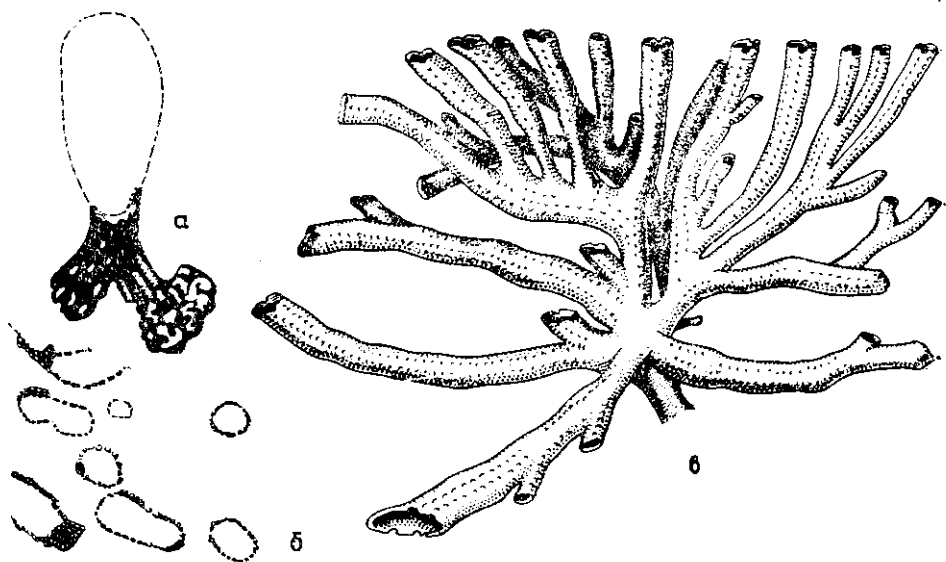


Рис. 74. Правильные одностенные археоциаты (отряд Monocyathida)
а—в — *Archaeolynthus* ($\mathbb{C}_1$): а — продольное и б — поперечное сечение одиночного кубка, неск. увел., в — реконструкция колониальной ветвистой формы

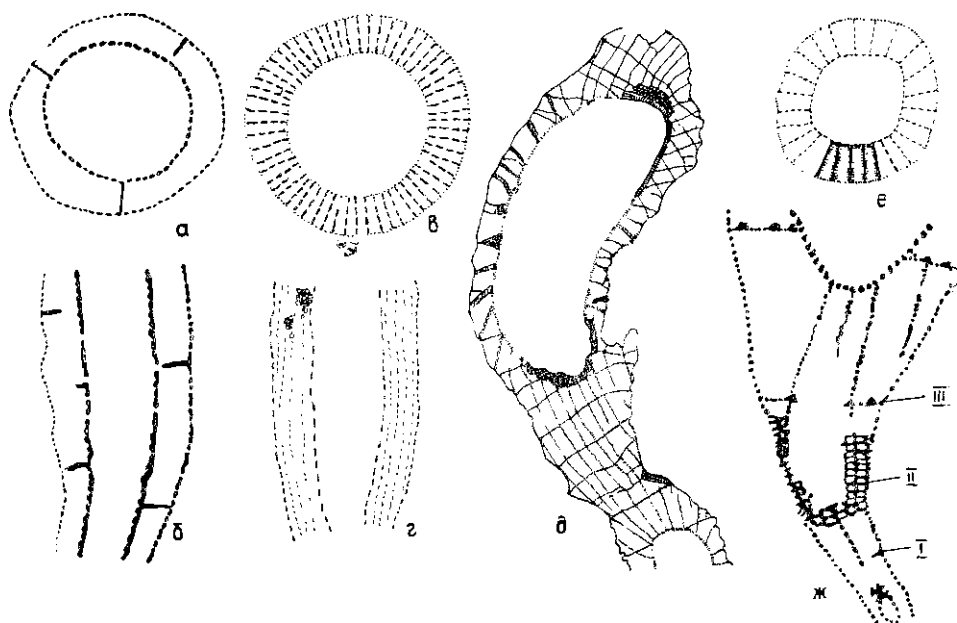


Рис. 75. Правильные двустенные археоциаты (отряд Ajacicyathida)
а, б — *Dokidocyathus* ($\mathbb{C}_1$); в, г — *Ajacicyathus* ($\mathbb{C}_1$); д — *Coscinocyathus* ($\mathbb{C}_1$);
е, ж — *Nochoroicyathus* ($\mathbb{C}_1$, $\mathbb{C}_2$?). I — стадия рода *Dokidocyathus*, II — стадия
рода *Ajacicyathus*, III — стадия собственно рода *Nochoroicyathus*

Одностенные правильные археоциаты охватывают просто устроенные одиночные и колониальные формы, внутренняя полость которых свободна от скелетных элементов, а устье кубка может прикрываться пористой крышечкой — *пельтой* (рис. 74). Ранний кембрий.

Двустенные археоциаты представлены одиночными и реже колониальными кубками разнообразной формы, но чаще всего коническими или цилиндрическими. Иногда в интерваллюме наблюдаются редкие радиальные стерженьки (рис. 75), чаще он заполнен септами, а у некоторых также и днищами. Ранний кембрий, средний кембрий?

Класс Неправильные археоциаты. Irregulares

(лат. *irregulares* — неправильный)

Класс *Irregulares*
Отряд *Rhizacyathida*
Отряд *Dictyocyathida*
Отряд *Archaeocyathida*
Отряд *Syringocnematida*

К классу неправильных археоциатов относятся одностенные и двустенные археоциаты, в целом устроенные более сложно, чем правильные.

Одностенные неправильные археоциаты (отряд *Rhizacyathida*) представляют собой одиночные формы, внутренняя полость которых заполнена разнообразными скелетными элементами: пузырьчатой тканью, стерженьками, фоллиями и тубулами (рис. 76). Ранний кембрий, томмотский — ботомский век.



Рис. 76. Неправильные одностенные археоциаты (отряд *Rhizacyathida*)
а, б — *Batchatocyathus* ($\mathcal{E}_{14t-b}$); в, г — *Talassocyathus* ($\mathcal{E}_{14t-b}$); д, е — *Rhizacyathus* ($\mathcal{E}_1$); ж, з — *Usloncyathus* ($\mathcal{E}_{1a-b}$). *ис* — изолированные стерженьки, *п* — пузыри, *сс* — система стерженьков, *т* — тубулы (Фонин, 1985)

Двустенные неправильные археоциаты по строению интерваллюма подразделяются на три группы: стерженьковые, тенияльные и трубчатые. У некоторых кубков иногда заполнена и центральная полость.

Двустенные стерженьковые археоциаты (отряд *Dictyocyathida*) охватывают одиночные или колониальные формы, в интерваллюме ко-

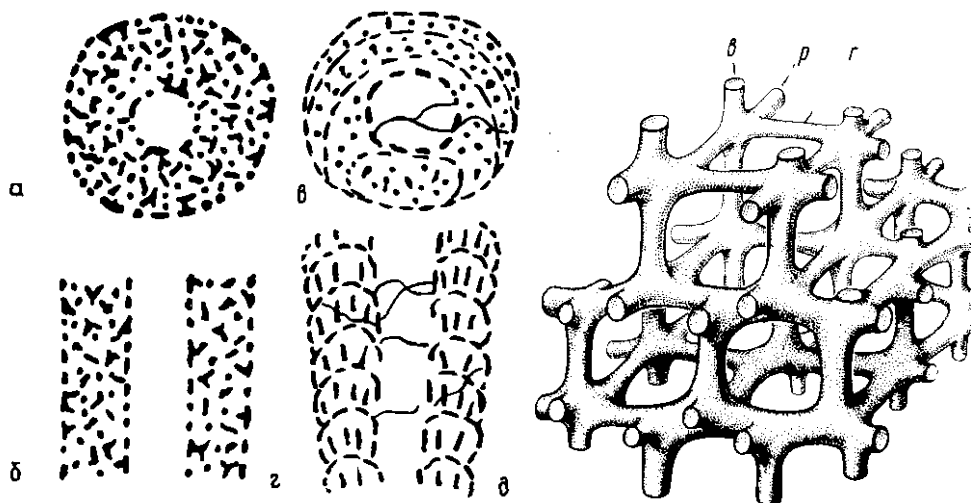


Рис. 77. Неправильные двустенные стерженьковые археоциаты (отряд Dictyocyathida)
а, б — Dictyocyathus (Є₁); в, г — Altaicyathus (Є₁б); д — пространственная решетка из сросшихся вертикальных (в), горизонтальных (г) и радиальных (р) стерженьков, вид со стороны наружной стенки (ориг. В. Д. Фомина)

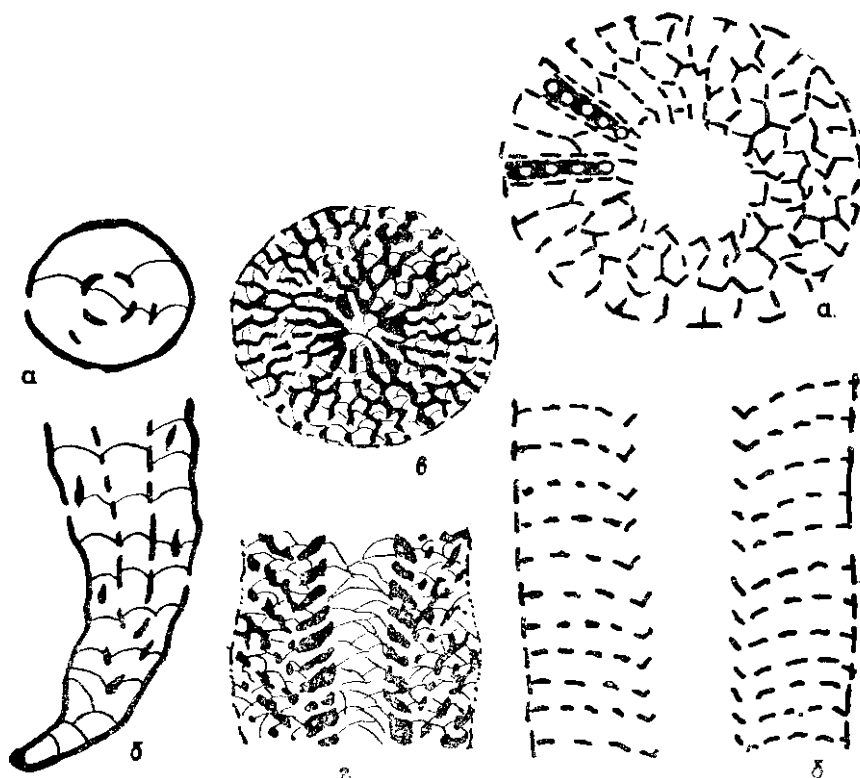


Рис. 78. Неправильные двустенные теннальные археоциаты (отряд Archaeocyathida)
а, б — Bicyathus (Є₁т-б); в, г — Archaeocyathus (Є₁д) (ориг. В. Д. Фомина)

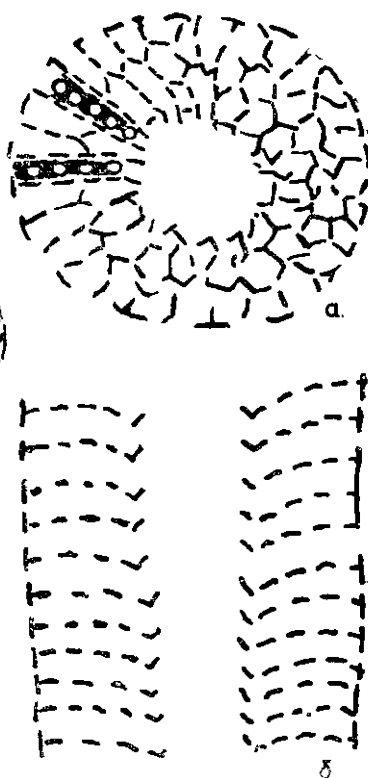


Рис. 79. Неправильные двустенные трубчатые археоциаты (отряд Syringocnematida)
а, б — Syringocnema (Є₁б) (ориг. В. Д. Фомина)

торых наблюдается система стерженьков (диктиональная конструкция); могут присутствовать пористые днища, а также пузырчатая ткань (рис. 77). Центральная полость иногда заполнена пористыми полигональными трубками — тубулами. Ранний кембрий.

Двустенные тениальные археоциаты (отряд *Archaeocyathida*) объединяют формы, в интерваллюме которых обычно наблюдаются тении и днища (рис. 78). Центральная полость может быть заполнена пузырчатой тканью. Ранний кембрий, поздний кембрий?

Двустенные трубчатые археоциаты (отряд *Syringosomatida*) представляют немногочисленную группу, интерваллюм которых был заполнен полигональными пористыми трубчатыми образованиями (рис. 79). Ранний кембрий, ботомский век.

Онтогенез археоциат.

В развитии скелета археоциат наблюдается несколько стадий, сменяющих друг друга. У правильных двустенных форм на наиболее ранней стадии (диаметр кубка 0,1 мм) формируется одна сплошная стенка, далее на ней появляются поры, и только после этого закладывается вторая (внутренняя) стенка. Последующее усложнение скелета шло по пути появления сначала стерженьков, затем септ и после этого — днищ (см. рис. 73). Неправильные археоциаты развиваются иначе, но у них тоже присутствует стадия одностенного непористого кубка. На рис. 80 показан онтогенез неправильно двустенной тениально-днищевой формы с центральной полостью, занятой скелетными элементами.

Образ жизни и условия существования. Археоциаты вели прикрепленный образ жизни, прирастая к субстрату нижней частью кубка. В его основании нередко наблюдается каблучок прирастания, представляющий собой корневидные образования, способствующие более прочному прирастанию ко дну. В других случаях прикрепление осуществлялось боковой поверхностью кубка, а иногда кубки, видимо, могли свободно лежать на дне. Расселение археоциат на новые места обитания происходило в период размножения. В результате полового размножения возникала личинка, которая некоторое время обитала в пелагиали и затем оседала на дно. Благоприятные условия для даль-

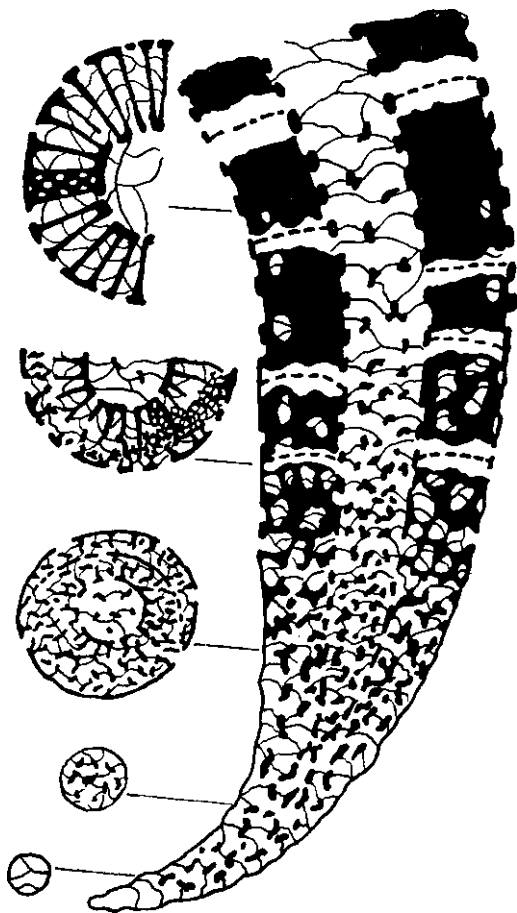


Рис. 80. Онтогенез неправильных двустенных тениальных археоциат (Фонин, 1985)

нейшего развития слагались из нескольких факторов и определялись прежде всего температурой, соленостью, глубиной обитания и наличием определенного субстрата. При оптимальных условиях (нормальная соленость, достаточно высокая температура, глубины в пределах 20—30 м) археоциаты строили рифы различного масштаба и формы. Они являлись древнейшими рифостроящими животными прошлого (рис. 81). В образовании построек неперенное участие принимали цианобионты, которые в одних случаях преобладали над археоциатами, а в других — играли подчиненную роль. На больших глубинах обитали единичные одиночные археоциаты, но и они на глубины более 100 м, видимо, не опускались.

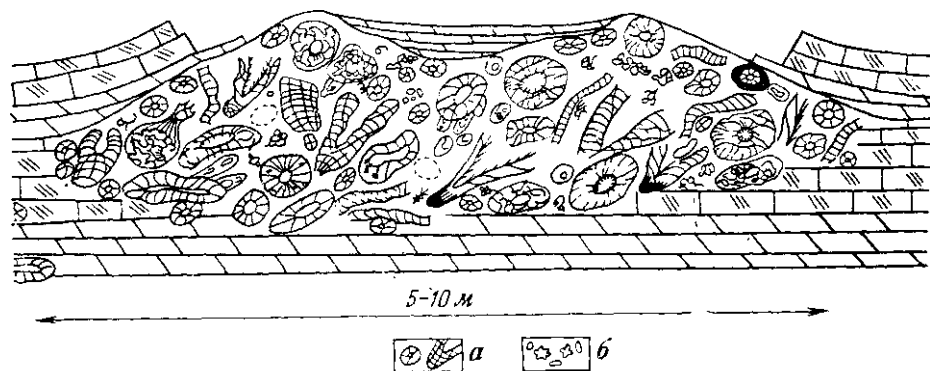


Рис. 81. Органогенные постройки археоциат
Археоциатовый известняк, состоящий из многочисленных археоциат (а) и более редких цианобионтов рода *Renalcis* (б). Ранний кембрий. Сибирская платформа, р. Лена
(И. Т. Журавлева и К. К. Зеленов, 1955)

Породообразующая роль. Массовые поселения археоциат, давших основу органогенным постройкам, определили формирование значительных толщ известняков. Эти известняки нередко в результате последующей перекристаллизации были мраморизованы, что наряду с разнообразной окраской определило их использование в качестве строительных и в первую очередь, облицовочных материалов.

Геологическая история. Археоциаты известны преимущественно в раннем кембрии. Появившись в низах кембрия, они за небольшое время достигли чрезвычайного морфологического разнообразия и очень широко расселились в различных акваториях. К концу раннего кембрия резко уменьшается морфологическое, а вместе с ним и таксономическое разнообразие археоциат, одновременно резко сокращается ареал их распространения и полностью вымирают одностенные формы. Некоторые правильные и неправильные двустенные археоциаты (*Ajaciocyathida* и *Archaeocyathida*), возможно, существовали в среднем кембрии. Имеются указания о том, что неправильные археоциаты дожили до позднего кембрия (Debrenne et al., 1984).

Геологическое значение. Археоциаты имеют чрезвычайно важное значение для расчленения и корреляции отложений нижнего кембрия как близко расположенных, так и весьма отдаленных территорий (Сибирь, Монголия, Австралия, Северная Америка). В нашей стране археоциаты хорошо изучены для Сибирской платформы и Алтае-Саянской

складчатой области, где на основании их развития установлены не только ярусы и подъярусы, но и зоны. В среднем кембрии археоциаты утрачивают значение для биостратиграфии. В верхнекембрийских отложениях Антарктиды (датировка отложений проведена по трилобитам) встречены археоциаты, близкие к *Archaeocyathus*, так как их интервалом заполнен элементами, похожими на тении. Пространственное распространение археоциатных рифов позволяет восстановить береговую линию, т. е. соотношение море — суша, а также реконструировать климатическую зональность в раннем кембрии.

Надраздел Настоящие многоклеточные. Eumetazoa

(греч. *eu* — хорошо, настоящие; *meta* — между, после, через; *zoa*, мн. ч. от *zoon* — животное)

Надраздел Eumetazoa
Раздел Radiata
Раздел Bilateria

Для настоящих многоклеточных характерно внеклеточное пищеварение, осуществляемое, как правило, в специальных полостях пищеварительной системы. Вместе с тем сохраняется внутриклеточное и пристеночное пищеварение, как у простейших и губок. У настоящих многоклеточных имеются органы и ткани, а в эмбриональном развитии закладываются зародышевые листки: два (эктодерма и энтодерма) или три (плюс мезодерма).

Зародышевыми листками, или *пластами*, называются слои тела зародыша, образующиеся на определенной стадии развития. Эмбриональное развитие животного организма почти всегда начинается с оплодотворения клетки — *яйца* (рис. 82, а). Затем яйцо многократно делится, в результате чего возникают многочисленные клетки, располагающиеся закономерно с образованием полого шара — *бластулы* (рис. 82, б) или плотного комка — *морулы* (рис. 82, в). Морула впоследствии также трансформируется в бластулу. Известно около шести вариантов образования бластулы. Дальнейшее развитие бластулы приводит к возникновению двух первичных слоев клеток, в результате чего появляется двухслойный зародыш — *гастрола*, где внешний слой клеток называется *эктодермой*, а внутренний — *энтодермой* (см. рис. 82, з, к).

Образование гастролы осуществляется тремя основными способами: *иммиграцией* и *инвагинацией*; третий способ, т. е. эпибolia, встречается реже. Разные пути образования двухслойного зародыша обусловлены различными типами перемещения клеток и исходным типом строения бластулы. При иммиграции (вселение) часть наружных клеток погружается внутрь бластулы и заполняет имеющуюся полость (рис. 82, е, э). Инвагинация (впячивание) характеризуется тем, что на одном из концов бластулы внешний слой клеток начинает прогибаться и «шар» преобразуется в «мешок», состоящий из двух слоев: наружного и внутреннего (рис. 82, и, к). Двухслойный мешок ограничивает полость, в которую ведет ротовое отверстие личинки. При эпиболии (накидывание) крупные клетки обволакиваются мелкими.

Уже в процессе образования двухслойного зародыша у большинства животных начинает формироваться и третий зародышевый листок — *мезодерма*. Известно два основных способа возникновения мезодермы: *телобластический* и *энтероцельный*. При телобластическом способе (греч. *telos* — конец) две или несколько крупных клеток, находящихся у отверстия гастролы между эктодермой и энтодермой, на-

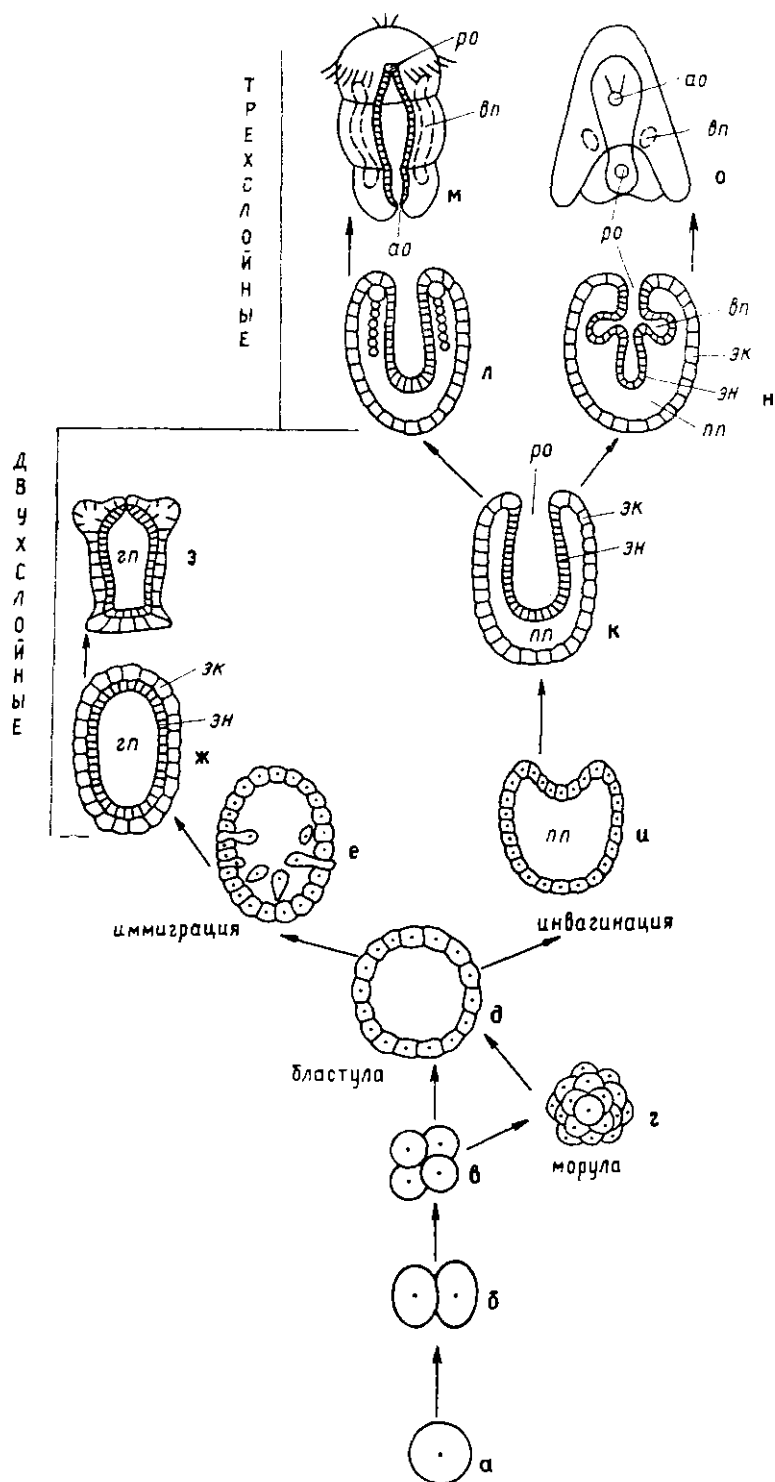


Рис. 82. Общие направления эмбриогенеза многоклеточных животных
 а—в — начальные стадии дробления половой клетки; г — морула; д — бластула;
 е—к — варианты дифференциации клеток на внешний (эктодерма) и внутренний

чинают интенсивно делиться, образуя следующий слой — мезодерму. Мезодерма заполняет пространство между эктодермой и энтодермой, т. е. располагаясь в бывшей полости бластулы — первичной полости зародыша (см. рис. 82, л). Энтероцельный способ возникновения мезодермы (греч. *enteron* — кишка) начинается с впячивания энтодермы с образованием двух кармановидных выступов, врастающих в пространство между эктодермой и энтодермой (см. рис. 82, н). Карманы впоследствии отшнуровываются и дают начало вторичной полости животного.

У низших беспозвоночных имеется только два зародышевых листка: экто- и энтодерма. Они объединены в раздел радиально-симметричных, или лучистых, — *Radiata* (=двухслойные — *Diblastica*). У высших беспозвоночных и хордовых закладываются три зародышевых листка: экто-, энто- и мезодерма. Они объединены в раздел двусторонне-симметричных — *Bilateria* (=трехслойные — *Triblastica*). К разделу *Radiata* относятся два типа животных, а к разделу *Bilateria* — остальные типы, число которых колеблется от 15 до 32 в зависимости от точки зрения исследователей. Дальнейшая классификация трехслойных животных учитывает способы закладки мезодермы, варианты образования ротового и анального отверстий и способы дробления яйца.

РАЗДЕЛ РАДИАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫЕ. RADIATA

(лат. *radius* — спица в колесе, луч)

К радиально-симметричным, или лучистым, относятся настоящие многоклеточные животные, имеющие два зародышевых листка (эктодерма + энтодерма) и пищеварительную систему, сообщающуюся с внешней средой единственным отверстием, получившим название *ротового*. Достоверные радиально-симметричные животные известны с вендского периода.

В этом разделе выделяют два типа: Стрекающие (*Cnidaria*) и Гребневики (*Ctenophora*). У первых имеются стрекательные капсулы — клетки, у вторых они отсутствуют.

ТИП СТРЕКАЮЩИЕ. CNIDARIA

(греч. *cnidos* — нить)

Tun Cnidaria
Класс Hydrozoa
Класс Hydrozoophora
Класс Scyphozoa
Класс Anthozoa

Общая характеристика. Среди книдарий наиболее известны медузы, кораллы и гидры. Книдарии являются только водными животными, распространенными преимущественно в нормально-морских бассейнах на всех глубинах,

вплоть до абиссали; некоторые из них обитают в солоноватоводных и пресноводных водоемах.

(энтодерма) слов; л—о — варианты заложения третьего зародышевого листа (мезодермы). *ao* — анальное отверстие, *en* — вторичная полость, *ga* — гастральная полость, *pl* — первичная полость, *po* — первичное ротовое отверстие, *ek* — эктодерма, *en* — энтодерма (составил Н. Н. Марфенин)

Только у кишечнополостных имеются специализированные капсулы, называемые *стрекательными*, или *крапивными* (см. рис. 93, б, в). Эти капсулы состоят из полости с ядовитой жидкостью и свернутой в ней нити, которая выбрасывается, как гарпун, ранит и парализует различных животных. Таким образом, кишечнополостные являются активными хищниками. Для них характерна радиальная симметрия, которая нередко осложняется элементами двусторонней симметрии (биградиальная симметрия). Биградиальная симметрия в первую очередь проявляется в форме ротового отверстия, а также в расположении и строении мягких складок — *мезентерий*.

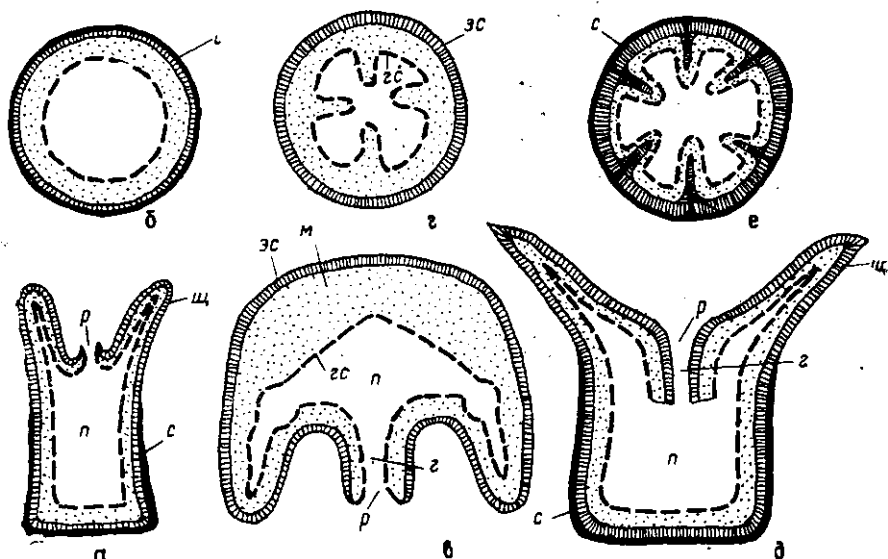


Рис. 83. Продольное и поперечное сечения гидродного полипа (а, б), сцифоидной медузы (в, г) и кораллового полипа (д, е). г — глотка, gc — гастральный (внутренний) слой, м — мезоглея, n — пищеварительная полость, p — рот, c — скелет, ш — щупальца, эс — эпидермальный (наружный) слой

На зародышевой стадии у кишечнополостных имеются два слоя: эктодерма и энтодерма. За счет эктодермы у взрослого организма возникает эпидермальный слой (рис. 83), состоящий из мышечных, нервных, стрекательных, скелетообразующих и ряда других клеток. За счет энтодермы образуется внутренний гастральный слой, состоящий в основном из разнообразных пищеварительных клеток. Половые железы у Hydrozoa закладываются в эктодерме, а у Scyphozoa и Anthozoa — в энтодерме. Между эпидермальным и гастральными слоями на взрослой стадии образуется промежуточный слой — *мезоглея* (греч. mesos — средний, промежуточный; gloios — клейкий). Он представляет собой студенистое вещество. Мезоглея возникает за счет миграции различных клеточных выделений, а также содержит единичные клетки экто- и энтодермального происхождения.

Среди настоящих многоклеточных кишечнополостных являются наиболее простыми организмами. Тем не менее у них имеется от 4 до 5 функциональных систем: пищеварительная, мышечная, половая, нервная и обычно скелетная. Пищеварительная, или гастральная, система не сквозная; она имеет только одно отверстие, называемое ротовым.

Через него пища попадает в пищеварительную, или гастральную, полость — «кишечник» или «желудок». Через это отверстие удаляются и конечные продукты пищеварения. Ротовое отверстие окружено щупальцами, содержащими многочисленные стрекательные капсулы. Число щупалец может достигать 100 и более. Гастральная полость может быть гладкой или нести различное число складок — от 4 до 50. Наличие большой по объему гастральной полости определило второе, до недавнего времени весьма распространенное, название этого типа — Coelenterata (кишечнополостные).

Книдарии характеризуются специфическим жизненным циклом развития, неизвестным у других животных. У одного и того же вида может наблюдаться чередование поколений (*метагенез*), выраженное в наличии двух форм существования: *полипоидной* и *медузоидной*. В ряде случаев одна из них редуцирована либо отсутствует полностью. Полипоидное поколение представлено одиночными или колониальными организмами, ведущими бентосный образ жизни. Колонии образуются в результате бесполого размножения за счет почкования или деления. Медузоидное поколение представлено только одиночными организмами, ведущими свободноплавающий планктонный образ жизни; иногда медузы используют реактивный тип движения. В исключительных случаях встречаются сидячие медузы. Некоторые полипы ведут ползающий, прыгающий, зарывающийся и планктонный образ жизни (одиночные — гидра и др., колониальные — сифонофоры, морские перья).

Внешняя форма полипов в простейшем случае напоминает мешок, имеющий в верхней части около ротового отверстия многочисленные щупальца (см. рис. 83, *а, б, д, е*). Полип у большинства книдарий практически двухслойный, так как мезоглея почти не развита или представлена уплотненной мембраной. И только в колониях восьмилучевых кораллов развита мощная мезоглея с многочисленными каналами и скелетообразующими клетками.

Многие полипы имеют скелет: органический (хитиноидный и протеиновый) либо минеральный (известковый). Некоторые полипы строят агглютинированный скелет или имеют смешанный тип скелета: хитиноидно-известковый, известково-протеиновый или известково-хитиноидно-протеиновый. Последние два типа называют *роговым*, или *склеропротеиновым*, *скелетом*. Размеры одиночных полипов изменяются от нескольких миллиметров до 1,5 м, а размеры полипов в колониях — от долей миллиметра до 3 см в поперечнике, но размеры самих колоний могут достигать в поперечнике и в высоту 3 м. Размеры плавающих колоний сифонофор имеют длину до 30 м.

Внешняя форма большинства медуз имеет вид зонтика, колокола или гриба. У медуз, так же как и у полипов, присутствуют эпидермальный и гастральный слои, но в отличие от полипов у них сильно развита мезоглея, состоящая до 80% из воды. Скелет у медуз отсутствует, если не считать редких случаев, когда образуются хитиноидные оболочки или отдельные пленки (ископаемые конуляты, некоторые современные сифоноидные). Размеры медуз варьируют от нескольких миллиметров до 2 м при длине щупалец до 30 м.

Полный жизненный цикл книдарий следующий (рис. 84): от полипа путем почкования или деления возникают медузы. У медуз формируются половые продукты. После оплодотворения развиваются личинки, которые ведут планктонный образ жизни, продолжаясь от нескольких часов до года. Через определенное время личинки осаждаются на дно, прикрепляются к нему и дают начало новому полипоидному поколению.

Принцип классификации и систематика. Среди современных книдарий выделяют три класса: гидроидные (Hydrozoa), сцифоидные (Scyphozoa) и коралловые (Anthozoa), отличающиеся друг от друга прежде всего строением пищеварительной системы, полнотой и типом жизненного цикла, местом закладки половых продуктов. Среди иско-

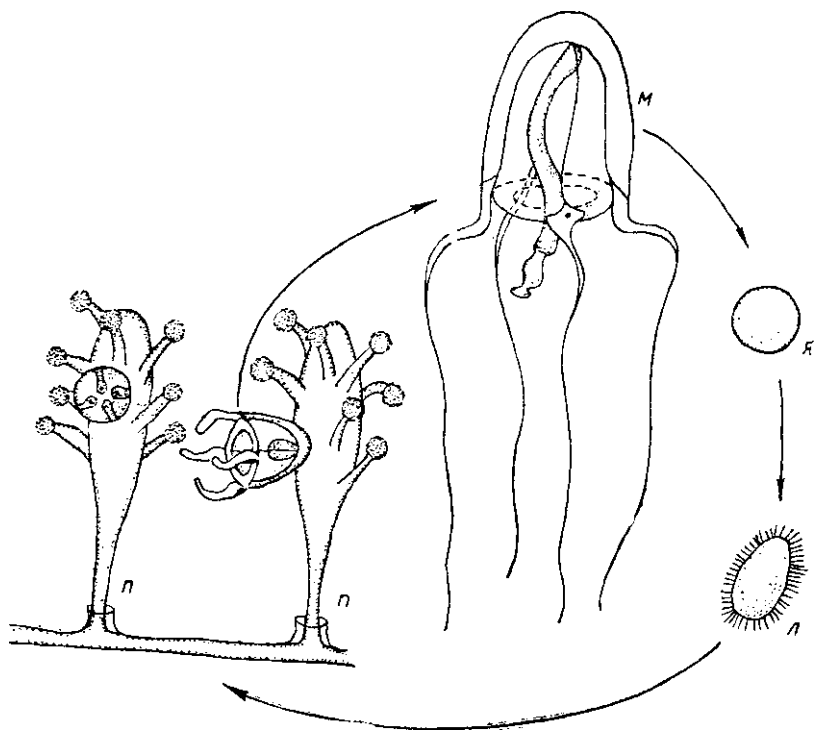


Рис. 84. Схема жизненного цикла гидроидных
л — личинка, м — медуза, п — полип, я — яйцо (Наумов, 1960 с упрощением)

паемых книдарий выделено несколько классов, в том числе протомедузы (Protomedusae, V—O₁) и гидроконозоа (Hydroconozoa, € —K), ранг которых проблематичен. Протомедузы, по-видимому, относятся к классу Scyphozoa. Венд — современность.

Класс Гидроидные. Hydrozoa

(греч. *hydra* — водяной змей;
zoa, мн. ч. от zoon — животное)

Общая характеристика. Гидроидные принадлежат к наиболее примитивным книдариям. Для них характерна нескладчатая гастральная полость, в которой отсутствуют перегородки; жизненный цикл представлен полипоидным (преобладает) и медузоидным поколениями; половые продукты эктодермального происхождения.

Полипоидное поколение часто образует колонии, которые, как правило, являются полиморфными, т. е. состоят из особей различного строения и функций. В колониях наблюдается и половой диморфизм, т. е. имеются женские и мужские колонии (ср. с двудомными растениями). Размеры отдельных полипов до 5 мм, а размеры колоний

колеблются от нескольких миллиметров до 30 м в высоту (длину). Подавляющее большинство колоний прикрепляются ко дну или к растениям либо используют любой другой субстрат. Некоторые колонии, такие, как колонии сифонофор — португальских корабликов, ведут планктонный образ жизни. У полипоидного поколения гидроидных обычно имеется скелет, органический или минеральный. Органический скелет преимущественно хитиноидный, реже протенновый, внешне

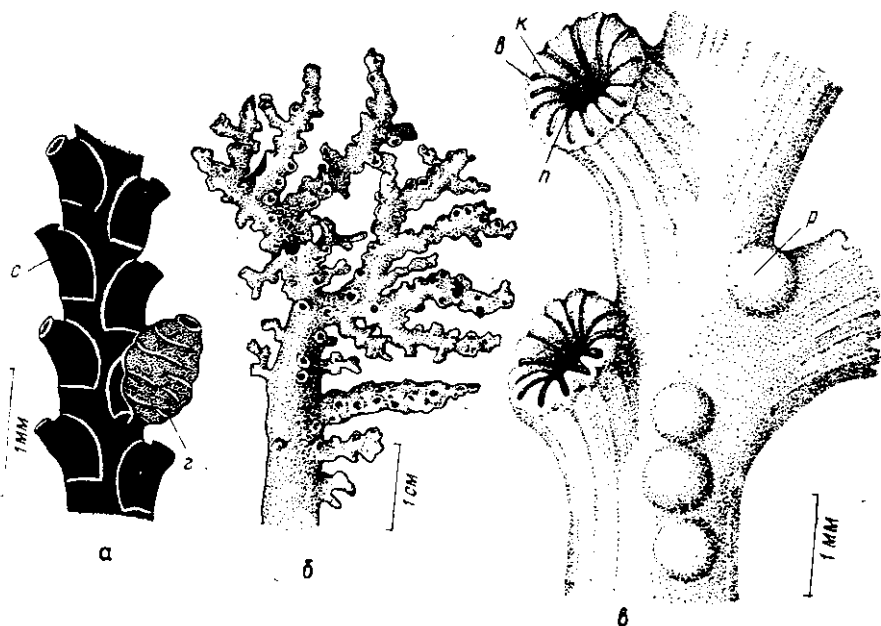


Рис. 85. Скелет колонии современных гидрокораллов класса гидроидных а — веточка хитиноидной колонии гидроидей *Abietinaria variabilis* (Clark). Современность. Дальневосточные моря; б — веточка известковой колонии; в — фрагмент веточки женской колонии. в — полости от особей-воинов, г — скелет особи размножения, к — каналы сообщения, л — полость от особи питания, р — внешняя поверхность полости, где находились продукты размножения и молодые медузки, с — скелет особи питания (Наузов, 1960)

напоминающий хрящ. Минеральный скелет известковый: кальцитовый или арагонитовый. У примитивных гидроидных может встречаться и агглютинированный скелет. Скелеты гидроидных по происхождению эпидермальные (эктодермальные), а по положению они иногда могут быть и мезоглеальными в виде опорной хрящевидной пластины (рис. 85). В строении хитиноидных и известковых скелетов отражаются такие особенности организации, как полиморфизм и половой диморфизм. У гидрокораллов, гидроидных с известковым скелетом, полиморфные особи расположены закономерно. В тех случаях, когда вокруг особи питания располагаются особи-«воины», возникают образования, получившие название *циклосистемы*.

Медузоидное поколение представлено только одиночными формами, если не считать сложных медузоидно-полипоидных колоний сифонофор. Медузы образуются за счет бокового почкования полипов. Нижний край медуз подвернут, в результате чего образуется перепонка — «парус». Размер медуз в поперечнике около 1—3 см, но не

более 10 см. Медузы ведут планктонный образ жизни. Скелет у гидроидных медуз отсутствует, если не считать хитиново-известковых зернышек, расположенных по краю зонтика медузы и участвующих в функции равновесия.

Первые гидроидные были бесскелетными организмами. Они сохранились в виде отпечатков и ядер медузоидного облика и широко встречаются уже с вендского периода (рис. 86). Первые скелетные

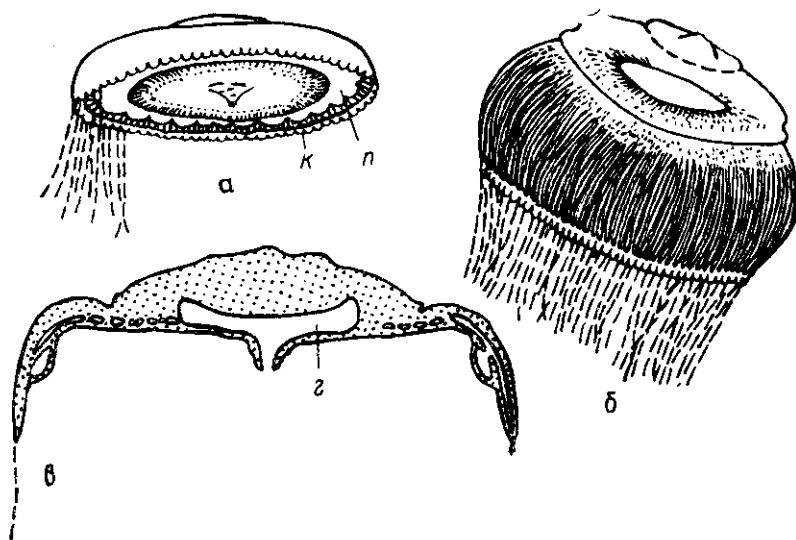


Рис. 86. Вендские медузоиды

Реконструкции: а — вид снизу, б — вид сбоку, в — продольный разрез, умен. з — гастральная полость, к — половые продукты, п — подворот зонтика — «парус» (Wade, 1972)

гидроидные известны с ордовика. Они представлены хитиноидными и известковыми колониями. Гидроидные обитают во всех водоемах, вплоть до пресноводных озер и рек, и на всех глубинах, но преимущественно в сублиторали морских бассейнов. Венд — современность.

Принципы классификации и систематика. Класс гидридных включает два подкласса, широко распространенных в современных бассейнах: гидроидные (Hydroidea) и сифонофоры (Siphonophoreidea), и условно один вымерший подкласс строматопораты (Stromatoporata). Первые два подкласса различаются жизненным циклом, степенью сложности колоний и образом жизни. Ископаемый подкласс Stromatoporata обладает набором признаков, морфофункциональный анализ которого противоречив. Поэтому систематическое положение и ранг строматопорат являются предметом постоянных дискуссий, но именно строматопораты имеют большое геологическое значение.

ПОДКЛАСС СТРОМАТОПОРАТЫ. STROMATOPORATA
(греч. *stromatos* от *stroma* — слой, ковер, постель;
poros — отверстие, пора, канал)

Общая характеристика. От строматопорат в ископаемом состоянии сохраняются только известковые образования, представленные многочисленными слоями — пластинками, последовательно нарастающими

друг над другом (рис. 87, 88). Пластинки получили название *ламинь*. Перпендикулярно плоскостям ламин располагаются шипики, стерженьки и пластиночки, получившие общее название *столбики* за вертикальное расположение на продольных сечениях. Ламинь образуются общим покровом мягкой ткани, а их слоистое нарастание связано с последовательным ростом организма.

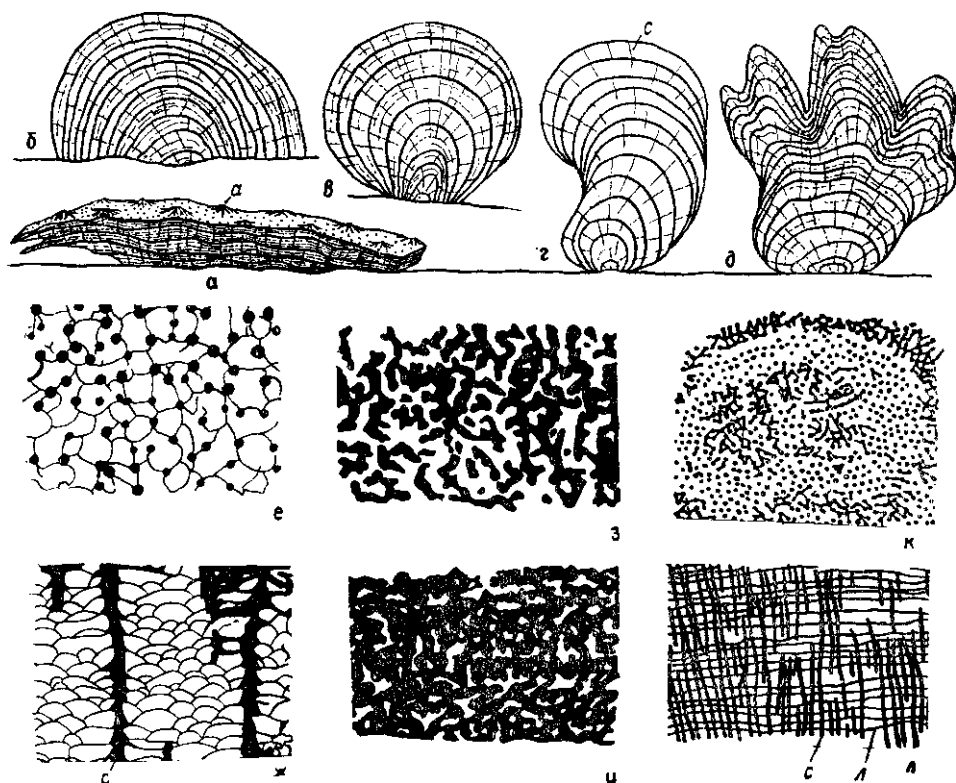


Рис. 87. Подкласс Stomatopora ($O_2 - P$)

а—д — внешняя форма колоний; а — пластинчатая, б — полусферическая, в — сферическая, г — грушевидная, д — желваковидная с пальцевидными выростами; е, ж — *Labechia* ($O_3 - C_1$); з, и — *Stomatopora* ($S - K$); к, л — *Actinostroma* (D).
а — астроризы, л — ламинь, с — столбики

Скелеты строматопорат пронизаны каналами, не имеющими самостоятельных стенок и названными *астроризами* за звездообразный облик, так как горизонтальные лучи напоминают расходящиеся в стороны корни (см. рис. 87). Функция астрориз дискусионна: или они аналоги и гомологи центральной полости и устьев губок, либо они являются вместилищами полипа питания (центр астроризы) и полипов-«воинов» (окончания лучей астроризы), и тогда они аналогичны циклосистемам гидрокораллов. При любой интерпретации строматопораты являются колониальными животными.

Форма колоний строматопорат разнообразна: от пластинчатой до шаровидно-сфероидальной и цилиндрическо-ветвистой (см. рис. 87,

а—д, 88, б). С нижней стороны колоний наблюдается общий морщинистый покров — *базальная эпитека*. Ламины у пластинчатых и близких к ним форм располагаются горизонтально, а у цилиндрических — вертикально. В то же время столбики у первых ориентированы вертикально, а у вторых — горизонтально. Колонии строматопорат достигают в поперечнике обычно 30 см, редко 1 м и больше.

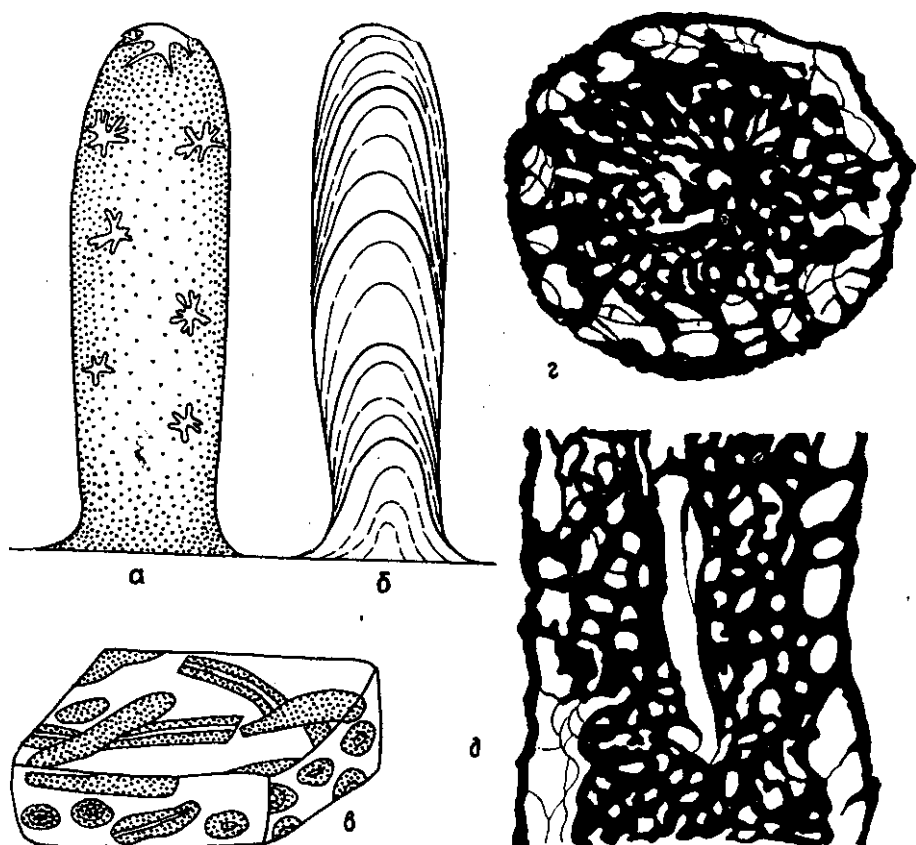


Рис. 88. Подкласс Stomatopora (O_2-P)
а—д — Amphiroga (D): а — реконструкция, б — продольный разрез с циклами роста, в — амфиоровый известняк, г — поперечное и д — продольное сечения

Образ жизни и условия существования. Строматопораты относятся к бентосу, прикрепленному или свободнолежащему. Они обитали в верхней части сублиторали, преимущественно в тропиках и субтропиках. Строматопораты, вероятно, являлись эвригалинными организмами; они встречаются как в известняках, так и в доломитах.

Систематическое положение строматопорат устанавливается по совокупности особенностей строения и их функциональной интерпретации. Слоистое плотное нарастание скелета известно у некоторых современных известковых губок — склероспонгий. У строматопорат оно встречается у единичных родов, у большинства форм слоистое нарастание прерывистое, что характерно для книдарий. Находки у некоторых строматопорат и склероспонгий разрозненных кремневых одно-

осных спикул могут как свидетельствовать об их общности, так и указывать на сходные симбиозы. Наличие морщинистой эпитеки сближает строматопорат с книдариями. Интерпретация астроризальных каналов строматопорат также разноречива. Часть каналов, по-видимому, является вместилищами симбионтов, так как в этих местах наблюдаются болезненные разрастания скелета. Основная часть астрориз скорее всего относится к образованиям собственно строматопорат. Но кто они: аналоги устьев склероспонгий или аналоги циклосистем гидрокораллов? В целом строматопораты представляют собой единую самостоятельную группу организмов. Их систематический ранг оценивают от отряда до подтипа; систематическое положение — тип *Spongiata* или тип *Cnidaria*. В любом случае строматопорат рассматривают как простых многоклеточных, располагающихся в родословном древе не выше двухслойных животных.

Породообразующая роль. Строматопораты образуют известняки, иногда рифогенные. *Строматопоровыми* называют известняки, сложенные колониями различной (но не ветвистой) формы. *Амфипоровыми* называют известняки, образованные цилиндрическими и ветвистыми колониями рода *Amphipora* и сходных с ним родов (см. рис. 88, в).

Геологическая история. Достоверные строматопораты появились в среднем ордовике. Находки строматопорат в кембрии не подтвердились, они оказались археоциатами. В среднем ордовике у первых строматопорат ламин были представлены пузыревидно изгибающимися пластиночками, а столбики — короткими шипиками, впоследствии сливающимися в стерженьки, как у рода *Labechia* (см. рис. 87, ж, з). В конце ордовика и далее поверхности пузыревидных ламин выполаживаются и сливаются, столбики удлиняются и также сливаются; все элементы постепенно уплощаются, как у родов *Actinostroma* и *Stromatopora* (см. рис. 87, и—м). Цилиндрические и ветвистые колонии появлялись в эволюции строматопорат неоднократно за счет преобразования полусферических и конических колоний различных родов, как, например, рода *Amphipora* (см. рис. 88), возникшего от рода *Stromatopora* (см. рис. 87, и, к).

Для палеозойских колоний строматопорат первоначально характерно преобладающее присутствие горизонтальных скелетных элементов (ламин), затем равное развитие горизонтальных и вертикальных элементов (столбиков), а также большое разнообразие астроризальных каналов. У палеозойских строматопорат широко распространен симбиоз с табулятоидеями отряда *Syringoporida* и червями *Annelida*.

Для мезозойских строматопорат (сферактиноидеи — *Sphaeractinopidea*) характерны преобладающее развитие вертикальных скелетных элементов и однообразные астроризы, практически состоящие только из вертикального канала.

Средний ордовик — палеоген; расцвет палеозойских строматопорат наблюдается в позднем ордовике, силуре и девоне, а мезозойских — в юре и мелу.

Геологическое значение. Строматопорат используют в биостратиграфии, палеогеографических и палеозоогеографических реконструкциях. Они связаны и с полезными ископаемыми. Рифы, сложенные строматопоратами и другими организмами, являются коллекторами нефти и газа. Девонские амфипоровые известняки Урала и других регионов переслаиваются с бокситами. Определенные виды строматопорат чередуются с определенными пластами бокситов, что позволяет использовать их для поисков промышленных горизонтов.

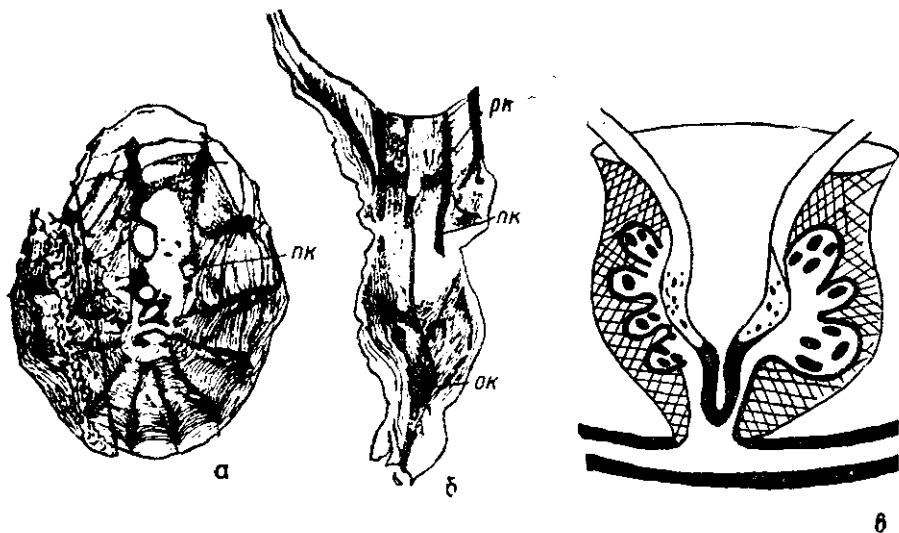


Рис. 89. Класс Гидрозопоzoа (Є—К)
а, б — Hydroconus (Є₁): а — поперечное и б — продольное сечения; в — реконструкция ископаемых Гидрозопоzoа с мешковидными впячиваниями для половых продуктов. ок — осевой канал, лк — продольный канал, рк — радиальные каналы (Кордэ, 1963, 1984)

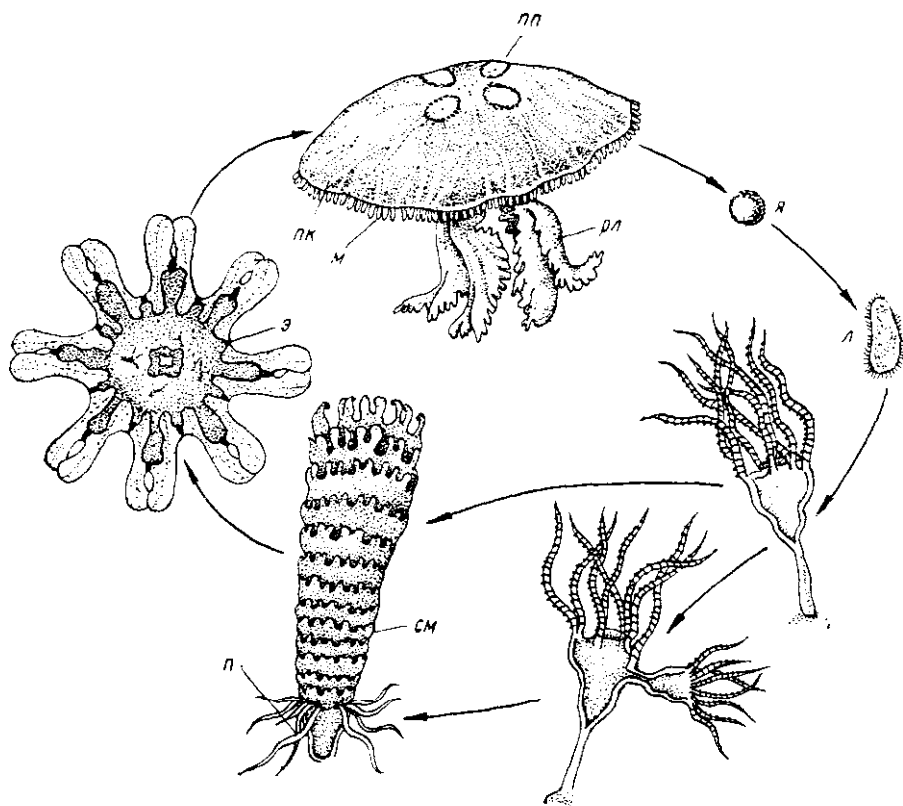


Рис. 90. Схема жизненного цикла сцифоидных
л — личинка, м — взрослая медуза, п — сцифоидный полип, лк — пищеварительные

Класс Гидроконозоа. Hydroconozoa

(греч. *hydra* — водяной змей; лат. *conus* — конус;
зоа, мн. ч. от зооп — животное)

Гидроконозоа — вымершие одиночные организмы с известковым скелетом конической или цилиндрической формы высотой 10—20 мм (рис. 89). Стенка обычно состоит из двух слоев: тонкого наружного и толстого внутреннего. Наружный слой с поверхности гладкий или с поперечными, реже с продольными морщинами. Внутренний слой пластинчато-слоистый, волокнистый или бесструктурный. В осевой части скелета пластинки нередко ориентированы почти горизонтально, напоминая тем самым сближенные дна кораллов. В верхней части кубка находится воронковидное или цилиндрическое углубление — полость, аналогичная чашке кораллов. В одних случаях имела сложная система каналов, состоящая из центрального осевого канала и отходящих от него радиальных и продольных приосевых каналов, а в других — были только продольные каналы, не сообщавшиеся с внешней средой.

Гидроконозоа относятся к неподвижному бентосу. Они прикреплялись ко дну с помощью уплощенной подошвы, нередко с корневыми выростами.

Особенности строения Hydroconozoa совпадают с разными классами типа Cnidaria. Недавно у гидроконозоа обнаружили образования, сходные с половыми продуктами сидячих сцифоидных медуз (см. рис. 89).

Гидроконозоа в кембрии, девоне и карбоне иногда образовывали известняки. Кембрий — мел.

Класс Сцифоидные. Scyphozoa

(греч. *skyphos* — чаша, кубок; зоа, мн. ч. от зооп — животное)

Общая характеристика. Сцифоидные по сравнению с гидроидными являются более высокоорганизованными кишечнополостными. Гастральная полость сцифоидных имеет 4 складки. Жизненный цикл представлен преимущественно медузополом; половые продукты закладываются в энтодерме. Полипидное поколение у сцифоидных отсутствует или редуцировано. Оно обычно представлено одиночными полипами размером до 3 см в диаметре. Более половины верхней части сцифоидного полипа разделено многочисленными поперечными перегородками на серию дисков — будущих медуз (рис. 90). Такое своеобразное строение приводит к тому, что сцифоидные полипы нередко рассматривают как сидячих медуз.

Сцифоидные медузы образуются за счет поперечного деления полипа (стробилиция), а гидроидные — в результате почкования. Кроме того, у сцифоидных медуз всегда присутствует кольцевой пищеварительный канал; молодые медузки имеют звездообразный облик; подворот колокола — «парус» — отсутствует; размеры взрослых сцифоидных медуз крупные — до 2 м в диаметре.

Современные сцифоидные медузы ведут планктонный образ жизни, нередко собираясь в стаи. Они встречаются в толще воды вплоть до

радиальные каналы, *пл* — полости с половыми продуктами, *рл* — ротовые лопасти, *см* — серия зачаточных медуз, *э* — молодая медуза — эфироид, *я* — яйцо (по Байеру из Догеля, 1981)

абиссальных глубин. Сцифоидные медузы преимущественно стеногалинные организмы, но некоторые могут обитать в солоноватоводных бассейнах и опресненных заливах. Часть медуз ведет бентосный прикрепленный образ жизни. У современных сцифоидных медуз скелет отсутствует. Но вдоль нижнего края зонтика имеются известковые или известково-фосфатные включения (*статолиты*), участвующие в корректировке равновесия.

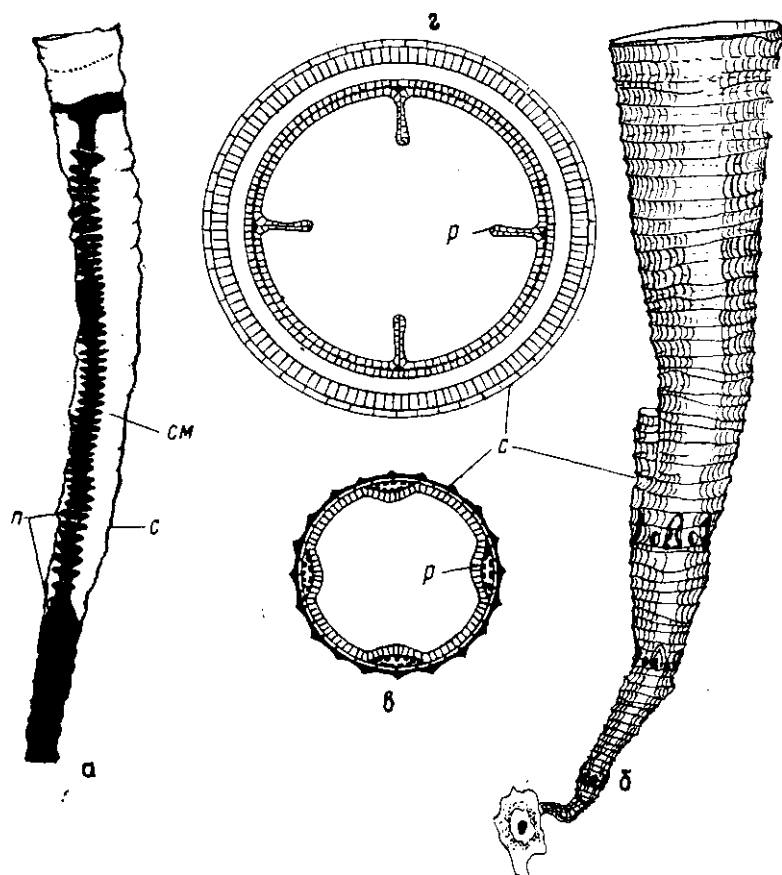


Рис. 91. Современные сцифоидные
а—г — *Stephanoscyphus*: а — хитиновая трубка с полипом и зачаточными медузками
внутри, б — внешний вид, в, г — поперечные сечения нижней и верхней частей по-
липа. л — сцифоидный полип, р — внутренние радиальные перегородки мягкого тела,
с — хитиновая трубка, см — серия зачаточных медуз (Werner, 1966)

Современные сцифоидные полипы ведут бентосный прикрепленный образ жизни и встречаются на различных глубинах, но обычно в сублиторали. Иногда у них развивается внешний хитиноидный скелет в виде конической трубки, как у современного *Stephanoscyphus* (рис. 91). У ископаемых *Copulata* имеется хитиноидный и хитиново-известково-фосфатный скелет в виде пирамиды или удлиненного конуса (рис. 92). В ископаемом состоянии также встречаются отпечатки и ядра бесскелетных медуз. Венд?, кембрий — современность.

Принципы классификации и систематика. Современные сифонидные подразделены на 5 отрядов в зависимости от типа чередования поколений, морфологии и образа жизни. Условно к классу Scyphozoa отне-

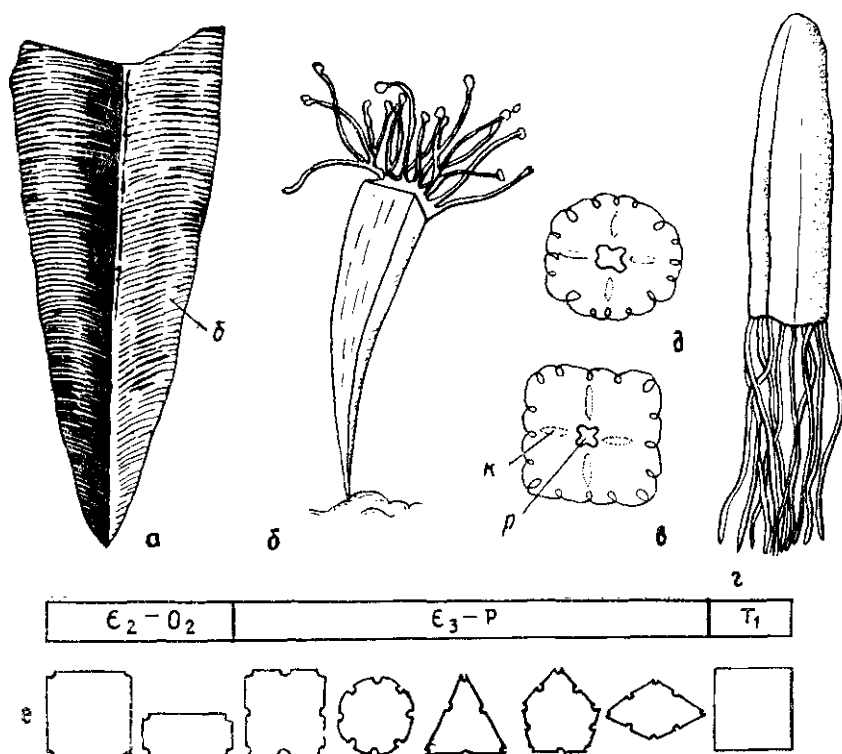


Рис. 92. Подкласс Conulata (Є—Т₁, Q?)
а — Conularia (Є₃—Р); б, в — Archaeoconularia (Є—S); г, д — Exoconularia (О₁—2); е — различные поперечные сечения конулят. б — борозды, к — каналы, р — ротовое отверстие (е — ориг.)

сены ископаемые конуляты, ранг которых дискусионен. Некоторые подразделяют сифонидных на два подкласса: Conulata и Scyphomedusae.

ПОДКЛАСС КОНУЛЯТЫ. CONULATA

(лат. conulus — маленький конус)

Общая характеристика. От конулят в ископаемом состоянии сохраняются только скелеты в виде пирамидальных и удлиненно-конических образований (см. рис. 92). Скелет по составу хитиново-известково-фосфатный. Он состоит из микроскопических хитиновых, хитиново-фосфатных и фосфатно-кальциевых пластинок. Скелет конулят был гибким и очень тонким (обычно менее 0,5 мм). Цвет от коричневого до серого. Внешняя поверхность скелета, как правило, несет тонкие поперечные ребрышки, между которыми иногда развивается и продольная микроскульптура. Вдоль углов, а нередко и на гранях пирамидальных конулят наблюдаются продольные борозды, называемые соответственно угловыми и срединными. Аналогичные борозды встречаются и у конических конулят. На суженной стороне у некоторых

пирамидальных конулят имеется расширенная пластиночка — диск или шиповидные отростки. У конических конулят этот край закруглен. На расширенном конце у конулят вокруг ротового отверстия развиты бугорки с каналами, проходящими насквозь. Бугорки, вероятно, отвечали органам чувств. Имеется отверстие, которое по аналогии с другими книдариями называют ротовым. Оно иногда закрыто четырьмя лопастями, являющимися продолжением боковых стенок. Во внутренней полости конулят обычно развиты 4 вертикальные перегородки, отходящие от середины боковых стенок. У единичных конулят в начале роста имеются горизонтальные перегородки. Конуляты пирамидальной формы имеют разнообразные поперечные сечения: квадратное, прямоугольное, треугольное, пятиугольное, ромбическое. Обычные размеры конулят 3—5 см, но не более 40 см.

Образ жизни и условия существования. Конуляты вели донный прикрепленный либо свободноплавающий образ жизни (см. рис. 92). Анализ строения скелета конулят, состава вмещающих пород и сопутствующих ископаемых указывает на то, что конуляты были нормально-морскими организмами. Бентосные конуляты встречаются начиная с нижней сублиторали, а планктонные обитали в толще воды над различными глубинами, в том числе и над абиссальными, о чем свидетельствуют их находки в черных битуминозных сланцах.

Систематическое положение. Систематический ранг конулят оценивают от отряда до подкласса и типа. Но даже признание самостоятельности в ранге типа не снимает вопроса о месте конулят в общей системе царства животных. Дискуссия о систематическом положении конулят сводится к двум точкам зрения: тип книдарии или тип моллюски.

Общие признаки конулят и современных сцифоидных: присутствие четырех внутренних перегородок в гастральной полости; радиальная, обычно четырехлучевая симметрия; наличие хитиноидного скелета (как у рода *Stephanoscyphus*), пропитанного солями фосфата кальция (сходный состав у статолитов сцифоидных медуз); присутствие органов чувств вокруг ротового отверстия; чередование поколений (бентосные и планктонные конуляты). Общие признаки конулят и моллюсков, а именно крылоногих гастропод: наружное положение скелета, разнообразная скульптура, наличие полостей, разделенных горизонтальными перегородками.

Геологическая история конулят начинается в кембрии и заканчивается в раннем триасе, если не считать современный род *Stephanoscyphus*, воспринимаемый некоторыми как потомок конулят. В целом конуляты являются палеозойскими организмами, испытавшими расцвет на протяжении силура и девона. В эволюции конулят наблюдается усложнение внутреннего и внешнего строения (см. рис. 92, е) и увеличение содержания фосфата кальция в скелетах. Так, у ордовикских конулят фосфат кальция (CaPO_4) составляет 66—74%, а у пермских — 96%. Кембрий — ранний триас, современность?

Геологического значения и породообразующей роли конуляты не имеют. Они представляют интерес как палеобиологический объект.

Класс Коралловые полипы. Anthozoa

(греч. *anthos* — цветок; *zoa*, мн. ч. *zoon* — животное)

Класс Anthozoa
Подкласс Tabulatomorpha
Подкласс Tetracoralla

Общая характеристика. К классу коралловых полипов относятся кораллы, имеющие разнообразный, нередко различно окрашенный ске-

Подкласс Hexacoralla лет. Помимо скелетных коралловых полипов
Подкласс Octocoralla имеются и бесскелетные — актинии, или морские анемоны. У представителей класса Anthozoa гастральная полость имеет многочисленные мягкие складки, а нередко и скелетные (рис. 93); чередование поколений отсутствует, представлена только полипоидная стадия (рис. 94); половые продукты закладываются в энтодерме.

Складки пищеварительной полости имеют разнообразное строение. Но у всех современных коралловых полипов от верхней части полипа внутрь протягиваются радиально расположенные мягкие перегородки — *мезентерии*, имеющие вид полотнищ, свободно свисающих вниз. Кроме того, у большинства кораллов в нижней части и основании полипа развиваются невысокие мягкие складки, чередующиеся с мезентериями. Эти складки, как правило, имеют опору в виде вертикальных скелетных известковых перегородок, представленных пластинами, ребрами, бугорками, шипами и чешуями, называемых общим термином *септы* (лат. *septum* — ограда). Септы обычно закладываются закономерно в определенном порядке, но у некоторых кораллов они образуются незакономерно. Порядок, расположение и число септ также колеблется.

Полипоидная стадия представлена колониальными, реже одиночными формами (рис. 95). Современные одиночные полипы могут достигать в поперечнике 1,5 м, ископаемые — не более 0,15 м. Полипы в колониях по сравнению с одиночными формами очень маленькие — с поперечником 0,2—4,0 мм, редко до 3 см, но сами колонии в поперечнике и в высоту могут достигать 3 м. Колонии кораллов от монодо полиморфных, т. е. состоят либо из однородных по строению и функциям полипов, либо из различных.

Скелет у коралловых полипов преимущественно минеральный — известковый, кальцитовый или арагонитовый. Реже скелет смешанный минерально-органический, т. е. склеропротеиновый, близкий по составу к рогам млекопитающих, и поэтому нередко называемый роговым. Известковый скелет у подавляющего числа кораллов производится наружной стороной эпидермального слоя и, таким образом, по происхождению и положению является внешним эктодермальным. Такие скелеты полипов называются *кораллитами*. Роговой скелет образуется обычно в мезоглее, но за счет клеток эктодермы. По положению он является внутренним мезоглеальным, а по происхождению — внешним эктодермальным. Некоторые Anthozoa, как, например, актинии, не имеют скелета. Тем более удивительно сообщение о том, что в 1983 г. вблизи Гавайских островов найдены 100 экземпляров актиний, у которых имеются спирально-конические хитиноидные раковины бронзовой окраски (Duhn, Liberman, 1983). Размеры раковин около 6 см, животное занимает всю полость раковины, таким образом мягкое тело становится удлинненным червеобразным. Форма раковины совпадает с таковой гастропод.

Внутри кораллитов различают горизонтальные и вертикальные элементы. К горизонтальным относят днища, представленные в простейшем случае плоскими или слабо изогнутыми пластинами, а в сложных случаях — воронко- и пузыревидными образованиями. К вертикальным элементам кораллитов кроме стенок относят септы и столбик. Септы представляют собой радиальные выросты стенок кораллитов; они имеют различную форму. Число септ, по-видимому, коррелятивно связано с числом мезентериев и щупалец. Иногда септы

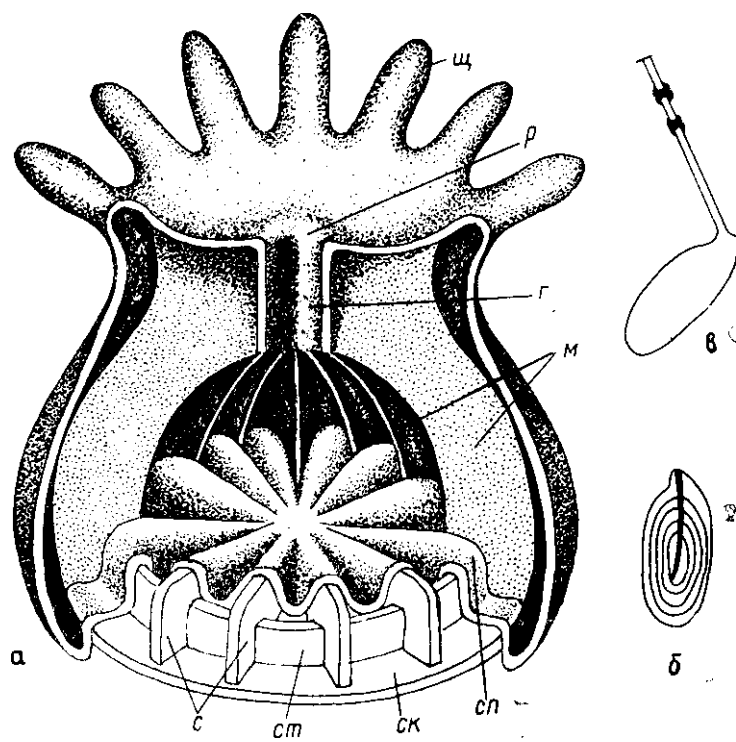


Рис. 93. Строение
шестилучевого ко-
ралла

а — схема соот-
ношения мягкого
тела и скелета
полипа; б, в —
стрекательные
капсулы: б — в
покое, в — в мо-
мент нападения,
г — глотка, м —
мезентерии, вер-
тикальные выро-
сты мягкого тела,
р — рот, с —
септы, скелетные
перегородки, ск —
скелет основания
полипа, сп —
складки подошвы
полипа, ст — ске-
лет стенки, щ —
щупальца

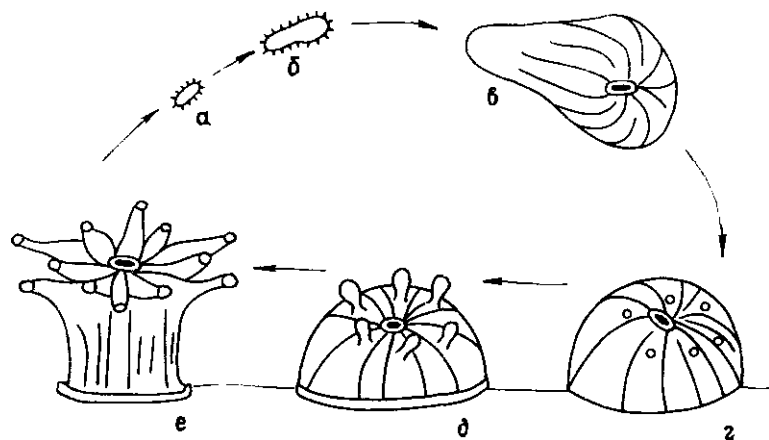


Рис. 94. Схема жизненного цикла коралловых полипов

а, б — ранние и в — поздняя стадия личинки, имеются рот и двенадцать внутрен-
них перегородок; г—е — стадии развития полипа, имеющего вначале шесть (г, д),
а затем двенадцать щупалец (е)

отсутствуют. Столбик в виде вертикального осевого образования возвышается в центре кораллита.

Образ жизни одиночных и колониальных антозоа совпадает. Это донные прикрепленные или свободно сидящие и лежащие организмы, но некоторые из них могут медленно передвигаться (актинии) или прыгать (морские перья), закапываться частично или почти полностью (морские перья, актинии). Коралловые полипы встречаются в основном в нормально-морских бассейнах, реже в солоноватоводных, на всех глубинах, вплоть до абиссали. Но наибольшего разнообразия как современные, так и ископаемые антозоа достигают в мелководье нормально-морских бассейнов тропиков и субтропиков, где с их жизнедеятельностью связано появление разнообразных рифовых сооружений.

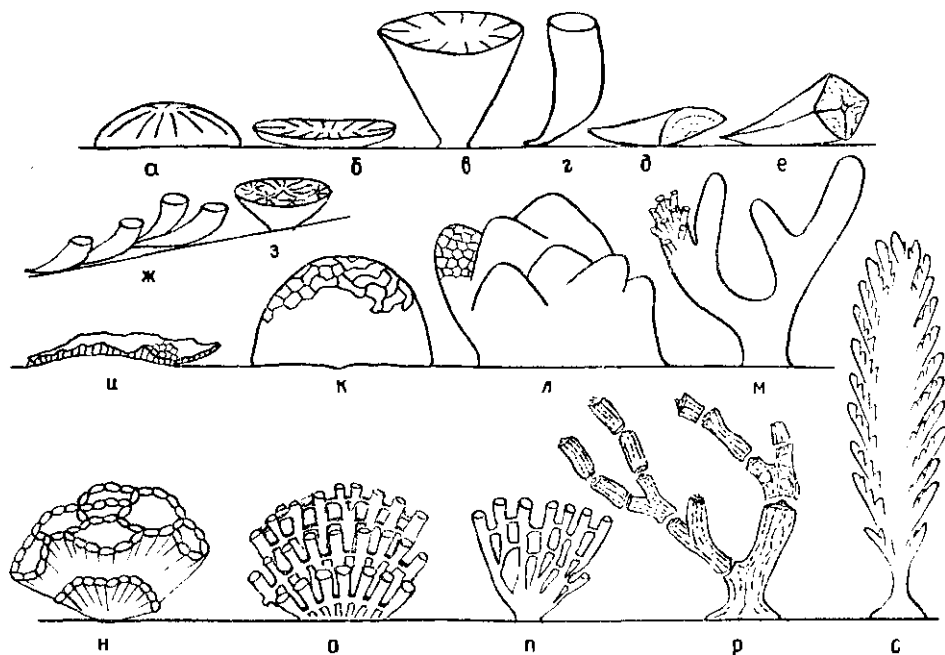


Рис. 95. Внешняя форма и тип колоний кораллов

а—е — одиночные формы: а — дисковидная, б — блюдцеобразная, в — коническая, г — цилиндрическая, д — тупелькообразная, е — четырехгранная; ж—с — типы колоний: ж — кустистая стелющаяся, з—м — массивные различной формы от пластинчатой до ветвистой, н — цепочечная, о, п — трубчатые, р — членистая, с — перистая

У коралловых полипов наблюдаются различные симбиотические отношения: известковые кораллы + одноклеточные динофитовые водоросли; актинии + раки-отшельники; сирингопориды + строматопораты; фавозитиды + кольчатые черви и др.

Класс Anthozoa известен с венда, он существует уже на протяжении почти 700 млн лет.

Принципы классификации и систематика. Класс Anthozoa разделен на четыре подкласса: два исключительно ископаемых (Tabulatomorpha, Tetracorallia) и два существующих поныне (Hexacorallia, Octocorallia). При классификации палеонтологического материала прихо-

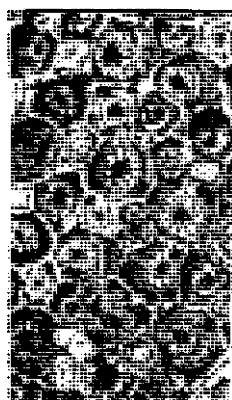
дится учитывать те особенности строения, которые проявляются в строении скелета как ископаемых, так и современных кораллов. Например, наличие септ связано со складчатостью гастральной полости. При определении подкласса у ископаемых кораллов учитываются следующие особенности: наличие или отсутствие септ в кораллитах; способ заложения септ (закономерный или закономерный); число, порядок и симметрия расположения септ; наличие или отсутствие промежуточной ткани между полипами — кораллитами; форма существования (одиночная или колониальная); состав и способ образования скелета.

ПОДКЛАСС ТАБУЛЯТОМОРФНЫЕ КОРАЛЛЫ. TABULATOMORPHA

(лат. *tabula* — доска; гр. *morphe* — образ)

Подкласс *Tabulatomorpha*
Надотряд *Chaetetoidea*
Надотряд *Tabulatoidea*
Надотряд *Heliolitidea*

Общая характеристика. Табулятоморфные кораллы являются вымершими колониальными животными, существовавшими с кембрия до неогена. От них сохранились известные колонии, состоящие из кораллитов разнообразной формы. В 1985 г. было опубликовано сенсационное сообщение о находках фоссилизированных полипов с 11—13 щупальцами в кораллитах табулятоидей, живших 430 млн лет т. н. (рис. 96).



а



б

Рис. 96. Фоссилизированные полипы сотовых табулятоидей. Силмур, Канада
а — часть колонии с сорока пятью полипами разной сохранности, $\times 3,75$; б — полип при большем увеличении с одиннадцатью щупальцами (Cooper, 1985)

Среди колоний табулятоморфных кораллов различают четыре основных типа: кустистые, массивные, ветвистые, цепочечные (см. рис. 95). Если кораллиты растут изолированно и соединяются друг с другом только в местах почкования, то возникают кустистые колонии. Одни из них состоят из роговидных кораллитов, стелющихся вдоль субстрата (кустистые стелющиеся колонии), другие образованы цилиндрическими кораллитами, расположенными по отношению к субстрату вертикально или косо (кустистые вздымающиеся или трубчатые колонии). Если кораллиты плотно примыкают друг к другу, то

возникают массивные колонии. Они могут быть расчленены на ветви (массивно-ветвистая колония). Иногда кораллиты в колониях срастаются только боковыми сторонами, образуя многорядные и однорядные цепи (цепочечная колония). Форма различных типов колоний разнообразна: от пластинчатых до цилиндрических. В основании и частично с боковой стороны у массивных колоний нередко развит общий морщинистый покров — базальная эпитека.

Рост колонии начинается с протокораллита, за счет деления или почкования которого появляются другие кораллиты, а от них возникают последующие и т. д. В результате формируются разнообразные колонии. Размеры и форма кораллитов в процессе роста колонии могут меняться. Наряду с крупными кораллитами возникают и мелкие, а иногда пузырь- или стержневидные образования, располагающиеся между ними. Колонии табулятоморфных кораллов преимущественно мономорфные, реже полиморфные.

Внутренние полости кораллитов в колониях нередко соединяются друг с другом с помощью пор и соединительных трубок. Соединительные трубки в пространстве между кораллитами образуют промежуточный скелет, расположенный хаотически или закономерно — этажами. В кораллитах табулятоморфных кораллов присутствуют разнообразные септы, днища и очень редко столбик. В верхней части кораллита находится углубление, ограниченное снизу днищем, а с боков стенками, называемое чашкой. В чашке располагался полип. Диаметр кораллитов колеблется от 0,2 до 10,0 мм, но обычно он равен 0,8—2,0 мм. Размеры колоний в поперечнике достигают 1,5 м.

У большинства табулятоморфных кораллов рост колоний в зависимости от сезона года и половой активности меняется от интенсивного (светлые зоны) до замедленного и почти нулевого (темные зоны). В зависимости от зон циклически меняется строение кораллитов и колонии (*циклomorphic*). По чередованию зон подсчитана продолжительность жизни ископаемых табулятоморфных кораллов, равная у большинства изученных форм 7—20 годам.

Образ жизни и условия существования. Табулятоморфные кораллы относились к прикрепленному или свободнолежащему бентосу мелководья нормально-морских тепловодных бассейнов прошлого; иногда они участвовали в рифообразовании. Кембрий — неоген.

Принципы классификации и систематика. Систематика табулятоморфных кораллов находится в непрерывной перестройке, начиная с систематического положения и ранга. Последнее время некоторые зарубежные специалисты относили их даже к типу губковых к классу склероспонгий — из-за внешнего сходства единичных представителей. Находки фоссильзированных полипов у табулятоидей однозначно свидетельствуют об их принадлежности к типу Cnidaria. Систематический ранг табулятоморфных кораллов оценивают от отряда до подкласса. В настоящем учебнике подкласс табулятоморфных кораллов разделен на три надотряда: Chaetetoidea (O_2-N), Tabulatoidea (ϵ_2-P) и Heliolitoidea (O_2-D_2), различающихся типами колоний, строением и числом септальных образований, степенью полиморфизма.

НАДОТРЯД ХЕТЕТОИДЕИ. CHAETETOIDEA (греч. *chaite* — волос, щетинка)

Общая характеристика. От хететоидей сохранились известковые мономорфные колонии массивного типа, состоящие из плотно примыкающих друг к другу мелких щетинкоподобных кораллитов (рис. 97). Ко-

раллиты обычно призматической формы с многоугольным, округлым или неправильно-меандрическим поперечным сечением. Размеры кораллитов в поперечнике обычно меньше 1 мм. От стенок кораллитов отходят пластинчатые и валикообразные выступы — септы, указывающие на то, что гастральная полость хететоидей была складчатой. Эти септы также участвуют и в продольном делении кораллитов, за что их иногда называют псевдосептами. В кораллитах хететоидей имеются днища, как правило, плоские и довольно редкие. Для хететоидей характерны общие плоскости перерыва роста, разделяющие колонию на серию корок — пластин.

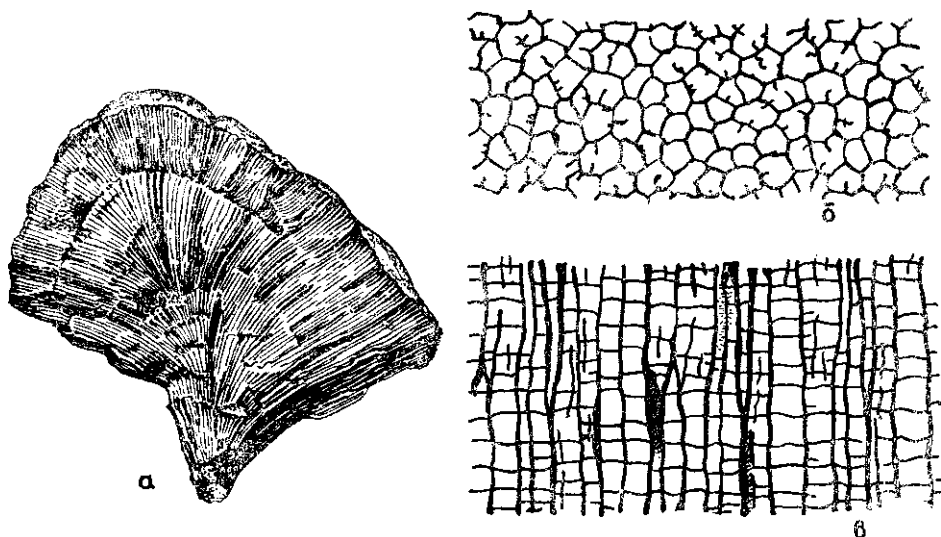


Рис. 97. Надотряд Chaetetoidea (O₂—N)
а—в — Chaetetes (S?, D—P): а — внешний вид, б — поперечное и в — продольное сечения

Систематическое положение и ранг хететоидей являются предметом постоянной дискуссии. Чаще всего хететоидей относят к типу Cnidaria, включая в класс Anthozoa (по наличию кораллитов, септ, днищ) или в класс Hydrozoa (по наличию общих плоскостей перерыва роста). Некоторые исследователи рассматривают хететоидей среди типа губковых на основании сходства с одним из родов склероспонгий, у которого имеется колония из известковых трубочек, но без днищ. Присутствие у хететоидей днищ указывает на прерывистый рост, осуществляемый с помощью мышечных усилий, что неизвестно у губок, а впервые появляется у кишечнополостных.

Геологическая история. Для древних средне-позднеордовикских хететоидей характерны колонии просто построенные, кораллиты многоугольного поперечного сечения, малое развитие септ и днищ. В дальнейшем колонии такого типа сохраняются, но с карбона начинают встречаться колонии усложненного типа, состоящие из перисто-расположенных кораллитов, появляются кораллиты меандрического, округлого и звездчатого поперечного сечений, увеличивается число септальных выростов и днищ, усложняется строение стенок кораллитов и днищ. Разнообразные хететоидеи наблюдаются и в мезозое. Средний ордовик — неоген.

НАДОТРЯД ТАБУЛЯТОИДЕИ. TABULATOIDEA

(лат. *tabula* — доска, пол)

Надотряд Tabulatoidea

Отряд Auloporida

Отряд Lichenariida

Отряд Halysitida

Отряд Favositida

Отряд Syringoporida

Общая характеристика. От вымерших палеозойских табулятоидей сохраняются известковые колонии (см. рис. 95), а недавно были обнаружены и фоссилизованные полипы (см. рис. 96). Типы колоний табулятоидей разнообразные: кустистые стелющиеся, кустистые трубчатые, массивные, массивно-ветвистые, цепочечные. Форма колоний также разнообразна, особенно у массивных табулят. Они могут быть пластинчатыми, караваеобразными, полусферическими, коническими и т. д. Кораллиты, слагающие колонии, имеют форму рога, призм или цилиндров разнообразного поперечного сечения: округлого, эллиптического, полулунного, серповидного, треугольного, квадратного, многоугольного и меандрического. Табулятоидей имеют монморфные колонии, т. е. состоящие из кораллитов одного типа; реже диморфные — из кораллитов двух типов. Размеры кораллитов в поперечнике достигают 0,5—10,0 мм, а колоний — 2 см — 1,5 м.

Септы табулятоидей представлены разнообразными шипами, пластинками, гребнями и чешуями, расположенными вертикальными рядами. Септы закладываются изакономерно. Число септ нестабильно либо равно 4, 6, 8 или 12. Примечательно, что у найденных в силуре фоссилизованных полипов фавозитид имелось обычно 12 щупалец, реже 11 или 13, что, вероятно, указывает на корреляционные связи между числом септ и щупалец. Внутри кораллитов табулятоидей развиты многочисленные днища, обычно плоские или слегка изгибающиеся, в редких случаях воронковидные или пузырчатые. Внутренние полости кораллитов могут сообщаться друг с другом отверстиями — порами — и соединительными трубками, расположенными незакономерно или в виде венчиков через определенные интервалы роста. Поры и трубки у табулятоидей названы соединительными образованиями.

Принципы классификации и систематика. Табулятоидей рассматривают в ранге подкласса, надотряда и даже отряда или включают в их состав хететонидей и гелиолитоидей. Надотряд табулятоидей подразделяют на семь отрядов, в учебнике описаны пять: Auloporida, Lichenariida, Halysitida, Favositida, Syringoporida. Классификационными признаками служат тип колонии, количество и строение септ, отсутствие или наличие соединительных образований.

Отряд Auloporida (греч. *aulos* — трубка; *poros* — отверстие, канал) объединяет кустистые колонии, состоящие из изолированных рогообразных, иногда цилиндрических кораллитов, преимущественно стелющихся по субстрату, реже воздымающихся над ним (рис. 98). Септы чаще всего единичные. Соединительные образования отсутствуют. Днища отсутствуют или редкие, обычно плоские. Средний кембрий — пермь.

Отряд Lichenariida (греч. *lichen* — лишайник) охватывает колонии массивные, редко кустистые (рис. 99). Септы от единичных до многочисленных, иногда могут отсутствовать. Соединительные образования отсутствуют. Днища многочисленные, плоские. Ордовик — ранний силур.

Отряд Halysitida (греч. *halysis* — цепь, оковы), или цепочечные табуляты, включает колонии цепочечные и массивно-цепочечные, состоящие из однорядных, реже многорядных цепочек, где вертикально растущие кораллиты сростаются друг с другом своими боковыми сто-

ронами (рис. 100). Септы от единичных до многочисленных (нередко до 12). Соединительные образования отсутствуют. Днища многочисленные, обычно плоские. Могут встречаться диморфные колонии, состоящие из кораллитов двух типов: цилиндрических и чередующихся с ними более мелких призматических с прямоугольным поперечным сечением. Средний ордовик — силур.

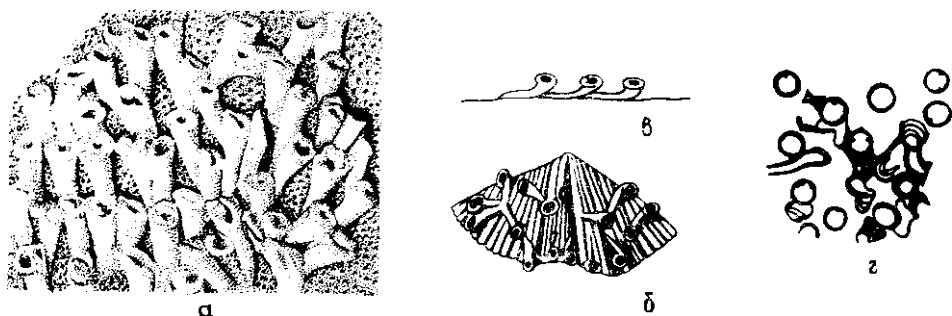


Рис. 98. Отряд Aulopora (O—P). O_2 —P
а—г — Aulopora (O—P): а, б — общий вид, в — схема расположения кораллитов на субстрате, г — поперечное сечение

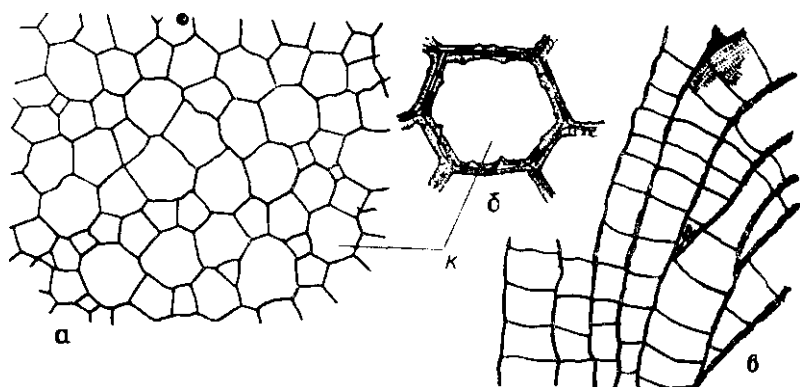


Рис. 99. Отряд Lichenaria (O—S₁)
а—в — Lichenaria (O₂): а, б — поперечные и в — продольные сечения. к — кораллиты

Отряд *Favositida* (лат. *favus* — шестиугольная плита, пчелиные соты), или сотовые табуляты, представлен колониями массивными, массивно-ветвистыми и очень редко массивно-цепочечными (рис. 101). Септы от единичных до многочисленных (иногда около 12), могут и отсутствовать. Соединительные образования представлены порами, реже очень короткими трубками. Днища многочисленные, разнообразные — от плоских (обычно) до пузырчатых (редко). Иногда встречаются диморфные колонии. У некоторых фавозитид наблюдается симбиоз (комменсализм) с кольчатыми червями. Поздний ордовик — пермь.

Отряд *Syringoporida* (греч. *syrinx*, род. п. *syringos* — трубка; *poros* — отверстие, канал), или трубчатые табуляты, объединяет колонии кустистые, состоящие из изолированных цилиндрических корал-

литов, воздымающихся над субстратом (рис. 102). Септы многочисленные. Соединительные образования представлены трубками, обычно расположенными хаотично, реже закономерно. Днища многочисленные, как правило воронковидные, реже плоские. Нередко встречается симбиоз (комменсализм) со строматопорами. Средний ордовик — ранняя пермь.

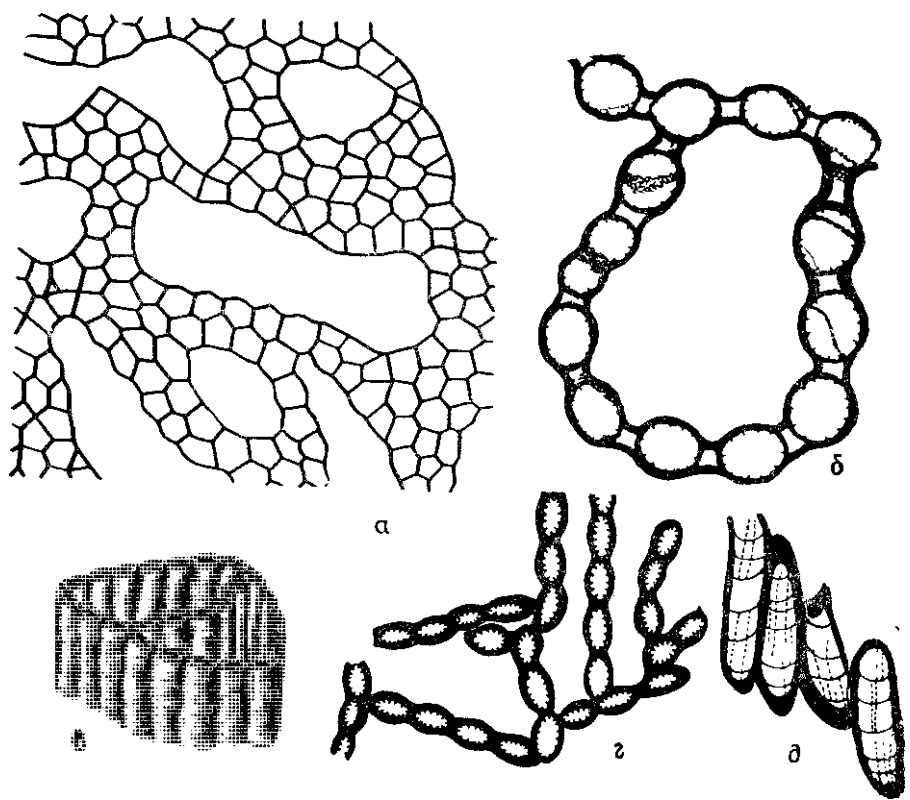


Рис. 100. Отряд Halysitida (O_2-S)
а — *Tollina* (O_3); б — *Halysites* (O_2-S_1); в—д — *Catenipora* (O_3-S): в — внешний вид, г — поперечное и д — продольное сечения

Геологическая история. Первые кембрийские табулятоидеи представлены кустистыми стелющимися колониями (*Auloporida*, ϵ_2-P). В раннем ордовике появились первые достоверные табулятоидеи, обладавшие массивными колониями, состоящими из кораллитов простого строения с редкими септами, днищами и без пор (*Lichenariida*, $O-S_1$). В среднем ордовике наблюдается резкое возрастание разнообразия табулятоидей. От кустистых стелющихся аулопорид возникли кустистые колонии из прямостоящих кораллитов, внутренние полости которых сообщались друг с другом соединительными трубками. У одних трубки были расположены беспорядочно (*Syringoporida*, O_2-P_1), у других они радиально отходили от кораллитов, образуя расположенные этажами венчики (*Sarcinulida*, O_{2-3}).

От массивных колоний лихенариид на границе среднего-позднего ордовика обособились две ветви. В одной из ветвей массивный тип

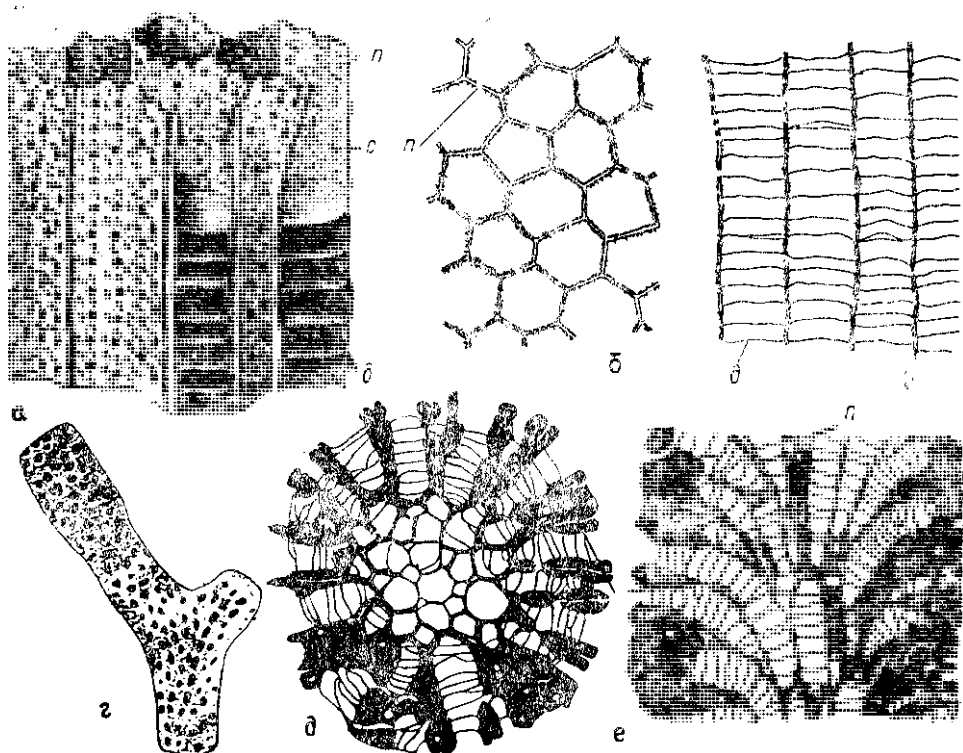


Рис. 101. Отряд Favositida (O_3-P)
 а—в — Favosites (O_3-D_2); г—е — Thamnopora (D). д — днища, n — поры, с — септы

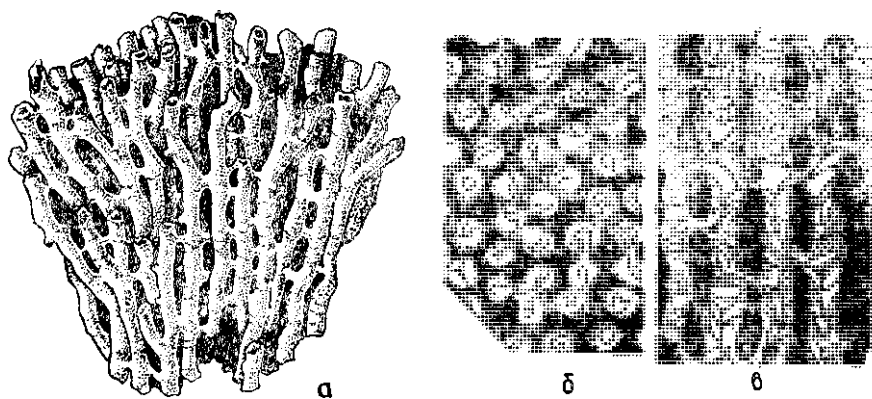


Рис. 102. Отряд Syringoporida (O_3-P_1)
 а—в — Syringopora ($O_3-C, P_1?$): а — внешний вид, б — поперечное и в — продольное сечения

колонии трансформировался сначала в массивно-многорядно-цепочечный, а потом в однорядно-цепочечный (*Hyalositida*, O_2-S). В другой ветви массивный тип колонии сохранился, но у кораллитов появились поры, сначала в углах, а затем и на стенках (*Favositida*, O_3-P). В среднем ордовике возникли табулятоидеи с кораллитами в виде четырехгранных, реже пяти- и шестигранных призм, имеющие фиксированное число септ — четыре, реже пять или шесть (*Tetradiida*, O_{2-3}). Колонии тетрадиид были массивными, трубчатыми и цепочечными. В эволюции каждого из перечисленных отрядов наблюдается усложнение строения кораллитов: стенок, септ, днщ, соединительных образований и т. д.

НАДОТРЯД ГЕЛИОЛИТОИДЕИ. HELIOLITOIDEA

(греч. *helios* — солнце; *lites*, искаженное от *lithos* — камень)

Общая характеристика. Ископаемые палеозойские кораллы гелиолитоидеи представлены известковыми колониями массивного и массивно-ветвистого типа. Форма колоний различная — от пленочной инкрустирующей до караваеобразной, желваковидной и ветвистой. В колониях прежде всего бросаются в глаза трубчатые кораллиты, имеющие округлое поперечное сечение с радиально расходящимися «лучиками», отчего и происходит название «гелиолитоидеи — солнечные камни». От стенок кораллитов отходят, как правило, 12 септ или 12 складок. Септы различной длины и строения: от пластин до чешуй. Днща в кораллитах многочисленные, от уплощенных до пузырчатых. Пространство между кораллитами занято стержневидными, пузыревидными и трубчатыми образованиями (рис. 103). Морфофункциональная интерпретация этих образований дискуссионна: они являются либо скелетами видоизмененных полипов, либо боковыми и подошвенными разрастаниями обычных полипов, т. е. общей тканью — *цекенхимой* колонии. Принимая первую точку зрения, мы должны рассматривать колонии гелиолитоидеи как полиморфные, состоящие из особей разной морфологии и функций: из кораллитов (скелеты обычных полипов) и гетероморфных компонентов (скелеты видоизмененных полипов). Колонии гелиолитоидеи имеют в поперечнике от 1,5 до 40 см, а длина отдельных фрагментов ветвистых колоний достигает 2,2 м. Диаметр кораллитов колеблется от 0,4 до 4,0 мм, размеры гетероморфных компонентов еще меньше.

Геологическая история. Гелиолитоидеи появились в конце среднего ордовика. Они были представлены инкрустирующими колониями с гетероморфными компонентами в виде стержневидных образований либо массивными колониями с трубчатыми, пузырчато-трубчатыми и пузырчатыми гетероморфными компонентами. В позднем ордовике появились гелиолитоидеи с трубчатыми гетероморфными компонентами, имеющими диафрагмы. В конце среднего девона гелиолитоидеи вымерли.

ПОДКЛАСС ЧЕТЫРЕХЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ. TETRACORALLA

(греч. *tetra* — четыре; *corallion* — коралл)

Общая характеристика. Вымершие тетракораллы палеозоя существовали в виде одиночных и колониальных форм, обладавших известковыми скелетами. Колонии тетракораллов были мономорфными. Колонии массивного типа состояли из призматических кораллитов, а кус-

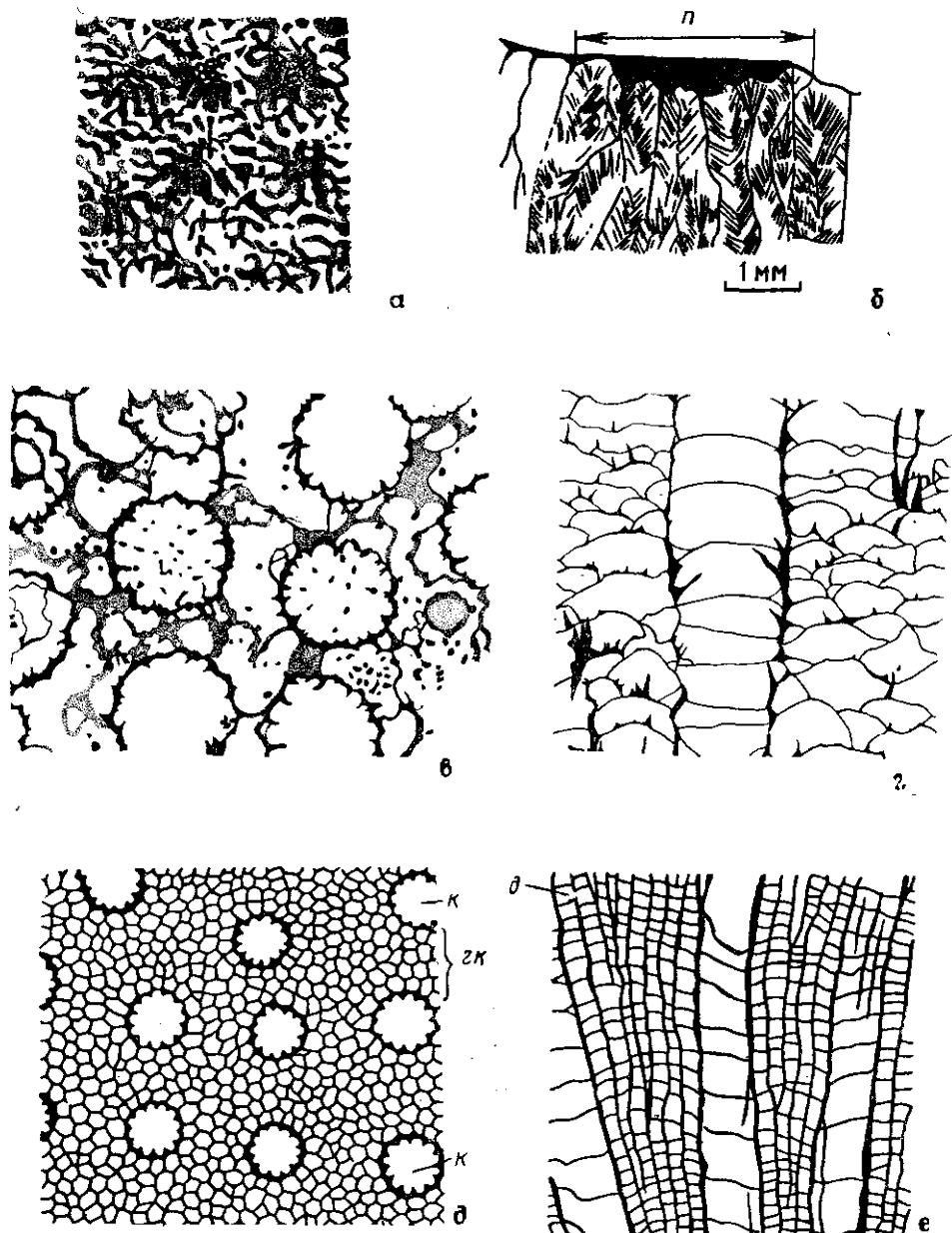


Рис. 103. Надотряд Heliolitoidea (O_2-D_2)
а, б — Coccoseris (O_3); в, г — Proroga (O_3-S_1); д, е — Heliolites ($O_3?$, $S-D_2$).
зκ — гетероморфные компоненты, δ — днища, κ — кораллиты, п — внутренняя полость кораллита

тистого типа — из цилиндрических и очень редко трехгранных пирамидальных кораллитов. Одиночные четырехлучевые кораллы имели более разнообразную форму: цилиндрическую, коническую, трех- и четырехгранную пирамидальную. Основание одиночных тетракораллов, как правило, роговидно-изогнутое, что обусловлено боковым прикреплением личинки. Одиночные формы достигают в поперечнике 3—6 см, в высоту 25 см. Максимальные размеры колоний: около 1,5 м в поперечнике и 0,5 м в высоту. Во внутренней полости кораллитов расположены разнообразные скелетные элементы: септы, днища, пузыри (*диссепименты*), столбики.

Септы, как правило, пластинчатые, иногда игольчатые или в виде корок, крайне редко они отсутствуют. Пластинчатые и игольчатые септы закладываются закономерно. На взрослой стадии они многочисленные, их число обычно кратно двум, что связано со спецификой заложения септ, т. е. последовательностью появления и развития септ в онтогенезе.

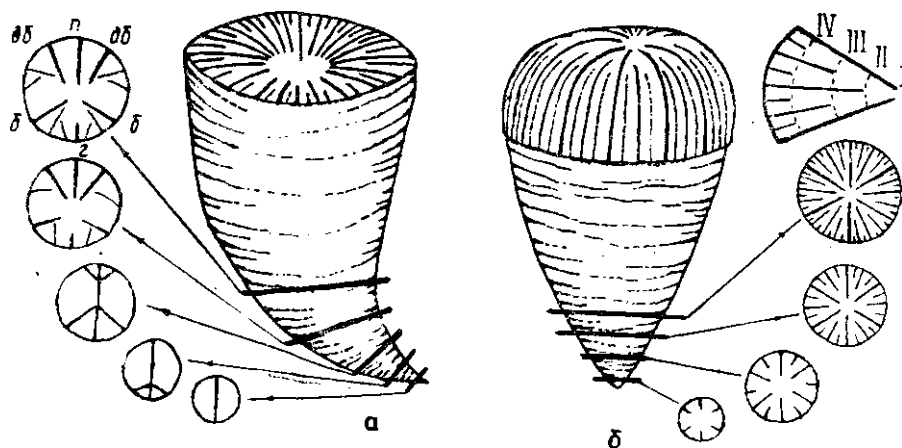


Рис. 104. Заложение септ у четырехлучевых (а) и шестилучевых (б) кораллов а — двусторонне-симметричное заложение септ с образованием главной (г), противоположной (п), боковых (б) и добавочных боковых (дб); б — циклическое заложение септ I—IV порядков

Наиболее распространен следующий порядок заложения септ (рис. 104). У одиночных форм и у первого кораллита колонии — *протокораллита* — сначала образуется единая пластина, делящая полость кораллита почти пополам. Рост пластины в центральной части кораллита через какое-то время замедляется, что приводит к образованию двух перегородок. Одна из них, более короткая, называется *главной септой*, а более длинная — *противоположной*; они и определяют дальнейшую бирадиальную симметрию. Затем возникают четыре боковые септы, по две с каждой стороны, в результате чего образуется шесть секторов. Дальнейшего появления септ в секторах, ограниченных противоположной септой и двумя боковыми, не происходит. Новые септы развиваются в остальных четырех секторах, что и определило название «тетракораллы», или «четыrehлучевые кораллы». В местах, где закладываются новые септы, иногда имеются углубления — ямки, или фоссилы. Число фоссил не больше четырех. На взрослой стадии у большинства тетракораллов сохраняются ко-

роткая утолщенная главная и длинная тонкая противоположная септы, а остальные септы, расположенные по бокам, чередуются по принципу: большая — малая, большая — малая, ... Чередующиеся септы получили название «септы двух порядков». У единичных тетракораллов наблюдаются септы практически одинаковой длины, т. е. «одного порядка».

Днища у тетракораллов разнообразные: от плоских до прерывистых, неправильно изогнутых. Вдоль периферии кораллитов часто развита пузырчатая ткань, иногда заполняющая всю полость кораллита. В осевой части кораллитов нередко образуется столбик: простой стержневидный или сложный в виде колонны, состоящей из различных скелетных элементов. Структура скелетной ткани стенок кораллитов и септ, а также их соотношения друг с другом различны.

С наружной стороны одиночные тетракораллы, а иногда и колониальные, имеют концентрический морщинистый покров — *эпитеку*, доходящую до верхнего края кораллита. Благодаря морщинистой эпитеке четырехлучевые кораллы часто называют *пугозами* — *Rugosa* (лат. *rugosus* — морщинистый).

Таким образом, для большинства тетракораллов характерны: пластинчатые септы, возникающие в онтогенезе закономерно (бирадиально в четырех секторах) и располагающиеся на взрослой стадии в два, реже в один порядок; присутствие у одиночных, а иногда и у колониальных форм морщинистой эпитеки, доходящей до верхнего края кораллитов (ср. с гексакораллами, см. рис. 104).

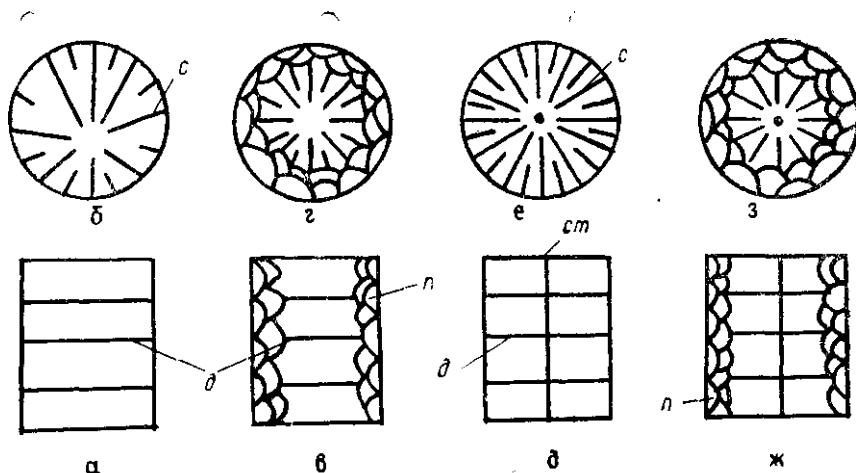


Рис. 105. Схема строения однозонных, двухзонных и трехзонных четырехлучевых кораллов

а, б — однозонный коралл; в — с — двухзонный коралл; ж, з — трехзонный коралл. д — днища, п — пузырчатая ткань, с — септы, ст — столбик

Принципы классификации и систематика. Тетракораллы — многочисленная и разнообразная группа вымерших кораллов (О—Р), подразделяемая на четыре отряда. Едннне критерии деления подкласса на отряды не выработаны. В учебной литературе сложилась традиция деления тетракораллов на искусственные группы. Четыре из них выделены по типу строения внутренней полости кораллитов: одно-, двух-, трехзонные (рис. 105) и пузырчатые тетракораллы (рис. 106, а, б) и одна — благодаря экзотичности формы одиночных

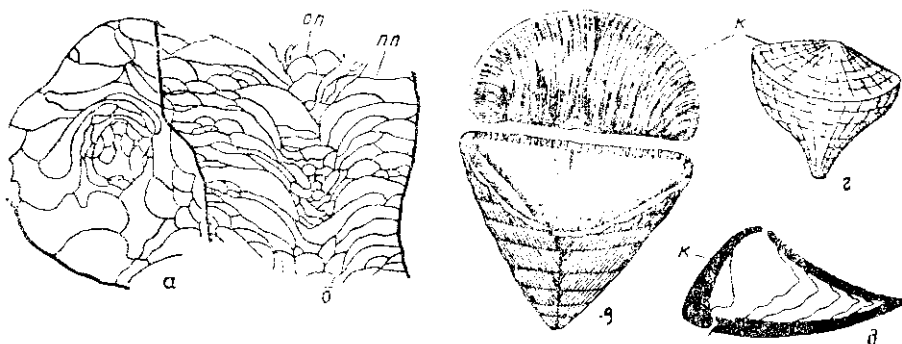


Рис. 106. Пузырчатые и крышечные четырехлучевые кораллы (S—D)
а, б — *Chavsakia* (S₂, D₂?); в—г — *Calceola* (D₂). к — крышечка, он — осевые пузыри, пн — периферические пузыри

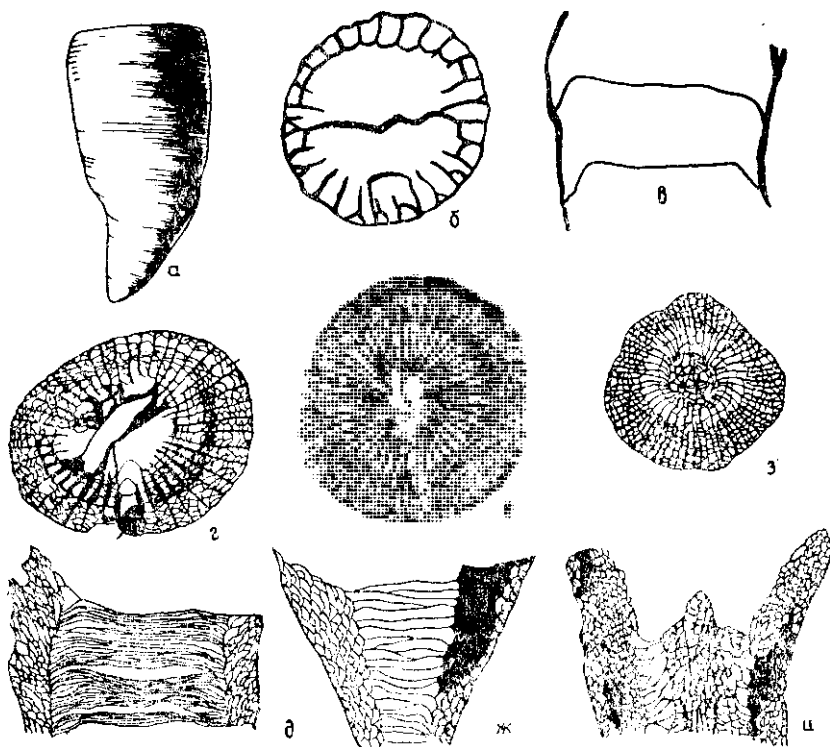


Рис. 107. Одноричные четырехлучевые кораллы (O—P)
а — внешний вид одиночного четырехлучевого коралла; б, в — одноричный коралл *Amplexus* (C—P); г, д — двухзонный коралл *Caninia* (C—P); е, ж — двухзонный коралл *Bothrophyllum* (C₂—з); з, и — трехзонный коралл *Neopaliphyllum* (S) (з—и — orig. Л. М. Улетиной)

кораллов (рис. 106, в—д) — крышечные тетракораллы. Под *зонами* понимают пространство, занятое определенными скелетными элементами, такими, как днища, пузырчатая ткань, столбик.

Однозонные тетракораллы объединяют одиночные и колониальные формы, имеющие кроме септ только одну зону днищ (рис. 107, б, в и 108, а, б). Ордовик — пермь.

Двухзонные тетракораллы представлены одиночными и колониальными формами, имеющими кроме септ две зоны: днища + пузыревидные образования вдоль периферии кораллита или днища + столбик (рис. 107, г—ж и 108, в, г). Поздний ордовик — пермь.

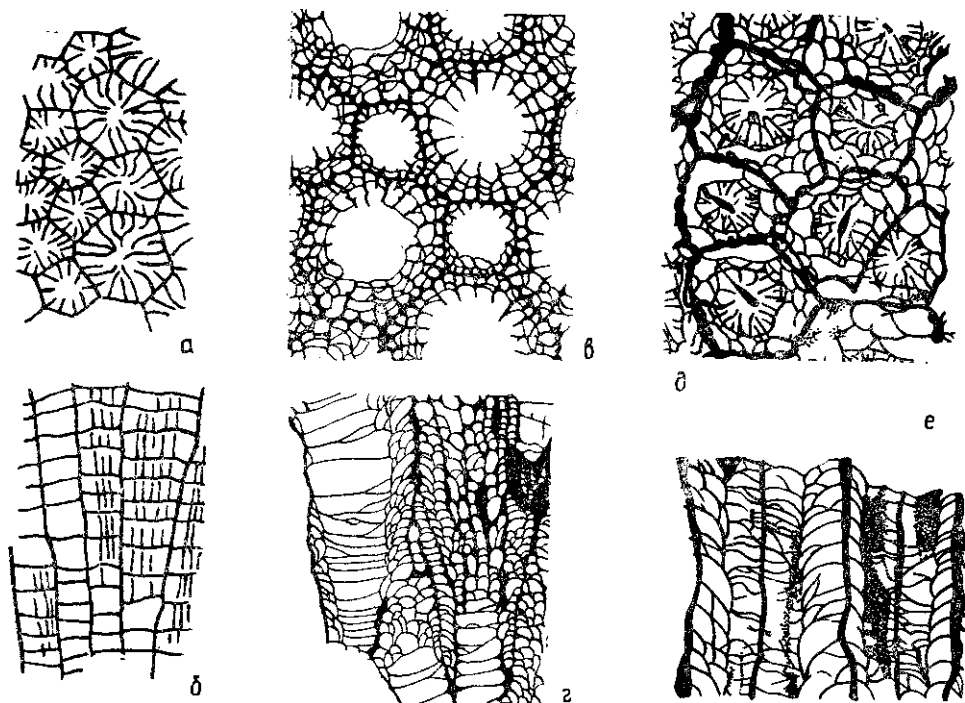


Рис. 108. Колониальные четырехлучевые кораллы (O_2-P)
а, б — однозонный коралл *Favositina* (O_2-s); в, г — двухзонный коралл *Hexagonaria* (D); д, е — трехзонный коралл *Petalaxis* (C_2) (в, г — ориг. Л. М. Улитиной)

Трехзонные тетракораллы объединяют одиночные и колониальные формы, имеющие кроме септ три зоны: днища + пузыревидные образования вдоль периферии кораллита + столбик простой или сложный (рис. 107, з, и и 108, д, е). Силур — пермь.

Пузырчатые тетракораллы представлены одиночными и колониальными формами с внутренней полостью, заполненной пузыревидными образованиями. Септы отсутствуют, реже корковидные или пластинчатые. Силур — девон.

Крышечные тетракораллы характеризуются тем, что кораллит в верхней части имеет одну или четыре крышечки. Форма кораллитов в виде носка туфельки или четырехгранной пирамиды. Внутренняя полость может быть построена по типу одно-, двухзонных и пузырчатых тетракораллов. Септы имеются или отсутствуют. Крышечные

тетракораллы ведут преимущественно одиночный образ жизни и очень редко формируют кустистые колонии. Поздний силур — средний девон.

Образ жизни и условия существования. Тетракораллы обитали преимущественно в верхней сублиторали нормально-морских бассейнов тропиков и субтропиков.

Породообразующая роль. Тетракораллы участвовали в образовании коралловых известняков и рифогенных построек.

Геологическая история. Самые древние тетракораллы, появившиеся в раннем ордовике, были одиночными формами маленьких размеров с шиловидными септами и без днищ. Колониальные тетракораллы возникли в среднем ордовике. Они были однозонными, но имели разнообразное строение стенок кораллитов и септального аппарата. В позднем ордовике появились двухзонные тетракораллы, в начале силура — трехзонные тетракораллы, а в конце силура — крышечные. Таким образом, эволюция тетракораллов шла по пути появления новых скелетных элементов. Параллельно изменялся и септальный аппарат, и прежде всего структура его скелетной ткани. Вымирание тетракораллов протекало в такой последовательности: в девоние исчезли пузырчатые и крышечные тетракораллы, в течение карбона — однозонные колониальные, в конце перми — однозонные одиночные и все двух- и трехзонные тетракораллы. Кембрийские находки, описанные как тетракораллы, оказались водорослями.

Геологическое значение. Тетракораллы имеют большое биостратиграфическое значение на протяжении всего палеозоя, начиная с позднего ордовика. Тетракораллы используют при реконструкциях палеогеографических обстановок и палеозоогеографическом районировании. Кроме того, по морщинам и линиям роста эпитеки одиночных тетракораллов подсчитано число дней в году в прошлые геологические периоды (см. рис. 24).

ПОДКЛАСС ШЕСТИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ. HEXACORALLA

(греч. *hexa* — шесть; *corallion* — коралл)

Общая характеристика. Шестилучевые кораллы представлены современными и ископаемыми одиночными и колониальными формами. Колонии гексакораллов мономорфные, они состоят из одинаковых полипов. Вокруг ротового отверстия полипа располагаются многочисленные щупальца, а в гастральной полости — радиальные складки (мезентерии); число и тех и других кратно шести (см. рис. 104). Большинство гексакораллов обладают известковым (кальцитовым или арагонитовым) скелетом, но встречаются и бесскелетные формы. К последним среди современных гексакораллов относятся актинии, или морские анемоны, достигающие в исключительных случаях 1,5 м в поперечнике. Скелетные гексакораллы в противоположность актиниям обособлены в отряд *Scleractinia*.

Кораллиты склерактиний имеют многочисленные септы, число которых также кратно шести и, по-видимому, коррелятивно связано с числом мезентерий.

Кораллиты встречаются в виде одиночных форм или образуют колонии массивного, массивно-ветвистого и кустистого типа различного строения. Колонии массивного и массивно-ветвистого типов состоят из призматических, цилиндрических и неправильно-трубчатых кораллитов, имеющих соответственно многоугольные, округлые и

меандрические поперечные сечения (см. рис. 95). У колоний с цилиндрическими кораллитами развивается промежуточная скелетная ткань — *цененхима*, представляющая собой боковые и подошвенные разрастания кораллитов и заполняющая все пространство между ними. Цenenхима состоит из пузыревидных, стержневидных или сетчатых образований. Колонии кустистого типа образованы цилиндрическими кораллитами. Кораллиты одиночных гексакораллов имеют блюдцеобразную, дисковидную, цилиндрическую, полусферическую, грибовидную, коническую и червеобразную форму и, как правило, осевое прикрепление (см. рис. 95). Одиночные склерактинии достигают в поперечнике 30 см, в высоту 10 см. Максимальные размеры колоний — около 3 м в поперечнике и до 1 м в высоту, а размеры кораллитов в них 1—10 мм в поперечнике.

Внутренняя полость кораллитов заполнена септами, днищами, пузыревидными образованиями и столбиками. Септы у большинства гексакораллов пластинчатые, реже игольчатые и шиповидные; они закладываются закономерно. На взрослой стадии септы многочисленны, их число кратно шести, что связано со спецификой заложения септ в онтогенезе.

Существует несколько вариантов последовательности появления септ. Самый известный из них следующий. У одиночных форм и у первого кораллита колонии (протокораллита) сначала образуются шесть септ, в результате чего возникает шесть почти одинаковых секторов (см. рис. 104). Затем в каждом из секторов появляются еще шесть септ и образуются двенадцать секторов. Далее в каждом из двенадцати секторов закладываются следующие двенадцать септ и т. д. Циклическое заложение септ определяет радиальную симметрию кораллита, которая впоследствии нарушается двусторонней симметрией под влиянием строения мягкого тела. Септы у большинства гексакораллов по мере роста кораллита удлиняются и образуют на взрослой стадии от двух до шести циклов — порядков, обычно три-четыре.

Внутренняя полость кораллитов, кроме септ, обычно заполнена пузыревидными образованиями полностью или только по периферии, в межсептальных пространствах. Могут также встречаться и днища от уплощенных до различно изогнутых. В осевых частях кораллитов иногда развиваются столбики различного строения: стержневидного, пластинчатого, губчатого и т. д. Структура скелетной ткани стенок и септ кораллитов и соотношение их друг с другом разнообразны.

С внешней стороны одиночные гексакораллы, как правило, имеют концентрический морщинистый покров — *эпитеку*, не достигающую до верхнего края кораллита. Это связано с тем, что тело полипа выходит за пределы внутренней полости кораллита и свешивается на его боковую поверхность. В результате образуется краевая зона септ, возвышающаяся над эпитекой.

Таким образом, для большинства гексакораллов характерны: пластинчатые септы, возникающие в онтогенезе закономерно (циклически) в шести, двенадцати и т. д. секторах и располагающиеся на взрослой стадии в три, четыре и более порядка, реже в два порядка; присутствие у одиночных, а иногда и у колониальных форм морщинистой эпитеки, не достигающей до верхнего края, что связано с развитием краевой зоны септ (ср. с тетракораллами, см. рис. 104).

Принципы классификации и систематика. Шестилучевые кораллы подразделены на семь отрядов. Единые критерии не выработаны. Гексакораллы с известковыми скелетами объединены в отряд *Scleractinia*, называемый также *Madreporaria*.

Отряд *Scleractinia* (греч. *scleros* — твердый, жесткий; *aktis*, род. п. *aktinos* — луч) представлен одиночными и колониальными формами, имеющими известковый скелет (рис. 109, 110). Строение скелета описано выше. Современные склерактинии встречаются только в нормально-морских бассейнах на глубинах до 6000 м. Но особенно разнообразны и многочисленны они в верхней сублиторали тропических и субтропических акваторий. Для рифостроящих склерактиний характерен симбиоз с одноклеточными динофитовыми водорослями, широко известными под названием *зооксантеллы*. Средний триас — современность.

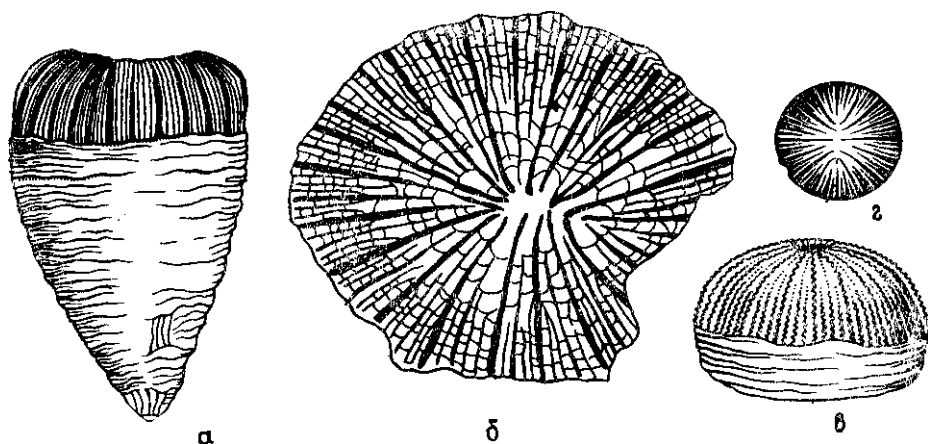


Рис. 109. Одиночные шестилучевые кораллы (T_2-Q)
а, б — *Montlivaultia* (J—K); в, г — *Cyclolites* (J— F_2)

Породообразующая роль. Склерактинии образуют коралловые известняки; они являются рифостроящими кораллами мезокайнозоя и современных морских бассейнов.

Геологическая история. Геологическая история гексакораллов может быть рассмотрена на примере склерактиний. Она начинается со среднего триаса, когда появляются одиночные и колониальные кораллы, обладающие циклическим заложением септ, образующих несколько порядков. Дальнейшая эволюция шла по пути усложнения строения кораллитов и колоний. Начиная с триаса колониальные склерактинии участвуют в рифостроении, сначала малых тел — биогермов, а затем и крупных тел — настоящих рифов, особенно в поздней юре, раннем мелу, позднем палеогене и в настоящее время. Современные рифостроящие склерактинии не встречаются ниже 90 м. Параллельно шло и идет освоение глубин одиночными и колониальными склерактиниями, образующими «луга» даже в интервале 900—1300 м. Склерактинии, по-видимому, могут быть встречены и в районе гидротермальных источников — «черных курильщиков».

Бесскелетные актинии в ископаемом состоянии не сохраняются, если не считать концентрически-морщинистые отпечатки, известные с венда и кембрия, воспринимаемые некоторыми как основания полипов.

Геологическое значение. Склерактинии имеют значение для биостратиграфии мезозоя, особенно юры — мела, и для палеогеографических и палеоэкологических реконструкций.

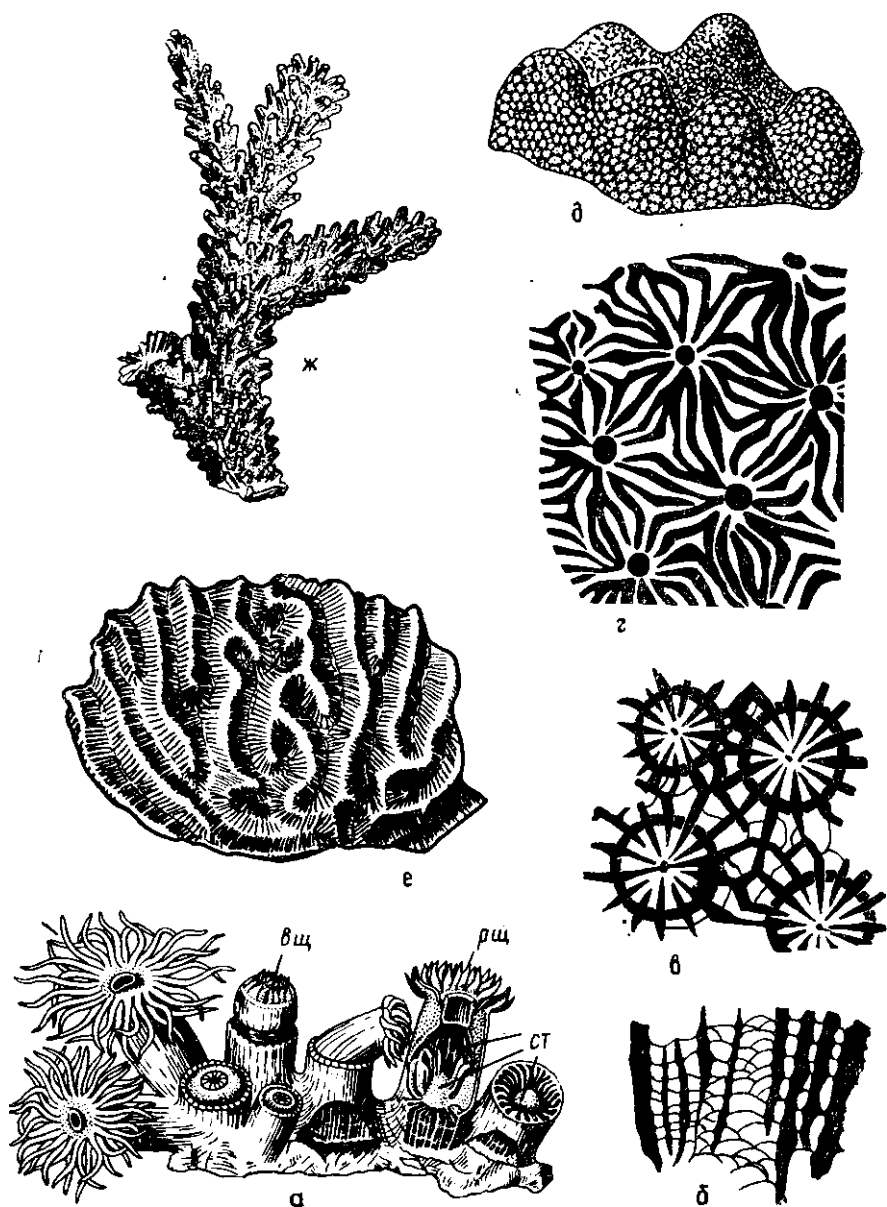


Рис. 110. Колоннальные шестилучевые кораллы (T_2-Q)
а — внешний вид колониальной формы; б, в — *Styliina* (T_3-K); г — *Thamnasteria* (T_3-K); д — *Actinastrea* (J_3-K , $P_2?$); е — *Leptoria* (K_2-Q); ж — *Acropora* (P_2-Q). вщ — втянутые щупальца, рщ — расправленные щупальца, ст — столбик

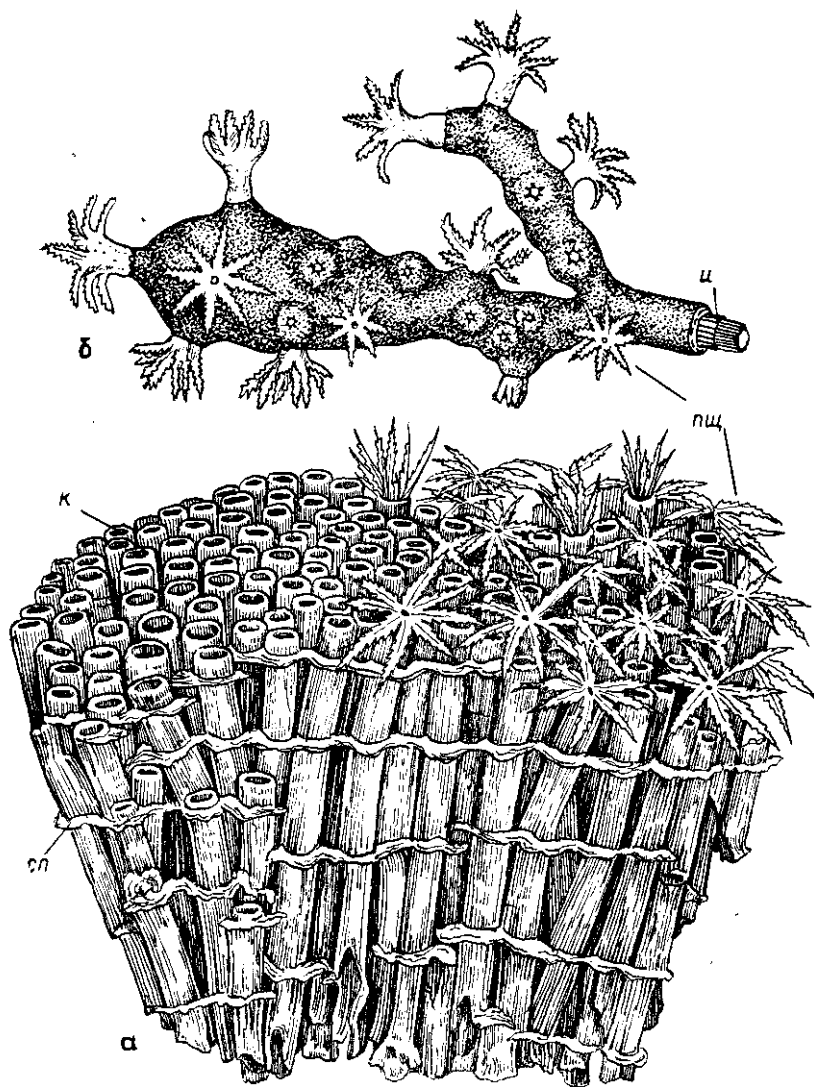


Рис. 111. Современные представители восьмилучевых кораллов
 а — *Tubipora*; б — *Corallium*. и — известковые стержни, к — кораллит, пщ — перистые щупальца, cn — горизонтальные соединительные пластины

ПОДКЛАСС ВОСЬМИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ.
OSTOCORALLA

(греч. okto — восемь; corallion — коралл)

Общая характеристика. Октокораллы представлены только колониальными формами, ископаемыми и современными. Среди современных наиболее известны красные, черные и голубые кораллы, а также морские перья. Колонии обычно массивно-ветвистого типа разнообразной формы. Колонии октокораллов преимущественно полиморфные, состоящие из особей различной морфологии и функций. Обычные полипы, или полипы питания, имеют восемь перисто-рассеченных щупалец, восемь мезентерий и щелевидное ротовое отверстие, превращающее радиальную симметрию в двустороннюю. Видоизмененные полипы не имеют щупалец. Пространство между полипами занято общей мягкой тканью — *ценосарком*. Внутренние полости сообщаются между собой сложной системой каналов, расположенных обычно в толстой мезоглее.

Многие октокораллы обладают роговым, известковым или смешанным известково-роговым скелетом наружного (эктодермального) происхождения, но обычно внутреннего (мезоглеального) положения. Известковый скелет представлен углекислым или фосфорнокислым кальцием, роговой — протенном с различными примесями. Известковый скелет у большинства октокораллов состоит из изолированных микроскопических образований неправильно-ветвистой формы, называемых *спикулами* за сходный рисунок со спикулами губок. Встречаются и роговые спикулы. Иногда спикулы сливаются и образуют известковые трубки — *кораллиты*, но без септ и днищ; внутренние полости кораллитов сообщаются друг с другом с помощью соединительных пластин, расположенных этажами (рис. 111, а). У некоторых октокораллов (род *Heliporora*) известковый скелет напоминает скелет гелиолитоидей. Он состоит из кораллитов с 16 септами и днищами; между кораллитами расположены трубки с диафрагмами. Роговые скелеты октокораллов имеют вид сплошных стержней или трубок. Смешанные

скелеты обычно состоят из чередующихся стержней известкового и рогового состава (рис. 112). Внешняя поверхность известковых стержней иногда несет микроскопические округлые углубления, отвечающие расположению полипов питания. Размеры колоний октокораллов до 3 м в высоту.

Октокораллы обитают только в нормально-морских бассейнах на различных глубинах, даже в глубоководных желобах. Их колонии относятся к неподвижному бентосу, но «морские перья» могут прыгать по дну и зарываться с помощью мускулистого основания.

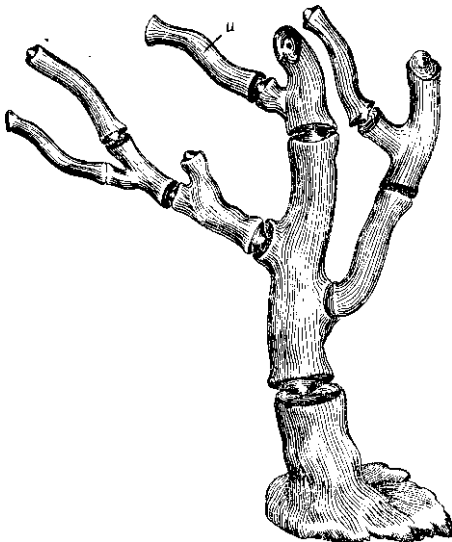


Рис. 112. Восьмилучевые кораллы (V?, O—S, K—Q)
Род *Isis* (K₂—Q). и — известковые стержни

Породообразующей роли октокораллы не имеют, если не считать некоторых родов (*Helioroga* и др.), иногда участвующих в образовании мезозойских бногермов и современных рифов.

Геологическая история октокораллов восстановлена отрывочно. Не исключено их появление в венде, так как некоторые отпечатки внешне напоминают современные морские перья. В ордовике и силуре обнаружены элементы, сходные со спиккулами октокораллов. Достоверные скелетные остатки октокораллов встречаются начиная с мела. Таким образом, интервал существования октокораллов — венд?, ордовик — силур, мел — современность.

ТИП ГРЕБНЕВИКИ. STENOPHORA

(греч. *kteis* род. п. *ktenos* — гребень; *phoros* — несущий)

Гребневика — одиночные бесскелетные морские планктонные, реже бентосные организмы, имеющие чрезвычайно важное значение для рассмотрения проблемы о происхождении трехслойных животных. Для гребневиков характерно наличие двух зародышевых листков: экто-

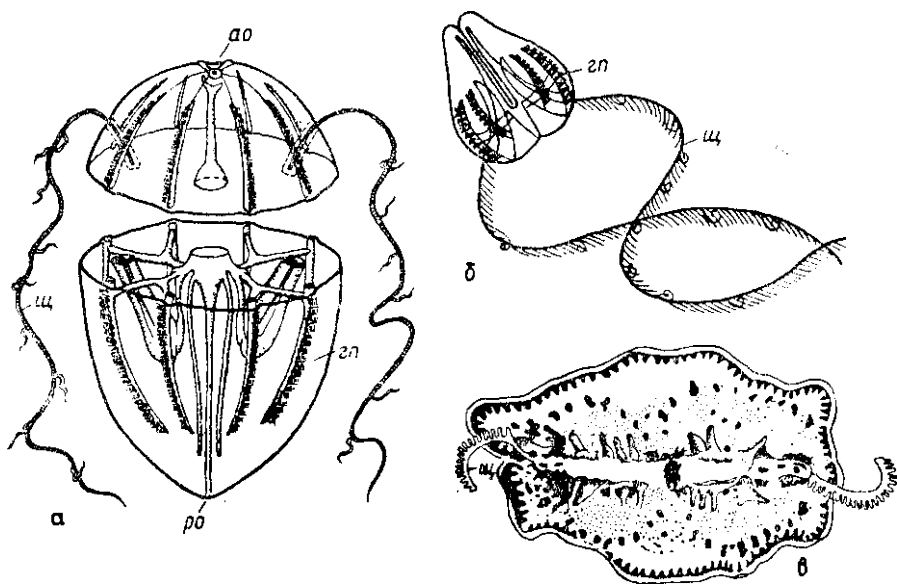


Рис. 113. Тип Гребневика (современность)

а — схема строения гребневика; б — радиально-симметричный гребневик; в — двусторонне-симметричный гребневик. *ao* — аборальный орган, *gn* — гребные пластинки, *ro* — ротовое отверстие, *щ* — щупальца

дермы и энтодермы, поэтому они вместе с книдариями входят в раздел радиальных, или двухслойных, животных.

Действительно, форма тела большинства гребневиков радиально-симметричная: овальная, яйцевидная, мешковидная (рис. 113). На одном конце тела находится ротовое отверстие, а на противополож-

ном — аборальный орган, видимо, выполняющий функцию равновесия. Движение у планктонных форм осуществляется с помощью гребных пластин, расположенных по восьми меридиональным рядам. Ряды протягиваются от аборального органа к ротовому отверстию, несколько не доходя до того и другого. Гребные пластинки, разделенные на конце в виде гребешка, действуют в одном направлении, чем способствуют перемещению гребневиков в толще воды. Для захвата пищи служат два длинных щупальца. Хотя гребневики в отличие от книдарий не имеют стрекательных капсул, но щупальца снабжены клейкими клетками, которые способны удерживать добычу. Планктонные формы имеют только два зародышевых листка, в дальнейшем между ними формируется хорошо развитая прозрачная мезоглея.

Особый интерес представляют ползающие гребневики, у которых обнаруживаются следы третьего зародышевого листка — мезодермы. У этих гребневиков тело сплющивается по основной оси (рот — аборальный орган), в результате чего ротовое отверстие располагается в центре внизу, а аборальный орган в центре наверху. Переход к ползающему образу жизни (временами они могут и плавать) привел к коренным изменениям в строении и расположении внутренних органов. С этим этапом связано появление мезодермы и двусторонней симметрии, столь характерной для большинства типов трехслойных многоклеточных животных. Вследствие сказанного именно гребневиков считают предками червей, давших в свою очередь начало моллюскам и членистоногим.

До последнего времени гребневиков не были известны в ископаемом состоянии. Недавно появились указания на находки отпечатков гребневиков в девоне.

РАЗДЕЛ ДВУСТОРОННЕ- СИММЕТРИЧНЫЕ. BILATERIA

(лат. *bi* — дважды; *lateralis, lateris* — бок, сторона)

Раздел Bilateria
Подраздел Protostomia
Подраздел Deuterostomia

К двусторонне-симметричным относятся настоящие многоклеточные животные, обладающие тремя зародышевыми листками (эктодерма + энтодерма + мезодерма) и пищеварительной системой, имеющей, как правило, два отверстия: ротовое и анальное. Эктодерма дает начало покровным образованиям, включая формирование наружного скелета, органов чувств и нервной системы; энтодерма — прежде всего пищеварительной системе, а за счет мезодермы возникают внутренние скелет, кровеносная и остальные системы.

В разделе билатерий выделяют два подраздела: первичноротые (*Protostomia*) и вторичноротые (*Deuterostomia*), отличающиеся друг от друга способом закладки мезодермы, различным образованием ротового и анального отверстий и вариантами дробления яйца. Но есть два типа, мшанки и брахиоподы, имеющие смешанный набор признаков. Достоверные билатерии известны с вендского периода.

ПОДРАЗДЕЛ ПЕРВИЧНОРОТЫЕ PROTOSTOMIA

(греч. *protos* — первый; *stoma* — рот)

Первичноротые характеризуются телобластическим способом закладки мезодермы, превращением рта зародыша в ротовое отверстие взрослого животного (см. рис. 82) и первично-спиральным дроблением яйца. Среди первичноротых животных выделяют от 9 до 26 типов. В учебнике рассмотрены следующие 4 типа: кольчатые черви (Annelida), членистоногие (Arthropoda), моллюски (Mollusca) и условно мшанки (Bryozoa).

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ. ANNELIDA

(лат. *annellus* — колечко)

Кольчатые черви распространены практически на всех широтах и встречаются как в водной среде вплоть до ультраабиссальных глубин, так и на суше. Наибольшее разнообразие наблюдается в тропическом поясе, где длина их тела может достигать 3 м. В умеренном поясе из аннелид наиболее известны дождевые черви и пиявки.

Тело кольчатых червей заключено в кожно-мускульный мешок, оно сегментировано и состоит из множества «колечек» — сегментов, иногда до нескольких сотен. У примитивных форм каждый сегмент снабжен двумя конечностями с щетинками — *параподиями*, представляющими собой выросты кожно-мускульного мешка. Передняя часть тела представлена головной лопастью, а задняя — анальной, образованными за счет слияния сегментов. Хорошо развиты следующие системы: пищеварительная, половая, мышечная, нервная, кровеносная, выделительная, иногда дыхания. Органы чувств представлены глазами, обонятельными ямками, органами равновесия и осязательными придатками. Для кольчатых червей характерна не только внешняя сегментация, но и внутренняя, проявляющаяся в том, что в каждом сегменте повторяется набор органов почти всех систем.

Некоторые водные кольчатые черви, ведущие неподвижный образ жизни, строят внешний скелет: агглютинированный, роговой, хитиновый или известковый. Они имеют форму трубок, различно изгибающихся или завернутых в правильную спираль (рис. 114, 115). Известковые трубочки рода *Serpula* нередко образуют заросли, превращающиеся затем в известняки, называемые *серпулитами*. Кроме того, к скелетным образованиям кольчатых червей относятся *крышечки* и хитиновый челюстной аппарат — *сколекодонты* (см. рис. 115).

Кольчатые черви ведут различный образ жизни: ползающий, зарывающийся, прикрепленный и плавающий. К прикрепленному бентосу относятся такие широко известные ископаемые аннелиды, как *Serpula* и *Spirorbis*. Причудливо изгибающиеся известковые трубочки серпул конвергентно сходны с гастроподами рода *Vermetus*. Но у серпул в отличие от верметуса трубочка червеобразно изгибается на всем протяжении и не имеет начальной спирально-винтовой части. Кроме того, у серпул иная структура скелетной ткани: кристаллы кальцита дугообразно изогнуты, а не перпендикулярны по отношению к внешней поверхности трубки (см. рис. 114).

В ископаемом состоянии от червей сохраняются преимущественно следы жизнедеятельности: следы ползания, проедания грунта, зарывания. Реже встречаются скелеты, отпечатки тела и щетинки. Следы ползания и проедания грунта получили название *иероглифы*, или *био-глифы*.

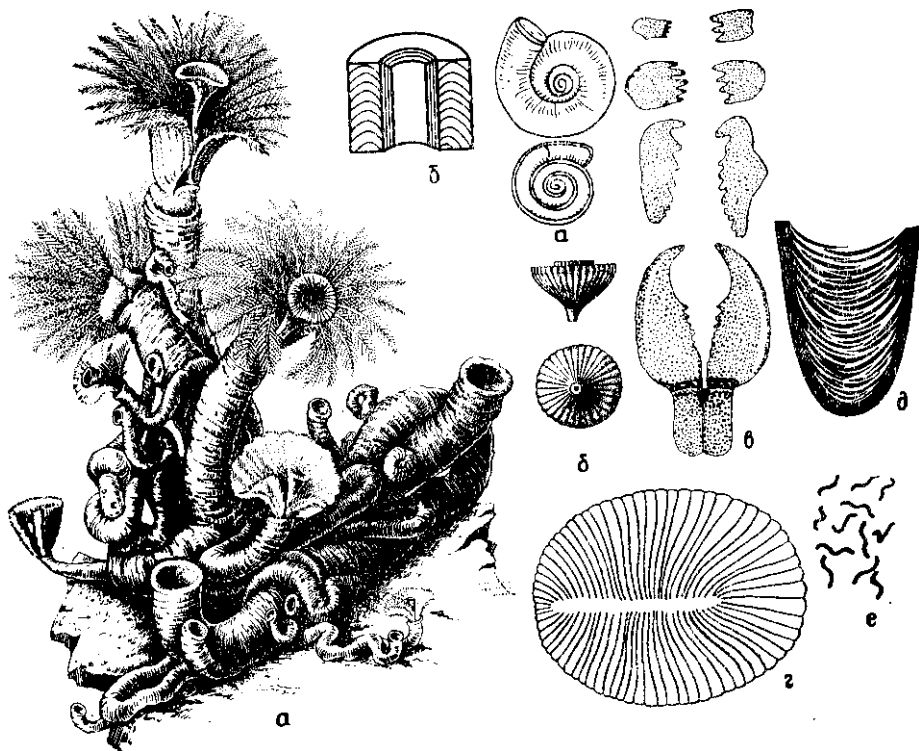


Рис. 114. Кольчатые черви (V—Q)
а — *Serpula* (S—Q); б — схема
расположения кристаллов кальцита
в раковине червей

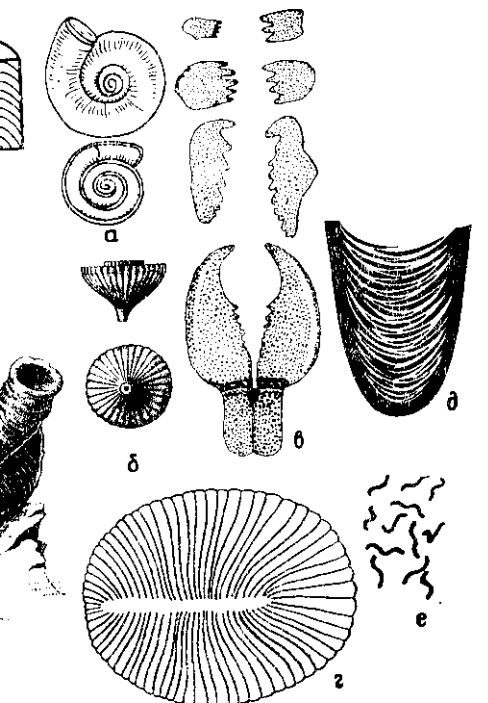


Рис. 115. Кольчатые черви (V—Q)
а — *Spirorbis* (O—Q); б — крышечка;
в — сколекодонты — хитиновый челюст-
ной аппарат; г — *Dickinsonia* (V); д —
ходы роющих илоедов; е — следы полза-
ния и проедания грунта

Долгое время считалось, что породообразующая роль кольчатых червей незначительна и сводится в некоторых случаях только к формированию серпулитовых известняков. В последнее время установлено, что черви, пропуская через свой кишечник субстрат, изменяют его химический состав. За счет деятельности кишечника кольчатых червей субстрат обогащается кальцием, железом, магнием, калием и фосфором. В современных бассейнах осадок в течение года проходит несколько раз через пищеварительную систему различных илоедов и биофильтраторов. Этот процесс получил название *биотурбация*. Вероятно, подавляющее большинство осадочных пород прошло биотурбацию, и поэтому имеет вторично-биогенное происхождение.

Первые кольчатые черви были бесскелетными организмами, за исключением сабеллитид, имеющих хитиноидные оболочки. Они известны, начиная с венда. Некоторые отпечатки вендских кольчатых червей (*Dipleurozoa*) ошибочно были описаны как представители типа

книдарий (см. рис. 115). Аннелиды с известковыми трубочками встречаются с кембрия по настоящее время.

Кольчатые черви имеют большое эволюционное значение: от них произошли членистоногие и моллюски.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ. ARTHROPODA

(греч. *arthro* — сочленять; *arthron* — сустав;
pous, род. п. *podos* — нога)

Тип Arthropoda
Подтип Trilobitomorpha
Подтип Crustaceomorpha
Подтип Chelicerata
Подтип Tracheata

Общая характеристика. Членистоногие — наиболее многочисленный и высокоорганизованный тип среди беспозвоночных, насчитывающий до 3 млн видов, причем основная часть представлена насекомыми. Членистоногие обитают во

всех водных бассейнах, а также на суше, в почвах и лесных подстилках. Они единственные среди беспозвоночных освоили как среду обитания и воздушное пространство.

В названии типа отражена его основная характерная черта: конечности состоят из нескольких члеников. Другие признаки строения хотя и несут некоторое сходство с кольчатыми червями, но обладают следующими особенностями: имеется кутикула — хитиновая оболочка, состоящая из хитина, белка и липоидов; к кутикуле изнутри прикрепляются мышцы тела и конечностей; кутикула, как правило, в течение жизни членистоногого несколько раз сбрасывается (линька); сегменты тела разнообразные и не имеют полного набора органов; сегменты и отделы тела сливаются между собой в различные комплексы; дыхание не только жаберное, но и трахейное или легочное; имеется, как правило, сердце и т. д.

Членистоногие обладают высоким развитием нервной, кровеносной, пищеварительной, эндокринной, выделительной и мышечной систем. Органы чувств также достигают большой сложности, особенно глаза. Для членистоногих характерно развитие пары сложных глаз, состоящих из множества (до 30000) простых глазков. Различают два типа сложных глаз: фасеточные и шизохронические. Фасеточные, или голохронические, глаза состоят из глазков призматической формы, имеющих общий внешний покров. Шизохронические глаза образованы цилиндрическими глазками, каждый из которых заключен в самостоятельную капсулу; общий внешний покров отсутствует. Кроме сложных глаз может присутствовать непарный или один — несколько пар простых глазков.

Все членистоногие имеют хитиновый скелет в виде панциря, щитов, различных оболочек или двух створок, различно обызвествленных. Кроме того, некоторые членистоногие строят известковый скелет в форме домиков либо двух створок, а иногда образуют и агглютинированные трубочки (рис. 116).

Принципы классификации и систематика. Тип членистоногие подразделяют на четыре подтипа: трилобитообразные (*Trilobitomorpha*), ракообразные, или жабродышащие (*Crustaceomorpha*, или *Brahchiata*), хелицеровые (*Chelicerata*) и трахейнодышащие (*Tracheata*). Они отличаются между собой по многим параметрам, но прежде всего по строению головного отдела (наличие или отсутствие продольных долей, число сегментов и конечностей, характер дифференциации конечностей) и органам дыхания (жабры, трахен, «легкие»). Венд — современность.

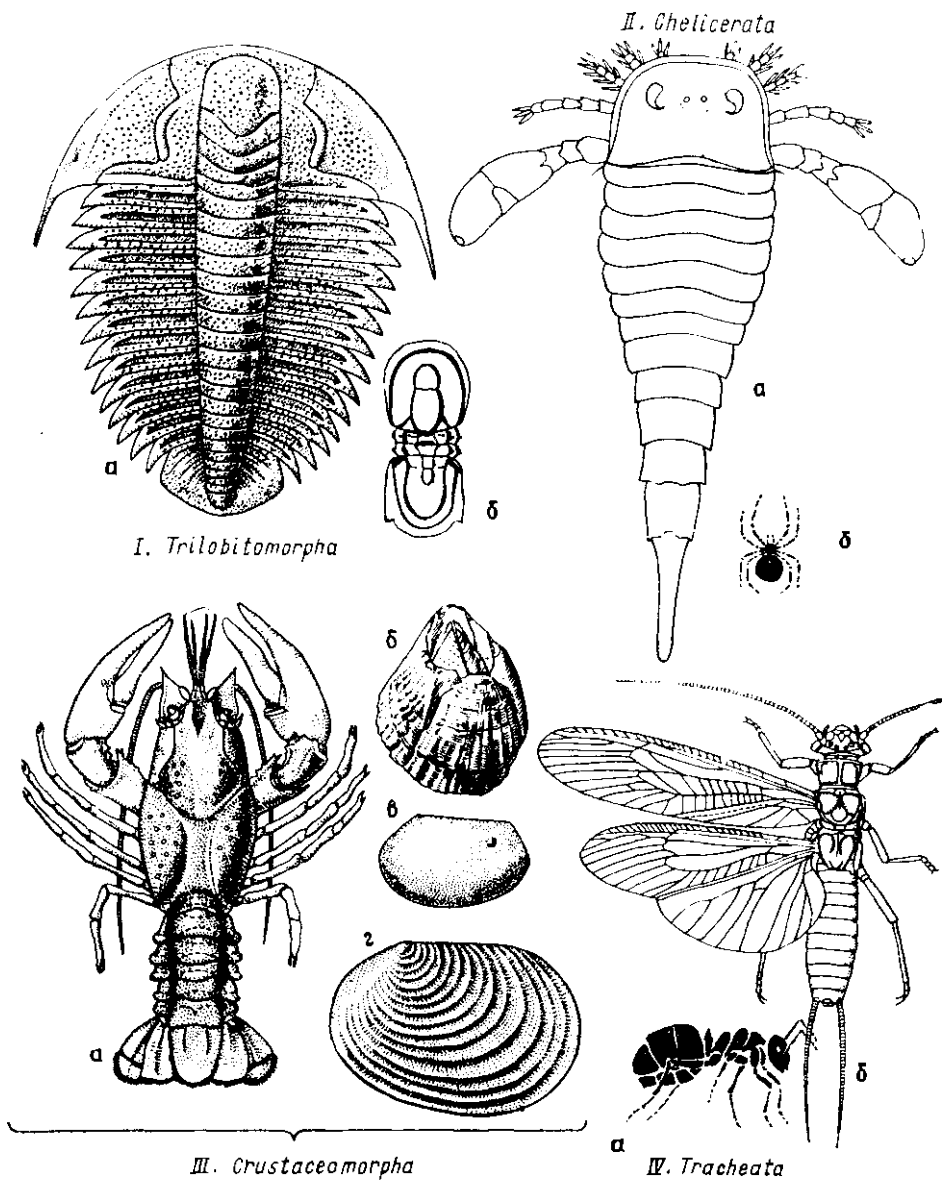


Рис. 116. Схема строения некоторых членистоногих
 I — подтип Trilobitomorpha, класс Trilobita: а — подкласс Polymera, б — подкласс Miomera; II — подтип Chelicerata: а — эвриптерус, б — паук; III — подтип Crustaceomorpha, класс Crustacea: а — панцирь рака, б — известковый домик усонного рачка, в — известковая створка остракоды, г — хитиновая створка листоногого рачка; IV — подтип Tracheata, класс Insecta: а — муравей, б — крылатое насекомое

ПОДТИП ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ.

TRILOBITOMORPHA

(лат. *tri* — три; *lobos* — лопасть; греч. *morphe* — форма)

Трилобитообразные — вымершие палеозойские членистоногие. Для них характерно разделение тела двумя продольными бороздами на три продольные части: осевую и две боковые (рис. 117), неизвестные у других членистоногих. Кроме того, существует и обычное поперечное разделение тела, представленное у трилобитообразных головным, туловищным и хвостовым отделами. Головной отдел образуется за счет слияния 2—8 сегментов. Все головные сегменты имеют недифференцированные или слабо дифференцированные конечности; первая пара представлена антеннулами, остальные четыре — обычно конечностями дыхания и передвижения. Сегменты туловищного отдела четко отделены от сегментов головного отдела и с ними не сливаются. Все сегменты туловищного отдела имеют одинаковые по строению конечности. Конечности прикреплены к границе боковой и брюшной сторон, и поэтому считают, что движение осуществляется с помощью мускулов, а не гидравлически. Обычно имеется хвостовой щит, состоящий из 1—34 недоразвитых сегментов.

Среди трилобитообразных выделяют до десяти классов; ниже рассматривается самый многочисленный, разнообразный и важный в геологическом отношении класс трилобитов. Венд?, кембрий — пермь.

Класс Трилобиты. *Trilobita*

(лат. *tri* — три; *lobos* — лопасть)

Класс Trilobita
Подкласс Miomera
Подкласс Polymera

Общая характеристика. Трилобиты — вымерший палеозойский класс членистоногих, особенно широко распространенный в раннем и среднем палеозое. В ископаемом состоянии от трилобитов сохраняются хитиновые панцири, их

ядра и отпечатки, следы жизнедеятельности и редко организмы целиком (с конечностями, глазами, пищеварительным трактом и т. д.). Общая характеристика трилобитов поэтому в основном сводится к характеристике панциря.

Панцирь покрывает тело трилобита только со спинной стороны, лишь слегка подгибаясь на брюшную сторону. В головной части панцирь, подворачиваясь, переходит в пластиночки нижней стороны, ограничивающие впереди и сзади ротовое отверстие. Панцирь, выделяемый эпителием спинной стороны, представляет собой тонкий хитиноидный покров, пропитанный карбонатом кальция, реже фосфатом кальция. Внешняя поверхность панциря гладкая или покрыта зернышками, бугорками, шишечками, струйками и террасоподобными выступами. Размеры панцирей от нескольких миллиметров до 70 см.

Для трилобитов кроме характерного разделения тела на три части — осевую и две боковые (отсюда и название *Trilobita*) — существует и обычное разделение тела на головной, туловищный и хвостовой отделы (см. рис. 117).

Передняя часть панциря трилобитов называется *головным щитом*, средняя — *туловищным отделом*, задняя — *хвостовым щитом*. Головной щит со спинной стороны имеет вид единого сплошного образования. Задний край головного щита смыкается с туловищным отделом. Контур головного щита эллиптический, полуокруглый, округлый, тре-

угольный, прямоугольный, трапециевидный, с разнообразными шиповидными выростами, но чаще без них. Вдоль переднего края щита иногда развивается уплощенная полоска — лимб. Осевая часть головного щита — *глабелла*, или *глабель*, — выпуклая, а две боковые, или *щеки*, уплощенные. Глабель обычно меньше щек, редко она занимает почти весь головной щит. Форма глабели разнообразная: цилиндрическая, коническая, грушевидная, шаровидная и т. д. На головном щите, как правило, имеются глаза, глазные валики и лицевые швы. Последние отсутствуют, если глаза не развиты.

Лицевые швы располагаются по обе стороны от глабели в виде двух трещинок различной конфигурации. Передние концы, или ветви, лицевых швов идут от глаз вперед обычно параллельно глабели, и тогда они смыкаются впереди нее в непрерывную линию, иногда заходящую на нижнюю часть щита. Задние концы, или ветви, лицевых швов располагаются по-разному; в зависимости от их расположения выделяют три типа: заднешечный, угловощечный и переднешечный (рис. 118). Заднешечный тип характеризуется тем, что его задние

Рис. 118. Типы лицевых швов
а — переднешечный; б — заднешечный; в — угловощечный



ветви оканчиваются на задней стороне щита, примыкающей к туловищному отделу. Если задние ветви оканчиваются в углах, где смыкаются передняя и задняя стороны щита, то возникает *угловощечный* тип лицевого шва. У *переднешечного* типа лицевого шва задние ветви резко изгибаются и оканчиваются на боковой стороне щита. Иногда и передние ветви резко изгибаются и также оканчиваются на боковой стороне щита. Вдоль лицевых швов идет линька: сначала сбрасывается часть панциря, находящаяся с их внешней стороны, — *подвижные щеки*, а потом остальная часть — *неподвижные щеки* и *глабель*. В ископаемом состоянии нередко встречаются головные щиты без подвижных щек (*кранидий*). Среди трилобитов наиболее распространены те, у которых имелся заднешечный тип лицевых швов.

Головной щит трилобитов образуется за счет слияния пяти передних сегментов тела. На число сегментов указывают пять пар конечностей, приуроченных к головному щиту. Сегментация в виде поперечных насечек и заднего «затылочного» кольца отражена также в строении глабели. Глаза, глазные крышки и валики расположены по бокам глабели на разном расстоянии от него, иногда почти у переднего края щита. Глаза трилобитов, как и у всех членистоногих, сложные, образованные множеством простых глазков, число которых достигает до 15 000. У трилобитов известны два типа сложных глаз: фасеточные и шизохронические. Форма глаз разнообразная — от округлой до узкой серповидной. Размеры глаз также различные — от маленьких, еле заметных, до огромных, занимающих почти всю поверхность щек. Иногда глаза приподняты на стебельках различной длины.

Туловищный отдел состоит из подвижно сочлененных сегментов (от 2 до 44). Каждый сегмент в осевой части выпуклый (*рахис*), а по бокам уплощенный (*плевры*). Такое строение позволяет даже в случае нахodka единственного сегмента отличить трилобитов от других членистоногих. Боковые окончания плевр закругленные или заострен-

ные, иногда шиповидные. Рахис гладкий либо несет шипики или зернышки.

Хвостовой щит представлен 1—34 недоразвитыми сегментами. Сегментация на хвостовом щите фиксируется в виде насечек на его выпуклой осевой части (рахисе) и на боковых частях (плеврах). Иногда хвостовой щит представлен только рахисом. Форма рахиса и хвостового щита разнообразная. Хвостовой щит может оканчиваться осевым и боковыми шипами.

Конечности в ископаемом состоянии сохранились у единичных трилобитов. Конечности прикреплялись к каждому сегменту на границе брюшной и боковой сторон. Головной щит несет пять пар конечностей, из них первая пара представлена двумя членистыми усиковидными придатками — антеннулами, выполняющими функцию осязания и хеморецепторов. Четыре последующие пары конечностей головного отдела так же, как и все остальные пары туловищного и хвостового отделов, являются двухветвистыми и выполняют функции хождения, плавания и дыхания (см. рис. 117). У единичных трилобитов последние две пары конечностей головного щита напоминают челюсти-клешни, у других — последняя пара хвостового щита неветвистая, состоит из двух усикообразных конечностей.

Сохранившаяся пищеварительная система трилобитов начинается с ротового отверстия, находящегося на брюшной стороне. Ротовое отверстие через короткий пищевод переходит в желудок мешкообразной формы. Желудок находится под глабелю, его форма и размеры, по-видимому, отражаются в форме и степени вздутия глабели. От боковых сторон желудка располагались тонкие разветвленные выросты, и задний конец желудка переходил в тонкую длинную трубку — кишечник, протягивающийся вдоль рахиса туловищного и хвостового отделов и оканчивающийся анальным отверстием (см. рис. 117). Дыхание у трилобитов осуществлялось наружными жабрами. Кровеносная система частично сохраняется на панцирях трилобитов в виде различно разветвленных отпечатков сосудов. Из органов чувств известны глаза и осязательные антеннулы. Другие системы и органы чувств трилобитов в ископаемом состоянии не сохранились. О них судят по аналогии с остальными членистоногими.

Трилобиты в течение жизни начиная с личиночной стадии несколько раз (иногда до 30) линяли. Таким образом, одна особь в ископаемом состоянии может быть представлена несколькими панцирями, отвечающими разным стадиям онтогенеза (рис. 119). Рекон-

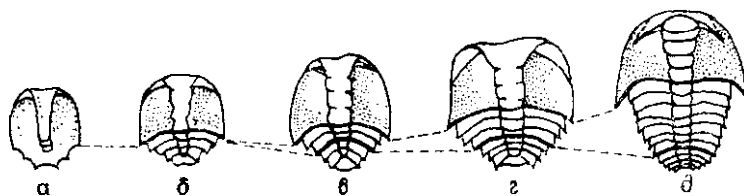


Рис. 119. Онтогенез трилобита (а—д) подкласса Ролуфера

струкции онтогенезов трилобитов показывают, что сначала возникает единый панцирь, отвечающий головному щиту, затем появляется хвостовой отдел и только после этого между ними формируется туловищный отдел. У некоторых трилобитов наблюдается половой диморфизм, указывающий на наличие самок и самцов.

Принципы классификации и систематика. Класс трилобитов разделяют на два подкласса: малочленистые (*Miomera*) и многочленистые (*Polymera*). Они отличаются друг от друга числом сегментов в туловищном отделе. В последнее время обнаружены трилобиты промежуточного строения.

ПОДКЛАСС МАЛОЧЛЕНИСТЫЕ. MIOMERA
(греч. *meion* — меньший, меньше; *meros* — часть)

Трилобиты подкласса малочленистых имеют в туловищном отделе два, реже три сегмента. Головной и хвостовой щиты сходного строения и равной величины. У заднего края головного щита около глабель имеются два треугольных маленьких вздутия, не известные в хвостовом щите. Глаза и лицевые швы, как правило, отсутствуют. При наличии глаз лицевые швы имеют переднечетное строение. Размеры малочленистых трилобитов колеблются от нескольких миллиметров до 2 см в длину. Наиболее распространенным среди малочленистых трилобитов является отряд *Agnostida*, не имеющий глаз и лицевых швов (рис. 120). Кембрий — ордовик.

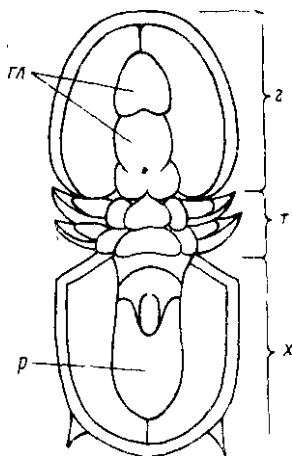


Рис. 120. Подкласс *Miomera* (Є—О)
Схема строения спинного панциря агностид. g — головной щит, gl — глабель, p — рахис, t — туловищный отдел, x — хвостовой щит

ПОДКЛАСС МНОГОЧЛЕНИСТЫЕ. POLYMERA
(греч. *poly* — много; *meros* — часть)

Многочленистые по сравнению с малочленистыми являются намного более разнообразной и многочисленной группой трилобитов, достигающих крупных размеров, вплоть до 70 см в длину (рис. 121—123). В туловищном отделе у них насчитывается от 5 до 44 сегментов. Головные и хвостовые щиты отличаются друг от друга строением, но могут совпадать по размерам. Когда сегментация хвостового щита полная, граница с туловищным отделом определяется с трудом. Глаза и лицевые швы разнообразны (см. общую характеристику трилобитов). Кембрий — пермь.

Образ жизни и условия существования. Трилобиты — морские, преимущественно бентосные организмы, реже встречаются планктонные пелагические формы (рис. 124). Большинство бентосных трилобитов ведут ползающий образ жизни, реже полззарывающийся. Среди них, вероятно, были растительноядные формы, а также илоеды и падальеды. У зарывающихся трилобитов глаза редуцируются, а иногда располагаются на стебельках. У планктонных форм, как правило, глаза огромные, глабель сильно вздутая, а панцирь несет разнообразные шипы. Многочленистые трилобиты могли свертываться различными способами, но обычно смыкая головной и хвостовой отделы или подгибая один из них. Трилобиты обитали в нормально-морских бассейнах, на разных глубинах и субстратах, но преимущественно в верхней сублиторали.

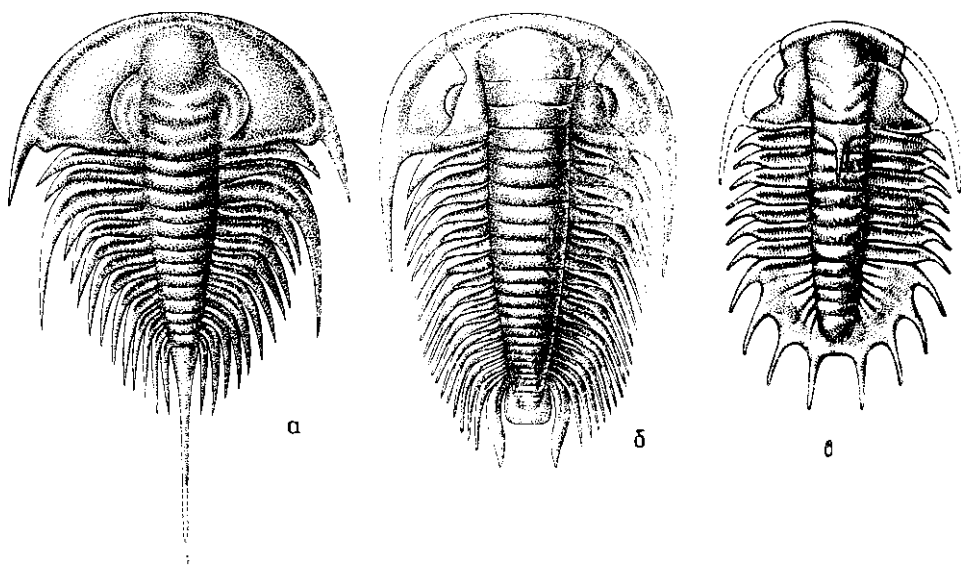


Рис. 121. Подкласс *Polymera* ($\mathcal{C}$ —P), отряд *Redlichiida* ($\mathcal{C}_{2-3}$)
 а — *Olenellus* ($\mathcal{C}_1$); б — *Paradoxides* ($\mathcal{C}_2$); в — *Olenoides* ($\mathcal{C}_2$)

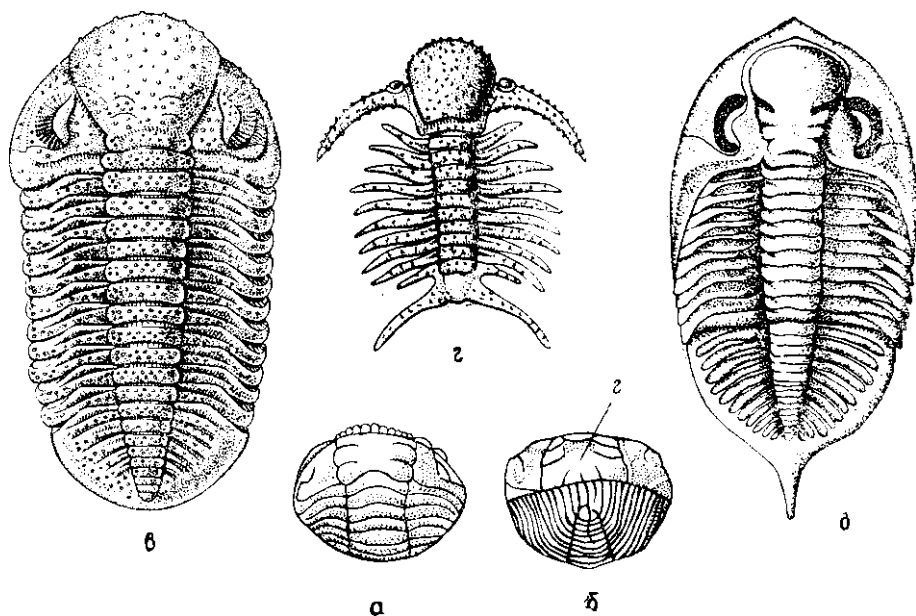


Рис. 122. Подкласс *Polymera* ($\mathcal{C}$ —P), отряд *Phacopida* (O—D)
 а, б — *Pliomera* (O_{1-2}); в — *Phacops* (S— C_4); г — *Deiphon* (S); д — *Odontochile* (D_{1-2}). з — глабель (а, б — *Treat. Invert. Paleont., Part O, 1959*)

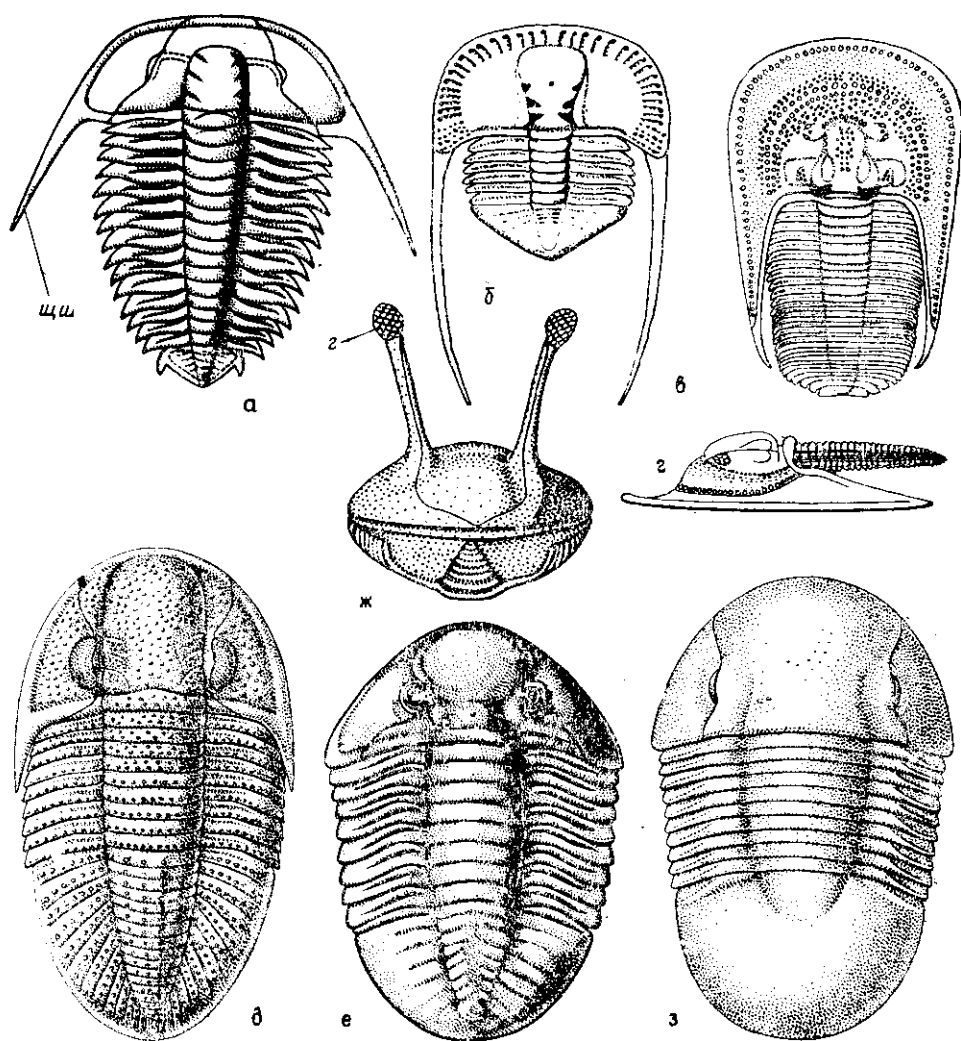


Рис. 123. Подкласс *Polymera* (Є—Р), отряд *Ptychopariida* (Є—Р)
а — *Olenus* (Є₃); б — *Trinucleus* (O₁₋₂); в, г — *Harpes* (D₂); д — *Phillipsia* (C);
е, ж — *Asaphus* (O); з — *Illaenus* (O—S₁). з — глаза, щщ — щечные щипцы (ж —
колл. каф. палеонт. ЛГУ)

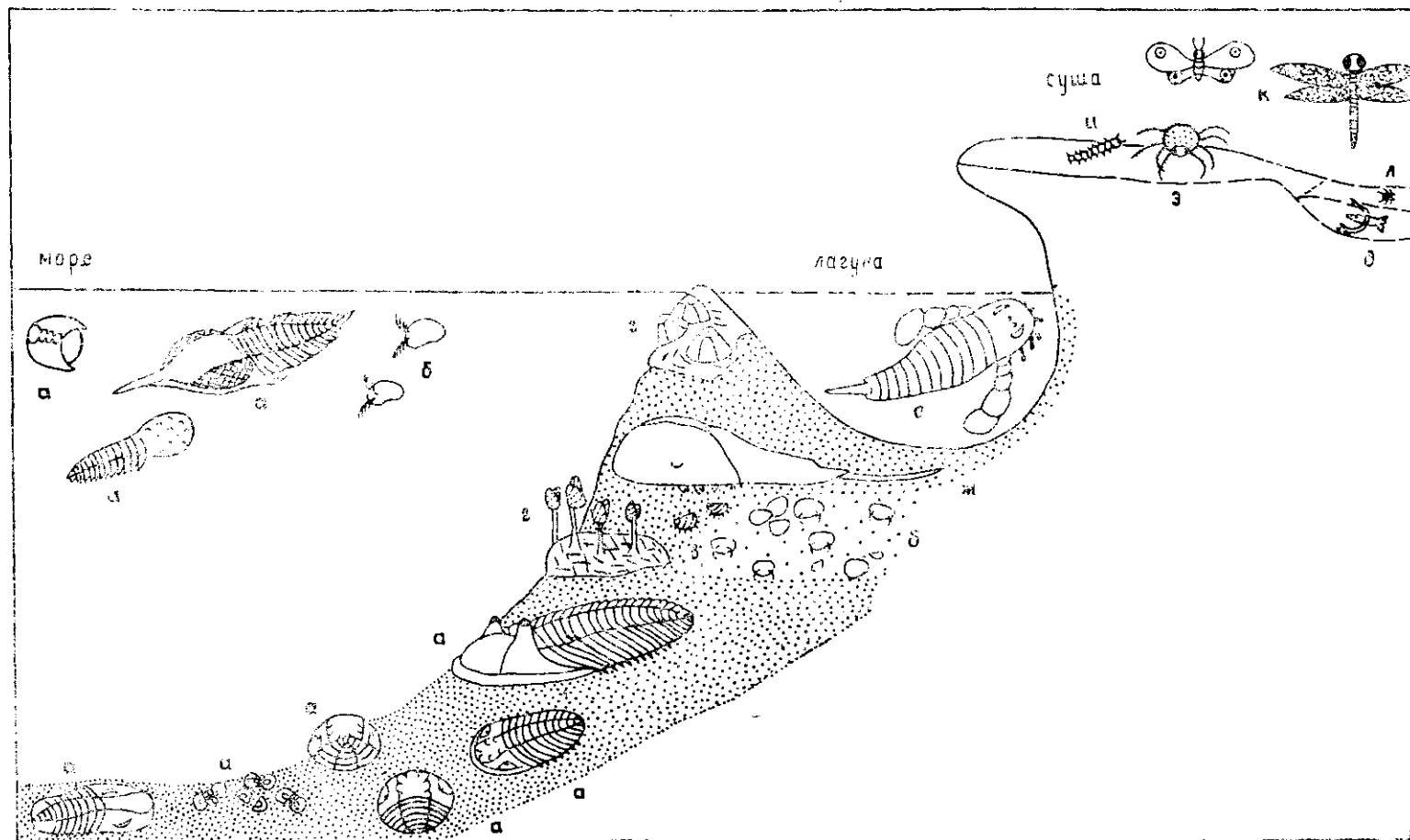


Рис. 124. Образ жизни и условия обитания некоторых членистоногих
 а — трилобиты; б—д — ракообразные: б — ракушковые рачки, в — листоногие рачки, г — усконогие рачки, д — рак; е—ж — хелицеровые: е — эвриптерус, ж — мечехвост, з — паук; и—л — трахейнодышащие: и — многоножка, к, л — насекомые (ориг.)

Геологическая история. В венде известны отпечатки, возможно, принадлежащие бесскелетным трилобитообразным или их предкам (рис. 125). В кембрии, начиная с атдабанского века, наблюдается массовое появление обоих классов трилобитов, как малочленистых, так и многочленистых разнообразного строения. Это свидетельствует в пользу более раннего возникновения трилобитов, но в бесскелетной форме. В целом эволюция трилобитов шла в направлении увеличения числа туловищных сегментов, что приводило к усилению под-

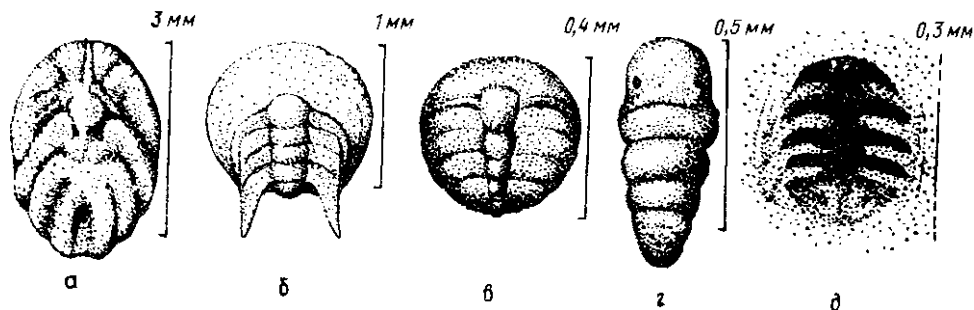


Рис. 125. Сравнение вендского отпечатка *Praecambridium* (а) с ранними стадиями онтогенеза трилобитов (б, в), кольчатого червя (г) и мечехвоста (д) (Birket-Smith, 1981)

вижности. В отношении головного и хвостового отделов наблюдается постепенная потеря сегментации, что особенно ярко проявляется в строении глабели (рис. 126). В кембрии преобладают трилобиты, имеющие четко сегментированные, почти кольчатые глабели. Постепенно глабели трилобитов теряют кольчатость, сегментация сохраняется в виде насечек, а затем полностью исчезает. В раннем кембрии среди многочленистых преобладали трилобиты с крупными головными и маленькими хвостовыми щитами. В дальнейшем возрастает число трилобитов с хвостовыми щитами крупных и средних размеров.

Геологическое значение. Трилобиты имеют биостратиграфическое и палеозоогеографическое значение преимущественно для кембрия и ордовика, в меньшей степени для силура и нижнего девона. Кембрий — пермь.

ПОДТИП РАКООБРАЗНЫЕ. CRUSTACEOMORPHA

Класс Ракообразные. Crustacea

(лат. *crustaceus* — имеющий раковину или корку)

Класс Crustacea
Подкласс Branchiopoda
Подкласс Ostracoda
Подкласс Cirripedia

Подтип ракообразных представлен только одним классом. Ракообразные наряду с насекомыми наиболее распространенные и известные членистоногие современного мира. К ним принадлежат раки, крабы, креветки, живущие в водной среде, преимущественно в морях и океанах. Ракообразные дышат с помощью жабр, что и отражено в другом названии подтипа: Branchiata — жабродышащие.

У ракообразных тело имеет три отдела: головной, грудной и брюшной (см. рис. 116). Головной отдел, или голова, в типичных случаях образуется за счет слияния 5 сегментов. Пять пар конечностей головы дифференцированы: первая пара представлена антенну-

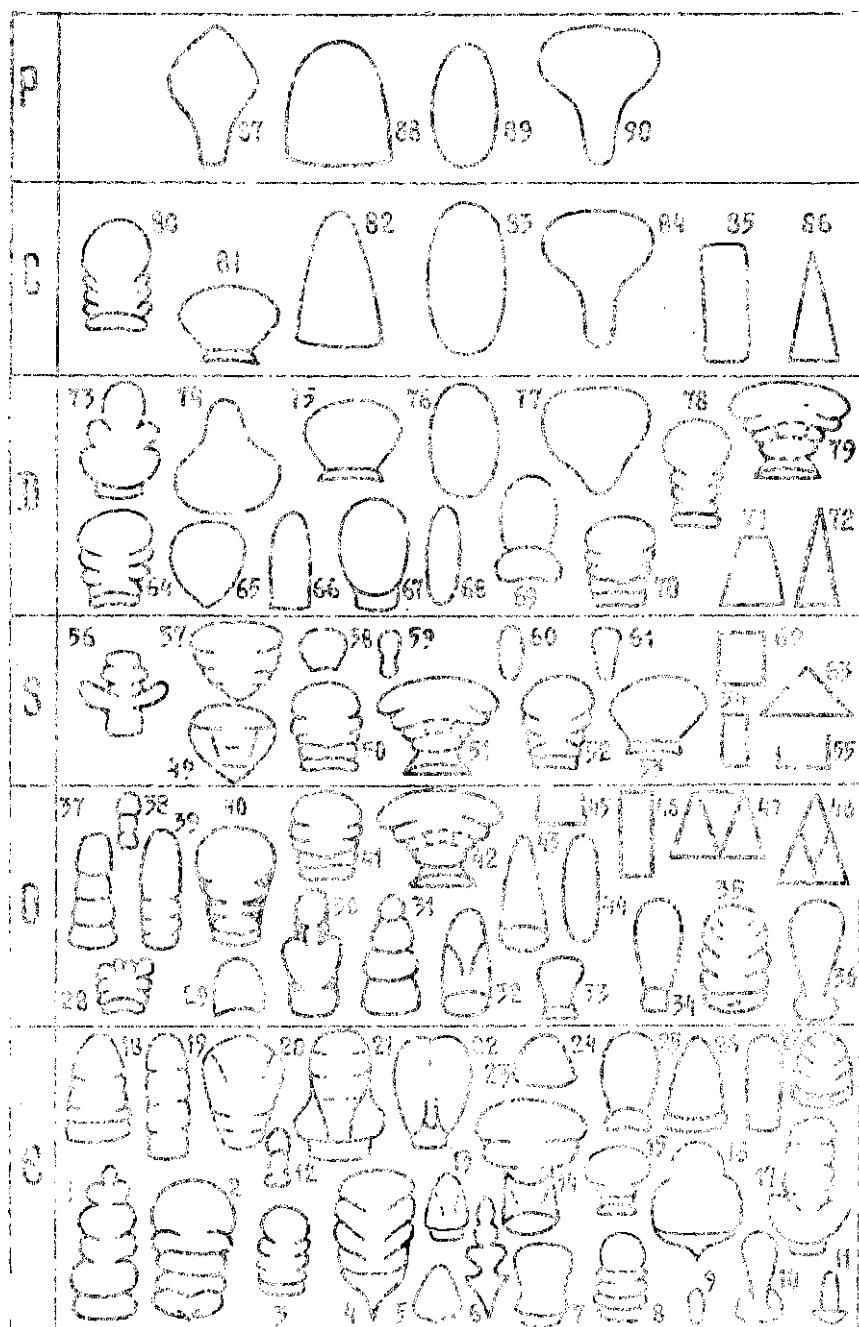


Рис. 126. Строение глабелей головных щитов (1—90) трилобитов и их изменение в течение палеозоя

лами, вторая — антеннами, третья — верхними челюстями, четвертая и пятая — нижними челюстями. Первые сегменты *грудного отдела*, или *груды*, числом 1—2 или несколько больше, обычно срастаются с головными сегментами, а их конечности превращаются в ногочелюсти. В этом случае передний отдел называется *головогрудью*. *Брюшной отдел* ракообразных отличается у разных групп по числу, форме и строению сегментов и конечностей. У большинства ракообразных имеется хвостовой плавник, состоящий из последней пары конечностей и анальной пластинки — *тельсона*. Нередко на конце брюшного отдела развиваются два тонких придатка в виде вилки.

Ракообразные обладают наружным скелетом преимущественно хитинового, реже известкового состава. Хитиноидные скелеты представлены щитами, панцирями, полуцилиндрами или двумя створками, различно обызвествленными. Известковые скелеты образуют раковинки или различные домики. Размеры ракообразных колеблются от долей миллиметра до 80 см.

Класс ракообразных подразделяют на девять подклассов, иногда объединяемых в группы. Эти подклассы отличаются между собой степенью разнообразия сегментов, вариантами сращения грудных сегментов с головными, составом и строением скелета. Только три подкласса широко представлены в ископаемом состоянии: жаброногие (*Branchiopoda*), ракушковые (*Ostracoda*) и усоногие (*Cirripedia*) рачки. Кембрий — современность.

ПОДКЛАСС ЖАБРОНОГИЕ. BRANCHIOPODA

(греч. *branchia* — жабры; *pous*, род. п. *podos* — нога)

Жаброногие являются самыми примитивными ракообразными, обитающими в основном в пресноводных, реже в солоноватоводных водоемах и в соленых озерах. Примитивность их строения проявляется

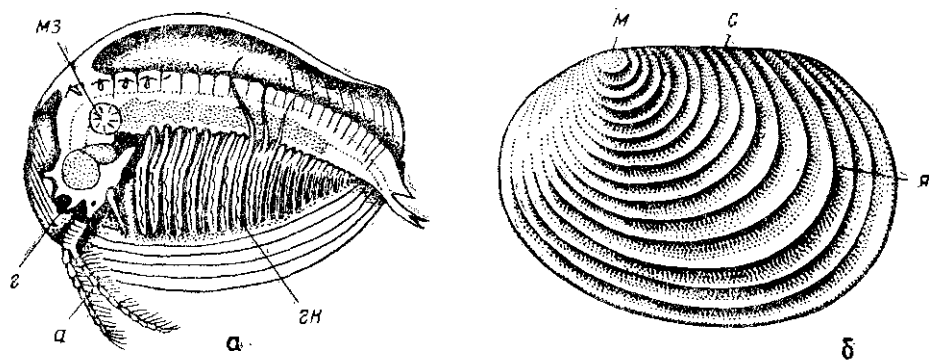


Рис. 127. Отряд Листоногие рачки (D—Q)

а — схема внутреннего строения; б — *Pseudescheria* (D—K), левая створка, а — антенны, г — фасеточный глаз, гн — грудные ножки с листовидными жабрами, м — макушка, мз — мускул-замыкатель, с — смычковый край, я — ячейки микроскульптуры

прежде всего в том, что сегменты груди не сливаются с головой и строение сегментов однообразное; кроме пары фасеточных глаз имеется непарный простой глазок (рис. 127). Фасеточные глаза могут располагаться на стебельках, ориентированных по отношению к голове перпендикулярно. В названии подкласса отражена еще одна

особенность, заключающаяся в том, что грудные конечности несут жабры. Геологическое значение имеют только рачки отряда листоногих *Phyllopoda*. Девон — современность.

Отряд *Phyllopoda* (греч. *phyllon* — лист, пластинка; *pous*, род. п. *podos* — нога) представлен рачками размером до 3 см, имеющими жабры листовидной формы и наружный хитиноидный скелет в виде двух створок или двускатного щитка, которые могут быть пропитаны карбонатом кальция. Цвет створок и щитков от светло-желтого до темно-бурого. Грудные конечности рачков листовидные, откуда и происходит название. Листоногие рачки при линьке сбрасывают только хитиноидный покров мягкого тела, а раковинка при этом сохраняется. Вот почему на внешней поверхности раковины наблюдаются многочисленные линии роста. Между линиями роста развита дополнительная микроскульптура в виде ячеек или струек. Размеры раковин листоногих рачков от нескольких миллиметров до 2—3 см.

Современные листоногие рачки обитают в солоноватоводных (лиманы) и пресноводных водоемах, поэтому ископаемых представителей считают индикаторами водоемов континентального происхождения. Девон — современность. Кембрийские находки требуют подтверждения.

ПОДКЛАСС РАКУШКОВЫЕ РАЧКИ,
ИЛИ ОСТРАКОДЫ. OSTRACODA
(греч. *ostrakon* — раковина, панцирь)

Ракушковые рачки представляют собой одну из специализированных ветвей ракообразных, широко распространенных во всех бассейнах. Своеобразие специализации остракод проявляется в следующем: имеется известковая двустворчатая раковина; первичное число сегментов небольшое: грудной отдел на взрослой стадии несегментированный; имеется простой глазок, а сложные, как правило, отсутствуют (рис. 128). Некоторые исследователи считают остракод самостоятельным классом.

Известковые раковинки остракод в отличие от хитиноидных раковин листоногих рачков не имеют линий роста, что связано с многократными линьками. Цвет раковинок от светло-серого до белого, размеры от долей миллиметра до 1—2 см, но обычно микроскопические. Внешняя поверхность раковинок гладкая или с разнообразной скульптурой: бугорками, ребрами и шипами. На верхнем крае створки соединены друг с другом, образуя прямой или дуговидно изогнутый смычный край. На смычном крае располагается связка, находящаяся в борозде. Кроме того, может присутствовать и замок, состоящий из выступов на смычном крае одной и соответствующих им ямок на смычном крае противоположной створки. На внутренней поверхности створок имеются отпечатки мускулов-замыкателей. Они или образуют почти единое поле (простые мускулы), или представлены многочисленными мелкими отпечатками различной конфигурации (сложные мускулы). Обычно одна из створок несколько больше другой и частично объемлет ее. В передней части створок у некоторых остракод имеется бугорок, называемый глазным, так как он соответствует положению глаз. В строении раковинок обычно отражается половой диморфизм. Так, у самок задняя часть створок вздутая, что связано с наличием выводковых камер.

Остракоды являются обитателями морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов, известны случаи обитания в лужах и во

влажной лесной подстилке. Большинство остракод ведут ползающий, реже зарывающийся или планктонный образ жизни (см. рис. 124).

Остракоды при жизни образуют массовые скопления. А если учесть, что им свойственна линька и что одна и та же особь сбрасывает в течение жизни до 9 раковин, то неудивительно, что в ископаемом состоянии они образуют остракодовые известняки и мергели.

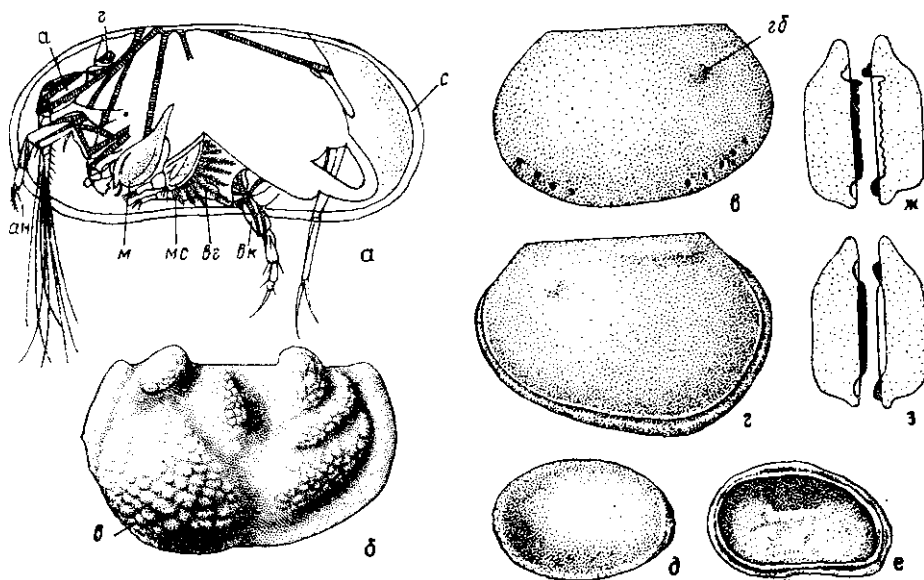


Рис. 128. Подкласс ракушковые рачки, или остракоды (F—Q)
а — схема расположения внутренних органов; б — *Beurgichia* (S—D₂); в, г — *Leperditia* (O—D); д, е — *Cytherella* (J—Q); ж, з — схема строения замка (зубы показаны черным, ямки и борозды — светлым). а — антеннула, ан — антенна, в — выводящая камера, вг — 1-я грудная конечность, вк — 2-я грудная конечность, г — глаз, зб — глазной бугорок, м — мандибула, мс — максилла, с — створка

Первые остракоды появились в кембрии. Они обладали слабо известкованной раковинкой с прямым смычным краем, глазным бугорком и крупным простым отпечатком мускула. Начиная с ордовика появляются остракоды с известковой раковинкой. В ордовике и силуре преобладали остракоды с крупными раковинками (до 2 см в длину), прямым смычным краем и сложными мускулами и нередко с глазными бугорками, как, например, у рода *Leperditia* (рис. 128, в, г). Начиная с девона преобладающее развитие приобретают остракоды с небольшими раковинками. Ископаемые мезокайнозойские остракоды характеризуются мелкими раковинками (не более 3 мм в длину), дуговым смычным краем, отсутствием глазного бугорка, что можно наблюдать у рода *Cytherella* (см. рис. 128). Кембрий — современность.

Остракоды имеют большое биостратиграфическое значение, особенно для нефтегазоносных районов, благодаря сочетанию трех факторов: маленьких размеров, разнообразного строения, массовых находок в разнофациальных отложениях морского и континентального происхождения.

ПОДКЛАСС УСОНОГИЕ РАЧКИ. CIRRIPIEDIA

(лат. *cirrus* — усики, завивка; *pes, pedis* — нога)

Усоногие рачки представляют собой уклоняющуюся группу ракообразных, перешедших к прикрепленному образу жизни. Они встречаются только в морских и солоноватоводных бассейнах на всех глубинах, вплоть до ультраабиссали. Мягкое тело усоногих рачков выделяет известковые пластиночки, образующие вместилища, напоминающие различные домики (рис. 129). Внутри домика рачок прикреп-

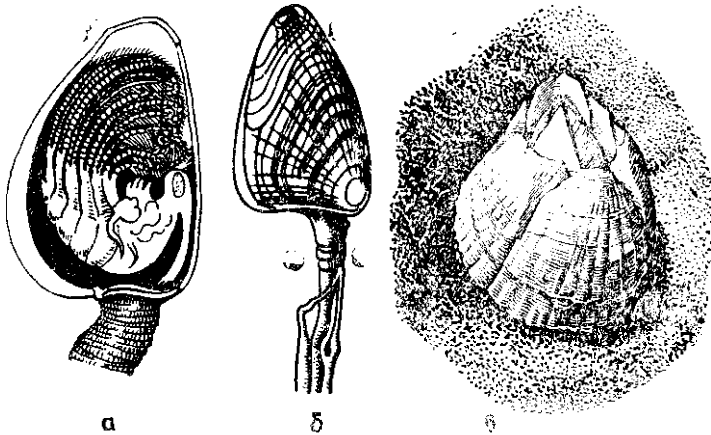


Рис. 129. Подкласс усоногие рачки (C.—Q). а, б — морские утки: а — положение рачка в домике, б — внешний вид домика; в — домик морского желудя

ляется спинной стороной к его основанию, а конечности, находящиеся на брюшной стороне, высовывают наружу. Конечности усикообразной формы совершают колебательные и хватательные движения; с их помощью рачок добывает пищу. В современных морях наиболее известны морские желуди и морские утки. В ископаемом состоянии усоногие представлены изолированными пластиночками и очень редко целыми домиками. Кембрий — современность. Геологического значения не имеют.

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ. CHELICERATA

(греч. *chele* — коготь, раздвоенный; *keras* — рог)

Из хелицеровых в современном мире наиболее известны пауки, клещи, скорпионы и мечехвосты. Тело хелицеровых состоит из двух отделов: головогрудь и брюшка, иногда оно завершается хвостовым шипом или пластинкой (рис. 130). Головогрудь состоит из 6 сегментов. Шесть пар конечностей головогрудь дифференцированы различным способом, но у всех хелицеровых первая пара представлена клешнями-челюстями (хелицеры), за что они и получили свое название. Брюшко хелицеровых образовано различным числом сегментов, обычно равным 12. Конечности брюшка редуцированы или сильно изменены и специализированы, и тогда они представлены жаберными ножками, паутинными бородавками и т. д. Дыхание осуществляется жабрами, трахеями или легкими. Глаза сложные и простые, иногда отсутствуют.

Скелет у хелицеровых хитиноидный, он покрывает головогрудь, а иногда и все тело единым щитом, или панцирем. Размеры хелицеровых в длину колеблются от 0,05 мм до 1,8 м, причем гиганты встреча-

ются среди эвриптероидей (1,8 м) и мечехвостов (около 1 м). Большинство хелицеровых ведет наземный образ жизни, но известны и водные формы, в том числе морские.

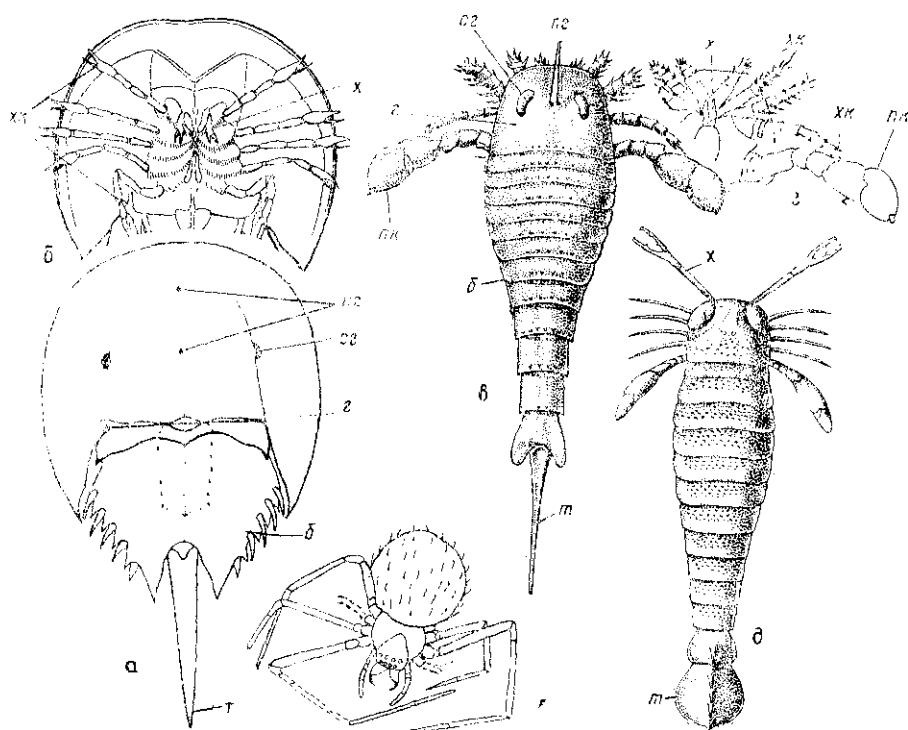


Рис. 130. Подтип Chelicerata (C—Q)

а, б — мечехвост *Limulus* (Q): а — вид сверху, б — вид снизу; в, г — *Eurypterus* (S₂—D₁): в — вид со спинной стороны, г — вид с брюшной стороны; д — *Pterygotus* (S—D); е — паук *Misumena* (P). б — брюшко, г — головогрудь, лг — простые глаза, лк — плавательная конечность, сл — сложные глаза, т — тельсон, х — хелицеры, хх — ходильные конечности

В подтипе хелицеровых выделяют от двух до пяти классов, классификационными признаками которых служат прежде всего: число и степень слияния сегментов брюшка, характер дифференциации конечностей головогруды и брюшка, а также специфика органов дыхания и зрения. В ископаемом состоянии наиболее многочисленны и разнообразны меростомовые подкласса эвриптероидей. Остальные классы, хотя и известны с палеозоя, геологического значения не имеют. Кембрий — современность.

Класс Меростомовые. *Merostomata*

(греч. *meros* — часть, кусок; *stoma* — рот)

ПОДКЛАСС ЭВРИПТЕРОИДЕИ. *EURYPTEROIDEA*

(греч. *euryx* — широкий; *pteron* — крыло)

К классу меростомовых относятся вымершие палеозойские эвриптероидеи, а также ископаемые и современные мечехвостовые. Общими для них являются нестабильное число сегментов брюшка, наличие ко-

нечного шипа или пластины, жаберное дыхание и присутствие пары сложных глаз и одной пары простых глазков.

От эвриптероидей в ископаемом состоянии сохраняются хитиновые панцири удлинённой формы (см. рис. 130). Головогрудь покрыта со спинной стороны щитом, обычно четырехугольной формы, напоминающим головной щит трилобита только на первый взгляд. Головогрудные щиты отличаются от головных щитов трилобитов отсутствием глабели и лицевых швов, числом и строением конечностей, наличием двух пар глаз. Головогрудь эвриптероидей несет шесть пар конечностей, дифференцированных следующим образом. Первая пара состоит из клешней-челюстей, выполняющих функцию хватания и дробления. Клешни различной длины — от очень коротких, не выходящих за пределы щита, до очень длинных, превосходящих длину щита. Вторая, третья, четвертая и пятая пары представлены ходильными конечностями. В зависимости от родовой принадлежности они имеют разное строение и длину, причем у некоторых эвриптерид пятая пара трансформирована в конечность балансирования (см. рис. 130, а, г). Но наиболее примечательна шестая пара конечностей, длинная и сильно расширенная на концах, как весло, служащая для плавания и хождения. Ее форма напоминает и крыло, отчего и происходит название эвриптерид — ширококрылые, но к летанию эта конечность не имеет никакого отношения.

Брюшко эвриптерид состоит из 12 сегментов. Они подвижно сочленены и постепенно или резко сужаются к концу. Последние три или один-два сегмента отличаются по строению от предыдущих. Конечный сегмент брюшка — тельсон — имеет форму острого шипа, реже расширенной пластины (см. рис. 130).

Обычные размеры эвриптерид колеблются в пределах 10—20 см, но встречаются и гигантские формы длиной до 1,8 м. Эвриптериды были исключительно водными членистоногими, ведущими подвижный донный и придонный образ жизни (см. рис. 124). Они существовали в мелководье морей с нормальной, пониженной (?) и повышенной соленостью (лагуны, лиманы), а также могли обитать и в пресноводных бассейнах.

Геологическое значение эвриптерид связано со спецификой их обитания, что позволяет реконструировать солевой режим бассейна и стадию его развития, переходную от моря к суше. Ордовик — пермь, расцвет в силуре — девоне.

ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ. TRACHEATA

(лат. *trachio* — дыхательное горло)

Класс Насекомые. Insecta

(лат. *insectum* — насекомое)

Среди трахейнодышащих самыми многочисленными и разнообразными являются насекомые, или шестиножки, появившиеся в девоне и испытывающие расцвет в настоящее время. Тело насекомых состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка, имеющих хитиновую оболочку — кутикулу (см. рис. 116, 131). Голова образована четырьмя слившимися сегментами, несущими одну пару антенн и три пары ротовых конечностей. Грудь представлена тремя сегментами, каждый из которых снабжен двумя конечностями. Таким образом, грудь несет всегда шесть конечностей, отчего и происходит название — шестиножки, или шестиногие. Сегменты груди (один или два последних) могут

нести крылья, представляющие собой уплощенные выросты кутикулы. Крылья насекомых пронизаны многочисленными, асимметрично расположенными жилками. Имеется от одной до нескольких главных жилок, начинающихся от основания крыла, и многочисленных, отходящих от них дополнительных жилок. Еще более мелкие жилки находятся между главными и дополнительными; они могут образовывать характерный ячеистый рисунок, как, например, у стрекоз. Брюшко насекомых имеет различную форму — от удлиненной до округлой. Оно состоит из 5—11 сегментов, не имеющих конечностей.

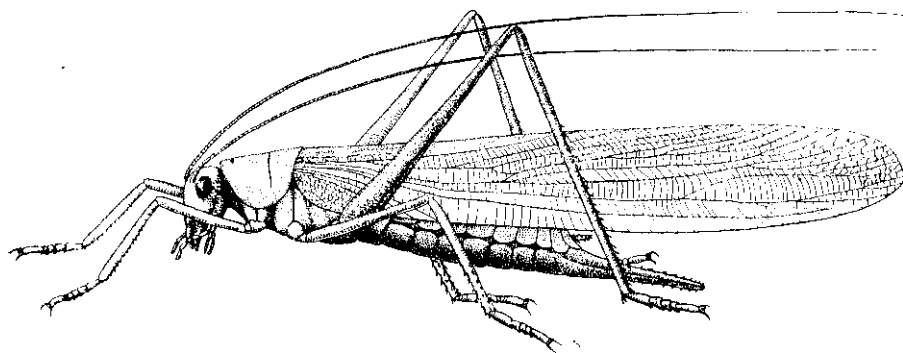


Рис. 131. Класс насекомые (D—Q)
Реконструкция Tholmanvissia (P)

Дыхание осуществляется трахеями, и только у водных насекомых возникают вторичные трахейные жабры. Органы зрения представлены сложными фасеточными глазами и простыми глазками. Некоторые насекомые (ручейники) строят скелет в виде агглютинированных трубочек различной формы. Размеры насекомых колеблются от долей миллиметра до 33 см в длину, размах крыльев у вымерших стрекоз доходил до 75 см.

Насекомые единственные среди беспозвоночных освоили как среду обитания воздушное пространство. Насекомые преимущественно наземные, реже вторично-водные членистоногие.

Захоронение насекомых происходит в континентальных отложениях, реже в морских (золенгофенские сланцы). В ископаемом состоянии они редко сохраняются целиком, как, например, в мезокайнозойских янтарях, глинах и четвертичных торфяниках. Обычно остаются разрозненные части и отпечатки, из них лучше всего сохраняются крылья. Следует иметь в виду, что отпечатки фрагментов крыльев насекомых внешне сходны с отпечатками листьев покрытосеменных растений. Но в случае полной сохранности асимметричное жилкование крыльев насекомых четко отличается от симметричного и параллельного жилкования листьев растений (ср. рис. 131 и 47). В ископаемом состоянии часто встречаются агглютинированные домики ручейников, известные с мезозоя.

История развития насекомых тесно связана с растительностью, особенно с цветковыми растениями, и температурным фактором. Известны группы насекомых, существующих только в лесах или только в степях и т. д. В то же время их распространение лимитировано и температурным режимом, необходимым для сохранения жизнедеятельности личинок.

Геологическое значение. Тесная связь насекомых с растительностью позволяет применять их как индикаторы определенных растительных сообществ и климатических поясов, особенно для четвертичного времени. Эколого-ландшафтные и климатические изменения, фиксируемые по насекомым, используют и в стратиграфических построениях. Для континентальных отложений палеозоя и мезозоя геологическое значение насекомых, особенно ручейников, все возрастает, что связано с интенсификацией их изучения.

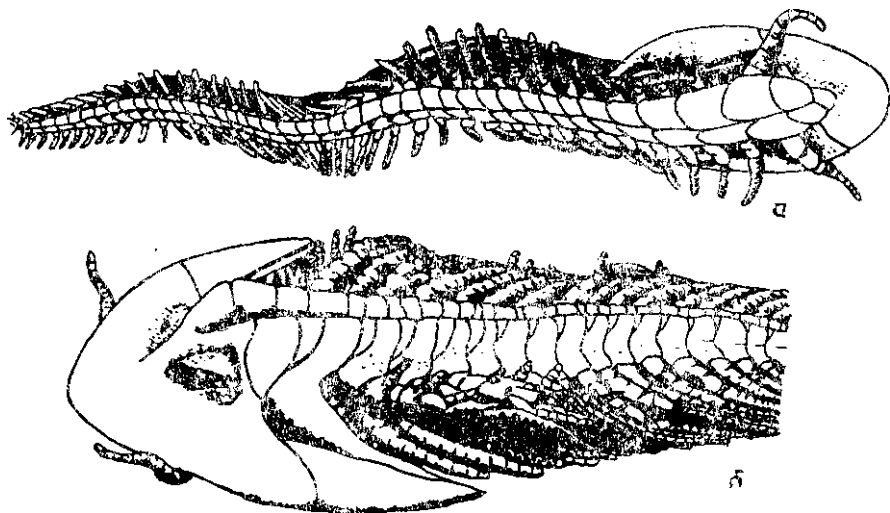


Рис. 132. Реконструкция *Spriggina floundersi* (V)
а — вид с брюшной стороны; б — вид со спинной стороны (Birket—Smith, 1981)

Геологическая история. Членистоногие возникли от кольчатых червей, на что указывает эмбриогенез, наличие сегментации и другие признаки. Этот вывод подтверждается и ископаемыми формами, найденными в венде, обладающими переходными признаками от кольчатых червей к членистоногим (рис. 132). В раннем кембрии известны достоверные представители четырех подтипов: трилобитообразные, ракообразные, хелицеровые и трахейнодышащие. Такое разнообразие указывает на более раннее, чем кембрий, становление членистоногих и их быструю радиацию, возможно, от разных групп кольчатых червей. В кембрии, ордовике и силуре наибольшего распространения и разнообразия достигли трилобиты, вымершие в перми.

В раннем кембрии от общих с трилобитообразными предков возникли хелицеровые. Первый расцвет хелицеровых фиксируется в конце силура и в течение девона, когда большого разнообразия и распространения достигали эвриптериды, появившиеся в ордовике и вымершие в перми. В настоящее время из хелицеровых расцвет испытывают паукообразные, первые представители которых известны с девона.

В раннем кембрии появились и ракообразные, их геологическая история восстановлена для отдельных отрядов.

Насекомые произошли от многоножек — примитивных членистоногих, очень близких по строению к кольчатым червям. Первые насекомые встречаются в девоне, они были бескрылыми, но уже в карбоне встречаются насекомые с крыльями, среди них известны гиганты,

размах крыльев которых доходил до 75 см, как, например, у некоторых стрекоз. Эволюция насекомых тесно связана с растениями. Вероятно, насекомые всегда были многочисленной и разнообразной группой, но в настоящее время это наиболее процветающая группа членистоногих.

Членистоногие уже с кембрия обитали не только в водной среде, но и в наземных условиях (многоножки). Освоение суши шло непрерывно в разных группах, приспособившихся к атмосферному дыханию с помощью трахей (насекомые и др.) или легких (паукообразные).

ТИП МОЛЛЮСКИ. MOLLUSCA

(лат. *molluscus* — мягкий, мягкотелый)

Tun Mollusca
Класс Loricata
Класс Monoplacophora
Класс Gastropoda
Класс Xenocoelata
Класс Scaphopoda
Класс Bivalvia
Класс Cephalopoda
Класс Tentaculita
Класс Hyolitha

К типу моллюсков относят трехслойных первичноротых животных, обитающих в водной и наземной среде. Для большинства моллюсков характерна двусторонняя симметрия, хотя имеются и уклоняющиеся группы (рис. 133). Из современных форм наиболее известны двустворчатые, брюхоногие и головоногие моллюски; из ископаемых форм наибольший интерес представляют головоногие моллюски — аммониты и белемниты. Моллюски, особенно аммониты и белемниты, чрезвычайно важны для палеонтолога, так как большинство из них имеет известковую раковину, сохраняющуюся в ископаемом состоянии. Размеры моллюсков изменяются в значительных пределах: от 2—3 мм (планктонные крылоногие гастроподы) до 18 м (гигантские кальмары).

Мягкое тело обычно не сегментировано. В нем, как правило, выделяются голова, туловище, заключающее внутренние органы, и нога или щупальца, чаще всего служащие для перемещения животного. Внутренние органы обложены кожной складкой — *мантией*, которая у большинства моллюсков выделяет раковину. Пищеварительная, кровеносная, нервная, дыхательная, половая и выделительная системы имеют различное строение и различную степень сложности. Нервная система состоит из парных нервных узлов — *ганглиев*, соединенных парными нервными стволами. В кровеносной системе имеется центральный орган — сердце. Дыхание осуществляется с помощью жабр и лишь у некоторых брюхоногих моллюсков с помощью легких. Жабры располагаются в свободном пространстве (мантийная полость) между мантией и внутренними органами. Иногда, например у лопатоногих моллюсков, дыхание осуществляется за счет циркуляции воды в мантийной полости. У наиболее примитивных моллюсков, несмотря на несегментированное тело, сохраняются признаки метамерности в строении внутренних органов. У таких организмов наблюдаются парные жабры и предсердия, парные нервные узлы, парные органы выделения, парные мускулы и т. д.

Раковина моллюсков полностью или почти полностью закрывает мягкое тело моллюска. По положению раковины чаще бывают наружные, реже — внутренние; у некоторых групп раковина отсутствует. У примитивных моллюсков она представлена несколькими пластинками, черепицеобразно налегающими друг на друга, обычно раковина единая или состоит из двух створок. У высокоорганизованных головоногих моллюсков, имеющих наружную раковину, внутренние органы занимали только ее конечную часть — жилую камеру. В составе рако-

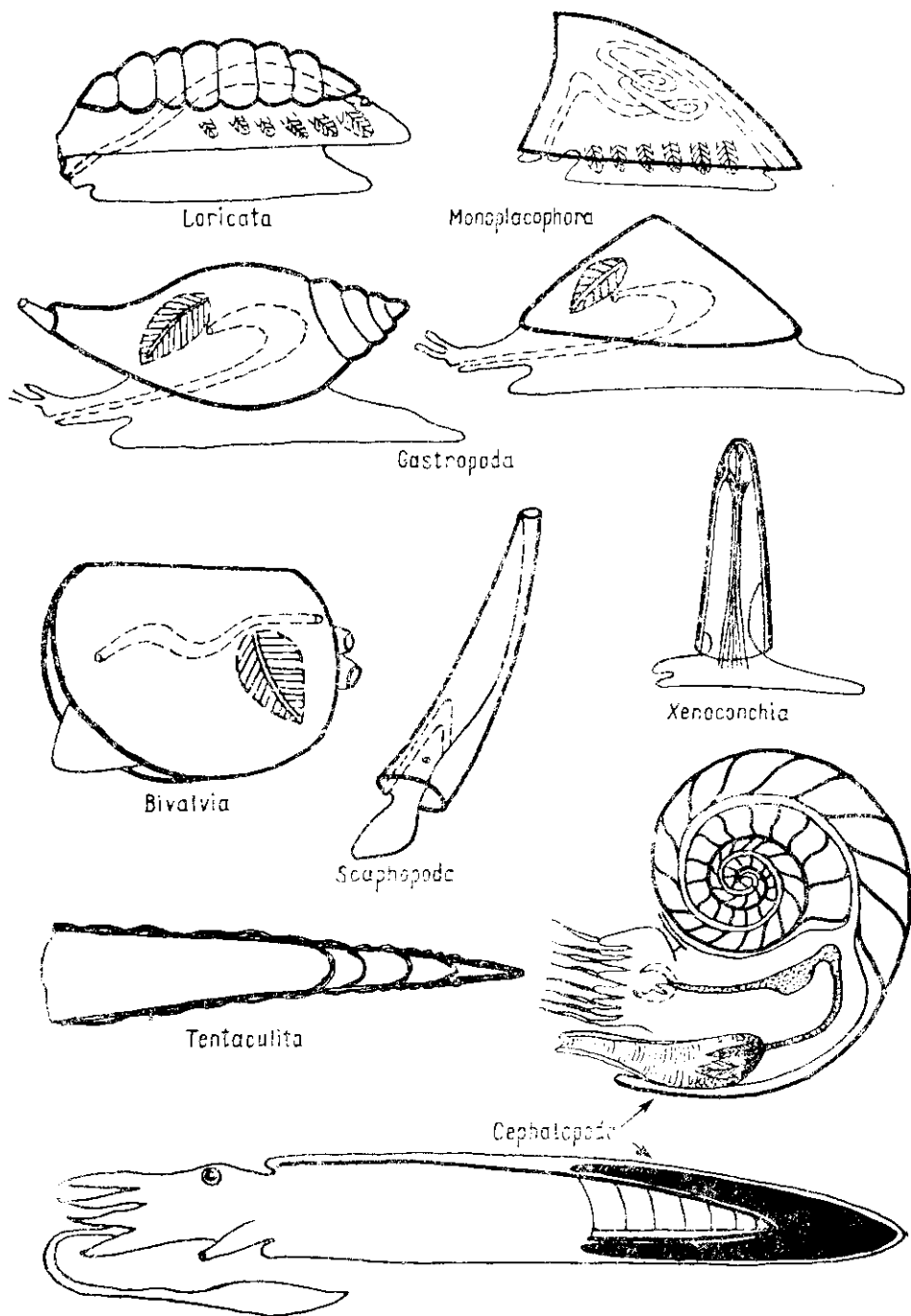


Рис. 133. Схема строения основных представителей типа моллюсков

вины наблюдаются три слоя: два внутренних известковых и один наружный конхиолиновый, предохраняющий раковину от разъедания морской водой.

В настоящее время суммарное число современных и ископаемых видов моллюсков насчитывает 180 тыс., 50 тыс. из них приходится на долю ископаемых. По численности этот тип занимает среди беспозвоночных второе место, располагаясь после членистоногих. Моллюски обитают преимущественно в морских водоемах, хотя многие двусторонне-симметричные и брюхоногие приспособились к жизни в солоноватых и опресненных бассейнах; среди брюхоногих имеются и многочисленные наземные формы. В морских бассейнах моллюски обитают на всех широтах и на различных глубинах — от 0 до 7000 м и глубже, максимальное разнообразие приурочено к верхней сублиторали. Моллюски освоили различные экологические ниши, они живут на поверхности грунта или внутри его, некоторые приспособились к существованию в толще пелагиали. По способу питания различают формы растительноядные, хищные и падальщики; одни моллюски активно собирают пищу и перетирают ее с помощью находящейся в глотке терки — *радулы*, другие фильтруют воду, улавливая из нее органические частицы, прежде всего различные микроорганизмы.

Моллюски — животные раздельнополые, иногда гермафродиты. Из яйца развивается личинка трохофорного типа либо типа парусника-велигера, у значительного числа представителей развитие прямое. Для трохофорной личинки характерно наличие пояса и венчика ресничек, с помощью которых она парит в толще воды. Моллюски, вероятно, возникли в докембрии. Их предками были скорее всего кольчатые черви, о чем свидетельствуют сходные черты в строении кольчатых червей и низших моллюсков, у которых сохраняется метамериальность в строении внутренних органов. Не менее существенным доказательством является единый тип эмбрионального развития (трохофора), а также строение нервной системы, состоящей из парных ганглиев и перемычек между ними.

На основании строения внутренних органов моллюски, имеющие раковину, подразделяются на несколько классов: Loricata ($\epsilon_3 - Q$), Monoplacophora ($\epsilon - Q_1$), Gastropoda ($\epsilon - Q$), Xeniconchia ($C - P_1$), Scaphopoda ($O - Q$), Bivalvia ($\epsilon - Q$), Cephalopoda ($\epsilon - Q$), Tentaculita ($S - D$), Hyolitha ($\epsilon - P$).

Класс Панцирные, или Хитоны. Loricata

(лат. *loricatus* — одетый в панцирь)

Это небольшой по объему класс моллюсков, насчитывающий около 1000 видов. Двусторонне-симметричное мягкое тело состоит из обособленной полукруглой головы, внутренностного мешка и широкой подошвообразной ноги. Дыхание осуществляется с помощью многочисленных парных жабр, что отражает метамериальность в расположении некоторых органов, свойственную низшим моллюскам. Сверху мягкое тело защищено панцирем. Панцирь хитонов состоит из восьми подвижно сочлененных гладких или орнаментированных пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга (рис. 134). В случае опасности хитоны могут сворачиваться, защищая брюшную сторону. Обычные размеры хитонов менее 5 см, редко они достигают 20—30 см. В каменноугольный период существовали очень крупные формы — до 1—2 м в длину.

Хитоны являются эвригалинными формами, способными переносить значительные понижения солености. Они обитают преимущест-

венно на мелководье, но могут встречаться до глубин 4000 м. Обычно животные присасываются подошвообразной ногой к скалам или валунам либо медленно передвигаются по поверхности грунта. Хитоны питаются водорослями или фораминиферами, реже губками.

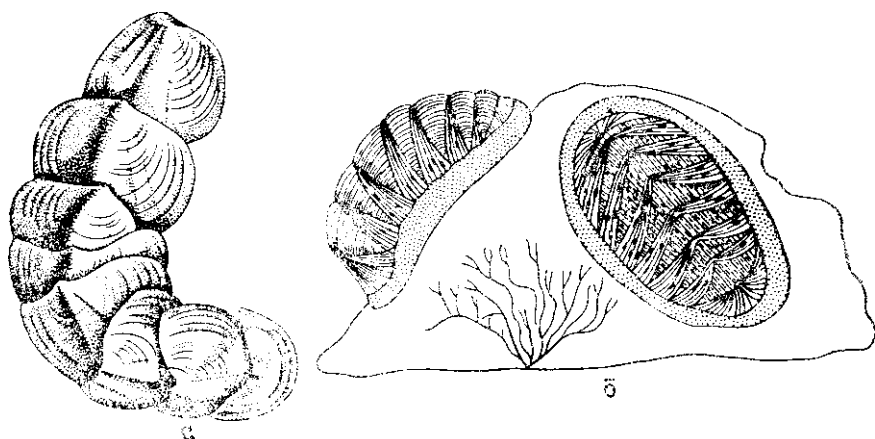


Рис. 134. Класс Loricata (C—Q)
а — *Helminthochiton* (C); б — современные представители рода «*Chiton*»



Рис. 135. Класс Моноплакофора (C—Q)
а — *Neopilina* (Q); б, в — *Triblidium* (C—S): б — раковина изнутри, в — раковина снаружи. М — отпечатки мускулов

В ископаемом состоянии панцирные моллюски известны с позднего кембрия. Современные виды на территории СССР обитают в Черном море, северных и дальневосточных морях.

Класс Моноплакофоры. Моноплакофора

(греч. *monos* — один; *plax* — пластинка; *phoros* — несущий)

Небольшой по объему класс моллюсков, ограниченный до недавнего времени только ископаемыми формами и относившийся ранее к классу брюхоногих моллюсков. Первая находка современной моноплакофоры была сделана в начале 50-х годов около берегов Мексики на

глубине 3500 м. В расположении внутренних органов (жабр, мускулов и т. д.) наблюдается метамерность, которая свидетельствует о том, что моноплакофоры являются примитивными моллюсками и их следует рассматривать в качестве самостоятельного класса, а не включать в состав брюхоногих моллюсков.

Раковина моноплакофор колпачковидная с различно расположенной макушкой, нередко смещенной и загнутой вперед (рис. 135). Округлое или овальное устье соответствует брюшной стороне раковины. Наружная поверхность гладкая, иногда несет концентрические складки и морщины, реже присутствуют радиальные ребра. На внутренней поверхности наблюдается от двух до восьми пар отпечатков мускулов.

Кембрий — современность; современные представители известны только за пределами СССР.

Класс Брюхоногие моллюски. *Gastropoda*

(греч. *gaster* — желудок; *pous*, род. п. *podos* — нога)

Класс Gastropoda
Подкласс Prosobranchia
Подкласс Opisthobranchia
Подкласс Pulmonala

Общая характеристика. Брюхоногие моллюски являются наиболее многочисленным классом, насчитывающим более половины всех моллюсков. На их долю приходится около 100 тысяч современных и ископаемых видов. Гастроподы обитают в водной и наземной среде. Большинство гастропод имеет раковину различной формы, у меньшинства она отсутствует (голожаберные, голые слизни и др.). Размеры раковин изменяются от 0,1—0,2 мм до 20—30 см, максимально до 70 см; средние размеры составляют 2—5 см. Брюхоногие известны с кембрия до настоящего времени.

У гастропод имеется хорошо обособленная голова с органами чувств, нога и туловище. У низших гастропод нога и туловище не всегда четко разграничиваются. В отличие от других классов моллюсков гастроподы не обладают двусторонней симметрией. Асимметричное расположение внутренних органов нередко сопровождается редукцией парных органов мантийного комплекса (рис. 136). Туловище спиральнозавитых гастропод длинное червеобразное, занимающее всю полость раковины.

Голова снабжена глазами и несет 1—2 пары щупалец. Для измельчения и перетирания пищи во рту имеется радула, представляющая собой своеобразную терку, снабженную несколькими рядами зубчиков. Активный образ жизни гастропод обусловил хорошее развитие нервной системы и органов чувств, сконцентрированных на переднем конце в так называемом головном отделе. На нижней брюшной стороне животного находится широкая мускулистая подошвообразная нога брюхоногих, которая служит для ползания. Видоизмененная, преобразованная в плавники нога крылоногих гастропод приспособлена для парения в толще воды. У многих гастропод имеется крышечка, располагающаяся на задней части ноги. Форма и строение крышечек изменчивы. По химическому составу среди них имеются известковые и роговые. Втягивание ноги внутрь раковины сопровождается закрыванием устья крышечкой.

Форма раковин гастропод различна: колпачковидная, спиральнозавитая или неправильно-клубкообразная. Наибольшие вариации наблюдаются среди спиральнозавитых раковин, у которых прослеживаются все переходные формы от спирально-плоскостного через спирально-конический к спирально-винтовому (башенковидному) типу.

Разнообразие спиральнозавитых гастропод определяется также скоростью возрастания оборотов, соотношением высоты раковины, высоты завитка (высота раковины минус последний оборот) и высоты последнего оборота, формой устья, особенностями внутреннего строения

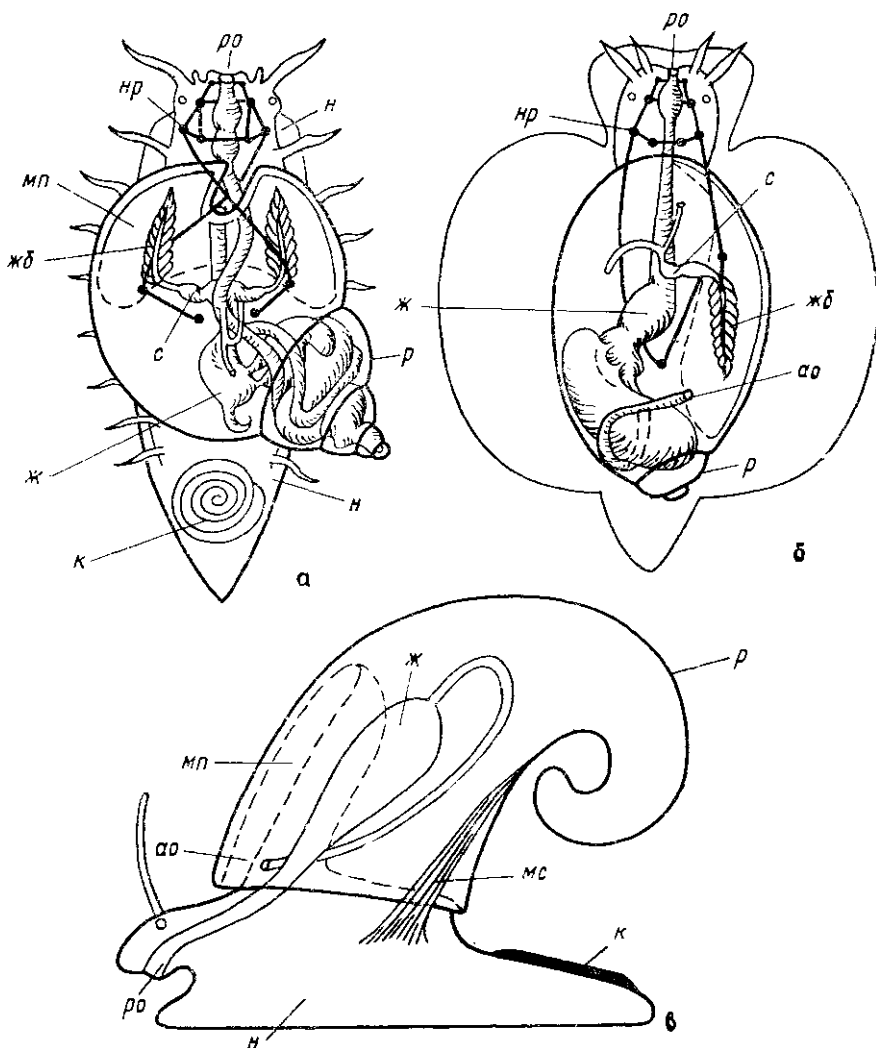


Рис. 136. Схема строения гастропод
а — переднежаберных; б — заднежаберных (отряд Ртегорода); в — схематический продольный разрез. ао — анальное отверстие, ж — желудок, жб — жабры, к — крышечка, мл — мантийная полость, мс — мускулы, н — нога, нр — нервные узлы, р — раковина, ро — ротовое отверстие, с — сердце

и исключительно изменчивой скульптурой (рис. 137). Кроме того, среди гастропод встречаются раковины колпачковидные или крышечные, ушкообразные (неотчетливо спиральнозавитые), а также неправильные, червеобразные.

Связь животного с внешней средой осуществляется через устье. Устье бывает голостомное или сифностомное. Голостомное, или цельное, устье обычно имеет округленную или округленно-угловатую

форму, иногда наблюдается анальный мантийный вырез, по мере за-
растания которого образуется мантийная полоска. Сифоностомное, или
нецельное, устье осложнено сифональным вырезом или каналом для
вводного сифона, значительно реже присутствует парietальный ка-
нал, в котором располагается выводной сифон.

Среди спирально-конических и спирально-винтовых раковин пре-
обладают раковины правозавитые. Чтобы определить направление за-
вивания, необходимо ориентировать раковину макушкой вверх, а
устьем к себе. Если устье ракови-
ны располагается справа от оси, то
раковина *правозавитая*, если слева
от оси — *левозавитая*. При взгляде
на раковину сверху со стороны
макушки у правозавитых раковин
обороты закручены по часовой
стрелке, а у левозавитых — наобо-
рот. Левозавитые раковины встре-
чаются значительно реже.

**Образ жизни и условия сущест-
вования.** Гастроподы живут не
только в водной среде, но и на су-
ше. Это, естественно, отражается на

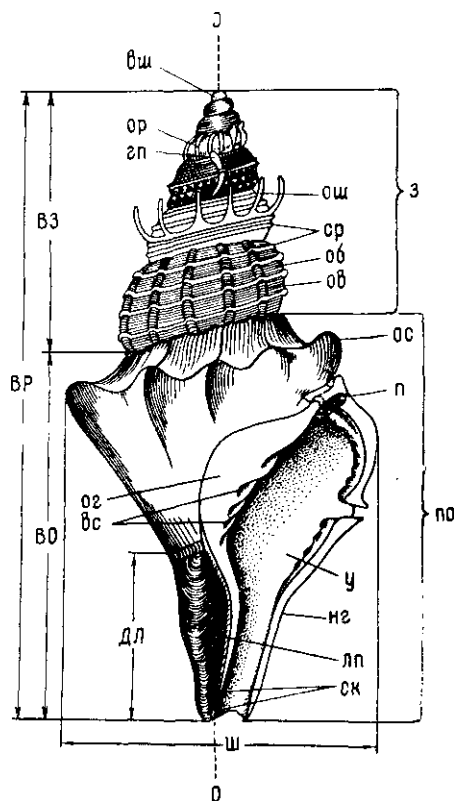


Рис. 137. Схема строения спирально-вин-
товой раковины гастропод

ВЗ — высота завитка, ВО — высота по-
следнего оборота, ВР — высота раковины,
ос — внутренние складки, вш — вершина
раковины, гп — гребневидные пластины,
ДЛ — длина сифонального канала, з —
завиток, лп — ложный пупок, нг — на-
ружная губа, о — ось навивания, об —
осевые борозды, ов — осевые валики,
вздутия, ог — отворот внутренней губы,
ор — осевые ребра, ос — осевые бугорки
на перегибе — киле, ош — осевые шишки,
п — парietальный канал, по — послед-
ний оборот, ск — сифональный канал,
ср — спиральные ребра, у — устье, Ш —
ширина раковины

строении органов дыхания. У большинства водных форм для дыхания
служат жабры. У наземных форм дыхание осуществляется с помощью
легких, представляющих обособленное пространство мантийной поло-
сти, которое пронизано кровеносными сосудами. Гастроподы, сущест-
вующие в водной среде, приспособились к жизни во всех типах водо-
емов — от пресных до нормально-соленых; в морских бассейнах они
встречаются на глубинах до 5000 м. Большинство гастропод обитают
на дне, сравнительно немногие перешли к планктонному образу жиз-
ни (рис. 138). Разнообразен и способ питания брюхоногих моллюсков.
Среди них имеются формы хищные и растительноядные, очень немно-
гие приспособились к паразитическому образу жизни.

Гастроподы размножаются половым путем, наряду с раздельно-
полыми формами среди них имеются и гермафродиты; для некоторых
родов характерно живорождение.

Принципы классификации и систематика. В настоящее время
наиболее принято деление гастропод на три подкласса: переднежа-

берные, заднежаберные и легочные. Это деление основано на строении и взаимном расположении органов дыхания и кровеносной системы. Имеются и другие системы.

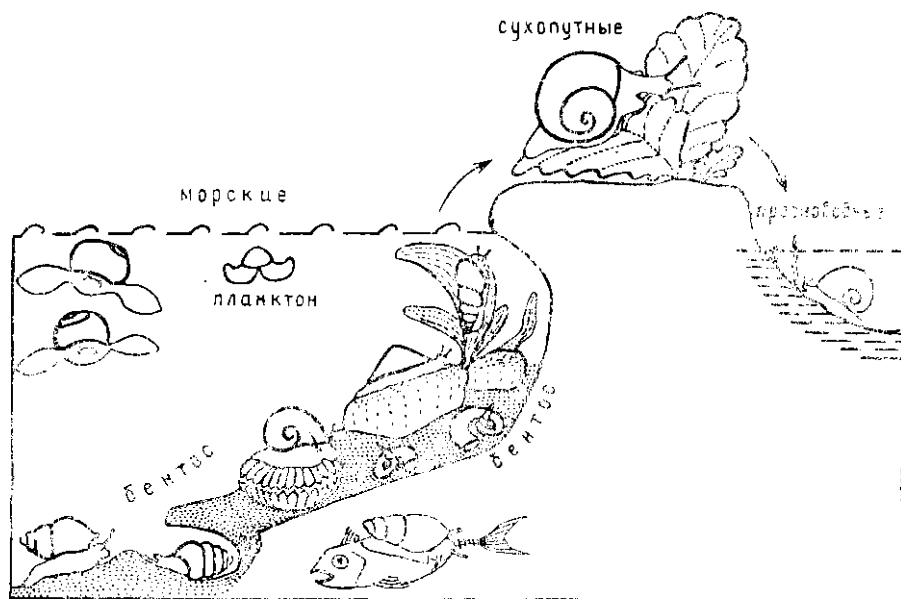


Рис. 138. Образ жизни гастропод

Геологическая история и геологическое значение. Гастроподы появились в кембрии, причем первоначально возникли переднежаберные, а с карбона существуют заднежаберные и легочные. Максимальный расцвет брюхоногих моллюсков приходится на кайнозой. Скопления гастропод могут образовывать ракушечники, а своеобразные заднежаберные крылоногие гастроподы (отряд Pteropoda), приспособившиеся к парению в толще воды, входят в состав птероподовых илов, дающих в ископаемом состоянии птероподовые известняки.

ПОДКЛАСС ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫЕ. PROSOBRANCHIA (греч. *pros* — передний; *branchia* — жабры)

Подкласс *Prosobranchia*
Отряд *Archaeogastropoda*
Отряд *Mesogastropoda*
Отряд *Neogastropoda*

Общая характеристика. Переднежаберные брюхоногие моллюски составляют наиболее многочисленный и разнообразный подкласс, все представители которого имеют раковину. У примитивных форм внутренние органы (жабры, предсердия, почки, половые железы) парные; у более высокоорганизованных — наблюдается редукция правой половины органов и сохраняется лишь левая. Нервные стволы перекрещены. Название подкласса обусловлено тем, что жабры располагаются впереди сердца. Раковина различной формы: от колпачковидной до спиральнозавитой, иногда червеобразная.

Переднежаберные гастроподы являются преимущественно обитателями морей; значительно реже они встречаются в пресноводных бассейнах и на суше. Среди переднежаберных гастропод имеются рас-

тительноядные и хищные, раздельнополые и гермафродиты, развитие сопровождается личиночной стадией, но есть и живородящие.

Принципы классификации и систематика. Разделение переднежаберных гастропод на отряды, так же как и выделение более высоких таксонов, является предметом обсуждения. Многие палеонтологи и биологи принимают этот подкласс в составе трех отрядов: *Archaeogastropoda*, *Mesogastropoda* и *Neogastropoda*, отличия между которыми основаны преимущественно на строении внутренних органов.

Отряд *Archaeogastropoda* (греч. *archaios* — древний) объединяет наиболее примитивные формы, у которых встречаются различные типы раковин: колпачковидные, спирально-плоскостные, спирально-конические (рис. 139). Устье цельное, нередко с мантийной щелью и соответственно с мантийной полоской. Кембрий — современность.

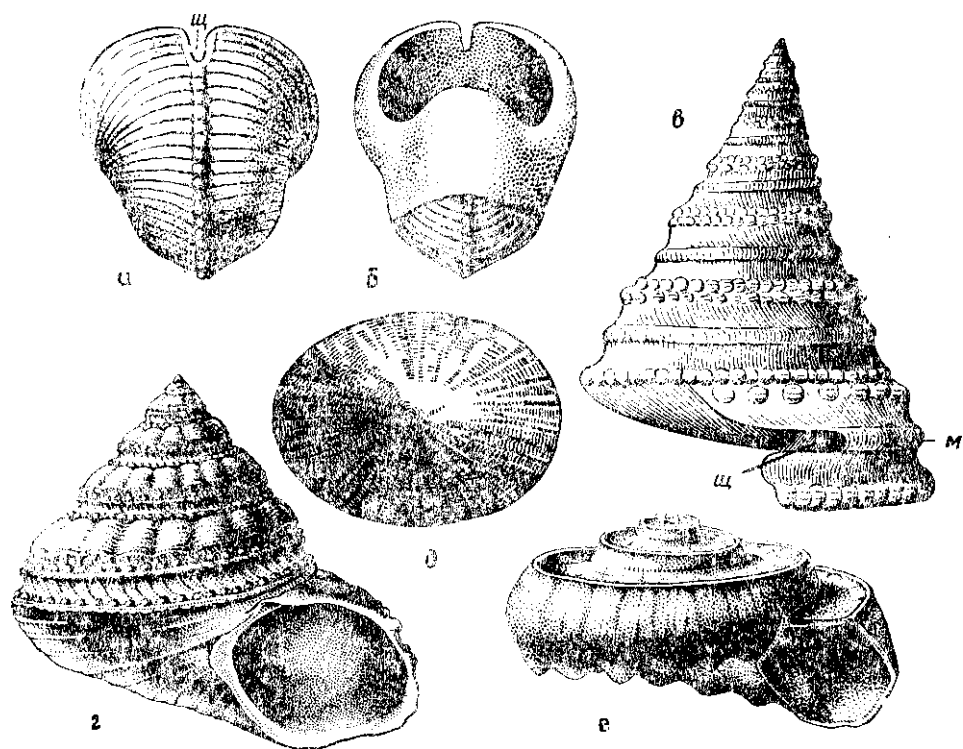


Рис. 139. Отряд *Archaeogastropoda* (Є—Q)
а, б — *Bellerophon* (S—T); в — *Pleurotomaria* (T—K₁); г — *Gibbula* (N₁); д — *Patella* (K₂—Q); е — *Euomphalus* (S—P₁). м — мантийная полоска, щ — мантийная щель

Отряд *Mesogastropoda* (греч. *mesos* — средний) включает формы, имеющие раковину спирально-плоскостную, чаще спирально-коническую или спирально-винтовую, редко колпачковидную (рис. 140, 141). К этому отряду относятся специализированные гастроподы с червеобразной раковиной, которые перешли от активного образа жизни, столь характерного для класса в целом, к сидячему пассивному. На ранней стадии сохраняется расположение оборотов по башенковидной спирали, а затем раковина раскручивается и внешне напоминает известко-

вые трубки червей. Конвергентное сходство раковины рода *Vermetus* (см. рис. 140) и известковых трубок рода *Serpula* (см. рис. 114, б) не распространяется на строение стенки: у червей кристаллы кальцита располагаются дуговидно, а у гастропод — радиально.

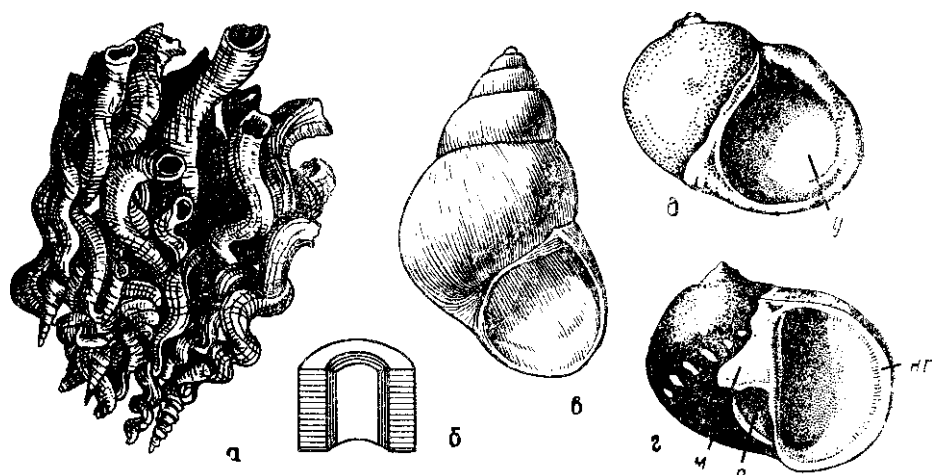


Рис. 140. Червеобразные и конические мезогастроподы (О—Q)
а, б — *Vermetus* (K₂—Q): а — внешний вид, б — схема расположения кристаллов;
в — *Viviparus* (J₂—Q); г — *Natica* (P—Q); д — *Ampullina* (J—N₁). м — мозолевидное утолщение, нг — наружная губа, п — пупок, у — устье

К мезогастроподам относится своеобразная группа — неринеиды, для которых характерна высокая башенковидная раковина с постепенно нарастающими оборотами и, главное, имеющими внутренние спиральные складки (см. рис. 141). Раковина неринеид гладкая или различно скульптурированная. Обороты соприкасаются внутри, образуя сплошной столбик, или не соприкасаются, в результате чего остается свободное пространство, протягивающееся от начальных оборотов, — пупок. Поперечное сечение оборотов резко сокращено за счет внутренних выступов, имеющих различную форму и размеры, протягивающихся внутри раковины и получивших название *внутренние спиральные складки*. Число их изменяется от трех до пяти, реже до семи. Неринеиды вели ползающий образ жизни, обитая преимущественно в рифах или недалеко от них. Некоторые мезогастроподы наряду с легочными приспособились к жизни в пресноводных бассейнах и на суше. Ордовик — современность.

Отряд *Neogastropoda* (греч. *neos* — новый) включает хищные формы, имеющие спирально-конические или спирально-винтовые типы раковин и хорошо развитый сифональный канал (рис. 142). Среди них и знакомая многим Рарапа — хищный моллюск, наносящий большой вред двустворкам. Мел — современность.

Геологическая история и геологическое значение. Переднежаберные гастроподы появились в кембрии. Их предками, видимо, были моноплакофоры, хотя не исключено наличие единого предка, от которого возникли и гастроподы и моноплакофоры. Развитие переднежаберных шло от археогастропод, известных уже в кембрии, через мезогастропод, появившихся в ордовике и давших в свою очередь в конце мезозоя (в мелу) начало неогастроподам. Расцвет переднежаберных гастропод приходится на кайнозой.

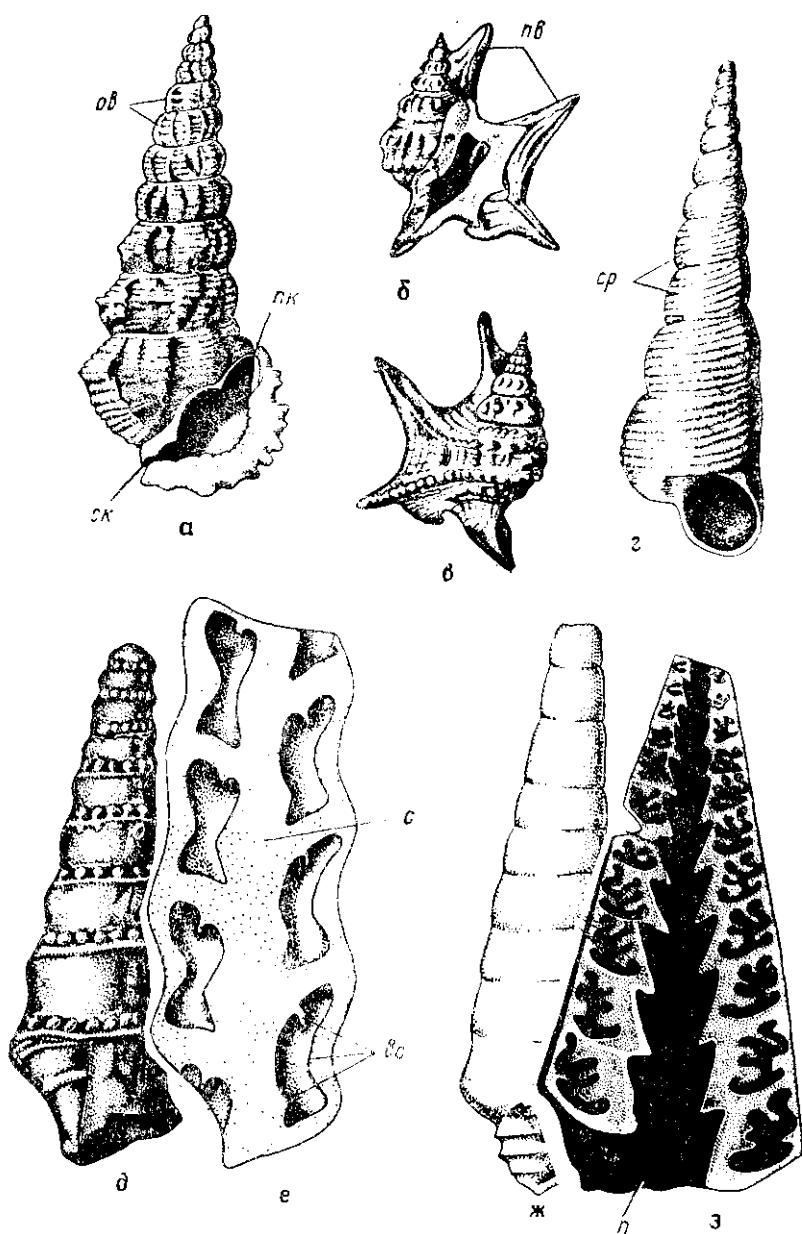


Рис. 141. Спирально-винтовые мезогастроподы (О—Q)
а — *Cerithium* (K₂—Q); б, в — *Aporrhais* (K—Q); г — *Turritella* (J?, K—Q); д, е — *Nerinea* (J—K); ж, з — *Ptygmatis* (J₂—K₁). ос — внутренние спиральные складки, ов — осевые валики п — пупок, пв — пальцевидные выросты, пк — парietальный канал, с — столбик, ск — сифональный канал, сп — спиральные ребра

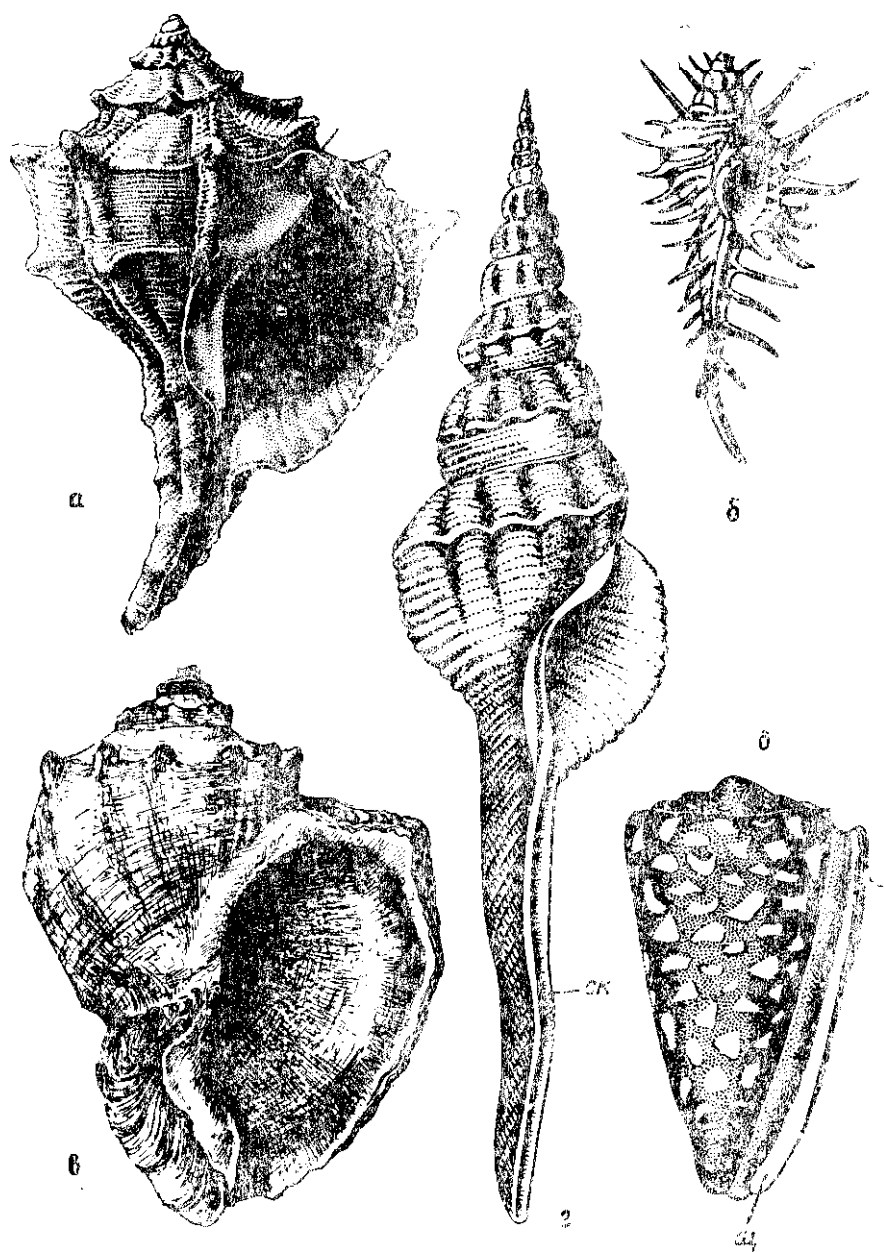


Рис. 142. Отряд Neogastropoda (К—Q)
а, б — Murex (P — Q); в — Rapa (P₃?, N—Q); г — Fusinus (K₂—Q); д — Conus (K?, P₂—Q). ск — сифональный канал, щ — щелевидное устье

ПОДКЛАСС ЗАДНЕЖАБЕРНЫЕ. OPISTHOBRANCHIA
(греч. *opisthen* — задний, сзади; *branchia* — жабры)

Общая характеристика. Заднежаберным гастроподам присущи специфические черты, позволяющие четко отграничить этот подкласс от переднежаберных. У многих представителей этого подкласса частично или полностью редуцируется раковина, иногда раковина или ее рудименты располагаются внутри мантии. Форма раковины преимущест-

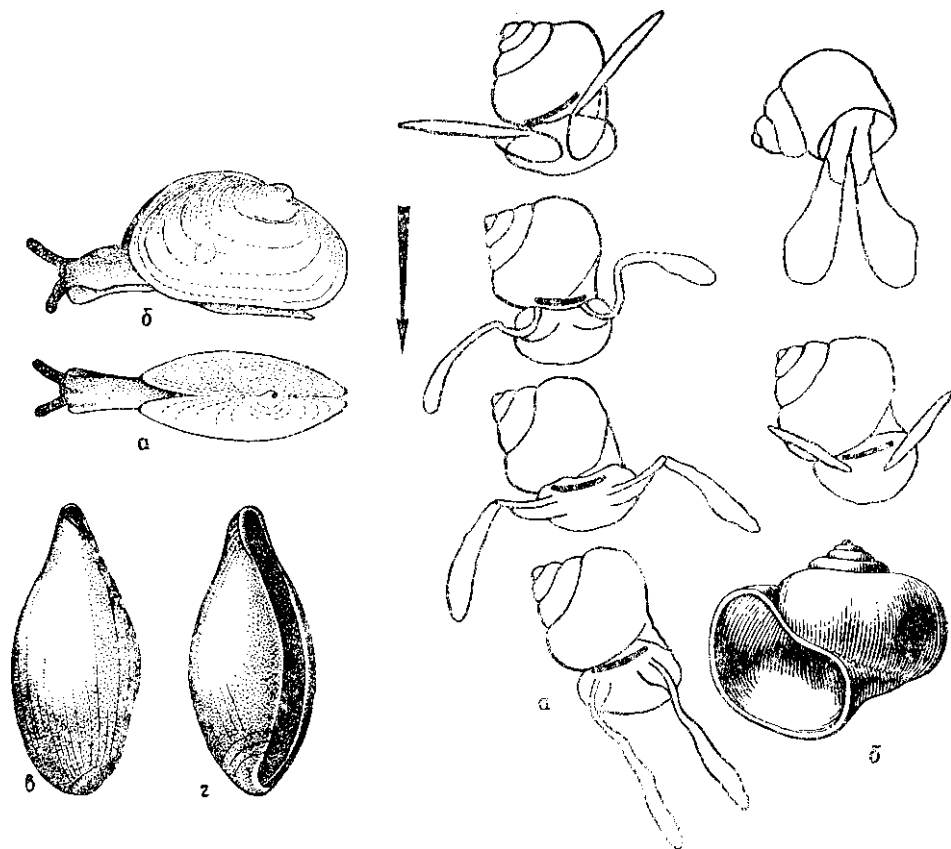


Рис. 143. Подкласс заднежаберные (С—Q)
а, б — *Berthelinia* (P₂—Q), сильно увел.; в, г — *Actaeonella* (K_{1a1}—K₂)

Рис. 144. Отряд Pteropoda (P—Q)
а, б — *Spiratella* (N—Q): а — схема положения «крыльев» *Spiratella retroversa* при вертикальных движениях вверх и вниз, б — внешний вид. Сильно увел.

венно спирально-коническая с цельным устьем, право- или левозавитая, иногда блюдцевидная, в исключительных случаях двустворчатая со спиральной начальной частью (рис. 143). В расположении внутренних органов симметрия отсутствует, хотя у некоторых форм имеется возврат к двусторонней симметрии, проявляющейся в общей форме тела. Сохраняется лишь одно предсердие, позади которого располагается одна жабра, что и определило название подкласса — заднежаберные. У некоторых безраковинных форм вместо первичных жабр возникают вторичные, представляющие собой различно окрашенные

кожные выросты (голожаберные). Все заднежаберные — гермафродиты, обитающие почти исключительно в морской среде.

Принципы классификации и систематика. Разделение подкласса заднежаберных гастропод на отряды основано как на строении внутренних органов, так и на наличии или отсутствии раковины. Четко обособляется отряд голожаберных моллюсков, у которых отсутствует раковина, возникают многочисленные причудливо окрашенные вторичные жабры и животное приобретает двустороннюю симметрию. Голожаберные живут на дне водоемов или в пелагиали. Любопытно, что во вторичных жабрах у них могут располагаться стрекательные клетки, которые они приобрели, поедая книдарий. Незрелые стрекательные клетки не перевариваются, а созревают в теле улитки и перемещаются к окочаниям вторичных жабр.

В ископаемом состоянии известны два отряда, имеющие раковину: покрытожаберные (*Tectibranchia*) и крылоногие (*Pteropoda*).

Отряд *Tectibranchia* (лат. *tectum* — кровля; греч. *branchia* — жабры) объединяет формы, у которых имеется обычно гладкая, в различной степени объемлющая раковина (см. рис. 143). Нередко раковина в значительной степени редуцирована. Карбон — современность.

Отряд *Pteropoda* (греч. *pteron* — крыло; *pous*, род. п. *podos* — нога) включает заднежаберных гастропод, у которых нога преобразована в два плавника, что позволило им перейти к планктонному образу жизни (рис. 144). Раковина маленькая, спирально-коническая, правили левозавитая, нередко отсутствует. Палеоген — современность.

Образ жизни и условия существования. Заднежаберные гастроподы ведут бентосный или планктонный образ жизни. Среди них есть и хищные, и растительноядные формы. Подавляющее большинство обитает только в морях, лишь единичные виды приспособились к существованию в пресных водоемах (например, в оз. Байкал).

Породообразующая роль. Заднежаберные гастроподы отряда *Pteropoda* ведут пелагический образ жизни. После смерти раковины оседают на дно и входят в состав известковых илов, которые в процессе диагенеза переходят в известняки, получившие название *птероподовых*.

Геологическая история и геологическое значение. Заднежаберные гастроподы отделились в карбоне от переднежаберных (отряд *Tectibranchia*), значительно позднее (с палеогена) возникли крылоногие гастроподы, перешедшие к планктонному образу жизни. Голожаберные брюхоногие в ископаемом состоянии не известны.

ПОДКЛАСС ЛЕГОЧНЫЕ. PULMONATA

(лат. *pulmo*, род. п. *pulmonis* — легкое)

Общая характеристика. Основным признаком легочных гастропод является строение органов дыхания. Именно у них функция дыхания осуществляется с помощью легких, представляющих собой обособленное пространство мантийной полости. Возникновение легких вместо жабр обусловлено выходом значительной части гастропод на сушу. Многие из них сохранили при этом раковину, но имеются и голые слизни. Некоторые легочные гастроподы перешли к жизни в пресных водоемах, и лишь незначительное число вернулось к жизни в морской среде. Все легочные — гермафродиты, обычно живородящие. Раковина легочных гастропод преимущественно гладкая, ее форма изменяется от колпачковидной до спирально-плоскостной, спирально-конической и спирально-винтовой (рис. 145). Иногда раковина левозавитая.

Образ жизни и условия существования. Большинство легочных гастропод являются растительноядными организмами, существующими в пресных бассейнах и на суше; некоторые из них хищники и совсем немногие приспособились к паразитическому образу жизни.

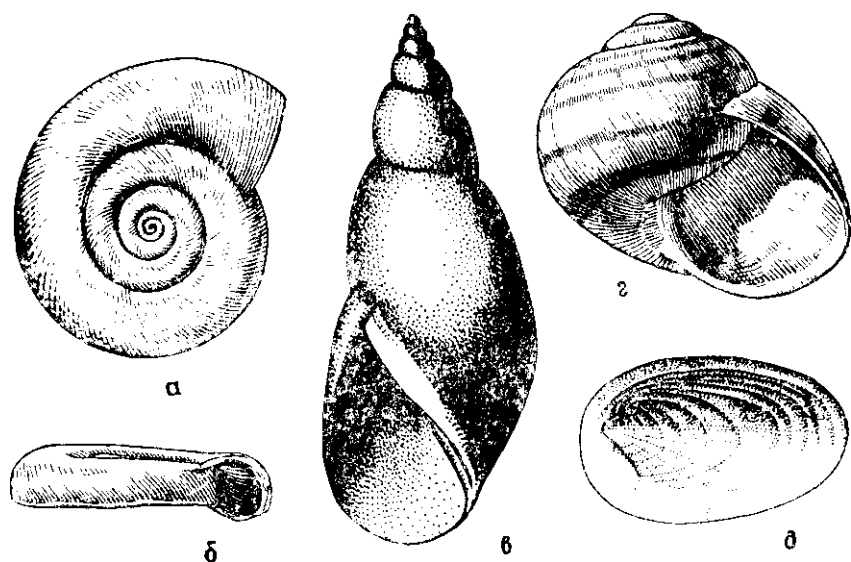


Рис. 145. Подкласс легочные (С—Q)

а, б — *Planorbis* (K₂—Q): а — вид сверху, б — вид со стороны устья; в — *Helix* (J—Q), левозавитая раковина; г — *Ampylus* (K₂—Q), вид сверху

Геологическая история. Легочные — потомки переднежаберных гастропод, которые благодаря легочному дыханию смогли освоить сушу.

Геологическое значение. Легочные известны с карбона до настоящего времени, их расцвет приурочен к мезокайнозой.

Класс Ксеноконхии. Xeniconchia

(греч. *xenos* — чужеродный; *concha* — раковина)

Это небольшой по объему вымерший класс своеобразных моллюсков, имевших высококоническую раковину с отверстием на расширенном конце (рис. 146). Ксеноконхии имеют размеры 5—6 см, редко 10 см. Раковина известковая с трехслойной стенкой, подобной стенке головоногих моллюсков. Поперечное сечение округлое. В примакушечной части имеется валик, которому на ядре соответствует пережим. Валик, видимо, служил для прикрепления мускулату-

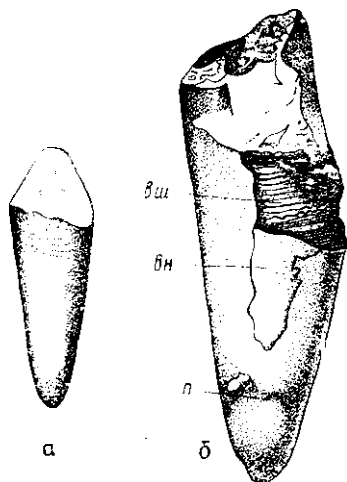


Рис. 146. Класс ксеноконхии (С—P₁)

а — *Toxostrophora* (С—P₁), внешний вид раковины; б — *Pseudotoxostoma* (P₁), внешний вид ядра с частично сохранившимся внутренним (вн) и внешним слоем раковины (вн); в примакушечной части ядра — пережим (п)

ры, удерживавшей тело животного в раковине. Наружная поверхность раковины несет поперечные струйки. На вершине может наблюдаться рубчик. Внутренние перегородки отсутствуют.

Систематический ранг ксеноконхий в настоящее время не определен точно. Несомненно, что они представляли обособленную группу, видимо, близкую брюхоногим, моноплакофорам и лопатоногим. Карбон — ранняя пермь.

Класс Лопатоногие. Scaphopoda

(греч. *scaphis* — лопата; *pous*, род. п. *podos* — нога)

К классу лопатоногих моллюсков относится небольшая группа морских организмов, обладающих двусторонне-симметричной раковиной. Раковина несколько согнутая, слабо расширяющаяся к переднему концу и имеющая зияние на переднем и заднем концах (рис. 147). У некото-

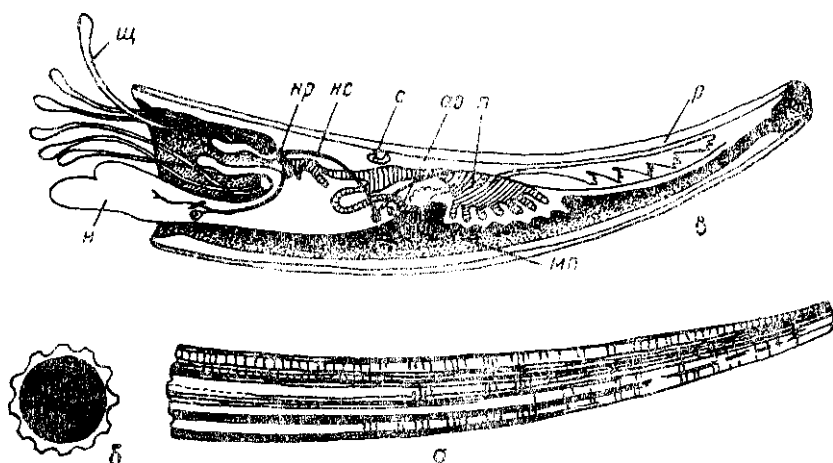


Рис. 147. Класс лопатоногие (О—Q)
а—в — Dentalium (Т—Q): а — внешний вид, б — поперечное сечение, в — схема внутреннего строения. ао — анальное отверстие, мп — мантийная полость, н — нога, нр — нервные узлы, нс — нервные стволы, п — печень, р — раковина, с — сердце, щ — щупальца

рых форм в передней трети раковины наблюдается бочонкообразное расширение. Размеры лопатоногих невелики — от 1—2 до 15 см. Поверхность раковины гладкая или продольно-ребристая. Головной отдел несет многочисленные приротовые щупальца, которые служат для собирания пищи. Пищей лопатоногих являются преимущественно фораминиферы и остракоды. Животное зарывается в мягкие грунты с помощью удлиненной языковидной (лопатовидной) ноги, которая располагается на переднем конце животного; иногда нога в значительной степени редуцируется. При этом скафоподы выставляли наружу заостренный конец раковины, через который в мантийную полость поступала вода для газообмена. В противоположность другим классам моллюсков у них отсутствовали специальные органы дыхания — жабры. Скафоподы известны с ордовика; в современных морях они приурочены к сублиторали и верхней половине батiali.

Класс Двустворчатые моллюски. *Bivalvia*

(греч. *bi* — два; *valva* — створка)

Класс *Bivalvia*
 Отряд *Cryptodonta*
 Отряд *Taxodonta*
 Отряд *Dysodonta*
 Отряд *Schizodonta*
 Отряд *Heterodonta*
 Отряд *Desmodonta*
 Отряд *Pachyodonta*

Общая характеристика. Двустворчатые моллюски — обычные обитатели морских, солоноватоводных и пресных водоемов. По численности они резко уступают гастроподам и в отличие от последних являются животными двусторонне-симметричными. Для данного класса независимо были предложено четыре названия, отражающие основные признаки этих животных. Три из них основаны на особенностях строения мягкого тела (*Acerphala* — безголовые, *Pelecuroda* — топоронogie, *Lamellibranchiata* — пластинчатожаберные), а четвертое — на числе створок раковины (*Bivalvia* — двустворчатые).

Естественно, что для палеонтологов более предпочтительно последнее название. Двустворки известны с кембрия и существуют поныне. В настоящее время известно около 20 000 видов, минимальные размеры раковин меньше 1 см, а максимальные достигают 1,5 м.

Створки могут быть равны или неравны друг другу; их форма изменяется весьма значительно: от округлой, овальной, округленно-треугольной, округленно-четырёхугольной до удлинённой ножевидной с одной стороны и высокой конической — с другой. Створки полностью или не полностью закрывают мягкое тело и служат для него защитой.

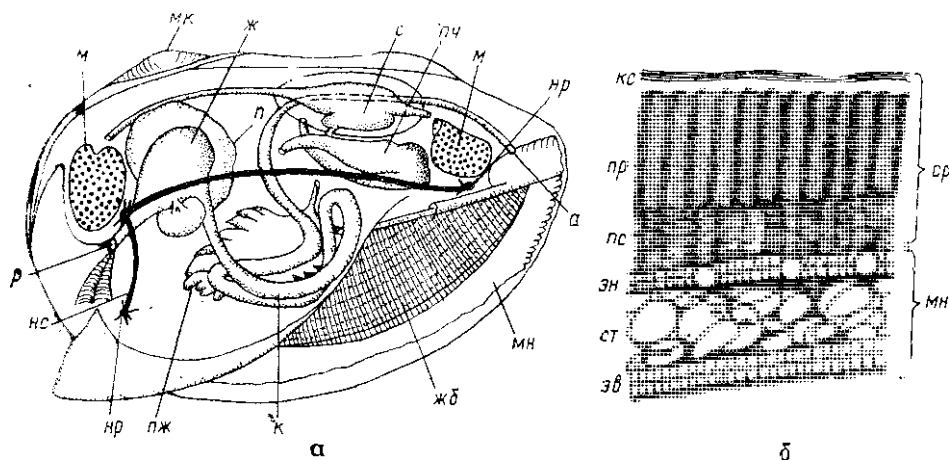


Рис. 148. Схема внутреннего строения (а) и строение мантии и стенки раковины двустворчатого моллюска (б)

а — анальное отверстие, *ж* — желудок, *жб* — жабры, *к* — кишечник, *кс* — паружный (конхиолиновый) слой, *м* — мускул, *мк* — макушка, *мн* — мантия, *нр* — нервный узел, *нс* — нервный ствол, *п* — печень, *пж* — половая железа (гонада), *пр* — призматический (фарфоровидный) слой, *пс* — пластинчатый (перламутровый) слой, *пч* — почка, *р* — ротовое отверстие, *с* — сердце, *ср* — стенка раковины, *ст* — соединительная ткань мантии, *эв* — внутренний и *эн* — наружный эпителий мантии

Все внутренние органы заключены в мантию, разделенную на две равные или неравные лопасти. Пищеварительная система двустворок начинается ротовым отверстием, расположенным на переднем конце животного (рис. 148). Питание этих моллюсков осуществляется пассивным способом: пища поступает вместе с током воды. Фильтрация воды создается с помощью ресничного механизма жабр при участии

сортирующего механизма ротовых лопастей. Рот не снабжен радулой для перетирания пищи, и поэтому двустворки (за небольшим исключением) могут питаться лишь органическим детритом и различными микроорганизмами. За желудком следует очень длинный кишечник, образующий заходящую в ногу петлю и заканчивающийся на заднем конце анальным отверстием. Таким образом, двустворки, подобно губкам и археоциатам, являются биофильтраторами. Так, мидии, живущие на 1 м² дна, фильтруют за сутки около 280 м³ воды; одна устрица за 1 ч фильтрует до 10 л воды.

Кровеносная система представлена сердцем с двумя предсердиями и кровеносными сосудами. Выделение осуществляется с помощью пары почек или нефридиев. Половые продукты образуются в двух половых железах. В передней части тела располагается нога клиновидной формы, что определяет одно из четырех имеющихся названий: *Pelecypoda* — топоронogie. Головной отдел не обособлен (*Acerphala* — безголовые); нервная система состоит из трех пар нервных узлов — ганглиев, один из которых находится в ноге, и нервных стволов, протягивающихся между ними. Органы чувств двустворок (осязание, обоняние, равновесие и др.) в противоположность другим моллюскам развиты значительно слабее. Заслуживают упоминания многочисленные (до 100) глазки, имеющие различное строение и местоположение (иногда, например у гребешков, их называют мантийные глаза, так как они располагаются вдоль краев мантии). Дыхание осуществляется двумя парами жабр, что определило название *Lamellibranchiata* — пластинчатожаберные. Однако настоящие пластинчатые жабры наблюдаются лишь у одной группы, что показано на рис. 149.

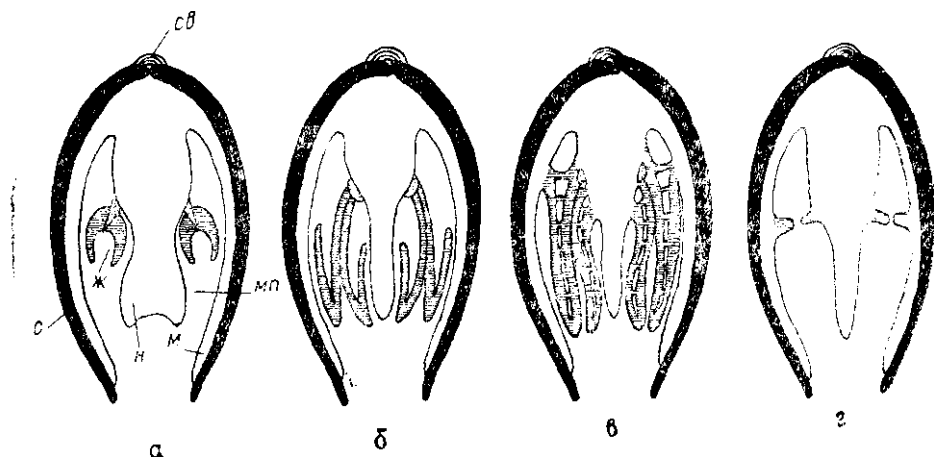


Рис. 149. Схема строения жабр двустворчатых моллюсков
а — двоякоперистые; б — нитевидные; в — пластинчатые; г — септальные, преобразованные в мускульную перегородку. ж — жабры, м — мантия, мп — мантийная полость, н — нога, с — створка, св — связка (по Догелю, 1981)

Как говорилось выше, внутренние органы двустворок заключены снаружи в две лопасти мантии. Мантия выделяет раковину, состоящую из трех слоев. Наружный органический (коихиолиновый) слой предохраняет два внутренних (призматический и пластинчатый) известковых слоя от разъедания. На заднем конце лопасти мантии могут полностью или частично срастаться, иногда образуя различной длины

вводной (нижний) и выводной (верхний) сифоны. Через вводной (жаберный или дыхательный) сифон вода поступает к жабрам и далее к ротовому отверстию. Анальное отверстие располагается недалеко от выводного, или анального, сифона, через который выходит и вода из мантийной полости.

На верхнем краю створки располагается макушка — первичная часть створки, от которой начался ее рост. Макушка, четко фиксирующаяся по линиям нарастания, может быть центральной или в различной степени смещенной (чаще к переднему, реже к заднему краю створки). При центральном положении макушки створка является равносторонней, при смещенном — неравносторонней. Макушки могут быть в различной степени обособлены, иногда они клювовидно изгибаются или слабо наклоняются вперед; у некоторых форм присутствуют спирально свернутые или клювовидно изогнутые макушки. Большинство двустворчатых моллюсков имеют створки равных размеров (равносторчатая раковина), у меньшинства одна из створок значительно больше или меньше другой (неравносторчатая раковина). Края створок в случае опасности плотно смыкаются, надежно защищая тело животного. У зарывающихся и сверлящих форм, у которых развиты различной длины сифоны, последние не всегда могут быть втянуты в раковину, а поэтому не происходит полного смыкания створок. У таких форм раковина зияющая, она меньше, чем тело моллюска. В исключительных случаях у двустворок, сверлящих дерево, сохраняются реликты раковины (корабельный червь — *Teredo*). По форме створки бывают округлые, овальные, прямоугольные, конические и т. д.

Наружная поверхность раковины может нести разнообразную скульптуру в виде различно ориентированных ребер, складок, бугорков; иногда наблюдается перегиб, или киль, обычно протягивающийся от макушки к заднему концу створки. У некоторых, преимущественно зарывающихся двустворок, скульптура отсутствует, и у них видны только линии нарастания.

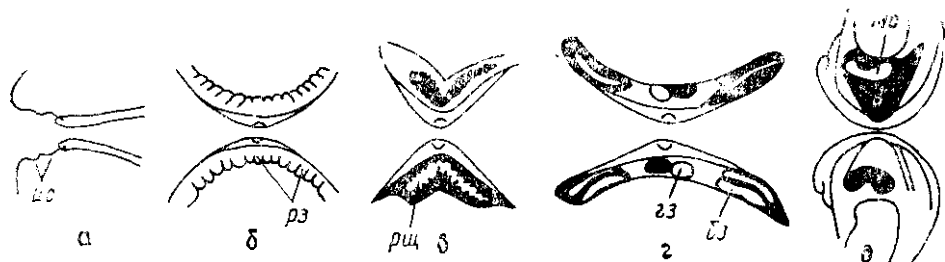


Рис. 150. Типы зубного аппарата двустворчатых моллюсков (зубы показаны белым, ямки для зубов — черным)
а — скрытозубый; б — рядозубый; в — расщепленнозубый; г — разносторонний; д — толсто-зубый (внизу даны правые створки, вверху — левые). бз — боковые зубы, гз — главный зуб, ис — изгибы смычного края, мс — массивный зуб, рз — ряд зубов, рщ — расщепленный зуб

На внутренней поверхности створок наблюдаются зубной аппарат, отпечатки мускулов и мантийная линия. Одним из наиболее важных признаков является строение *зубного аппарата*, или *замка* (рис. 150). Замок у двустворок представляет собой серию выступов и ямок, которые расположены под макушкой на *смычном крае* и служат для

плотного сочленения створок и фиксирования их в определенном положении по отношению друг к другу. У самых древних кембрийских двустворок под макушкой за счет изгиба смычного края образуются два отчетливых выступа — *скрытозубый тип*. Расположенные в ряд зубы сходного строения характерны для *рядозубого типа*. Наличие под макушкой коротких вертикальных главных (кардинальных) зубов и расположенных впереди и сзади макушки удлинённых параллельных смычному краю боковых (латеральных) зубов определяет зубной аппарат *разнозубого типа*. *Расщепленнозубый замок* отличается от предыдущего типа присутствием под макушкой массивного зуба, расходящегося книзу на две ветви, несущие поперечные насечки, способствующие более плотному смыканию створок. Своеобразный тип зубного аппарата в виде массивных конических или несколько изогнутых тупых выступов определяет замок *толстозубого типа*. У многих двустворок зубы отсутствуют, а иногда под макушкой развиваются выступы для поддержания внутренних органов либо размещения связки.

Мантийная линия представляет след прикрепления мантии к раковине. Она может быть цельной и располагаться параллельно краю раковины на некотором расстоянии от него. У двустворок, ведущих зарывающийся или сверлящий образ жизни и имеющих сифоны, мантийная линия на заднем конце раковины отступает вглубь и образует *мантийный синус*, или *мантийную бухту*. Глубина мантийного синуса коррелятивно связана с длиной сифонов, а значит, отражает глубину зарывания двустворки.

Раковина двустворчатых моллюсков может открываться и закрываться. Открывание, а точнее приоткрывание, раковины осуществляется с помощью эластичной связки, а закрывание — быстрое захлопывание створок — с помощью одного или двух мускулов. Таким образом, связка и мускулы действуют как антагонисты. Связка по положению и строению может быть нескольких типов. *Наружная связка* располагается под макушкой на треугольной площадке — *арее*. Внутренняя связка находится в желобке под макушкой или на специальной подставке на одной из створок, прикрепляясь другим концом изнутри к примакущей поверхности противоположной створки. Иногда наблюдается сочетание наружной и внутренней связки (*комбинированная связка*). В редких случаях на смычном крае имеются многочисленные вертикальные связочные ямки либо горизонтальные связочные борозды; связка последнего типа называется *сложной*. Мускульных отпечатков два, реже один. При наличии двух мускульных отпечатков неравной величины задний отпечаток больше переднего.

По положению створки разделяются на *правые* и *левые*; это подразделение основано на расположении раковины по отношению к внутренним органам животного. Для ориентации раковины и определения створок необходимо направить раковину макушкой вверх и передним концом вперед, при этом правая створка будет расположена с правой, а левая — с левой стороны. Значит, приходится прежде всего выяснять, какой край является передним, а какой задним. Имеется несколько признаков, помогающих определить передний и задний концы створки (рис. 151).

Принципы классификации и систематика. Систематика двустворчатых моллюсков на протяжении многих лет не перестает быть предметом оживленной дискуссии. Эта дискуссия обусловлена тем, что в одном случае система двустворок базируется на строении замка, а в другом — на строении мягкого тела, и в первую очередь жаберного аппарата. В учебнике принята система, основанная на строении зубного

Левая створка	Раковина снаружи	Правая створка
	1. Обычно макушка приближена к переднему краю (ПК)	
	2. При наличии кия, он обычно направлен от макушки назад	
	3. При наличии заострения; оно находится сзади (ЗК)	
	Раковина изнутри	
МС слева от макушки	1. Мантийный синус (МС) расположен сзади	МС справа от макушки
	2. При наличии неравных мускулов, задний (ЗМ) всегда крупнее переднего	
ЗМ слева от макушки	3. При наличии одного мускула — это мускул задний	ЗМ справа от макушки
		
ЗМ		ЗМ

Рис. 151. Схема для определения правой и левой створки двустворчатых моллюсков

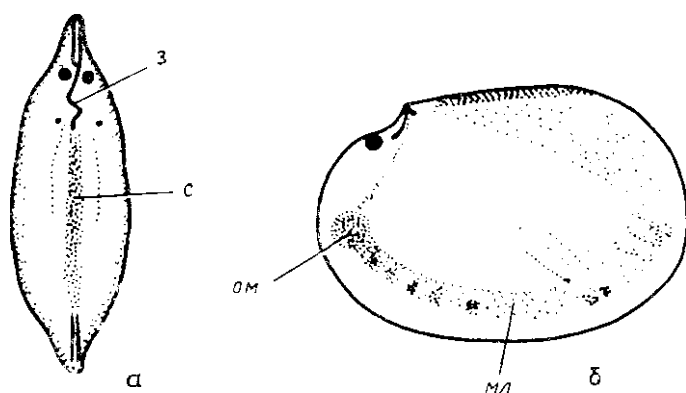


Рис. 152. Отряд Cryptodonta (C—O)
а, б — Fordilla (C.). з — замок, мл — мантийная линия, ом — отпечаток мускула, с — положение связки

аппарата, так как этот признак мы можем наблюдать и на современном, и на ископаемом материале. Преимущество второй системы в том, что она ближе к естественной, ибо отражает реальные родственные связи отрядов и подклассов.

Отряд *Cryptodonta* (греч. *cryptos* — тайный, скрытый; *odus*, род. п. *odontos* — зуб) охватывает вымерших двустворчатых моллюсков с зубным аппаратом скрытозубого (криптодонтного) типа: под макушкой за счет изгиба смычного края наблюдается два отчетливых выступа (рис. 152). Кембрий — ордовик.

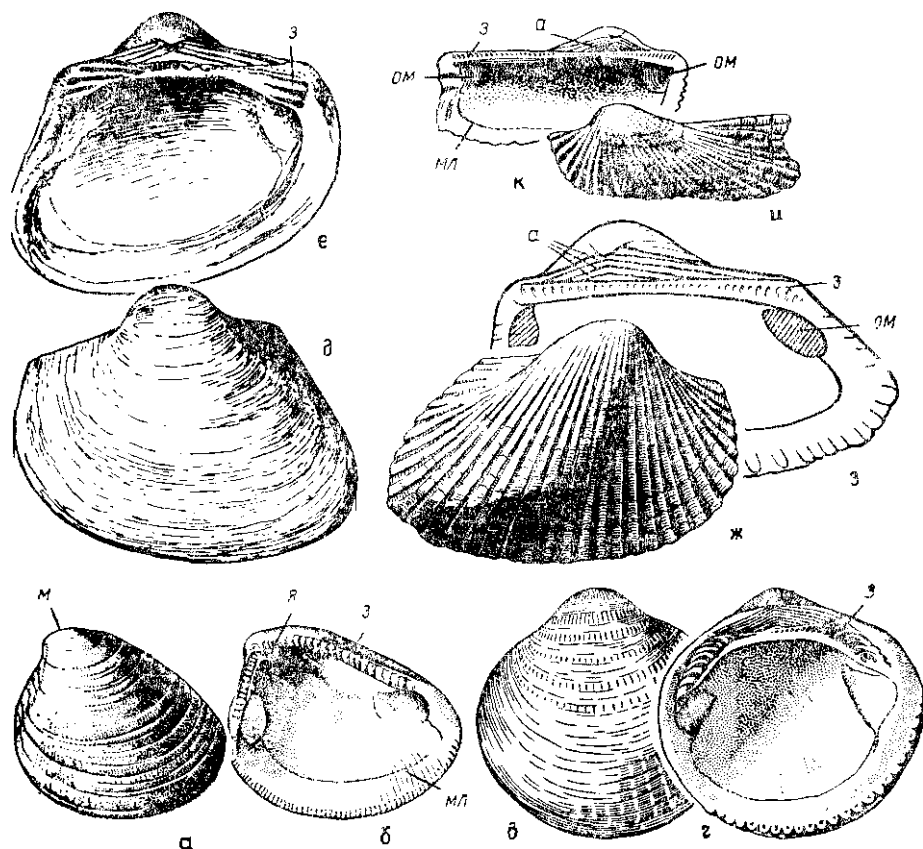


Рис. 153. Отряд *Taxodonta* (C_2-Q)
а, б — *Nucula* (К—Q); в, г — *Glycymeris* (К—Q); д, е — *Cucullaea* (J—Q); ж, з — *Anadara* (К₂—Q); и, к — *Arca* (J₂—Q). а — арча с шевронами, з — зубы, ж — макушка, мл — мантийная линия, ом — отпечатки мускулов, я — ямка для внутренней связки

Отряд *Taxodonta* (греч. *taxis* — порядок; *odus*, род. п. *odontos* — зуб) включает двустворков, имеющих равностворчатую раковину с зубным аппаратом рядозубого типа (рис. 153). Мантийная линия цельная или с небольшим синусом. Наблюдаются отпечатки двух мускулов обычно равной величины. Связка наружная, чаще всего расположенная на уплощенной треугольной площадке — *арче*, которая занимает пространство от макушки до замочного края. Связочная площадка в этом случае несет параллельные борозды, сходящиеся под углом у макушки

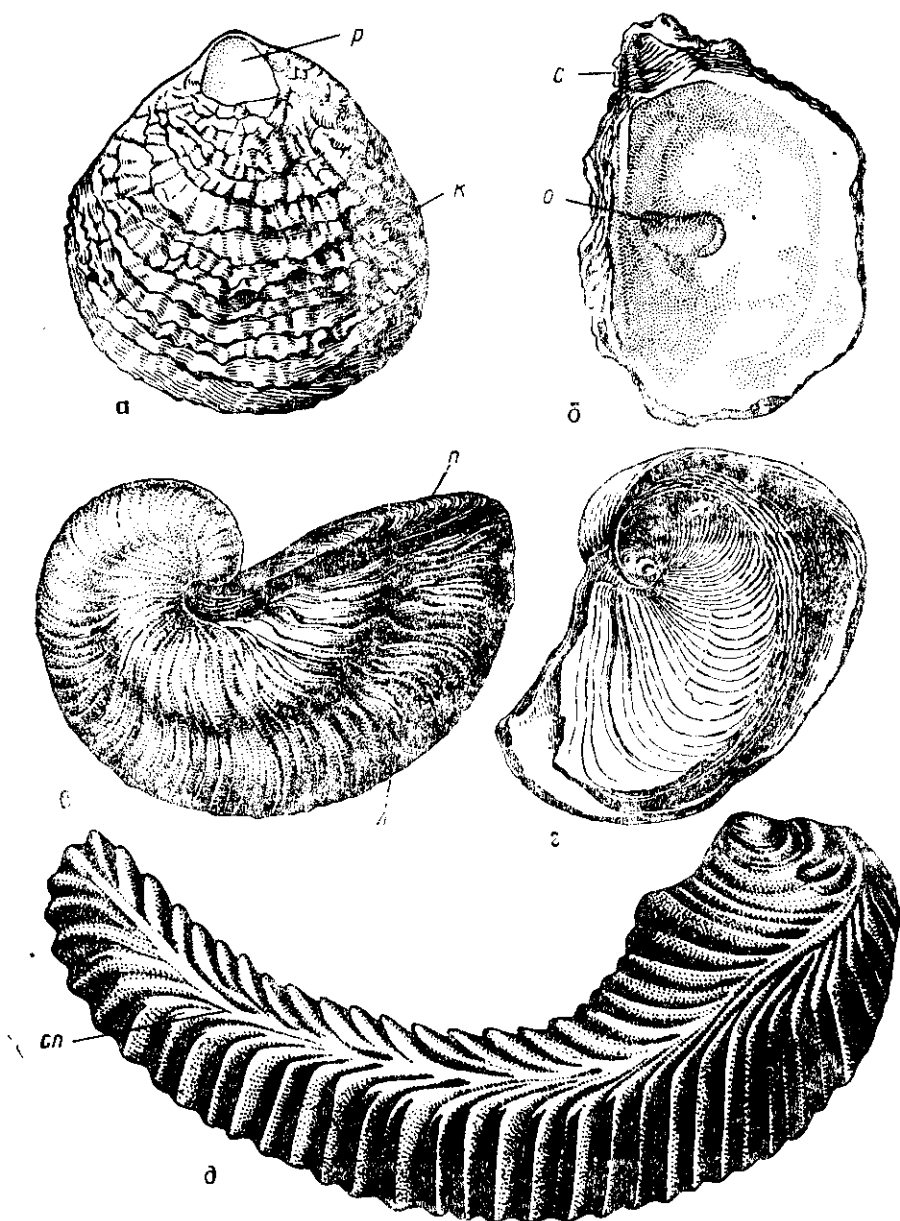


Рис. 154. Отряд Dysodonta (O—Q)

а, б — *Ostrea* (K—Q); в — *Gryphaea* (J); г — *Amphidonta* (J—K, P?); д — *Loph* (T—Q). к — концентрические пластины, л — левая створка, о — отпечаток мускула, п — правая створка, р — рубец прикрепления, с — связочная ямка, сп — срединный перегиб

и называемые *шевронами*. Иногда связка внутренняя, находящаяся в небольшом углублении под макушкой и разделяющая переднюю и заднюю ветви зубов. Формы подвижные, некоторые неглубоко зарываются в грунт или прикрепляются с помощью биссуса; в последнем случае они обитают в норках, и биссусные нити выходят через зияние в раковине. Рядозубые обитают в морях, некоторые приспособились к жизни в бассейнах с пониженной соленостью. Средний кембрий — современность.

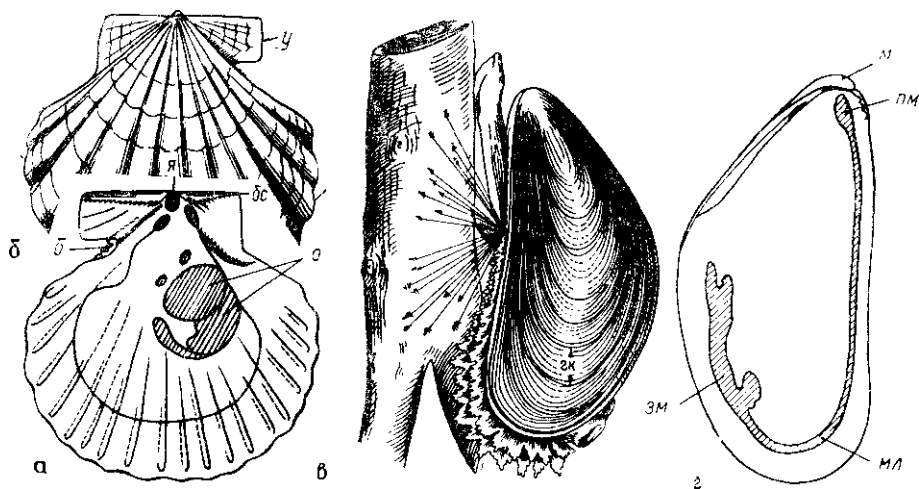


Рис. 155. Отряд Dysodonta (O—Q)

а, б — *Chlamys* (Т—Q); в, г — *Mytilus* (J₃—Q), б — биссусный вырез, бс — борозда для внешней связки, гк — годовичные кольца нарастания, зм — отпечаток заднего мускула, м — конечная макушка, мл — мантийная линия, о — отпечаток мускула, у — ушки, я — ямка для внутренней связки

Отряд *Dysodonta* (греч. dis — приставка, означающая отсутствие признака; odus, род. п. odontos — зуб) является одним из наиболее крупных (рис. 154—156). К нему относятся двустворки, в подавляющем большинстве случаев имеющие раковину, состоящую из двух неравных створок. Зубы отсутствуют, в редких случаях имеются два массивных зубовидных выступа и соответственно им две ямки. Связка внутренняя, реже наружная и внутренняя, иногда сложная. Сложная связка по положению бывает внутренней или полупогруженной; она подразделяется на отдельные сегменты, расположенные в многочисленных ямках прямого смычного края. Мантийная линия цельная. Мускул один, почти центральный либо два резко неравной величины (передний значительно меньше заднего); этот признак определил второе название этого отряда — *Anisomyaria* (неравномускульные).

К беззубым относится группа *устриц* (рис. 154), для которой обычно характерны резкая неравностворчатость раковины, наличие желобка для внутренней связки и одного мускула. Устрицы поселяются группами, образуя банки. Формы неподвижные (свободнолежащие, цементирующиеся всю жизнь или только на ранней стадии). Особая экологическая группа — *гребешки* (рис. 155) — приспособилась, периодически хлопая створками, к перемещению в толще воды (прыжками косо вверх). Дизодонты обитают в водоемах с различной соленостью. Многие беззубки (устрицы, гребешки, мидии) съедобны. Ордовик — современность.

менность, некоторые роды чрезвычайно важны для стратиграфии, например *Kolymia*, *Monotis*, *Buchia*, *Inoceramus* (рис. 156).

Отряд *Schizodonta* (греч. *schizo* — расщеплять; *odus*, род. п. *odontos* — зуб) объединяет двустворок с равностворчатыми раковинами, имеющими замочный аппарат расщепленнозубого типа (рис. 157). Массивный расщепленный зуб располагается в левой створке. Неравносто-

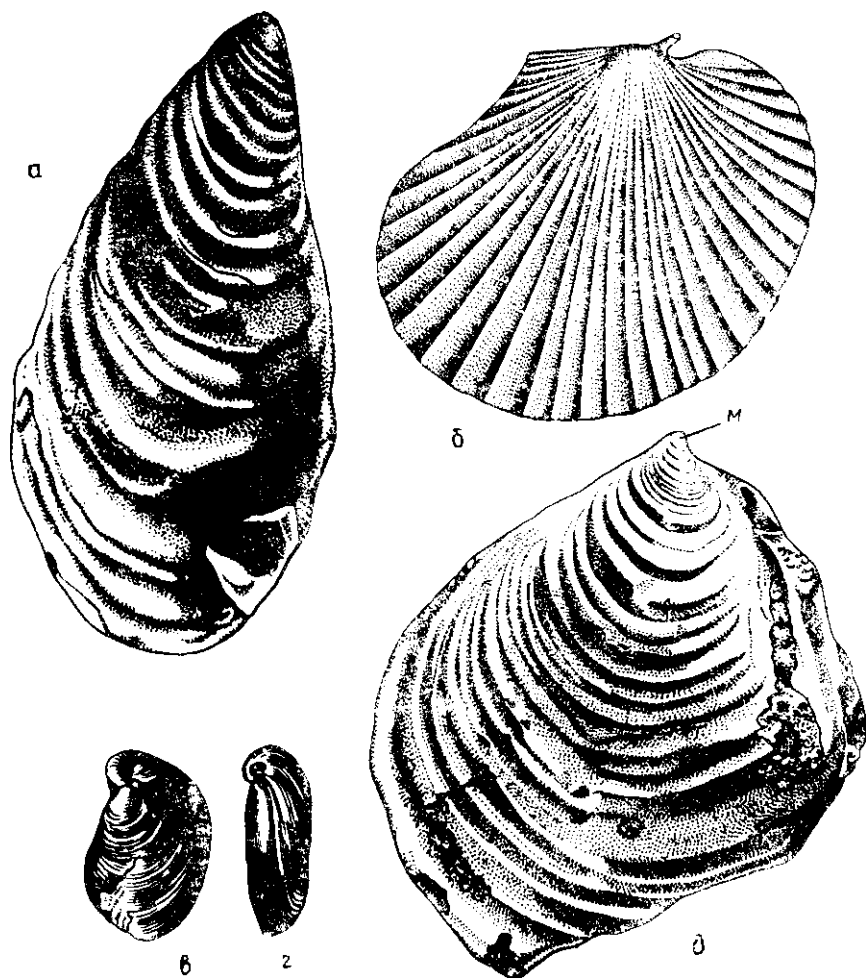


Рис. 156. Отряд *Dysodonta* (O—Q)

а — *Kolymia* (P); б — *Monotis* (T₃); в, г — *Buchia* (J₃—K₁); д — *Inoceramus* (J—K). м — макушка

ронность створок часто подчеркивается килем, идущим от макушки к заднему концу раковины. Киль разделяет поверхность створок на две неравные части: большое переднее и маленькое заднее поле, в пределах которого может присутствовать дополнительный киль. Раковина гладкая или несет четкую скульптуру в виде ребер, всегда различно ориентированных на переднем и заднем полях. Связка наружная, находящаяся сзади макушек. Подвижный бентос; возможно, некоторые формы прикреплялись с помощью биссуса. Ордовик — современность, для стратиграфии важны меловые тригонииды.

Отряд Heterodonta (греч. heteros — разный, различный; odus, род. п. odontos — зуб) включает двустворок, имеющих зубной аппарат разнозубого типа (рис. 158). Кардинальные и латеральные зубы развиты различно, нередко редуцированы. Раковина равностворчатая; скульптура разнообразная, иногда раковина гладкая. Связка чаще наружная, реже внутренняя или комбинированная (наружная и внутренняя). Мантийная линия цельная или с синусом. Мускулов два, как правило, почти равной величины. Подвижный и зарывающийся бентос; у зарывающихся форм нередко сзади, а иногда и спереди имеется зияние. Подвижные формы, подобные роду *Cardium*, с помощью хорошо развитой мускулистой ноги могут передвигаться по дну прыжками на расстояние до 15—20 см. Силур — современность.

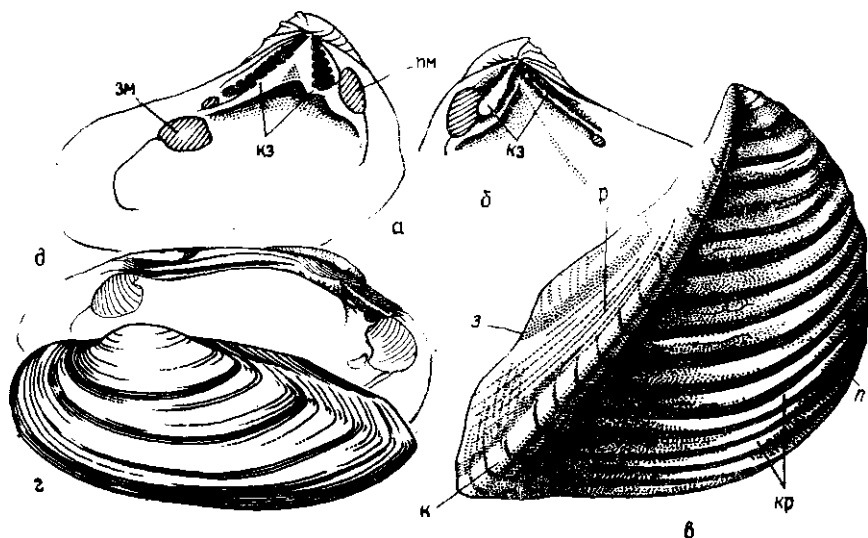


Рис. 157. Отряд Schizodonta (O—Q)

а, б — схема внутреннего строения раковины тригонид: а — левая створка, б — правая створка; в — *Trigonina* (T_3-K_1); г, д — *Unio* (J—Q). э — заднее поле, зм — отпечаток заднего мускула, к — киль, кз — зубной аппарат расщепленнозубого типа, кр — концентрические ребра, л — переднее поле, лм — отпечаток переднего мускула, р — радиальные ребра

Отряд Desmodonta (греч. desmos — связка; odus, род. п. odontos — зуб) объединяет двустворок с преимущественно равностворчатыми раковинами, гладкими или имеющими скульптуру (рис. 159). Зубы отсутствуют, под макушкой одной или обеих створок обычно имеются выступы. Размеры раковины нередко меньше, чем тело животного; в некоторых случаях раковина в значительной степени редуцируется. Связка внутренняя, иногда расположенная на специальном выступе; в редких случаях связка отсутствует. Два мускула почти равной величины. Мантийный синус, как правило, глубокий. Формы зарывающиеся и сверлящие, раковина преимущественно зияющая, у древоточцев (*Teredo* — корабельный червь) остается рудимент раковины, составляющий примерно 1/30—1/40 длины взрослого животного. Ордовик — современность.

Отряд Pachyodonta (греч. pachys — толстый; odus, род. п. odontos — зуб) включает своеобразных вымерших прикрепленных двуст-

ворок, обладавших зубным аппаратом толстозубого типа (рис. 160). Зубной аппарат такого типа представлен массивными дуговидно изогнутыми или коническими зубами. Толстозубые имели резко неравностворчатую раковину, состоящую из конической нижней створки и плоской верхней, либо обе створки или только одна из них имели роговидную форму и непременно спирально закрученные макушки; во

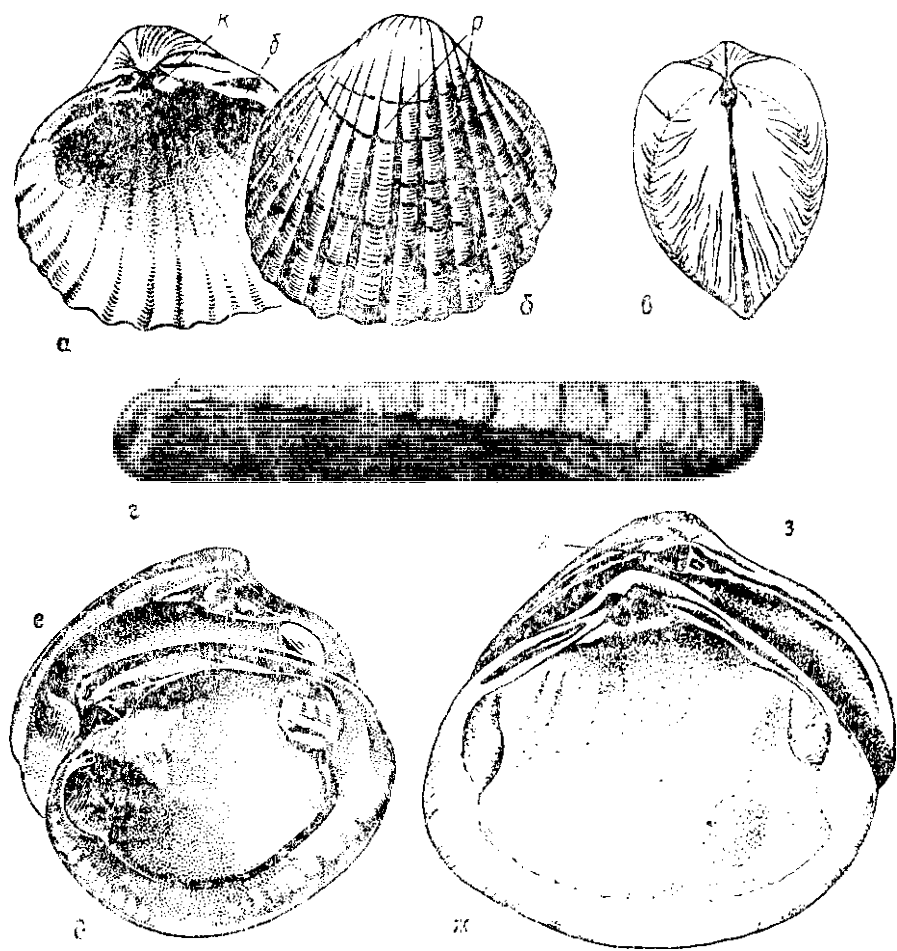


Рис. 158. Отряд Heterodonta (S—Q)
а—в — Cardium (N—Q); г — Solen (N—Q); д, е — Arctica (K—Q); ж, з — Mastra (P₂—Q). б — боковые зубы, к — кардинальные зубы, р — радиальные ребра, я —
ямка для внутренней связки

втором случае верхняя створка в виде крышечки либо роговидная, подобная нижней. Связка наружная или внутренняя. Для толстозубых двустворок более употребительно другое название — *рудисты* (лат. *rudis* — грубый, толстокожий). Рудисты являлись обитателями неглубоких тепловодных морей. Они прикреплялись к каменистым грунтам, нередко образуя массовые скопления и участвуя в формировании органо-генных построек. Прикрепленный образ жизни привел к возникновению конической формы раковины, конвергентно сходной с одиночными четырех- и шестилучевыми кораллами. Поздняя юра — мел.

Образ жизни и условия существования. Двустворчатые моллюски живут в бассейнах с различной соленостью и при различной температуре. Наибольшее разнообразие наблюдается в зоне сублиторали теплых морей, хотя в целом они встречаются от литорали до абиссали. Так, на глубине порядка 2000 м разнообразие двустворок еще очень велико: насчитывается около 400 видов. Самые глубоководные сверлильщики найдены на глубине 7000 м. Среди двустворок в зависимости

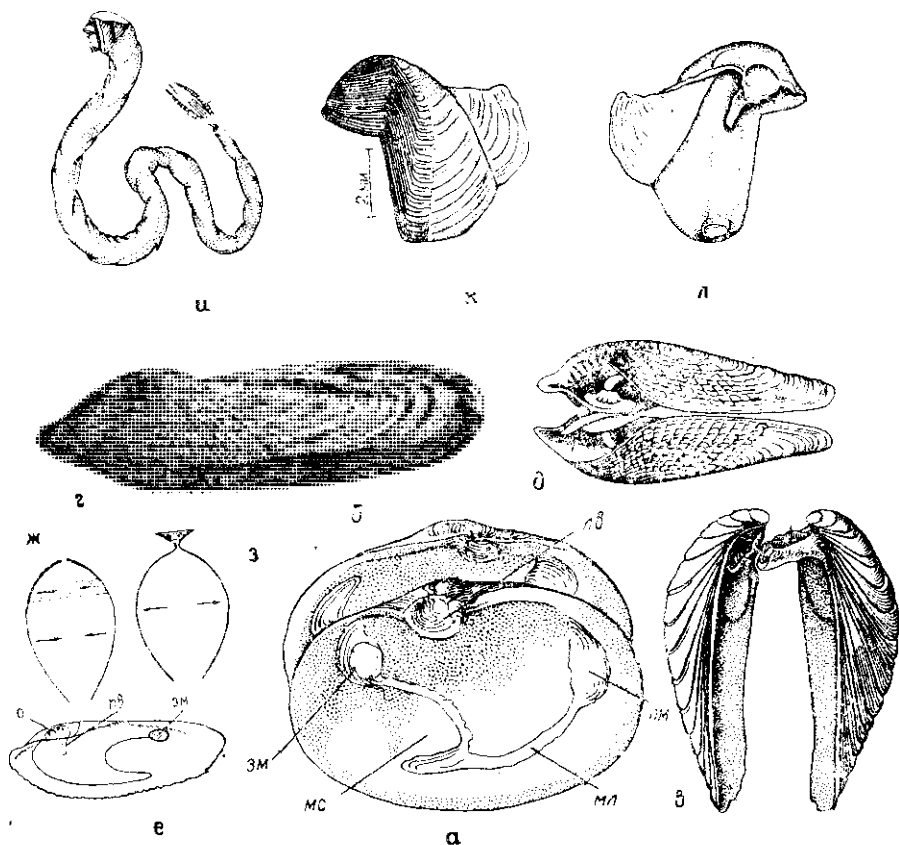


Рис. 159. Отряд Desmodonta (O—Q)

а—в — *Mya* (Pз—Q); г—е — *Pholas* (K—Q); ж, з — схемы, показывающие действие мускулов: ж — у большинства двустворчатых моллюсков, з — у рода *Pholas*; и — схема строения тередиид; к, л — *Teredo* (Jз—Q). зм — задний мускул, лз — ложковидный выступ для связки, мл — мантийная линия, мс — мантийный синус, о — примакушечный отворот раковины, пз — пластинчатый выступ, пм — передний мускул (к, л — *Treat. Invert. Paleont., Part N, vol. 2, 1969*)

от сочетания разных абиотических факторов (солености, температуры, глубины, характера грунта и др.) выделяются различные экологические типы (рис. 161). Двустворки, обитающие на поверхности грунта, медленно передвигаются по нему или с помощью ноги совершают прыжки. Многие формы свободно лежат на дне либо прикрепляются к дну цементацией (устрицы) или биссусными нитями (мидии и др.). Биссус представляет собой пучок тонких эластичных нитей. Он выделяется расположенной в ноге биссусной железой и выходит наружу через специальный вырез — *биссусную щель*. Двустворки, ведущие неподвиж-

ный образ жизни, могут создавать поселения, получившие название *банки*. Немногочисленные формы приспособились к временному перемещению (плаванию) в придонной толще воды, что достигается за счет ритмичного смыкания и размыкания створок. Иногда на протяжении жизни способ существования может изменяться: прикрепление с

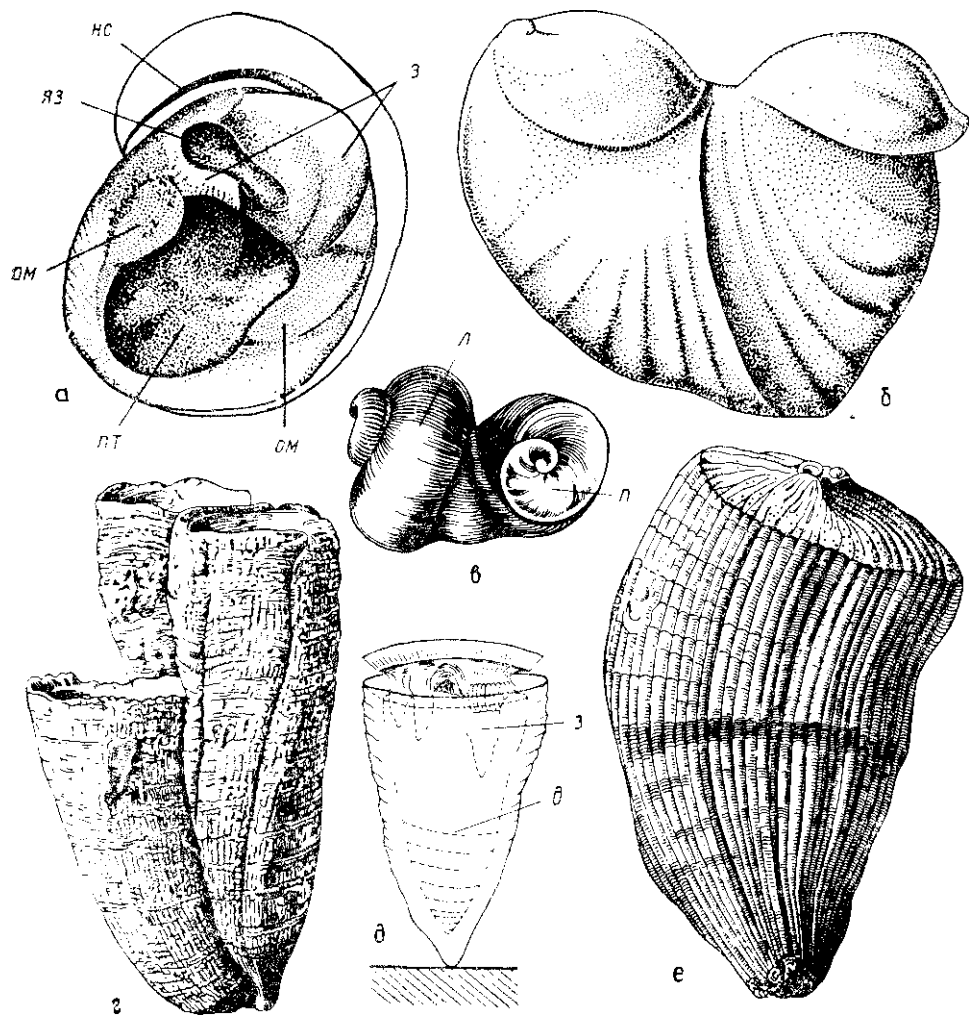


Рис. 160. Отряд Pachyodonta (J_3 —K)

а — *Heterodicerus* (J_3 —K_{1v}), правая створка изнутри; б — *Dicerus* (J_3); в — *Requinia* (K); г — *Radiolites* (K₂), три сросшиеся раковины; д — схема строения рода *Radiolites*; е — *Hippurites* (K₂). ж — днища, з — зубы, л — левая створка, нс — наружная связка, ом — отпечатки мускулов, п — правая створка, пт — полость для мягкого тела, яз — ямка для зубов

помощью биссуса на одних стадиях сменяется перемещением в толще воды за счет хлопания створок — на других. Многие двусторчки приспособились к зарыванию в рыхлые, чаще всего в илистые грунты либо к сверлению прочных пород и обитанию в каменистых норках (каменоточцы) или сверлению древесины (древоточцы). Двусторчатые моллюски — один из наиболее наглядных примеров адаптивной радиации.

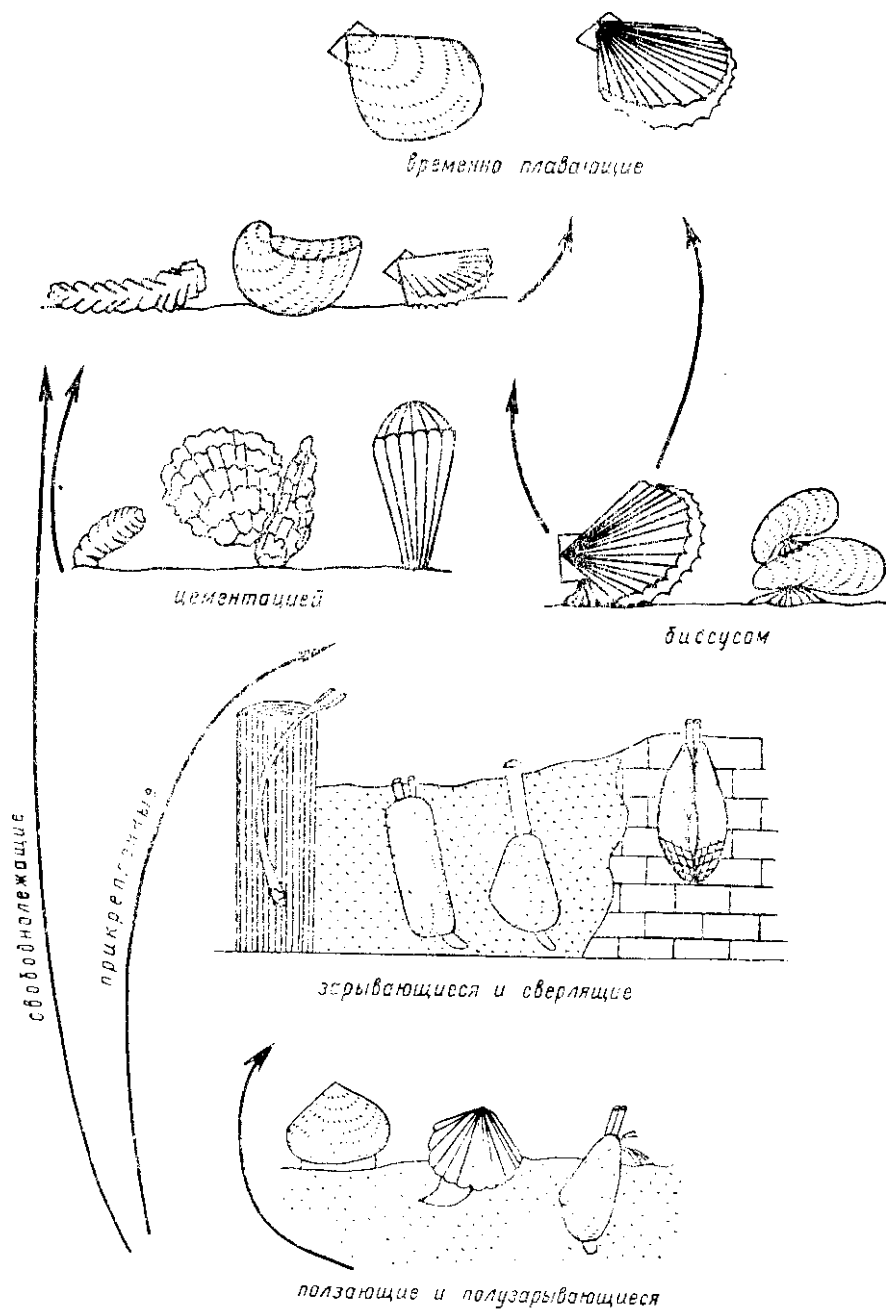


Рис. 161. Классификация двустворчатых моллюсков по образу жизни

Породообразующая роль. Двустворки спорадически могут образовывать существенную часть органогенных или органогенно-обломочных пород — *ракушечников*. Последние в зависимости от содержания карбоната кальция слагают известняки или известковистые песчаники. Поселения рудистов формируют собственно органогенные постройки; в меловое время рудисты фактически являлись рифостроящими организмами, давшими начало рудистовым известнякам.

Геологическая история. Первое появление двустворок связано с возникновением в раннем кембрии отряда *Cryptodonta*. Несколько позднее со среднего кембрия известны двустворки с рядозубым типом зубного аппарата; видимо, это был исходный тип для других вариантов замка. С ордовика эволюция двустворок идет одновременно по нескольким направлениям. В этот период возникают беззубые, расщепленнозубые и связкозубые двустворки, наряду с которыми продолжает существовать отряд *Taxodonta*, а к концу ордовика вымирает отряд *Cryptodonta*. Последними в палеозое (в силуре) появились двустворки с зубным аппаратом разнозубого типа. Таким образом, в кембрии, ордовике и силуре возникли шесть из семи отрядов двустворчатых моллюсков. В палеозое двустворки играли подчиненную роль по сравнению с брахиоподами, также имевшими двустворчатую раковину. В поздней юре обособился специализированный отряд *Rachiodonta*, просуществовавший до конца мелового периода. Максимальный расцвет двустворок приходится на верхи мезозоя, но и в настоящее время они составляют значительную часть бентосной фауны.

Геологическое значение. Геологическая история двустворок определила и возможности их использования для биостратиграфии. В палеозое, преимущественно в позднем палеозое, стратиграфическое значение имеет незначительное число родов и видов. В мезозое картина резко меняется, многие роды, в частности *Monotis*, *Inoceramus*, *Trigonia*, *Buchia*, являются хорошими руководящими ископаемыми. Не меньшее значение имеют двустворки в кайнозое, особенно для стратификации солоноватоводных бассейнов. Не менее важны двустворки, являющиеся прекрасными индикаторами среды, для восстановления физико-географических условий прошлого, так как анализ их комплексов позволяет определять специфику палеобассейнов прошлого.

Класс Головоногие. *Cephalopoda*

(греч. *kephale* — голова; *pous*, род. п. *podos* — нога)

Класс *Cephalopoda*
Подкласс *Nautiloidea*
Подкласс *Orthoceroidea*
Подкласс *Endoceroidea*
Подкласс *Actinoceroidea*
Подкласс *Bactritoidea*
Подкласс *Ammonoidea*
Подкласс *Coleoidea*

Общая характеристика. К этому классу относятся моллюски, имеющие наиболее высокоразвитую нервную систему и по праву получившие название *приматов моря*. Головоногие обитают только в морях с нормальной соленостью, где они представлены как наружнораковинными (единственный род *Nautilus*); так и внутренне-раковинными (кальмары, каракатицы, осьминоги) формами. Среди ископаемых головоногих наиболее известны аммониты и белемниты.

Познакомимся со строением головоногих моллюсков на примере рода *Nautilus* (рис. 162). Раковина наutilusа представляет собой спирально свернутую трубку, которая состоит из нескольких оборотов, расположенных в одной плоскости. Обороты почти полностью перекрывают друг друга, т. е. *раковина инволютная*. В соответствии с положением животного в раковине выделяется *брюшная, спинная и боко-*

вые стороны. Брюшная сторона — наружная сторона раковины, а спинная — противоположная ей внутренняя сторона.

Раковина в отличие от раковины гастропод разделена перегородками — септами — на камеры (насчитывается 35—38 камер). Мягкое

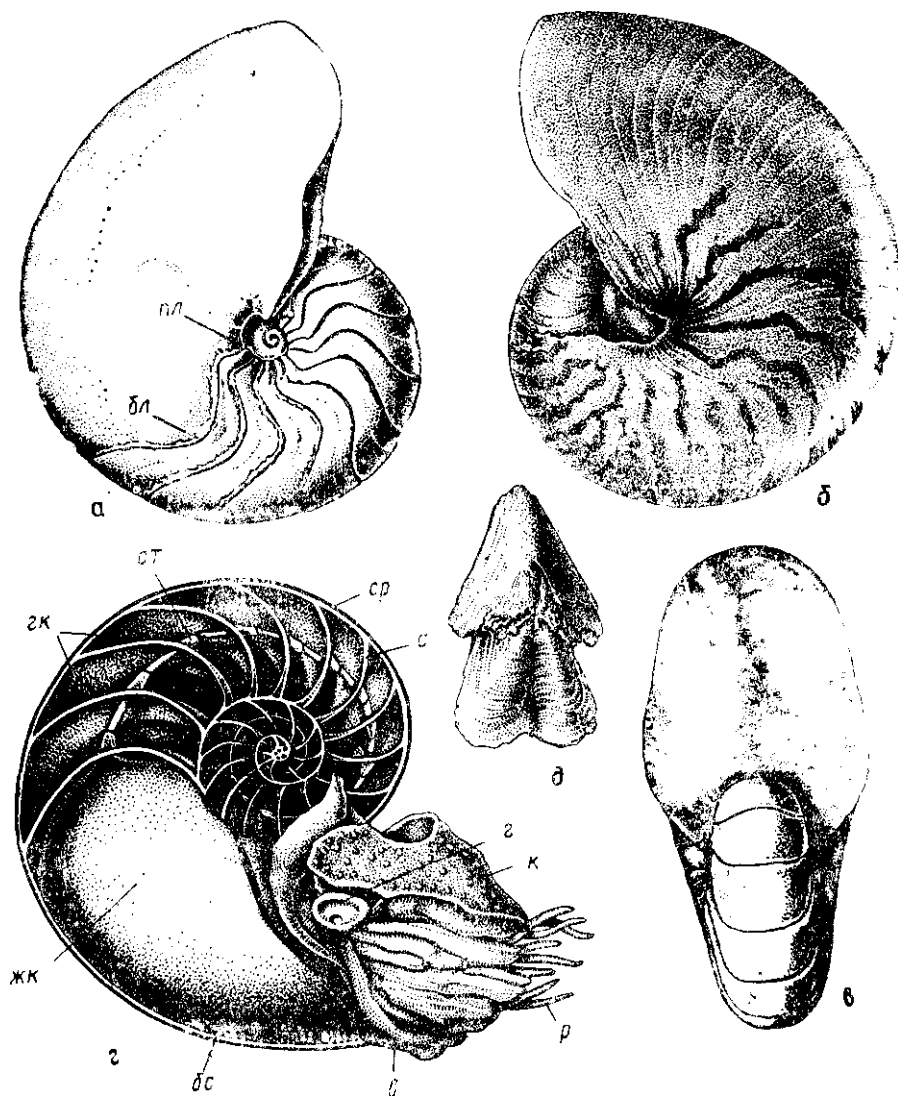


Рис. 162. Подкласс Nautiloidea (P—Q)

а—г — Nautilus (P—Q): а — ядро сбоку, б — раковина сбоку, в — ядро со стороны устья, г — продольный разрез через раковину; д — ринхолит. бл — боковая лопасть, бс — брюшная сторона, в — воронка, з — глаз, гк — гидростатические камеры, жк — жилая камера, к — капюшон, пл — пупковая лопасть, р — руки, или щупальца, с — септы, сп — стенка раковины, ст — септальные трубки

тело наutilus помещается в последней, или жилой, камере, которая занимает не более половины последнего оборота. Серия остальных камер получила название *фрагмокон*. Камеры, ближайшие к жилой, полностью или частично заполнены жидкостью (гидростатические), а бо-

лее ранние — газом (воздушные). Короткое мешковидное тело наутилуса заключено в мантию. На переднем конце животного располагается головной отдел, несущий многочисленные руки, или *щупальца*, число которых у самок около 100, а у самцов порядка 65. Щупальца служат для захвата пищи и передачи ее ко рту. Рот снабжен челюстями и *радулой* — теркой для размельчения пищи. Дыхание осуществляется с помощью четырех перистых жабр. Сообщение животного с внешней средой происходило через устье. В случае опасности головной отдел с щупальцами втягивался в раковину и устье закрывалось кожистым капюшоном. На брюшной стороне мягкого тела находится коническая мускулистая трубка — воронка. Через воронку вода с силой удаляется из мантийной полости, сообщая животному поступательное движение в обратном направлении. Наутилус, как и другие современные головоногие, имеет прямое развитие, нередко наблюдается половой диморфизм.

От заднего конца мягкого тела протягивается *сифон* — тонкий тяж, пронизывающий все перегородки и обычно располагающийся в центральной части оборота. В месте прохождения сифона через перегородку край перегородки отгибается назад, образуя короткую септальную (перегородочную) трубку. Перегородки прикрепляются к раковине изнутри. След прикрепления, видимый на ядре, называется *перегородочной линией*. Как видно на рис. 162, б, в, она слабоволнистая; на боковой стороне хорошо выражен изгиб назад, получивший название *лопасть*; изгибы, обращенные вперед, называются *седла*.

Современные внутреннераковинные головоногие имеют в отличие от наутилуса две жабры и 8—10 более длинных рук с присосками. Эти различия, а также различия в строении радулы и наличии или отсутствии чернильного мешка послужили основанием для разделения класса головоногих на два подкласса: наружнораковинные (*Ectocochlia*) и внутреннераковинные (*Endocochlia*), если за основу принимать положение раковины, либо четырехжаберные (*Tetrabranchiata*) и двужаберные (*Dibranchiata*), если исходить из числа жабр. Первые названия широко использовались палеонтологами, а вторые предпочитали биологи. Так как аммониты по строению раковины приближаются к наутилусу, то до недавнего времени считалось, что у них имелось сходное строение мягкого тела, а значит, вслед за наутилусом их относили к наружнораковинным. Белемниты, естественно, относились к внутреннераковинным. Однако исследование в последние годы немногочисленных отпечатков мягкого тела аммонитов выявило у них черты сходства с внутреннераковинными головоногими. Поэтому приходится отказываться от традиционного разделения головоногих моллюсков на наружно- и внутреннераковинных и принять в его составе семь самостоятельных подклассов (рис. 163): *Nautiloidea* (E—Q), *Orthoceratoidea* (O—T), *Endoceratoidea* (O), *Actinoceratoidea* (O—C), *Bactritoidea* (S?, D—P, T?), *Ammonoidea* (D—K) и *Coleoidea* (D—Q).

Большинство перечисленных подклассов являются вымершими, и их систематика основана на строении раковины, прежде всего на строении и положении сифона, а также типе перегородочной линии, форме раковины и ее скульптуре. По положению сифон может быть центральный, субцентральный и в различной степени краевой, приближенный к брюшной или спинной стороне; чрезвычайно изменчиво и строение септальных трубок. Два подкласса: *Actinoceratoidea* и *Endoceratoidea* имеют очень сложно устроенный широкий сифон. У *Nautiloidea*, *Orthoceratoidea*, *Bactritoidea* и *Ammonoidea* сифон узкий, более простой. У первых двух подклассов сифон занимает преимущественно централь-

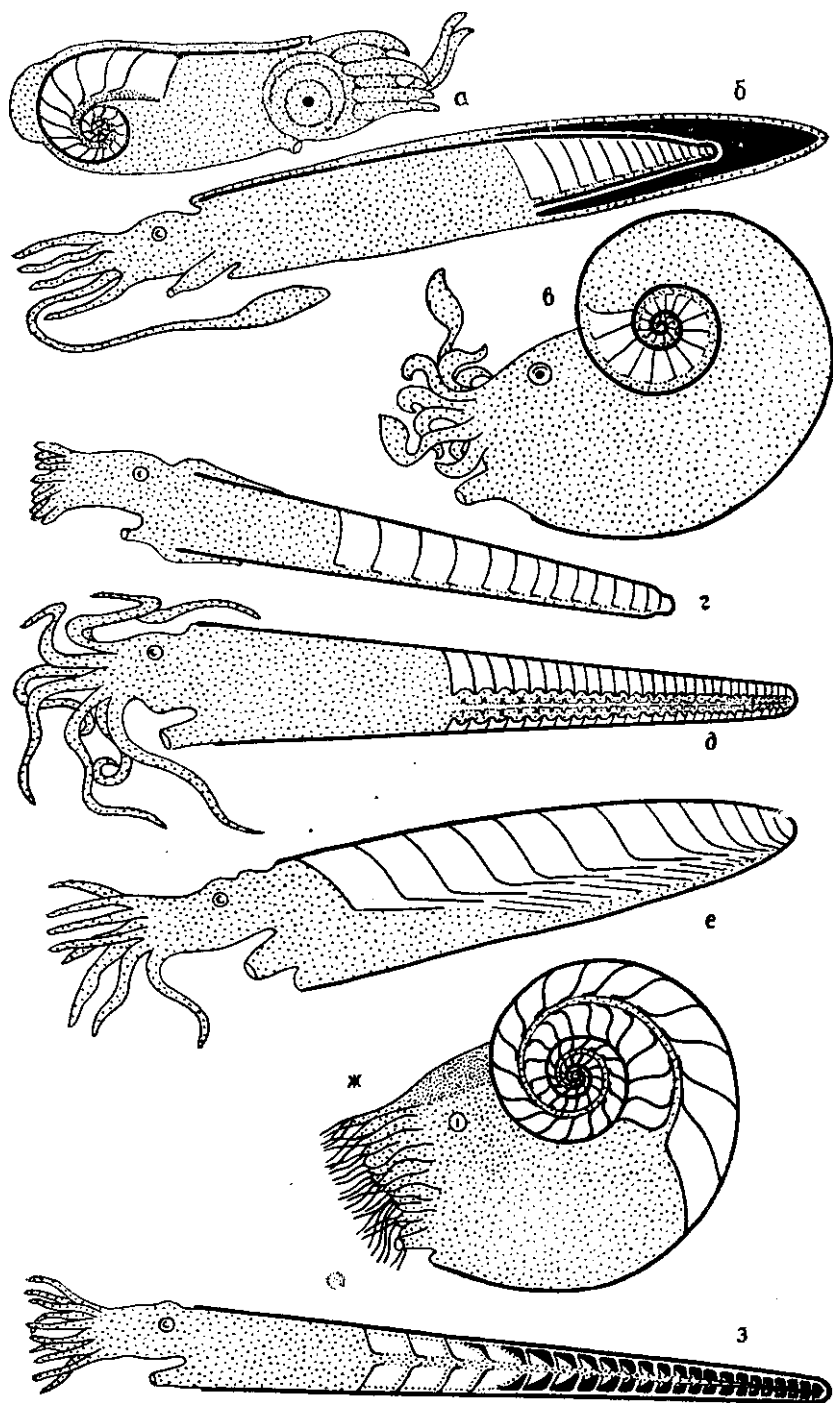


Рис. 163. Схема строения основных представителей класса Cephalopoda
 а, б — подкласс Coleoidea: а — отряд Decapoda (род Spirula), б —
 отряд Belemnitida; в — подкласс Ammonoidea; г — подкласс Bactritoi-
 dea; д — подкласс Actinoceratoidea; е — подкласс Endoceratoidea; ж —
 подкласс Nautiloidea; з — подкласс Orthoceratoidea

ное или субцентральное положение, у двух других — всегда краевой. У *Coleoidea* раковина внутренняя, помимо фрагмокона у них (белемниты) имеется *ростр* — массивное образование сигарообразной или цилиндрической формы.

ПОДКЛАСС НАУТИЛОИДЕИ. NAUTILOIDEA

(греч. *nautes* — моряк, лодочница; народное название — кораблик, ботик)

Подкласс *Nautiloidea*
Отряд *Plectronoceratida*
Отряд *Tarphiceratida*
Отряд *Oncoceratida*
Отряд *Nautilida*

Общая характеристика. Дополнительно к сказанному при характеристике рода *Nautilus* необходимо добавить следующее. К этому подклассу относятся формы, у которых раковина может быть прямая, согнутая, спиральносвернутая на всем протяжении или только на ранних стадиях (рис. 164). Нередко раковина бочко- или горбообразно расширяющаяся. Поверхность раковины чаще всего гладкая, иногда наблюдаются ребра. Перегородочная линия почти прямая или в различной степени волнистая, редко — сложно рассеченная. Сифон занимает преимущественно срединное положение, хотя иногда он может располагаться эксцентрично. Короткие септальные трубки направлены назад; их форма изменяется от прямых (ортохоанитовые) до изогнутых (циртохоанитовые).

Принципы классификации и систематика. Подкласс *Nautiloidea* подразделяется на несколько отрядов, различающихся строением раковины, интервалом существования и путями развития. Ниже рассмотрены основные.

Отряд *Plectronoceratida* (греч. *plectron* — пластинка для игры на струнных инструментах; *keras* — рог) — наиболее древний не только среди подкласса *Nautiloidea*, но и среди класса *Cephalopoda*. Раковина маленькая прямая или слегка согнутая, овальная в поперечном сечении (рис. 164, а, б). Перегородочная линия с мелкой широкой боковой (латеральной) лопастью. Сифон краевой, расположенный на вогнутой стороне. Септальные трубки от прямых до крючковидно изогнутых. Поздний кембрий — ранний ордовик.

Отряд *Tarphiceratida* (греч. *tarphis* — тесный, толстый; *keras* — рог) включает раковины согнутые или свернутые с соприкасающимися или несоприкасающимися оборотами; иногда раковина спиральная в начальной части и прямая, расширяющаяся к устью в конечной (рис. 164, в). Устье сложное. Поверхность гладкая или с изгибающимися поперечными ребрами. Перегородочная линия почти прямая. Сифон тонкий субцентральный, реже смещенный к брюшной или спинной стороне. Ордовик — средний девон.

Отряд *Oncoceratida* (греч. *opcos* — бугорок; *keras* — рог) охватывает раковины от прямых или согнутых, вздутых, бочонковидных до спирально-плоскостных или спирально-конических (рис. 164, в, г). Сифон от краевого брюшного до субцентрального; обычно узкий, септальные трубки отогнутые; внутрисифонные отложения чаще отсутствуют, реже представлены продольными пластинами. Перегородочная линия почти прямая. Ордовик — карбон.

Отряд *Nautilida* является единственным в подклассе *Nautiloidea*, существующим до настоящего времени. Раковина спиральноплоскостная от эволютной до инволютной, редко согнутая или с пупковым зиянием (рис. 164, е—и). Сифон узкий центральный или в различной степени смещенный. Септальные трубки короткие прямые. Перегородочная линия от простой до сложно рассеченной. Девон — современность.

Образ жизни и условия существования. До настоящего времени дожил единственный род этого подкласса — род *Nautilus*, живущий ныне в теплых бассейнах (Индийский и западная часть Тихого океана). Обитает наutilus преимущественно на глубинах от 100 до 600 м, совершая вертикальные суточные миграции и питаясь в основном падалью. Сам-

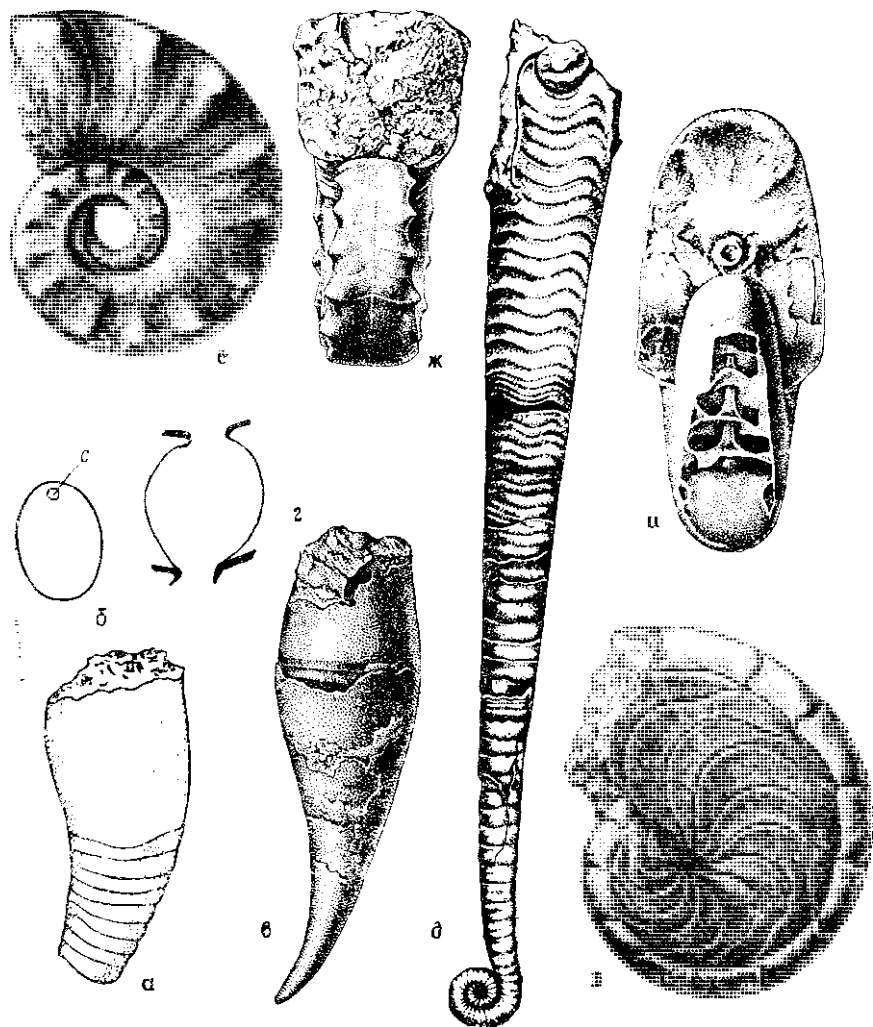


Рис. 164. Подкласс Nautiloidea (C—Q)
а, б — отряд *Plectronoceratida* (C—O₁), род *Plectronoceras* (C₃); в, г — отряд *Op-
coceratida* (O—C), род *Poterioceras* (S₁); д — отряд *Tarphiceratida* (O—D₂), род
Lituities (O₂); е-и — отряд *Nautilida* (D—Q): е, ж — *Melacoceras* (C—P), з, и —
Aturia (P—N₁). с — сифон

ки для откладывания яиц поднимаются в хорошо прогретые прибрежные части бассейна, где и развивается молодь. Живут наутилусы свыше 20 лет. Взрослые животные могут плавать с помощью воронки либо передвигаться по дну, используя щупальца. Ископаемые наутилоидеи, видимо, могли вести различный образ жизни: формы с гладкой инволютной раковиной скорее всего перемещались более быстро, а эволюционные и скульптурированные — более медленно. Можно предположить, что

формы с прямой раковиной двигались в горизонтальном положении и т. д.

Геологическая история. Предки наутилоидей не установлены. В позднем кембрии существовали мелкие прямые или слабосогнутые плектроноцератиды, от которых, видимо, и возникло в ордовике большинство других отрядов наутилоидей. Только отряд *Nautilida* появляется позднее других — в девоне, но именно этот отряд пережил все остальные.

Геологическое значение. Подкласс *Nautiloidea* достоверно известен из отложений всех систем фанерозоя, но в большинстве случаев наутилоидеи представляют собой сопутствующие группы фауны. Для некоторых интервалов разреза роль наутилоидей резко возрастает, особенно для мезозойских отложений.

ПОДКЛАСС ОРТОЦЕРАТОИДЕИ. ORTHOCERATOIDEA
(греч. *orthos* — прямой; *keras* — рог)

Подкласс *Orthoceratoidea* Это небольшой по объему подкласс головоногих моллюсков, к которому относятся исключительно вымершие (О—Т) формы. Раковина от прямой до слегка согнутой, гладкая, реже скульптурированная, в исключительных случаях размеры раковины превышают 1 м (рис. 165). Перегородки линзовидно-вогнутые; перегородочная линия прямая или почти прямая.

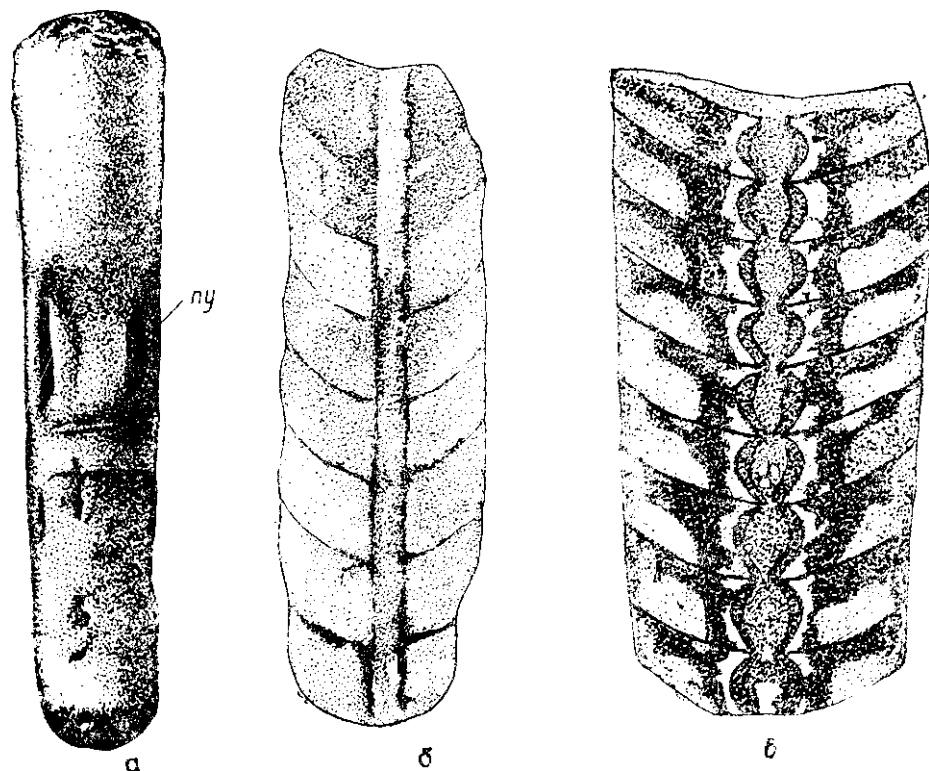


Рис. 165. Подкласс *Orthoceratoidea* (О—Т)
а, б — *Orthoceras* (O₂): а — ядро жилой камеры, б — продольный разрез; в — *Pseudorthoceras* (D_s—P₁), продольный разрез. пу — продольные углубления

Сифон узкий, центральный или субцентральный; септальные трубки прямые, реже отогнутые. Сегменты сифона цилиндрические или четковидные. Присутствуют внутрикамерные, а иногда и внутрисифонные отложения. Подкласс *Orthoceratoidea* разделяется на два отряда.

Отряд *Orthoceratida* характеризуется прямыми раковинами с центральным положением сифона. Сегменты сифона цилиндрические или субцилиндрические; имеются внутрикамерные, но отсутствуют внутрисифонные отложения. Ордовик — триас.

Отряд *Pseudorthoceratida* (греч. *pseudo* — приставка, означающая ложность; *Orthoceras* — название рода) объемлет раковины прямые или слабосогнутые с центральным или субцентральным сифоном. Присутствуют внутрикамерные и внутрисифонные отложения. Сегменты сифона от веретеновидных до сферических. Перегородочная линия почти прямая. Средний ордовик — пермь.

ПОДКЛАСС ЭНДОЦЕРАТОИДЕИ. ENDOCERATOIDEA

(греч. *endon* — внутри; *keras* — рог)

К этому подклассу относятся наиболее крупные вымершие ордовикские головоногие, в исключительных случаях достигавшие в длину до 3 м. Раковина прямая или согнутая, обычно сжата в спинно-брюшном направлении. Перегородки вогнутые, перегородочная линия прямая (рис. 166). Сифон очень широкий краевой; его ширина занимает до 1/3 поперечника раковины. Очень длинные септальные трубки доходят до следующей перегородки и даже заходят в предыдущую септальную трубку. Внутрисифонные отложения представлены известковыми коническими образованиями (эндоконами), имеющими отверстие на вершине и подобными вставленным друг в друга воронкам. В центре остается узкий сквозной канал — *эндо-сифон*, который и соответствует сифону подклассов *Nautiloidea*, *Orthocera-*

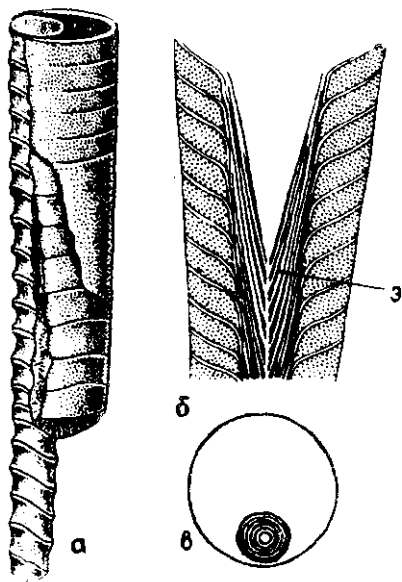


Рис. 166. Подкласс Endoceratoidea (O)
а—в — *Endoceras* (O): а — вид сбоку, б —
продольное сечение, в — поперечное сечение.
3 — эндоконы

toidea и т. д. В сифон, видимо, заходила задняя часть тела; эндоконы формировались по мере перемещения мягкого тела вперед.

Эндоцератоидеи, вероятно, обитали в придонной толще воды. Внутрисифонные отложения утяжеляли фрагмокон, уравнивая его с жилой камерой, в результате чего животное перемещалось в воде горизонтально или почти горизонтально. Происхождение эндоцератоидей достоверно не доказано. Возможно, они возникли от плетроцератид, но вследствие своей специализации просуществовали очень недолго (ордовик).

ПОДКЛАСС АКТИНОЦЕРАТОИДЕИ.
ACTINOCERATOIDEA

(греч. *aktis*, род. п. *aktinos* — луч; *keras* — рог)

К этому подклассу относятся вымершие палеозойские головоногие, имевшие прямую раковину (рис. 167). Перегородочная линия прямая. Как и у представителей предыдущего подкласса, сифон широкий. Его положение изменяется от субкраевого до субцентрального. Перегородочные трубки отогнутые, короткие; реже более длинные; полукруглые

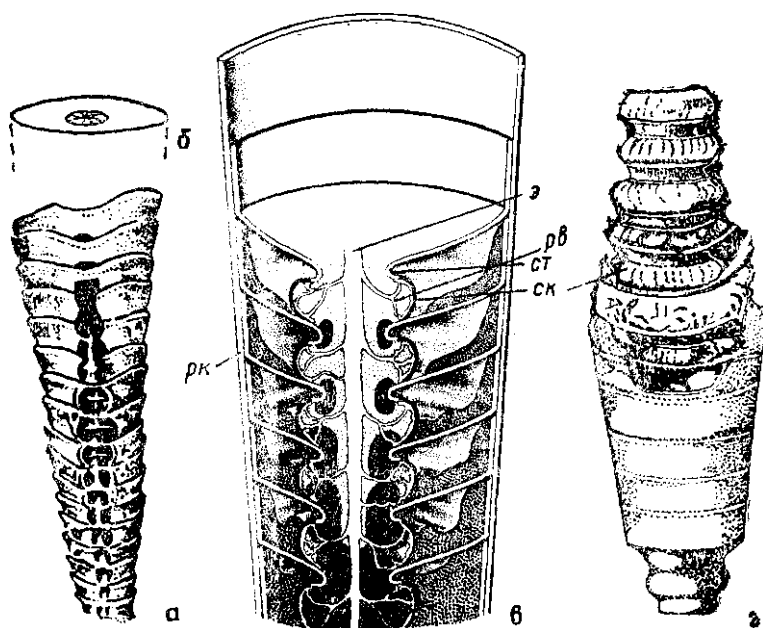


Рис. 167. Подкласс Actinoceraoidea (O—C)

а, б — *Loxoceras* (C₁): а — ядро с частично разрушенной брюшной стороной, видна внутрисифонная система, б — поперечное сечение; в — продольный разрез актиноцератоидей; г — *Actinoceras* (O₂—S₁), частично разрушенное ядро. *рв* — радиальный канал, *рк* — раковина, *ск* — соединительные кольца, *ст* — септальные трубки, *э* — эндосифон

соединительные кольца в сочетании с перегородочными трубками формируют эллипсо- или монетовидные (нуммулондальные) сегменты сифона. Название подкласса основано на редко сохраняющейся сложной системе продольных и радиальных каналов. Могут присутствовать внутрикамерные и внутрисифонные отложения. Актиноцератоидеи, видимо, вели придонный образ жизни. Их предками скорее всего были плектроцератиды. Ордовик — карбон.

ПОДКЛАСС БАКТРИТОИДЕИ. BACTRITOIDEA

(греч. *bactron* — палка)

К этому подклассу относится небольшая по объему, но чрезвычайно важная группа вымерших головоногих моллюсков, давшая начало аммонитам и белемнитам. Бактриитоидеи имели раковину от прямой до

согнутой, с гладкой, реже скульптурированной поверхностью (рис. 168). Сифон, узкий, занимающий краевое (брюшное) положение. Перегородочная линия осложнена брюшной (неккальной), а иногда и широкой округлой боковой лопастью. Септальные трубки короткие прямые. Начальная камера (протоконх) колпачковидная или субсферическая.

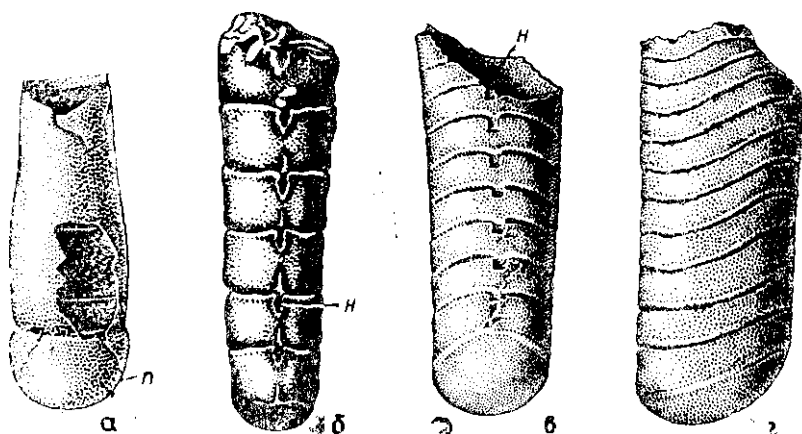


Рис. 168. Подкласс Bactritoidea (S?, D—P, T?)
а, б — Bactrites (S?, D—P): а — начальная часть раковины, б — общий вид; в, г — Lobobactrites (D). н — неккальная лопасть, п — протоконх

Бактритоидей и ранних аммоноидей сближает несколько признаков: наличие узкого краевого сифона, брюшной, а иногда и широкой боковой лопасти, а также сходная субсферическая форма начальной камеры. Можно проследить конкретный ряд, иллюстрирующий переход от прямых, слабосогнутых раковин бактритоидей к свернутым раковинам аммоноидей, первоначально имевшим пупковое (умбиликальное) зияние. Сферический протоконх и краевой сифон характерны также и для фрагмокона белемнитов. Сказанное позволяет сделать вывод о том, что именно бактритоидеи являются предками аммоноидей и внутренне-нераковинных головоногих, в частности белемнитов. Геологическая история бактритоидей не совсем ясна. Они возникли, видимо, в силуре, их достоверные находки имеются в интервале с девона до перми; не исключено, что последние представители дожили до триаса.

ПОДКЛАСС АММОНОИДЕИ. AMMONOIDEA

(Аммон — египетское божество со спирально свернутыми рогами)

Подкласс Ammonoidea
Отряд Agoniatitida
Отряд Goniatitida
Отряд Clymeniida
Отряд Ceratitida
Отряд Phylloceratida
Отряд Lytoceratida
Отряд Ammonitida

Общая характеристика. Подкласс Ammonoidea охватывает вымерших моллюсков, имеющих важнейшее значение для биостратиграфии. Раковина большинства аммонитов состоит из нескольких оборотов, расположенных в одной плоскости, соприкасающихся друг с другом или в различной степени перекрывающих друг друга (рис. 169). Для таких раковин целесообразно использовать термин *монотрофные раковины*. Для меньшинства аммонитов характерна *раковина гетероморфная*, т. е. имеющая различные типы расположения трубок на разных стадиях онтогенеза (см. рис. 181).

Разнообразие мономорфных аммонойд определяется объемлемостью оборотов и формой поперечного сечения. Объемлемость оборотов отражает отношение последующего оборота к предыдущему. Наблюдаются все переходы: от раковин *инволютных* (полное перекрывание) через раковины *полуинволютные* и *полуэволютные* (частичное перекрывание) к *эволютным* (последний оборот только соприкасается с пред-

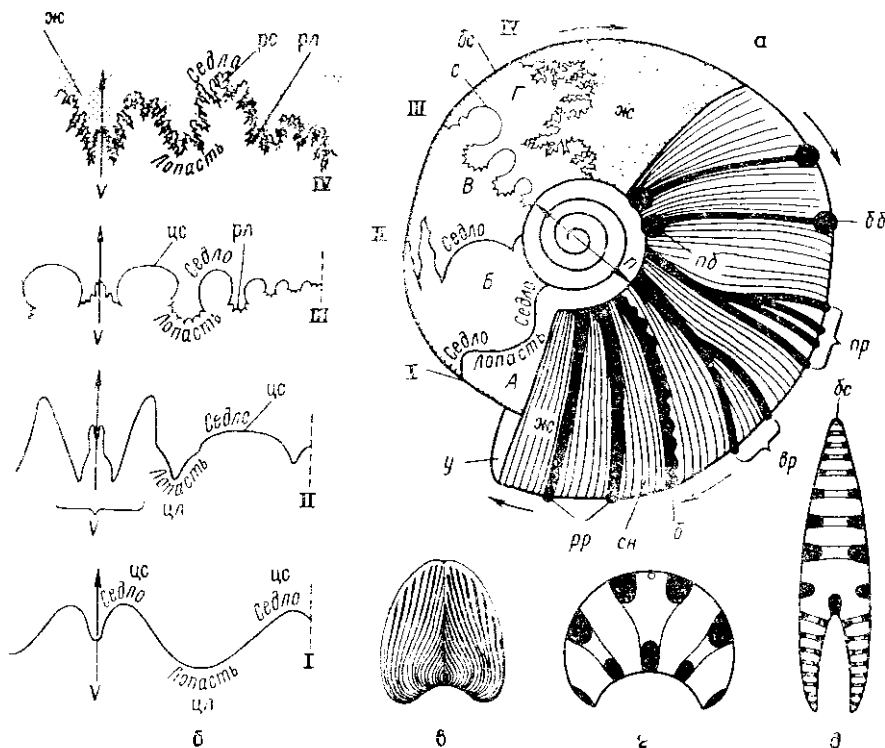


Рис. 169. Подкласс Ammonoidea (D—K)

а — схема строения мономорфной раковины аммонойд (справа — внешняя поверхность раковины, слева — ядро раковины); б — четыре типа лопастных линий: I — агонитовая, II — гонитовая, III — цератитовая, IV — аммонитовая (стрелка указывает направление к жилой камере); в — алтихи; г, д — поперечные сечения оборотов. б — бахромчатые ребра, бб — брюшные бугорки, бс — брюшной сифон, вр — вильчатые ребра, жс — жилая камера, н — пупок, nb — пупковые бугорки, пр — пучок ветвящихся ребер, рл — рассеченная лопасть, рр — простые (поперечные) радиальные ребра, рс — рассеченное седло, сн — струйки нарастания, у — устье, кл — цельная (нерассеченная) лопасть, цс — цельное (нерассеченное) седло, V — брюшная лопасть, рядом с ней лопасти, находящиеся на боковой стороне

последним). В зависимости от степени объемлемости внутренние обороты видны в различной степени, у инволютных раковин они полностью перекрываются.

Разнообразие гетероморфных аммонойд складывается из следующих типов раковин: прямые, состоящие из одного — трех или нескольких прямых стволов с коленообразным перегибом между ними, спирально-плоскостные с несоприкасающимися оборотами, спирально-плоскостные, заканчивающиеся крючком, спирально-винтовые, клубкообразные, спирально-конические на ранней стадии и разворачивающиеся на более поздних и т. д.

Размеры взрослых раковин аммоноидей изменяются в значительных пределах: от 2—3 до 30—40 см, а в исключительных случаях аммониты-гиганты достигали 2 м в диаметре.

Линия соприкосновения оборотов называется *шов*. Так как ширина оборотов с возрастом увеличивается, то в средней части раковины с двух сторон наблюдается углубление — *пупок*, относительная ширина которого определяется степенью объемлемости оборотов. Размеры пупка тем больше, чем меньше объемлемость оборотов. Раковины аммоноидей бывают гладкие и скульптурованные (см. рис. 169, где показаны различные комбинации ребер и бугорков).

Независимо от формы раковины аммонитов она так же, как у вышеописанных подклассов, разделена перегородками на серию камер. В отличие от наутилоидей длина жилой камеры варьирует от 0,5 до 2 оборотов. Значит, форма мягкого тела аммонитов изменяется от короткого мешковидного, близкого к таковому у наutilus, до длинного червеобразного. Камеры фрагмокона, если судить по наutilus, были заполнены газом (воздушные), а несколько последних — жидкостью (гидростатические).

Тело аммонитов прикреплялось к раковине с помощью мускулов трех типов, находящихся в задней части жилой камеры недалеко от последней перегородки (рис. 170), а также за счет тонких выростов мантии, расположенных в поровых каналах.

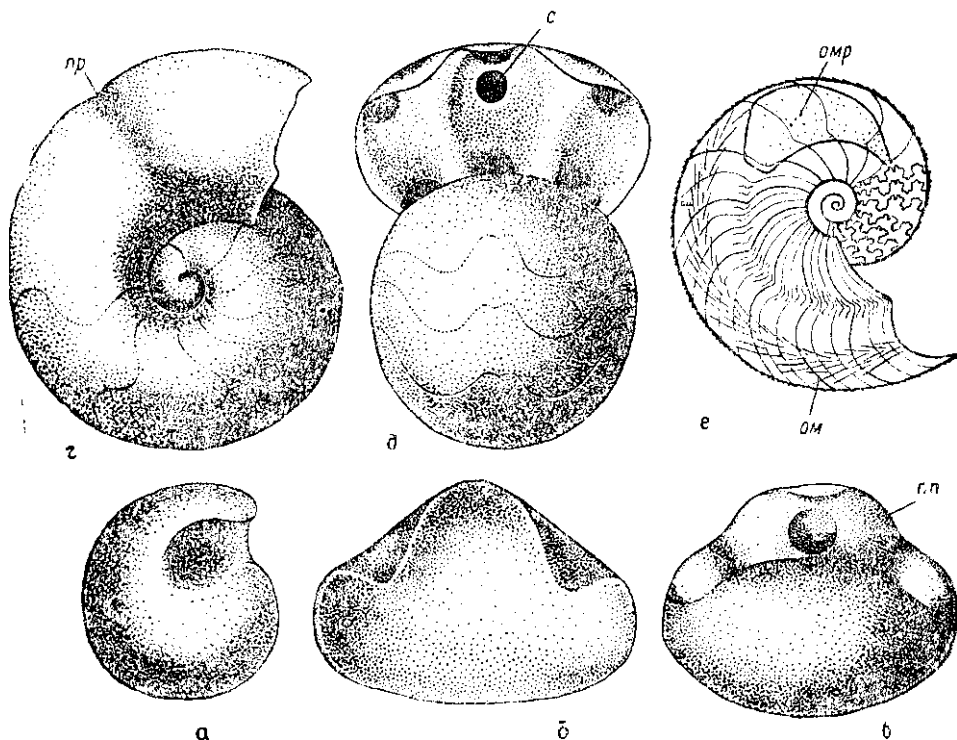


Рис. 170. Начальная камера, первый оборот и отпечатки мускулов аммоноидей а—в — начальная камера (протоконх) ангустиеллятного типа: а — сбоку, б — сверху, в — со стороны перегородки; г, д — первый оборот: г — сбоку, д — со стороны перегородки; е — отпечатки мускулов у аптского рода *Asopesceras* (K_4). ом — отпечатки мантии, омр — отпечатки мускулов-ретракторов, пр — первая перегородка, пр — первичный пережим, с — сифон (а—д — Михайлова, 1983; е — orig. Л. А. Догужаевой)

Сифон у аммоноидей узкий, краевой, обычно брюшной и только у позднедевонских *Clupeiida* — спинной. Короткие септальные трубки у палеозойских аммоноидей направлены назад, а у мезозойских — вперед. В онтогенезе раковины пермских и триасовых аммоноидей можно наблюдать переходы от септальных трубок, направленных назад, к септальным трубкам, направленным вперед.

Одним из основных признаков аммоноидей является строение лопастной линии (см. рис. 169). Перегородка аммоноидей в отличие от охарактеризованных выше подклассов имеет гофрированный край, который образует сложную линию прикрепления к раковине. В этой линии выделяются изгибы, ориентированные в противоположные стороны и названные в зависимости от направления нарастания раковины: вперед (к жилой камере) — *седла*, назад (к начальным оборотам) — *лопасти*. Для подкласса *Ammonoidea*, чтобы подчеркнуть это отличие от остальных подклассов, более предпочтительно употреблять термин *лопастная линия*. Выделяются четыре типа лопастных линий, сменяющих друг друга во времени. Определение типа лопастной линии проводится по лопастям и седлам, находящимся на боковой стороне раковины. 1. *Агонитативный тип* имеет округлые седла и округлые лопасти (D). 2. *Гониатитовый тип* характеризуется цельными округлыми седлами и цельными заостренными лопастями (D—P). Брюшная (вентральная — V) лопасть, расположенная в плоскости симметрии на брюшной (вентральной) стороне, у аммонитов с таким типом линии нередко является двухраздельной или трехраздельной. 3. *Цератитовый тип* обладает цельными округлыми седлами и рассеченными лопастями (C_3 —T, K_2). Может наблюдаться рассеченное наружное седло (седло, расположенное рядом с брюшной лопастью). В позднемеловую эпоху у некоторых аммонитов произошло упрощение лопастной линии (псевдоцератиты). 4. *Аммонитовый тип* является наиболее сложным: рассечены и седла и лопасти (T—K).

В развитии аммоноидей выделяются эмбриональный и постэмбриональный периоды. В эмбриональный период в яйцевых оболочках формировались начальная камера — *протоконх* — и первый оборот спирали (см. рис. 170). До выхода из яйца строилась первая перегородка (*просепта*), иногда вторая перегородка (*примасепта*). Задняя часть эмбриона образовывала мешковидное впячивание в протоконх, представляющее собой начало сифона и называемое *цекум*. Цекум изнутри прикреплялся к стенке протоконха с помощью специальной связки, получившей название *просифон*. После выхода из яйцевых оболочек молодой организм — *аммонителла* — адаптировался к внешней среде, наращивание раковины в длину приостанавливалось, а в толщину продолжалось, оборот сужался и возникал *первичный пережим*. Таким образом, эмбриональная раковина состояла из протоконха и жилой камеры. Аммонителла вела планктонный образ жизни, так как герметически закрытый протоконх представлял собой идеальный поплавок. Важным моментом в постэмбриональный период является формирование воронки и переход к нектонному образу жизни. Наиболее активными пловцами были аммониты, имевшие гладкие раковины с высоким поперечным сечением и объемлющими оборотами. Появление гетероморфных аммоноидей, видимо, связано с переходом к придонному образу жизни.

Онтогенез и филогенез. Аммониты представляют собой идеальную группу ископаемых, при изучении которых можно применять онтогенетический метод. Их раковина растет путем надстраивания трубки, и по мере нарастания оборотов усложняется лопастная линия, изменяется

форма поперечного сечения, появляется скульптура, усложняется внутреннее строение. Чтобы проследить названные признаки, необходимо «развернуть» аммонит, т. е. последовательно отделить все обороты, и затем проследить изменение различных признаков от протоконха до последнего оборота. Серии онтогенезов позволяют документально отразить появление и становление новых признаков у родственных групп и тем самым наметить пути развития подкласса аммонойд в целом.

Принципы классификации и систематика. Разделение подкласса Аммоноидеа на отряды основано на строении лопастной линии, ее изменении и усложнении в онтогенезе и филогенезе раковины, а также на положении сифона. Ниже рассмотрено семь отрядов: Agoniatitida (D—T₁), Goniatitida (D₂—P), Clymeniida (D₃), Ceratitida (P—T), Phylloceratida (T—K), Lytoceratida (T₃—K), Ammonitida (J—K).

Отряд Agoniatitida (греч. а — отрицание; gonia — угол) включает аммонитов, имевших раковины мономорфные спирально-плоскостные от эволютных до инволютных. Поверхность гладкая, реже скульптурированная. У наиболее ранних форм раковина гетероморфная: обороты не соприкасаются на всех стадиях либо только на начальных, оставляя в центре пупковое (умбиликальное) зияние. Сифон расположен около брюшной стороны. Лопастная линия у некоторых девонских форм агониатитовая (рис. 171), у остальных — гониатитовая или цератитовая (рис. 172). Брюшная лопасть цельная, трехраздельная, реже непарно-многораздельная. Девон — ранний триас.

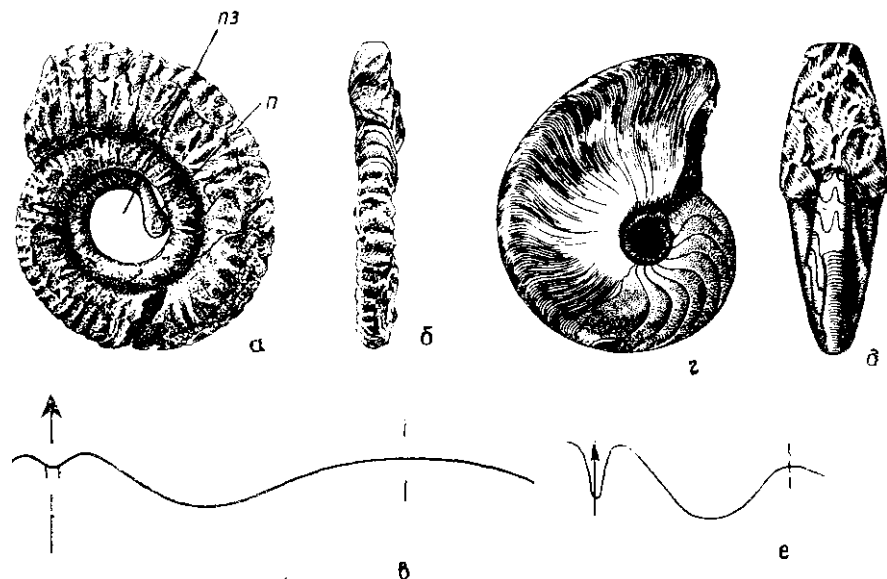


Рис. 171. Отряд Agoniatitida (D—T₁)
а—в — Erbenoceras (D₁); г—е — Agoniatites (D₂). п — протоконх, пз — пупковое зияние

Отряд Goniatitida (греч. gonia — угол) охватывает аммонитов, у которых была мономорфная раковина с гладкой, реже со скульптурированной поверхностью (рис. 173). Сифон всегда краевой, расположенный около брюшной стороны. Лопастная линия гоннатитовая или цератитовая с двураздельной брюшной лопастью. Средний девон — пермь.

Отряд Clymeniida (греч. clix — лестница, ступенчатый; Clyme-

пе — дочь Океана, мать Фазтона) представляет небольшую группу аммонитов, для которых характерна мономорфная, обычно эволютная раковина с медленно возрастающими оборотами (рис. 174). Поперечное сечение округлое, реже угловатое. Пупок, как правило, очень широкий, ступенчатый, что определило название отряда. Сифон располагается около спинной стороны, чем климениды отличаются от всех остальных отрядов. Лопастная линия гониатитовая, в плоскости симметрии на брюшной стороне нередко наблюдается седло, тогда как у остальных аммонитов на этом месте всегда находится лопасть. Поздний девон.

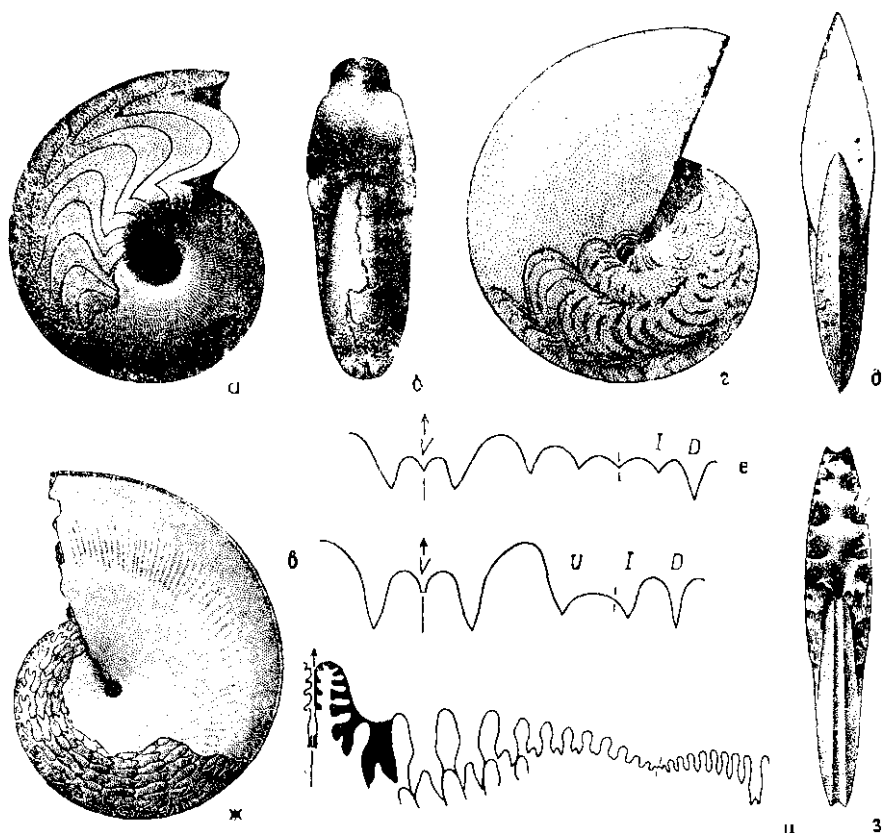


Рис. 172. Отряд Agoniatitida (D—T₁)
а—в — *Manticoceras* (D₃f); г—е — *Timanites* (D₃f); ж—и — *Medlicottia* (P). Лопастные: D — спинная, I — внутренняя, U — пупковая, V — брюшная

Отряд *Ceratitida* (греч. *keras* — рог) объемлет преимущественно мономорфных аммонитов, очень редко и только в позднем триасе жили цератиты с гетероморфной раковиной. Среди последних известны прямые, спирально-плоскостные с несоприкасающимися оборотами, спирально-винтовые и т. д. Наряду с гладкими формами имеются скульптурированные, раковина которых несет ребра, шипы, бугорки, кили и т. д. Сифон краевой, приближенный к брюшной стороне. Лопастная линия преимущественно цератитовая (очень редко аммонитовая); в отличие от цератитовой линии отрядов *Goniatitida* и *Agoniatitida* основание лопастей мелкозазубренное (рис. 175). Лопастная линия гетероморф

Отряд *Lytocera*tida (греч. lytos — неплотный; keras — рог) охватывает и мономорфных, и гетероморфных аммоноидей. Мономорфные раковины преимущественно эволютные, реже полуэволютные и полу-

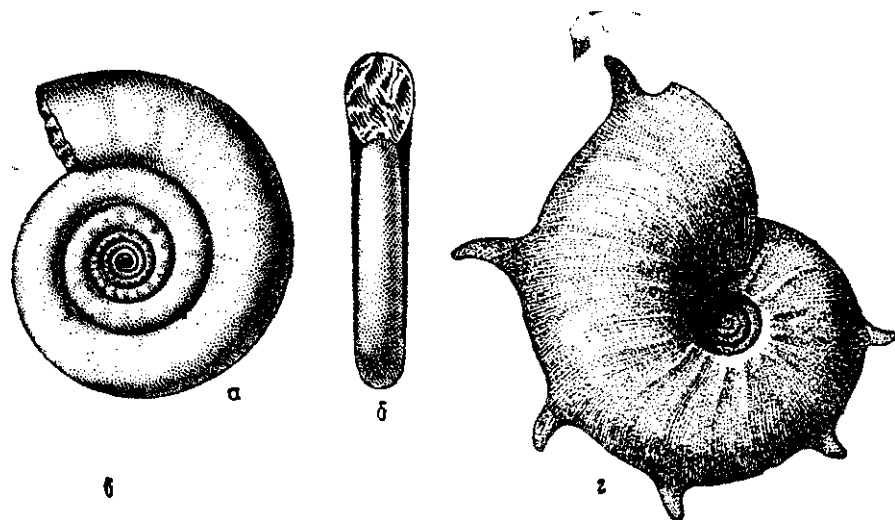


Рис. 174. Отряд Clymeniida (D_3)
а—в — Clymenia (D_3); г — Falticlymenia (D_3). Д — спинная лопасть (г — Бого-
словский, 1962)

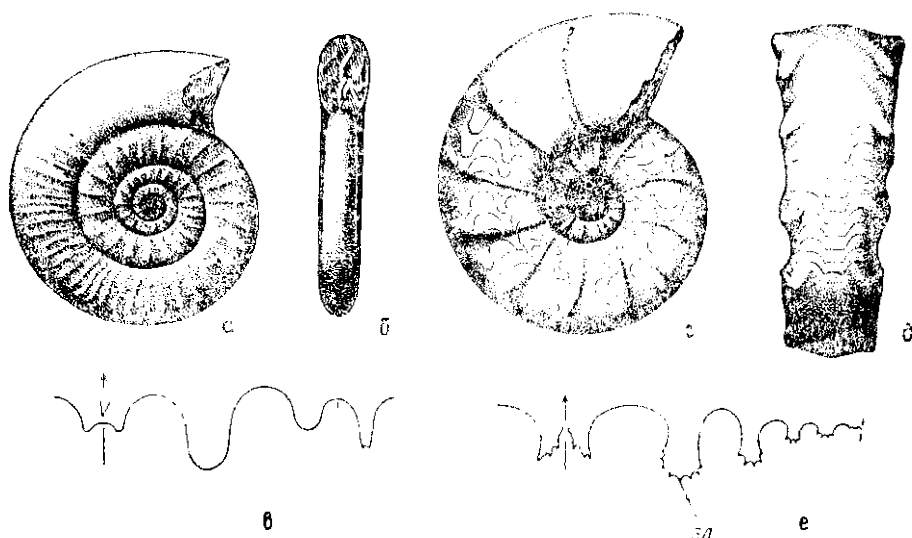


Рис. 175. Отряд Ceratitida (P—T)
а—в — Paracelites (P); г—е — Ceratites (T_2). Д — зазубренная лопасть, V —
брюшная лопасть

инволютные, очень редко ннволютные (рис. 177). Гетероморфные раковины характеризуются максимальным разнообразием типов навивания: от прямых до спирально-плоскостных с несоприкасающимися оборотами, спирально-винтовых, клубкообразных, спирально-плоскостных

на ранних и крючкообразных на поздних стадиях и т. д. (рис. 178). Сифон прилегает к брюшной стороне. Мономорфные раковины преимущественно гладкие, гетероморфные обычно скульптурированные.

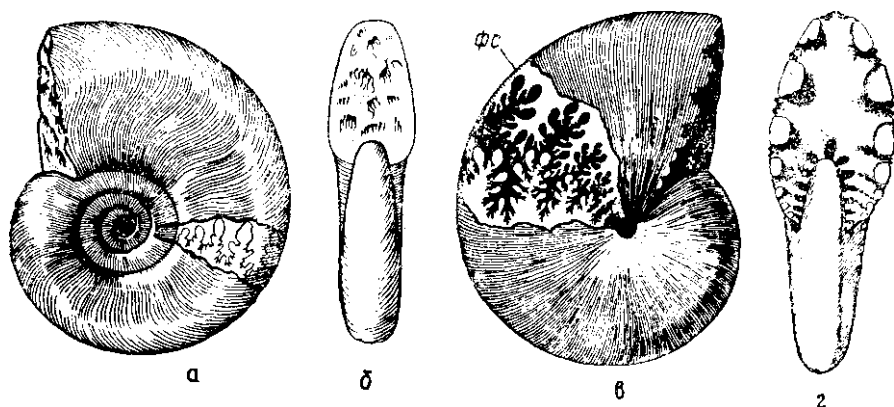


Рис. 176. Отряд Phylloceratida (Т—К)
а, б — Monophyllites (Т₂₋₃); в, г — Phylloceras (J). фс — филлоидные седла

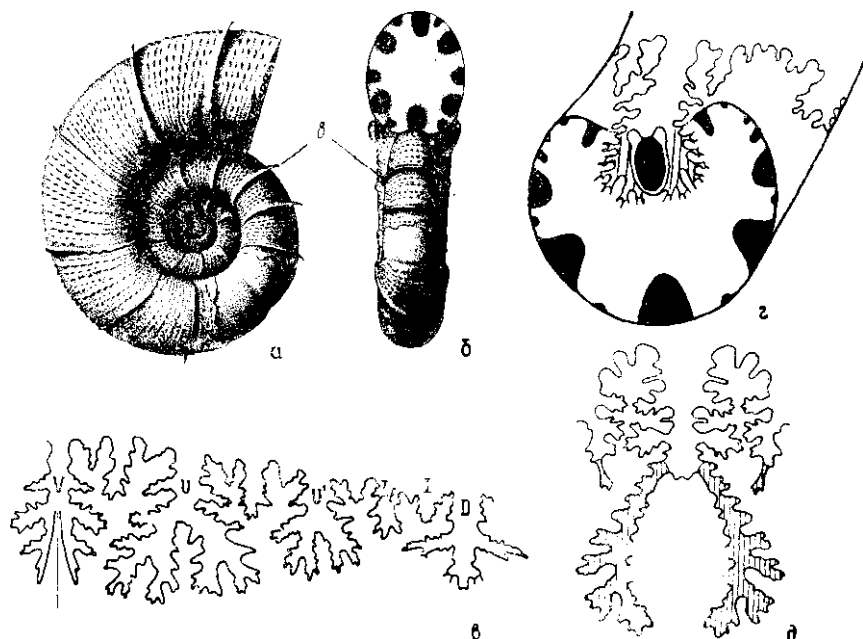


Рис. 177. Отряд Lytoceratida (Т₃—К) — мономорфные формы
а, б — Lytoceras (J₁₋₂); в — лопастная линия Argonauticeras (K₁); г — схема строения септальных крыльев; д — септальные крылья (заштрихованы) рода Tetragonites (K₁). в — воротники (в, д — Михайлова, 1983; г — Wiedmann, 1968)

Лопастная линия аммонитовая, сложно рассеченная. Так как раковины чаще всего эволютные, то сечение оборота приближается к овалному (округлое, округленно-квадратное сечение характерно и для гетероморф). При такой форме сечения число лопастей невелико, так как новые лопасти обычно возникают именно в инволютных частях

оборота, которые у литоцератид отсутствуют. Поэтому в отличие от филлоцератид на боковой стороне находится не серия трехраздельных лопастей, а одна крупная двухраздельная лопасть. Прочность эволюционной раковины компенсируется возникновением *септалных крыльев*. Эти образования обнаружены только у литоцератид. Они представляют собой удлинённые концы спинной лопасти, доходящие до следующей

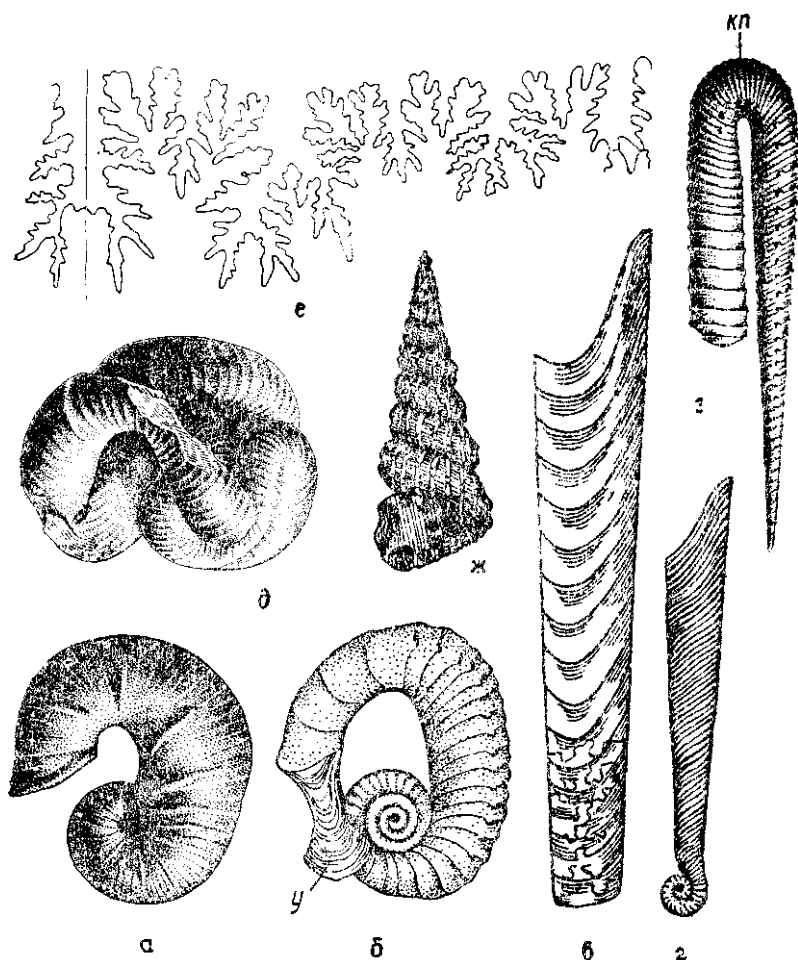


Рис. 178. Отряд Lytoceratida (Т₃—К) — гетероморфные формы
а, б — Scaphites (К_{1al}—К₂); в, г — Baculites (К_{2cp}): в — конечная часть раковины,
г — начальная часть раковины с первым спиральным оборотом (сильно увел.); д, е —
Nipponites (К_{2l}—s): д — внешний вид, е — лопастная линия; ж — Turritites (К_{1al}—
К_{2c}); з — Hamulina (К_{1br}). кп — коленообразный перегиб, у — ушки

перегородки, к которой и прикрепляются. Иными словами, если лопастная линия — след прикрепления всех элементов перегородки к раковине, то септалные крылья — след прикрепления одного элемента перегородки (спинной лопасти) к предыдущей перегородке. Таким образом, сложно рассеченная линия располагается на двух поверхностях: поверхности оборота и поверхности перегородки (см. рис. 177, г, д). Очень важным признаком литоцератид является наличие воротников,

своеобразных пластин, ориентированных перпендикулярно поверхности оборота. Воротники при извлечении раковины из породы обламываются. Устье простое, у небольшого числа литоцератид (род *Scaphites*)

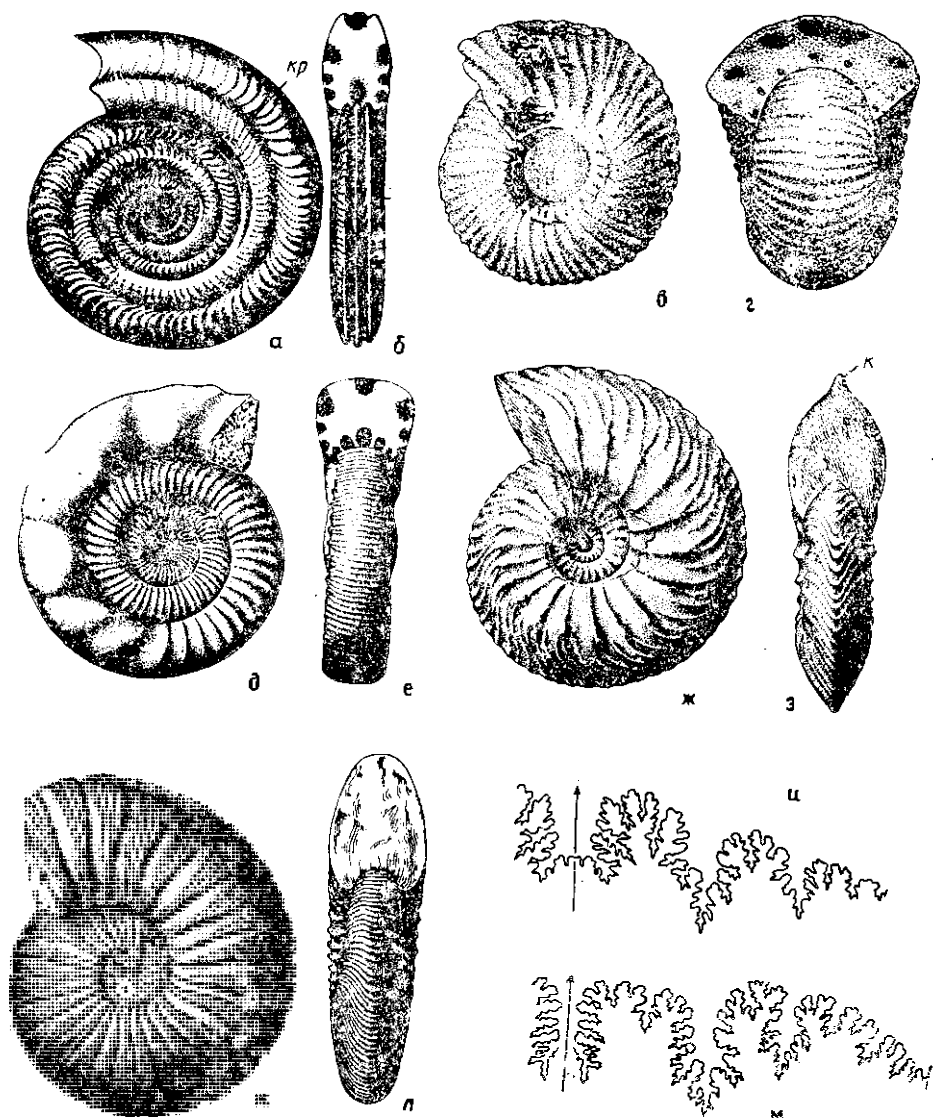


Рис. 179. Отряд Ammonitida (J—K) — юрские мономорфные формы
а, б — *Hildoceras* (J_1t); в, г — *Cadoceras* (J_2k); д, е — *Perisphinctes* (J_3o); ж—и — *Cardioceras* (J_3o); к—м — *Virgatites* (J_3v). к — киль, кр — коленчато-изогнутые ребра

могут наблюдаться ушки. Последние, видимо, являются половым признаком. Поздний триас — мел.

Отряд *Ammonitida* включает раковины моно- и гетероморфные (рис. 179—181). Мономорфные аммонитиды — от эволютных до инволютных, преимущественно полуинволютные и полуэволютные с различной формой поперечного сечения. Гетероморфные аммонитиды менее

разнообразны по форме, чем гетероморфные литоцератиды, хотя и среди них наблюдаются прямые, спирально-плоскостные с несоприкасающимися оборотами, спирально-конические и т. д. Скульптура аммони-

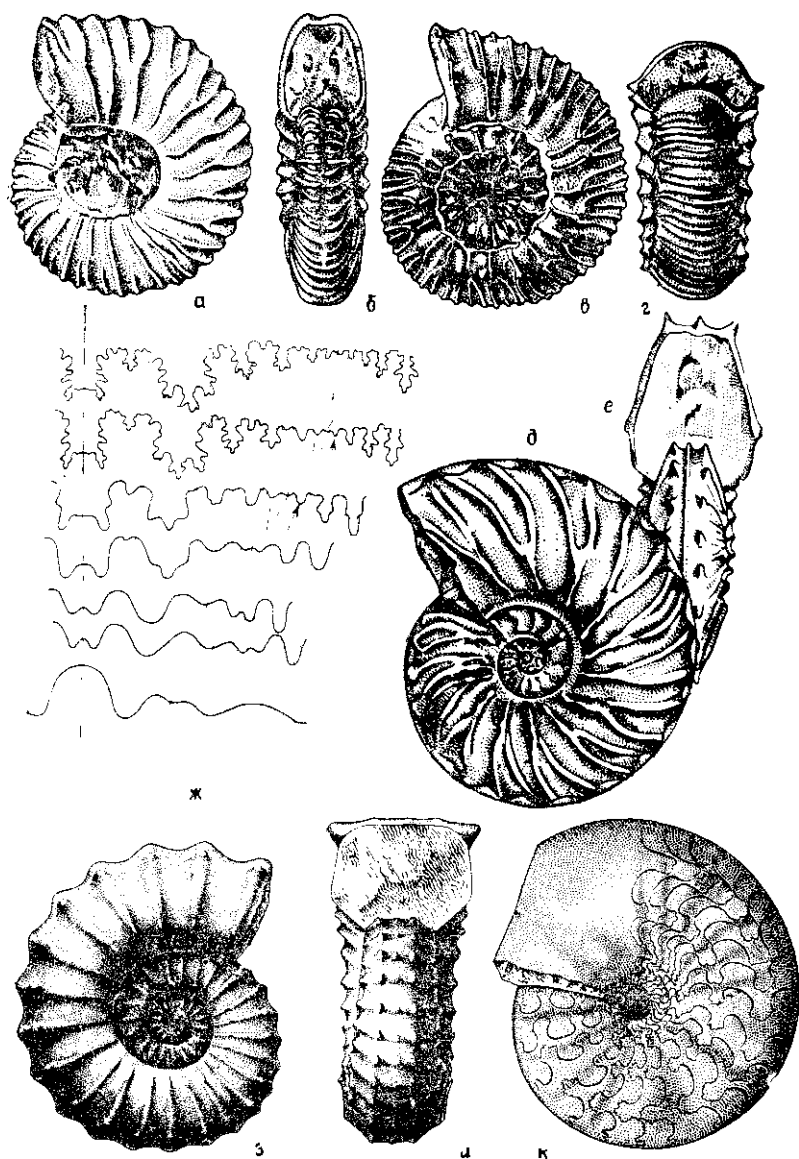


Рис. 180. Отряд Ammonitida (J—K) — меловые мономорфные формы
а, б — *Riasanites* (K_{1b}); в, г — *Simbirskites* (K_{1h}); д—ж — *Schloenbachia* (K_{2c}):
д, е — общий вид, ж — изменение лопастной линии в онтогенезе раковины; з, и —
Acanthoceras (K_{2c}); к — *Tissofia* (K_{2cp}), виды лопастные линии цератитового типа

тид представлена ребрами, шипами, бугорками и т. д. Устье обычно простое, преимущественно у среднеюрских форм наблюдаются боковые ушки или брюшной (вентральный) выступ, либо, наоборот, гипонимический синус. Лопастная линия аммонитовая. Лопасть на боковой сто-

роне трехраздельная. У некоторых позднемеловых аммонитид произошло упрощение лопастной линии (псевдоцератиты). Юра — мел.

Геологическая история. Как говорилось выше, аммоноидеи являются предками бактритоидей, от которых в раннем девоне произошел отряд Agoniatitida. Первые наиболее ранние представители этого отряда унаследовали от бактритов брюшное положение сифона, а также брюшную и мелкую широкую боковую лопасти. У этих агоннатитид раковина еще не была полностью свернута, в центре оставалось пупковое зияние, для них характерна лопастная линия простейшего агониа-

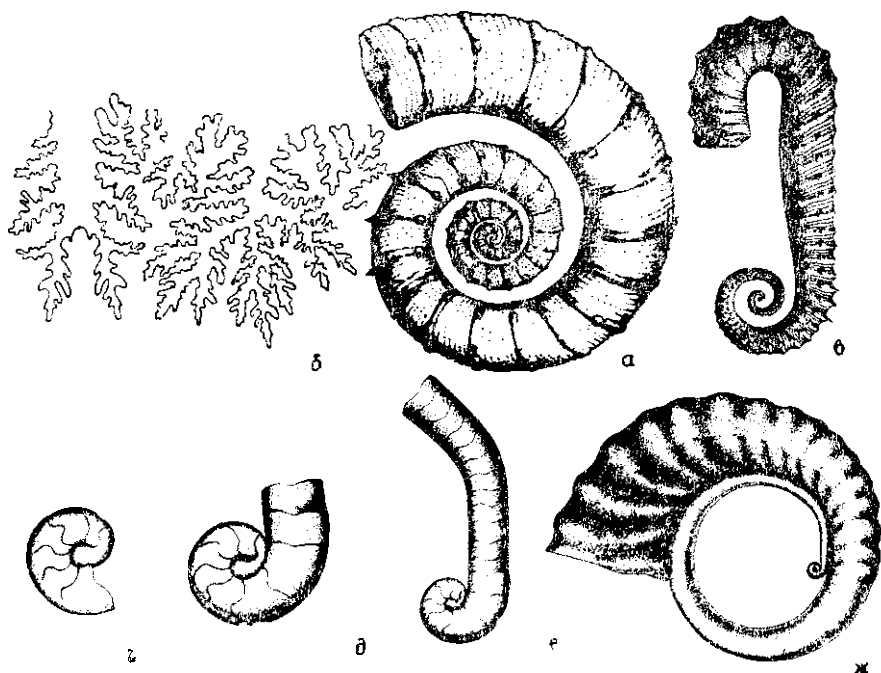


Рис. 181. Отряд Ammonitida (J—K) — меловые гетероморфные формы а, б — *Srioceratites* (K_1h-br); в — *Ancyloceras* (K_1a); г—ж — изменение в онтогенезе формы раковины *Ammonitoceras* (K_1a) (сильно увел.); г — первый оборот, д — начало прямого ствола, е — переход в пологую дугу, ж — раковина в 2,5 оборота

титового типа. Агоннатиты представляли собой прогрессивную ветвь аммоноидей, давшую начало отрядам Goniatitida, Clymeniida и Ceratitida. Гоннатиты возникли от агоннатитов в девоне и вымерли в перми, не дав потомков. Слепую ветвь в развитии аммоноидей представлял и отряд Clymeniida, достоверно просуществовавший очень недолго, всего одну эпоху — поздний девон. От отряда Agoniatitida ведет свое начало и отряд Ceratitida. Появившись в ранней перми, цератиты достигли максимального расцвета в триасе, где они дали начало отряду Phylloceratida. Гетероморфные цератиты приурочены к моменту максимальной регрессии поздне триасового моря, и, видимо, в отличие от мономорфных собратьев они приспособились к бентосному или бентосно-пелагическому образу жизни.

Филлоцератиды являются производными цератитов. Цератитовое начало отряда Phylloceratida проявляется в строении седел, двураздельность которых возникла не в результате деления седла, а в результате смещения вверх бокового зубца. Таким образом, седла фил-

лоцератид не являются истинно рассеянными — аммонитовыми. Литоцератиды в верхах триаса произошли от филлоцератид; все юрские литоцератиды имели раковины мономорфные. В мелу появляются и гетероморфные литоцератиды. Их возникновение вызвано, видимо, экологическими причинами и свидетельствует о приспособлении некоторых литоцератид к бентосному или бентосно-пелагическому образу жизни.

Аммонитиды на рубеже триаса и юры отделились от филлоцератид. В юре существовали преимущественно мономорфные аммонитиды (гетероморфы очень редки), а в раннем мелу появляется большое число гетероморфных. В целом аммоноидеи с мономорфной раковиной существовали от девона до мела, а аммоноидеи с гетероморфной раковиной появляются в позднем триасе в момент максимальной регрессии морских бассейнов, вторично возникают в средней юре и наибольшего родового и семейственного разнообразия достигают в мелу. Позднемеловое время — последняя эпоха существования подкласса аммоноидей — и наряду с этой эпохой расцвета гетероморфных аммоноидей. Чрезвычайно интересно установление перехода от гетероморфных аммоноидей к мономорфным, подтвержденное на некоторых раннемеловых группах (см. рис. 21). Не менее, если не более удивительным является возможность частичного или полного облекания мантией раковины снаружи. Реконструкция аммонита с возможным внутренним положением раковины дана на рис. 182.

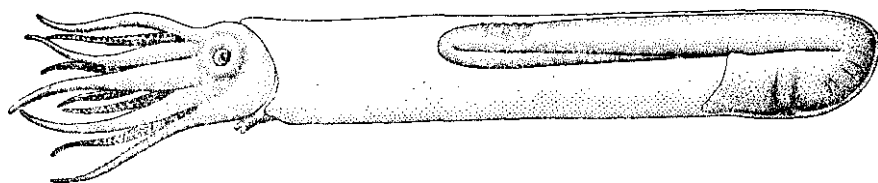


Рис. 182. Гипотетическая реконструкция албского аммонита *Ptychoceras* с возможным внутренним положением раковины (ориг. Л. А. Догужаевой)

Геологическое значение. Аммониты — архистратиграфическая группа морских ископаемых. Интенсивная эволюция аммоноидей, их быстрое расселение из ареала возникновения, независимость от фаций, обусловленная пелагическим образом жизни, определила тот факт, что аммониты являются чрезвычайно важными руководящими ископаемыми. Комплексы этих организмов положены в основу выделения зон — наиболее дробных подразделений единой стратиграфической шкалы. Аммоноидеи позволяют проводить региональные и межрегиональные корреляции. С девона (появление аммонитов) и до конца мела (их вымирание) они играют роль основной группы для датировки отложений. Особенно возрастает их значение для расчленения отложений юрской и меловой систем.

ПОДКЛАСС КОЛЕОИДЕИ. COLEOIDEA (греч. *koleos* — ножны, футляр)

Общая характеристика. Подкласс *Coleoidea* объединяет высших головоногих моллюсков, у которых хорошо обособлена голова, хорошо развиты органы чувств, имеется 8 или 10 рук, дыхание осуществляется с помощью двух жабр, раковина располагается внутри, нередко отсутствует или сохраняются ее рудименты. Внутреннее положение раковины определило название этой группы — внутреннераковинные (*Endoco-*

chia), которым до недавнего времени пользовались палеонтологи, а число жабр — название двужаберные (Dibranchiata), которое предпочитали и предпочитают биологи. В настоящий момент, как уже говорилось, пришлось отказаться от выделения двух подклассов, так как у некоторых ископаемых головоногих, издавна причисляемых к наружнораковинным, были обнаружены черты сходства с внутреннераковинными. Поэтому было принято нейтральное название Coleoidea, предложенное еще в прошлом веке. Девон — современность.

К колеоидеям относятся разнообразны современные осьминоги, каракатицы, кальмары, а также вымершие белемниты, имеющие чрезвычайно важное значение для стратиграфии мезозойских отложений. Все перечисленные формы являются организмами хищными, морскими, преимущественно пелагическими, реже ползающими. У них хорошо развита воронка, тело двусторонне-симметричное различной формы. У активных пловцов по бокам удлинненно-заостренного тела развиты плавники. Некоторые колеоидеи (гигантские кальмары) достигают в длину (с учетом рук) 18 м, т. е. это наиболее крупные моллюски и вообще беспозвоночные.

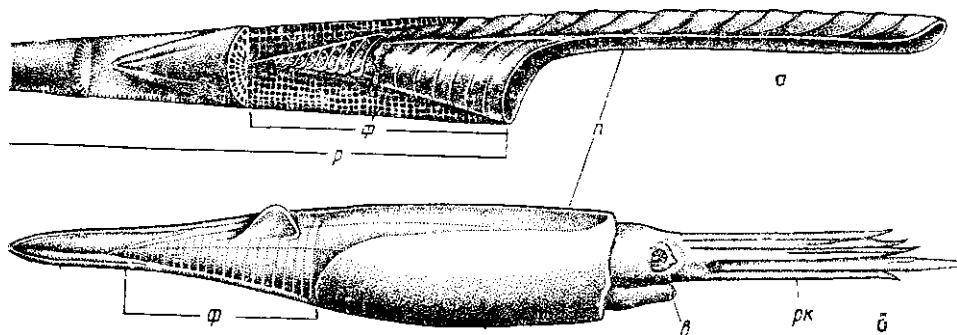


Рис. 183. Отряд Belemnitida (D—K, P₂?)

а — схема строения раковины; б — реконструкция белемнита. п — воронка, р — проостракум, рк — руки, ф — фрагмокон

Раковина колеоидей имеет разнообразную форму, строение и положение внутри тела животного. Только у самок аргонавтов раковина занимает наружное положение, но она выделяется не мантией, а находящейся в руках железой. Между самками и лишеными раковины самцами аргонавтов наиболее резко проявляется половой диморфизм.

Принципы классификации и систематика. Приходится признать, что разделение современных и ископаемых колеоидей на отряды базируется на различных признаках: для ископаемых — строение скелета, для современных — строение мягкого тела. Насчитывается от трех до семи отрядов. В упрощенном виде можно ограничиться отрядами Belemnitida, Decapoda, Octopoda.

Отряд Belemnitida (греч. belemnion — копье, дротик) охватывает вымерших колеоидей, имеющих внутренний опорный скелет. Скелет белемнитов состоял из трех частей: ростра, фрагмокона и проостракума. О строении мягкого тела можно судить по немногочисленным отпечаткам (рис. 183). В ископаемом состоянии чаще всего сохраняется ростр, реже фрагмокон и в исключительных случаях проостракум. **Ростр** представлял собой массивное, чаще всего цилиндрическое, субцилиндрическое или коническое образование, т. е. один конец его су-

жен, а противоположный расширен (рис. 184, 185). Суженный конец является задним (по отношению к внутренним органам), а расширенный — передним. Ростр — основная часть внутреннего скелета белемнитов. Слагающие его слои кальцита отлагались внутренней поверхностью мантии. В их расположении на поперечном разрезе видны концентрические линии нарастания, а на продольном — контуры нарастания ростра, отражающие изменение его формы в онтогенезе. Поверх-

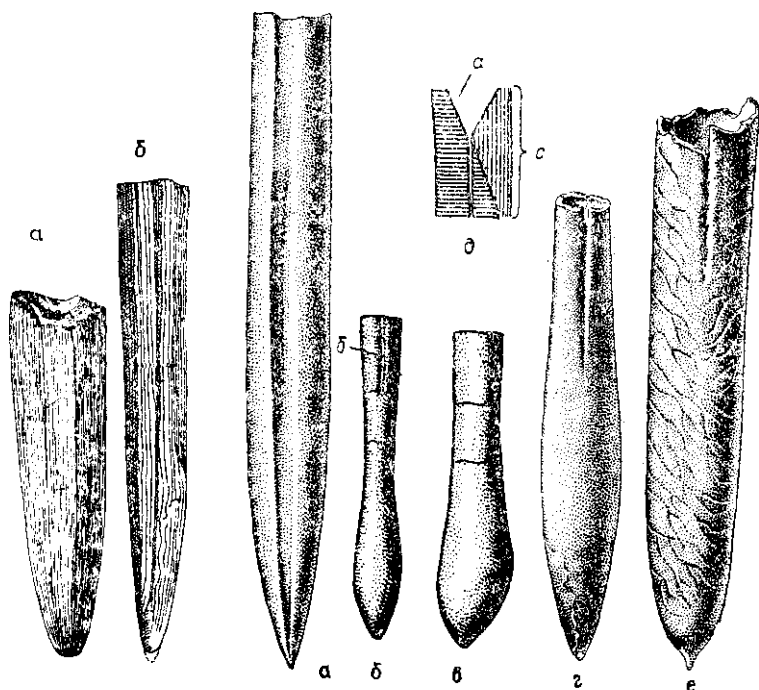


Рис. 184. Отряд Belemnitida (D—K, P₂?)
а — Hemacites (C₁); б — Aulacosceras (T₂₋₃) (б — Zittel, 1881—1885)

Рис. 185. Отряд Belemnitida (D—K, P₂?)
а — Cylindroteuthis (J₂₋₃); б, в — Duvalia (J₃—K₁); г, д — Hibolites (J₂—K₁); г — общий вид, д — продольный разрез; е — Belemnitella (K₂). а — альвеола, б — борозда, с — спайка

ность ростра нередко несет отпечатки кровеносных сосудов, что подтверждает его внутреннее положение. На ростре имеются борозды, различные по количеству, положению, глубине и протяженности. На переднем конце ростра располагается выемка — альвеола, в которой находится фрагмокон. На продольном расколе (в плоскости симметрии вдоль брюшной стороны) рядом с альвеолой может наблюдаться гладкая поверхность — спайка, легко отличающаяся от остальной части скола. Иногда от переднего конца ростра протягивается брюшная щель, достигающая альвеолы, из-за чего она получила название альвеолярная щель. Поверхность альвеолярной щели чаще всего белесая, шероховатая.

Фрагмокон в отличие от ростра являлся камерной частью скелета белемнитов. Он имеет коническую форму и состоит из большого числа высоких камер, разделенных между собой перегородками и пронизан-

ных сифоном, прилежащим к брюшной стороне. Первая камера — протоконх — имела шаровидную форму. По строению фрагмокон белемнитов соответствует раковине рассмотренных выше подклассов головоногих. Его строение близко таковому у бактритоидей, которые считаются их предками. *Проостракум* представлял тонкую пластинку, являющуюся продолжением спинной стороны фрагмокона и из-за своей хрупкости крайне редко сохраняющаяся в ископаемом состоянии.

Образование скелетных элементов начиналось с формирования протоконха фрагмокона, в дальнейшем по мере роста проостракум и роостр удлинялись в противоположные стороны. Проостракум защищал внутренние органы со спинной стороны; на переднем конце тела располагался головной отдел. Форма и размеры роостра, являвшегося основным опорным образованием белемнитов, позволяют судить о форме тела животного. Видимо, оно приближалось к таковому у кальмаров.

Белемниты существовали с девона до мела, их расцвет приходится на юрский и меловой периоды, вероятно, последние представители дожили до палеогена.

Отряд Decapoda (греч. deka — десять; pus, род. п. podos — нога) включает колеоидей с десятью руками, из которых две ловчие руки значительно длиннее остальных. Это преимущественно нектонные колеоидеи, имеющие, как правило, вытянутую форму тела и различно устроенную раковину. У кальмаров имеется тонкая пластинка — гладиус, соответствующая проостракуму белемнитов. У каракатиц, или сепий, на спинной стороне располагается удлинено-овальная известковая пластинка — *сепион*, соответствующая фрагмокону и рудиментам роостра белемнитов. Очень интересная раковина спидулы представляет собой спирально свернутую трубку, начинающуюся шарообразным протоконхом и разделенную на камеры, через которые проходит сифон. Но эта раковина занимает внутреннее положение. Юра — современность.

Отряд Octopoda (лат. octo — восемь; греч. pus, род. п. podos — нога) охватывает колеоидей, имеющих восемь рук. Это в основном донные животные, у которых отсутствует скелет (за исключением раковин самок аргонавтов). Мел — современность.

Геологическая история. Белемнитиды отделились от бактритоидей в девоне и вначале были немногочисленны. Бурное развитие белемнитид начинается с триаса, в юрский и меловой периоды эти организмы широко распространены во всех палеозоогеографических областях. В конце мела происходит вымирание белемнитов, возможно, несколько переживших рубеж мезозоя и кайнозоя. Развитие декапод и октопод шло по пути редукции скелета. Десятногие колеоидеи, видимо, произошли от белемнитид, но не исключено, что обе группы возникли от общего бактритидного предка. Наиболее молодыми являются восьминогие, у которых произошла полная редукция скелета.

Геологическое значение. Среди колеоидей для стратиграфии мезозойских отложений существенное значение имеют белемниты. При расчленении юрских и меловых отложений по смене комплексов белемнитов возможно выделение очень дробных, иногда зональных подразделений.

Класс Тентакулиты. *Tentaculita*

(лат. *tentaculum* — щупальце)

К этому классу отнесены вымершие морские организмы, от которых в ископаемом состоянии сохраняются узкоконические, в редких случаях спирально-конические известковые раковины небольших размеров —

от 2—5 до 30 мм. Наружная поверхность обычно с поперечной скульптурой в виде ребер и пережимов, реже гладкая. Животное занимало всю раковину либо только жилую камеру; во втором случае раковина разделена перегородками на камеры (рис. 186). Сифон у тентакулитов, отсутствовал, поэтому камеры не сообщались между собой, что отличает их от головоногих моллюсков.

Тентакулиты существовали с силура по девон. Те, у которых имелись «воздушные камеры», видимо, приспособились к пелагическому образу жизни. На это указывает и тот факт, что они встречаются в различных литологических типах пород, нередко образуя массовые скопления. Некоторые тентакулиты с тонкостенными раковинами могли частично погружаться в грунт (у таких форм перегородки отсутствовали). О строении мягкого тела тентакулитов неизвестно, что в свою очередь определяет и условность их положения в системе царства животных. Отмечается их сходство с конулятами, хиолитами, но преимущественно высказывается мысль об их близости к моллюскам. Относительно их положения среди типа моллюсков господствуют две точки зрения. Согласно одной, тентакулитов рассматривают в качестве самостоятельного класса, как и принято в учебнике, согласно другой — их сближают с крылоногими гастроподами. Достаточно спорным является также и состав этого класса; обычно его разделяют на три или четыре отряда, отличие между которыми затрагивает строение внутренней полости (наличие или отсутствие перегородок), тип скульптуры, строение стенки раковины и ее начальных частей. Некоторые авторы выделяют описанные формы в класс *Copiconchia*, куда иногда относят и хиолитов.

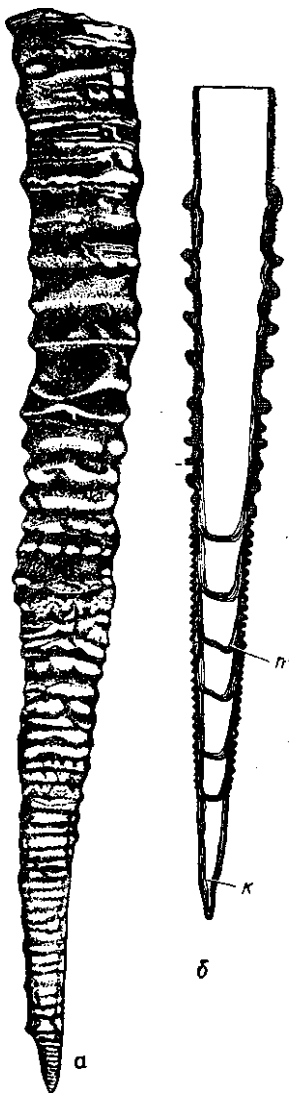


Рис. 186. Класс Tentaculita (S—D)
а, б — Tentaculites (S—D): а — внешний вид раковины с концентрическими ребрами, б — схема продольного сечения. к — начальная камера, п — поперечные перегородки

Класс Хиолиты. *Hyolitha*

(греч. *hyos* — побег; *lithos* — камень)

Хиолиты — двусторонне-симметричные известковые раковины, состоящие из двух частей: одна из них имеет коническую форму, уплощенную на брюшной стороне и выпуклую на спинной (рис. 187), другая — в виде крышечки, прикрывающей устье. На внутренней стороне крышки имеются многочисленные отпечатки мускулов и различные отростки.

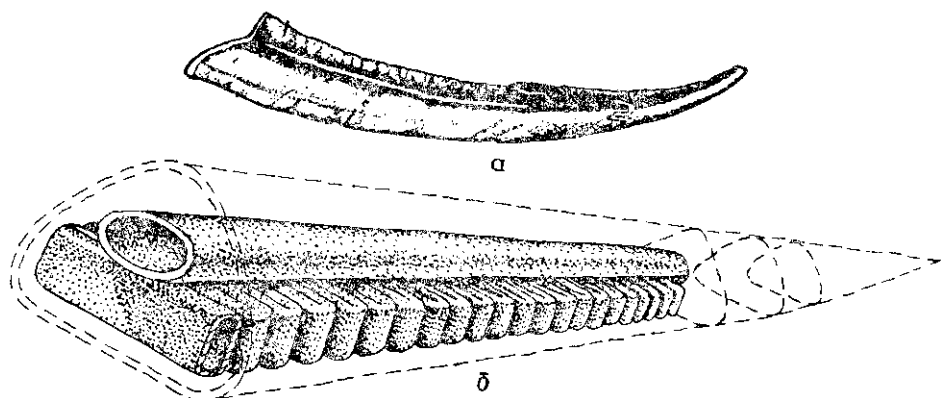


Рис. 187. Класс Hyolitha (Є—Р)
а — Hyolithes (О—С), внешний вид; б — схема строения пищеварительного аппарата (б — Проблематики фанерозоя, 1981)

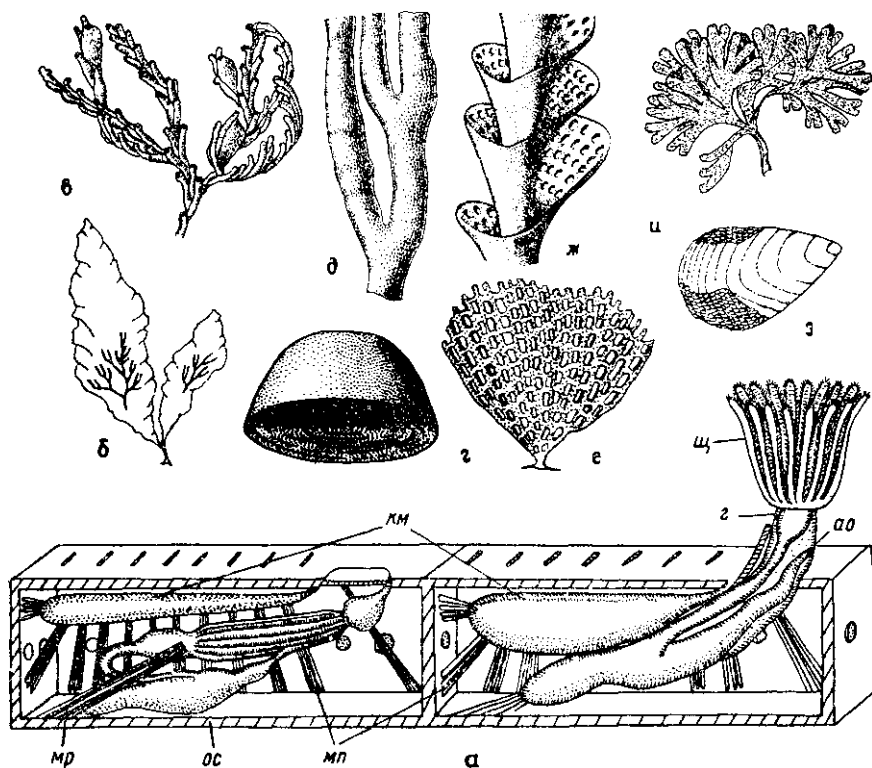


Рис. 188. Схема строения автозоидов и типы колоний мшанок
а — Ascorphoa с втянутым и высунувшимся полипом; б, в — кустистые колонии: б — однорядная, стелющаяся по поверхности водоросли, в — многорядная; г, д — массивные: г — сферическая с морщинистой эпитекой в основании, д — ветвистая; е, ж — сетчатые; е — веерообразная, ж — спирально-винтовая; з, и — пленочные: з — обрастающая двусторонку, и — образующая свободно ориентированные пластины. ао — анальное отверстие, г — глотка, км — компенсационный мешок, мп — мышцы парietальные, мр — мышцы-ретракторы, ос — обызвестленная стенка, щ — щупальца (а — Клюге, 1981)

Хиолитов относят к кольчатым червям, моллюскам (крылоногие гастроподы, головоногие), иногда выделяют в самостоятельный тип животных. Кембрий — пермь.

ТИП МШАНКИ. BRYOZOА

(греч. *bryon* — мох; *зоа*, мн. ч. от *зоон* — животное)

Тип Bryozoa
Класс Phylactolaemata
Класс Gymnolaemata

Общая характеристика. Мшанки — трехслойные первичноротые, исключительно колониальные животные, широко встречающиеся в нормально-морских, солоноватоводных и пресных водоемах. Мшанки известны с ордовика по настоящее время. Их колонии небольших размеров состоят из многочисленных особей — *зооидов*, имеющих мельчайшие размеры (как правило, менее 1 мм). Особенность колоний мшанок — *полциморфизм*, проявляющийся в неодинаковом строении различных особей колонии и вследствие этого выполняющих различные функции. Полиморфизм у мшанок достигает максимального развития по сравнению с полиморфизмом гидроидных полипов, кораллов и граптолитов. Резкая специализация особей в связи с выполнением определенных функций привела к обособлению *автозооидов* (нормальные особи) и *гетерозооидов* (измененные специализированные особи).

Строение мягкого тела автозооида — полипида — довольно простое, с ним лучше всего познакомиться на примере современной мшанки из отряда Cheilostomida (рис. 188, а). В скелетной ячейке — *автозооеции* — имеется отверстие, откуда наружу выходит передняя часть автозооида с венчиком щупалец. Щупальца, окружающие ротовое отверстие, расположены на специальном возвышении, которое называется *лофофор*. Пищеварительный тракт U-образно изогнут и соединен со стенкой автозооеции пучком мускулов. Анальное отверстие находится на одном уровне с ротовым за пределами венчика щупалец. Иногда имеется мешковидное образование (компенсационный мешок), прикрепленное к стенкам автозооеции с помощью системы мускулов. Растягивание компенсационного мешка вызывает уменьшение объема внутренней полости и обуславливает выталкивание передней части полипида наружу. Сужение компенсационного мешка приводит к обратному действию и сопровождается втягиванием лофофора с щупальцами внутрь автозооеции. Таким образом, его функция заключается в регулировке положения передней части животного. Кровеносная, выделительная и дыхательная системы отсутствуют. Мшанки — гермафродиты.

Современные гетерозооиды достаточно разнообразны и приспособлены для различных функций: одни отвечают за половое размножение (*гонозооиды*), другие выполняют функцию защиты, нападения и очищения колонии (*вибракулярии* и *авикулярии*), третьи осуществляют опорную и другие механические функции (*кенозооиды*) и т. д. У гетерозооидов редуцируется пищеварительная система, и вся их организация очень упрощена. Гетерозооиды в процессе жизнедеятельности могут трансформироваться в автозооиды и наоборот. У некоторых мшанок фронтальная часть автозооида вздута, так как там образуются половые продукты. Эта часть автозооида называется *овицеллой* (см. рис. 194).

По составу скелета колонии мшанок подразделяются на известковые и органические. Пресноводные мшанки имеют органический скелет и не сохраняются в ископаемом состоянии. Большинство морских мшанок обладает минеральным известковым скелетом, иногда сочетающимся с органическими мембранами.

Известковые мшанки известны с ордовика по настоящее время. У мшанок различают следующие типы колоний: кустистые, массивные, сетчатые и инкрустирующие обрастающие (рис. 188, б—и). Каждый тип колонии имеет различные варианты формы. Среди кустистых колоний встречаются розетковидные, лестничные, дихотомически ветвящиеся и пр. Массивные колонии бывают корко-, лепешко-, желваковидные, полусферические, цилиндрические, ветвистые и т. д. Среди сетчатых колоний выделяют веерообразные, бокаловидные, спиральные.

Форма автозооций — скелетов автозооидов — разнообразна: цилиндрическая, призматическая, колбо-, бочонко-, яйце-, коробочковидная. У цилиндрических автозооций иногда наблюдается серповидное утолщение стенки — *лунарий*, видимо, являющееся подставкой для щупалец. Поперечные сечения автозооций варьируют от округлых, полукруглых, овальных, щелевидных до многоугольных. Цилиндрические и призматические автозооции имеют многочисленные горизонтальные пластинки — *диафрагмы*, соответствующие днищам коралловых полипов, а по краям могут располагаться пузырчатые элементы — *цистифрагмы*. У колбовидных форм автозооции имеют одну или две неполные горизонтальные пластинки — *гемисепты*. Автозооции выполняют функцию питания, а иногда и полового размножения.

Гетерозооции — скелеты измененных особей — очень разнообразны; они и определяют полиморфизм скелета колонии мшанок. У ископаемых форм нельзя определить точное соответствие скелета и особи, которая в нем помещалась. Среди ископаемых гетерозооций выделяют: мезозооции, акантозооции, цистозооции, гонозооции, кенозооции, эксилязооции, капилляры и т. д. *Мезозооции* представлены мелкими многоугольными ячейками, расположенными между автозооциями; их внутренние полости пересечены диафрагмами более частыми, чем у автозооций (см. рис. 191). Современные аналоги мезозооций неизвестны. *Акантозооции* — мелкие трубчатые образования, оканчивающиеся шипами; они расположены в стенках автозооций и мезозооций или за их пределами (см. рис. 194). Акантозооции, по-видимому, являются аналогами вибракүлярий современных мшанок. *Цистозооции* — вертикальные ряды пузыревидных образований, расположенных между автозооциями (см. рис. 190). Современные аналоги неизвестны. *Гонозооции* — вместилища для гонозооидов, выполняющих функцию полового размножения (см. рис. 189). *Кенозооции* — скелеты кенозооидов, представленные отростками различной формы и положения в колонии. Они осуществляют механическую функцию — прикрепления, опоры, защиты (см. рис. 193). *Эксилязооции* — мелкие призматические трубки, в отличие от мезозооций не имевшие диафрагм. Современные аналоги неизвестны. *Капилляры* — мельчайшие микроскопические трубочки; их современными аналогами являются *наннозооции* (карликовые зоонды).

Полиморфизм у мшанок развивается постепенно, что проявляется как в строении одной и той же колонии, так и в эволюции типа в целом. Применительно к колонии в таких случаях выделяют центральную, или осевую, незрелую зону (мономорфная колония) и периферическую зрелую зону (полиморфная колония).

Принципы классификации и систематика. Классификация мшанок дискуссионна: не совпадают взгляды на систему, объем категорий и даже название типа. Первоначально мшанок считали растениями, и за внешнее сходство с мхами они получили свое название — Bryozoa. Одновременно с Bryozoa было предложено другое название — Polyzoa, отражающее характерный для мшанок полиморфизм. Биологи нередко

объединяют мшанок и брахиопод в единый тип — *Tentaculata*, или щупальцевые. Неоднозначны представления и о числе классов в типе мшанок, которых разделяют либо на два (*Phylactolaemata* — покрыторотые и *Gymnolaemata* — голоротые), либо на три (плюс *Stenolaemata* — узкоротые) класса. Более предпочтительно, как и принято в учебнике, выделение только двух подразделений, так как масштаб различий между ними наиболее значительный. Еще большая дискуссионность имеется в вопросе о числе подклассов и отрядов.

Класс Покрыторотые. *Phylactolaemata*

(греч. *phylactos* — защищенный; *laimos* — глотка)

К этому классу относятся пресноводные мшанки, для которых характерны следующие особенности. Щупальца располагаются на подковообразном возвышении, ротовое отверстие прикрыто специальным выростом, что и определило название класса. Колония покрыторотых мшанок имеет относительно примитивное строение; помимо нормальных питающих особей могут наблюдаться только особи размножения (гонозоониды). В ископаемом состоянии покрыторотые мшанки из-за отсутствия минерального скелета неизвестны.

Класс Голоротые. *Gymnolaemata*

(греч. *gymnos* — голый; *laimos* — глотка)

Класс *Gymnolaemata*
Подкласс *Stenolaemata*
Отряд *Cyclostomida*
Отряд *Cystoporida*
Отряд *Trepostomida*
Отряд *Cryptostomida*
Подкласс *Eurystomata*
Отряд *Cheilostomida*
Отряд *Ctenostomida*

Класс голоротых объединяет большинство ныне живущих и всех вымерших мшанок. Название класса обусловлено тем, что ротовое отверстие не прикрыто. Венчик щупалец располагается вокруг рта по всей окружности. Колонии голоротых мшанок имеют различную степень полиморфизма. Скелет преимущественно минеральный — известковый. Ископаемые голоротые мшанки известны с ордовика. Современные формы обитают в морских водоемах различной солености на всех широтах и глубинах.

В классе голоротых мшанок выделяется несколько отрядов — от 6 до 12—15 (в основном за счет выделения самостоятельных отрядных таксонов среди современных мшанок). Независимо от числа отрядов они группируются в два подкласса: *Stenolaemata* — узкоглоточные и *Eurystomata* — широкополостные¹.

Для подкласса *Stenolaemata* характерны удлиненные узкие автозооэции цилиндрической, призматической или колбовидной формы; устье конечное — терминальное. Для подкласса *Eurystomata* характерны укороченные автозооэции бочонко-, яйцо- или коробчовидной формы; устье фронтальное, расположенное на переднем крае автозооэция. К первому подклассу относятся отряды: *Cyclostomida* (O—Q), *Cystoporida* (O—T), *Trepostomida* (O—T), *Cryptostomida* (O₂—T), а ко второму: *Cheilostomida* (J—Q) и *Ctenostomida* (O—Q). Последний отряд крайне редко встречается в ископаемом состоянии, и поэтому ниже не рассматривается. При выделении отрядов учитывают тип колонии, строение автозооэций и гетерозооэций.

Отряд *Cyclostomida* (греч. *cyclos* — круглый; *stoma* — рот) включает мшанок, имеющих кустистые, стелющиеся по субстрату, обычно

¹ В русской литературе греческие слова *laimas* — глотка и *stoma* — полость обычно переводятся как рот.

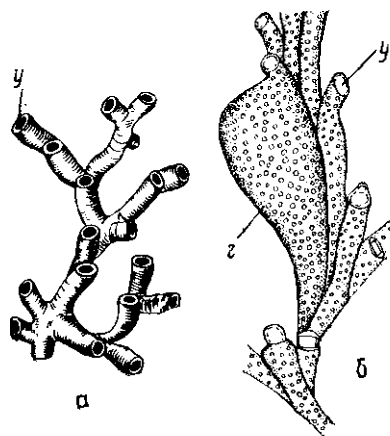


Рис. 189. Отряд Cyclostomida (O—Q)
а — Stomatopora (J—Q); б — Crisia (P₂—Q). з — гонозооэция, у — круглые конечные устья

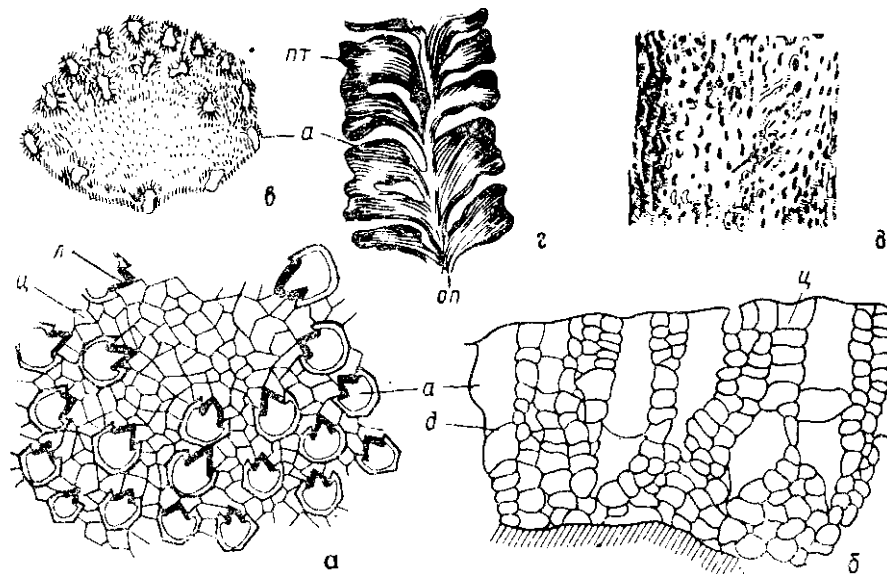


Рис. 190. Отряд Cystoporida (O—T)
а, б — Fistulipora (S—P); в—д — Meekopora (S—P). а — автозооэция, б — диафрагмы, л — лунарии, оп — осевая пластинка, лт — промежуточная плотная известковая ткань, ц — цистозооэция

дихотомически ветвящиеся колонии (рис. 189). Скелет состоит из автозооец, реже присутствуют гонозооецы и кенозооецы. Ордовик — современность.

Отряд *Cystoporida* (греч. *kystis* — пузырь; *poros* — отверстие, канал) охватывает мшанок, для которых характерны массивные колонии от корковидной до желваковидной формы. Автозооецы цилиндрические с круглым сечением, нередко наблюдаются утолщения — лунарии (рис. 190). Гетерозооецы представлены цистозооециями, заполняющими пространство между автозооециями. Ордовик — триас.

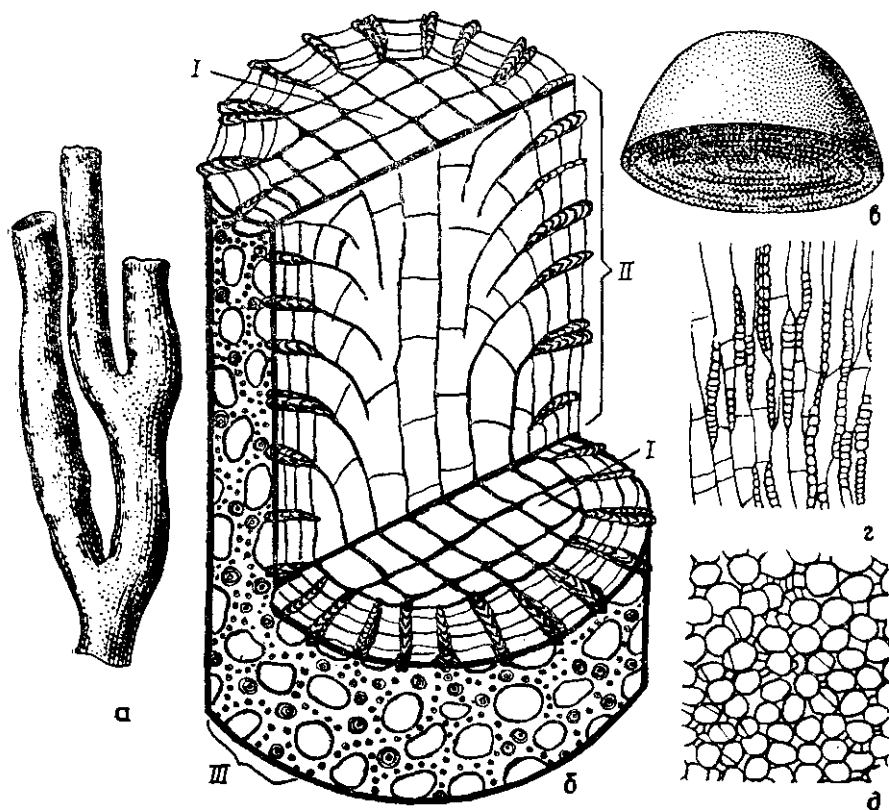


Рис. 191. Отряд Trepostomida (О—Т)
а, б — *Rhombotrypella* (С); в—д — *Diplotrypa* (О). I — поперечное сечение, II — продольное сечение, III — внешняя поверхность, вдоль которой проходит тангенциальное сечение

Отряд *Trepostomida* (греч. *trepo* — поворачивать; *stoma* — рот) объемлет мшанок, обладающих массивными колониями различной формы — от полусферической до цилиндрической и ветвистой. Автозооецы от призматических до цилиндрических. Они ориентированы в начальной и осевой частях колонии вверх, а затем косо отгибаются в стороны. Такое изменение ориентировки автозооец характерно для многих представителей, с чем связано название отряда *Trepostomida* — повернуторотые. Гетерозооецы представлены мезозооециями, эксилязооециями и акантозооециями (рис. 191, 192). Мезозооецы и эксилязооецы располагались между автозооециями. Они были немногочисленны, иногда отсутствовали. В стенках автозооец и мезозооец, а также за

их пределами присутствовали акантозооении. В автозооениях и мезозооениях находились горизонтальные диафрагмы, более частые в мезозооениях. В экслиязооениях горизонтальные перегородки — диафрагмы отсутствовали.

Колонии трепостомид имели две зоны: зрелую и незрелую, что хорошо видно на продольных сечениях. В незрелой зоне вертикально ориентированные автозооении и мезозооении тонкостенные, диафрагмы единичные и расположены редко. В зрелой зоне автозооении и мезозооении отгибались к периферии, стенки становились толстыми, а диафрагмы частыми. Кроме того, внутри автозооений вдоль их периферии развивались пузырчатые образования — цистифрагмы.

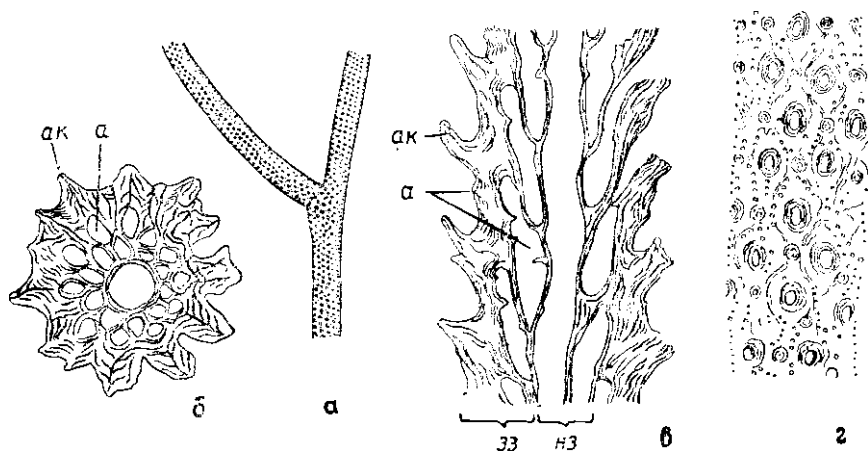


Рис. 192. Отряд Trepostomida (О—Т)
а—г — Rhabdomeson (С—Р). а — автозооении, ак — акантозооении, зз — зрелая зона, нз — незрелая зона (Друщиц, 1974)

Иногда из описанного отряда выделяют самостоятельный отряд Rhabdomesonida, отличающийся от собственно Trepostomida прежде всего закономерным расположением автозооений и гетерозооений. Ордовик — триас.

Отряд *Cryptostomida* (греч. cryptos — скрытый; stoma — рот) включает мшанок, у которых были сетчатые колонии. Сетка образована прутьями и перекладинами, реже волнисто изгибающимися прутьями, соединенными между собой в местах изгибов (рис. 193). Помимо автозооений наблюдаются кенозооении и капилляры. Автозооении располагаются на прутьях, а иногда и на перекладинах. Они имеют колбовидную форму с мелкими округлыми устьями, расположенными только на одной стороне прутьев. Широкие основания автозооений отделены от узкой устьевой части гемисептами. Таким образом, ротовая часть зооида скрыта, что и определило название отряда *Cryptostomida* — скрыторотые. Кенозооении разнообразные: в виде пластины — киля, разделяющего ряды автозооений (род *Fenestella*), или в виде крючков на стороне колонии, противоположной той, где находились устья автозооений. Иногда в породе столь многочисленны представители отряда криптостомид, что ее называют мшанковым известняком. Средний ордовик — триас.

Отряд *Cheilostomida* (греч. cheilos — губа, край; stoma — рот) охватывает наиболее высокоорганизованных морских мшанок, возник-

ших в юре и широко представленных в современных морских бассейнах. Колонии пленочные разнообразной формы, чаще всего обрастающие или тонкие листовидные, приподнятые над субстратом (см. рис. 188). У хейлостомид резко выражен полиморфизм. Скелет колонии

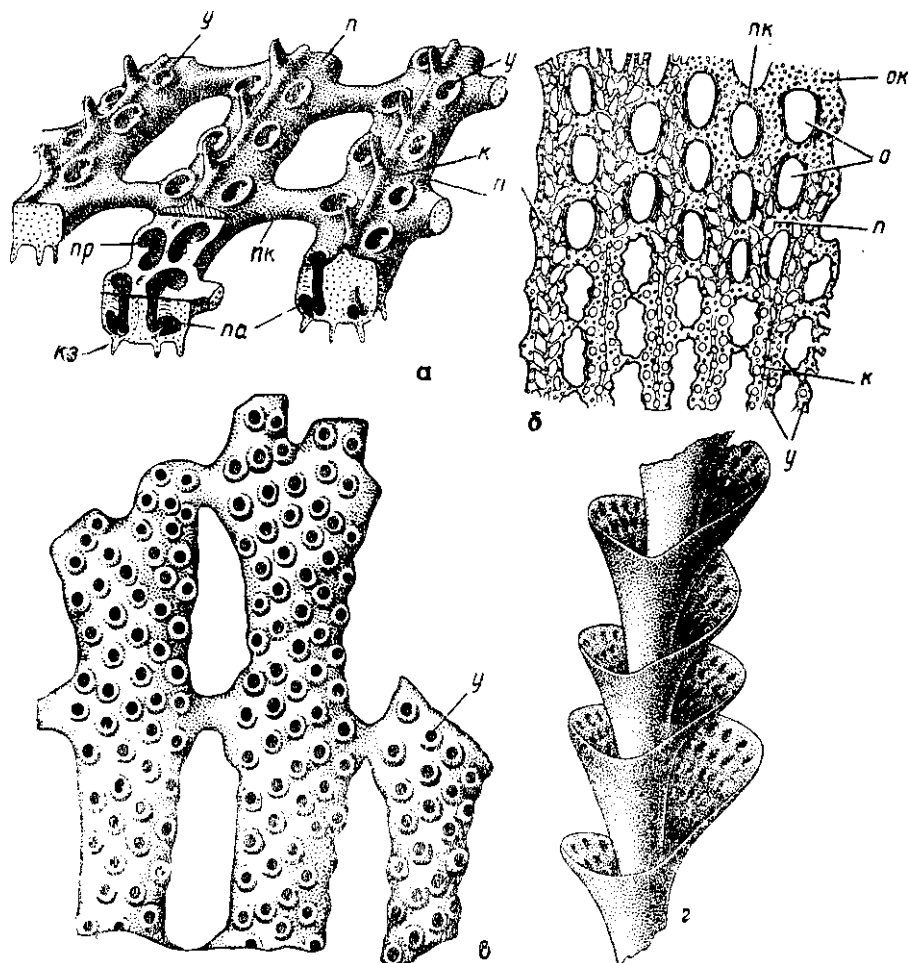


Рис. 193. Отряд Cryptostomida (O₂-T)

а — схема строения сетчатой колонии мшанки; б — *Fenestella* (O—P), скошенное поперечное сечение; в — *Polyroga* (D—T), внешний вид колонии; г — *Archimedes* (C—P), внешний вид колонии. к — киль, кз — кенозооции, о — овальные отверстия между прутьями и перекладинами, ок — основание колонии без автозооций, п — прутья, па — продольный разрез автозооций, лк — перекладины, пр — поперечный разрез автозооций, у — устья

состоит из автозооций бочонко-, яйце- и коробчовидной формы и различных гетерозооций (рис. 194). Вокруг каждого устья автозооций имеется ободок — губа, с чем связано название отряда *Cheilostomida* — губоротые. Гетерозооиды представлены авикуляриями, вибраккуляриями, кенозооидами и др. Разнообразие губоротых мшанок столь велико, что неоднократно предпринимались попытки подразделить его на несколько самостоятельных отрядов. Одним из наиболее сущест-

венных критериев является наличие или отсутствие компенсационного мешка.

Представители отряда принадлежат к рифообразующим организмам; в ископаемом состоянии рифы, сложенные ими, были широко распространены в неогене Подолии, Молдавии и Керченского полуострова. Юра — современность.

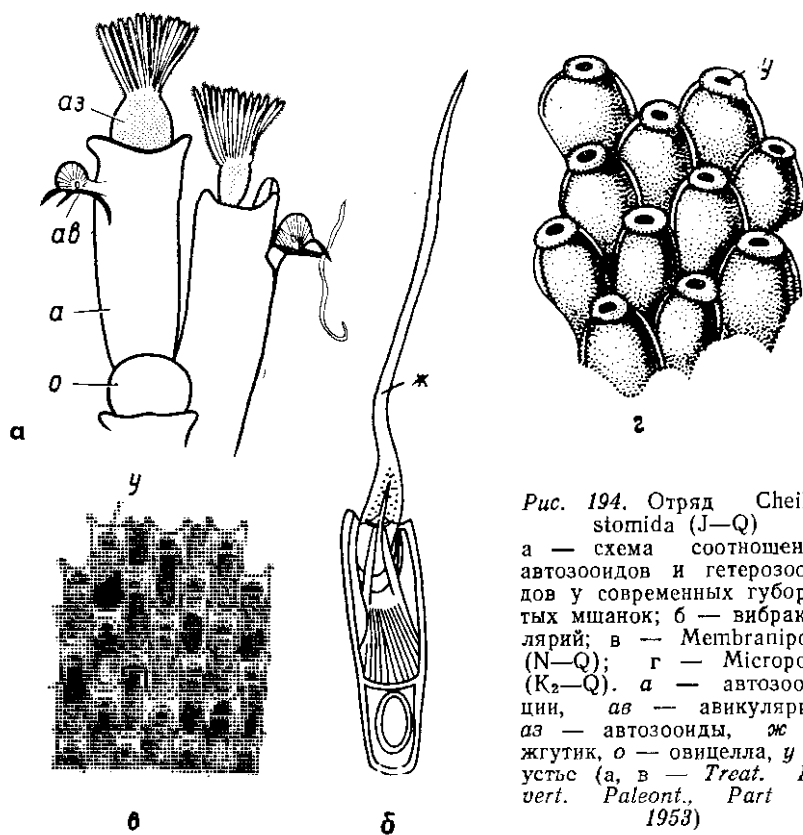


Рис. 194. Отряд Cheilostomida (J—Q)
а — схема соотношения автозоидов и гетерозоидов у современных губоро-
тых мшанок; б — вибрак-
улярий; в — Membranipora
(N—Q); г — Micropora
(K₂—Q). а — автозоо-
идии, ав — авикулярии,
аз — автозоиды, ж —
жгутик, о — овицелла, у —
устье (а, в — *Treat. In-*
vert. Paleont., Part G,
1953)

Образ жизни и условия существования. Мшанки населяют различные, но в основном морские бассейны, где они обитают на всех глубинах. Они ведут бентосный прикрепленный образ жизни, за исключением нескольких форм, способных ползать по субстрату. У подвижных форм имеется общая мускулистая подошва, за счет волнообразного сокращения которой мшанки перемещаются по дну.

Породообразующая роль. Мшанки образуют мшанковые известняки и мшанковые рифы (см. рис. 8).

Геологическая история. В эволюции мшанок выделяют два этапа: палеозойский и мезокайнозойский. Все отряды мшанок, за исключением Cheilostomida, известны с низов ордовика. Несомненно, что этому предшествовал период радиации основных типов строения, и лишь после этого мшанки приобрели способность строить известковый скелет. Наиболее примитивное строение имеет отряд Cyclostomida, предки которого, видимо, и явились родоначальниками для остальных палеозойских мшанок. Возникшие от круглоротых мшанок цистопориды, криптостомиды и трепостомиды определяют облик палеозойских мшанок.

Собственно Cyclostomida, а также редко встречающиеся в ископаемом состоянии Stenostomida имели в палеозое резко подчиненное значение. Мезокайнозойский этап характеризуется возрастанием числа круглоротых мшанок, расцвет которых приходится на меловой период, а главное, возникновением в юре (видимо, от Stenostomida) наиболее молодого отряда — Cheilostomida, определяющего облик мшанковой фауны кайнозоя.

Геологическое значение. Для палеозойских отложений мшанки имели важное значение в интервале с ордовика по карбон (трепостомиды, криптостомиды и цистопориды). Для мезозойских отложений начиная с юры существенную роль играют циклостомиды, а для меловых и более молодых отложений очень важны хейлостомиды.

ПОДРАЗДЕЛ ВТОРИЧНОРОТЫЕ. DEUTEROSTOMIA

(греч. *deuteros* — второй, вторичный; *stoma* — рот)

Вторичноротые животные характеризуются энтероцельным способом закладки мезодермы, замыканием рта зародыша и возникновением ротового отверстия взрослого животного на другом месте (см. рис. 82). Скелет обычно внутренний. В подразделе вторичноротых животных выделяют от 9 до 26 типов. В учебнике рассмотрены 4 типа: брахиоподы (Brachiopoda), иглокожие (Echinodermata), полухордовые (Hemichordata) и хордовые (Chordata). Первый тип по способу закладки мезодермы отнесен к вторичноротым, хотя у него сохраняется первичное положение рта.

ТИП БРАХИОПОДЫ. BRACHIOPODA

(греч. *brachis* — плечо; *pous*, род. п. *podos* — нога)

Тип Brachiopoda
Класс Inarticulata
Класс Articulata

Общая характеристика. Брахиоподы — одиночные трехслойные животные, обитающие на дне морских, значительно реже солоноватоводных и опресненных бассейнов. Они имеют раковину, состоящую, подобно двустворкам, из двух створок, но плоскость симметрии проходит не между створками, а через створки. Размеры раковин изменяются от 0,1 до 40 см в длину, средние размеры 3—5 см. Брахиоподы появляются в кембрии и существуют по настоящее время. Число вымерших видов превышает 10 000, а число современных составляет около 300.

Внутренняя полость раковины брахиопод разделена на две резко неравные части поперечной перегородкой — диафрагмой (рис. 195). Передняя часть полости раковины выстлана складками мантии, и поэтому называется *мантийной полостью*. В ней находятся две спирально свернутые руки с ресничками. Руки брахиопод соответствуют лофофору мшанок, поэтому зоологи предпочитают объединять брахиопод и мшанок в единый тип. Иногда руки поддерживает опорный скелет, получивший название *ручной аппарат* и имеющий различное строение. В диафрагме у основания рук расположено щелевидное ротовое отверстие, которым начинается пищеварительный тракт. Брахиоподы являются фильтраторами; пища вместе с током воды поступает к ротовому отверстию. У большинства брахиопод пищеварительная система оканчивается слепом, у меньшинства имеется анальное отверстие. Пищевари-

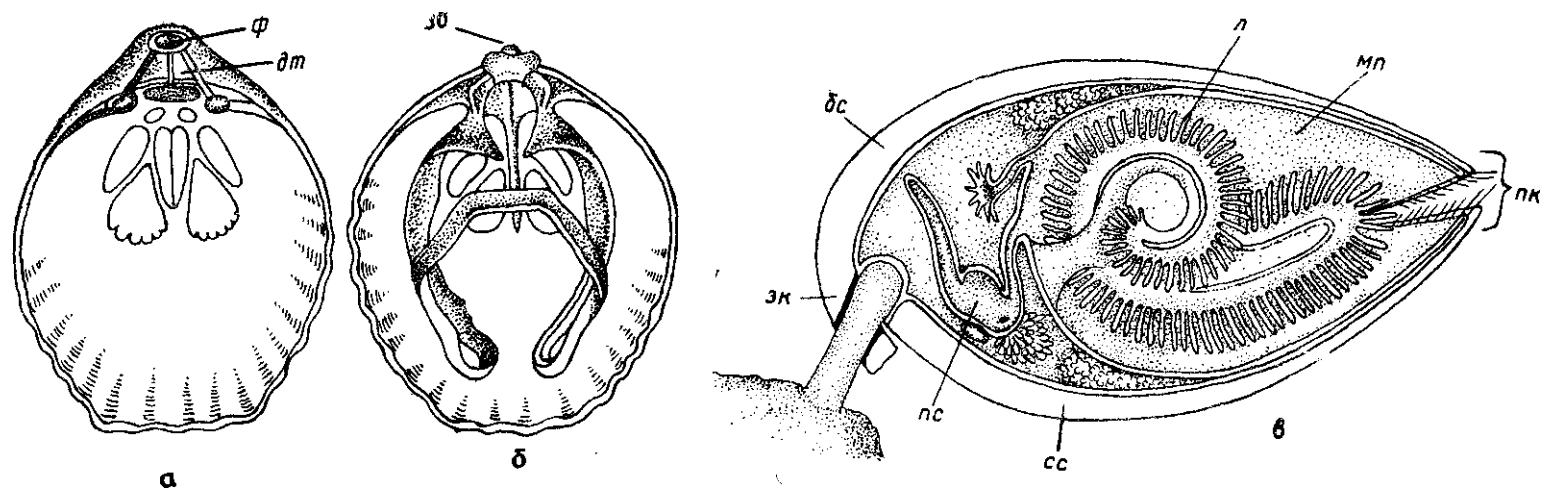


Рис. 195. Схема строения брахиопод

а — брюшная створка изнутри; б — спинная створка изнутри; в — продольный разрез раковины и мягкого тела. бс — брюшная створка, дт — дельтидальные пластинки, зк — задний край, зо — замочный отросток, л — лофофор, мл — мантийная полость, пк — передний край, пс — пищеварительная система, сс — спинная створка, ф — форамен

тельная система сопровождается парными пищеварительными железами. Кроме пищеварительной, у брахиопод имеются выделительная, нервная, кровеносная и половая системы. Хорошо развита мускульная система различного функционального назначения: с помощью мускулов происходит открывание и закрывание створок, а иногда и смещение створок относительно друг друга. Отпечатки мускулов сохраняются на внутренней стороне створок. От задней части тела отходит ножка, осуществляющая прикрепление брахиопод к субстрату; иногда ножка отсутствует, в исключительных случаях она, напротив, резко удлинняется и осуществляет функцию зарывания.

Мантия выделяет раковину, имеющую известковый, реже хитиновый и хитиново-фосфатный состав. Как сказано выше, раковина состоит из двух створок — *брюшной* и *спинной*. Основные особенности строения этих створок приведены на рис. 195. Брюшная створка, как правило, крупнее спинной, в ней под макушкой располагается треугольное (дельтирий) или круглое (форамен) отверстие для ножки. Наружная поверхность раковины гладкая или имеет различную, преимущественно радиальную скульптуру. Под макушкой брюшной створки может выделяться плоская треугольная площадка — *арея*. У других форм арея отсутствует. На смычном крае, рядом с отверстием для ножки, выступают два зуба. Под ними могут наблюдаться две *зубные пластины* различной длины. У некоторых брахиопод зубные пластины срастаются вместе, образуя *спондиллий*; от спондилиума отходит срединная септа (или брюшная перегородка). На спинной створке арея и отверстие для ножки присутствуют в исключительных случаях. Главная особенность спинной створки подавляющего числа брахиопод — это наличие ручного аппарата, т. е. аппарата ручных поддержек. Обычно на смычном крае имеются две ямки, куда входят зубы брюшной створки, благодаря чему осуществляется жесткое крепление створок, отчего система зубы + ямки получила название *замка*. В строении замка также могут участвовать замочный отросток, замочные и зубные пластины.

Принципы классификации и систематика. В настоящее время брахиоподы подразделены на два класса (преимущественно на основании отсутствия или наличия замка и ручного аппарата): беззамковые — *Inarticulata* (€ — Q) и замковые — *Articulata* (€ — Q). Эмбриогенез современных брахиопод проходит по четырем различным направлениям, что делает спорным деление на два класса и дискуссионным положение брахиопод как единой группы в системе трехслойных животных.

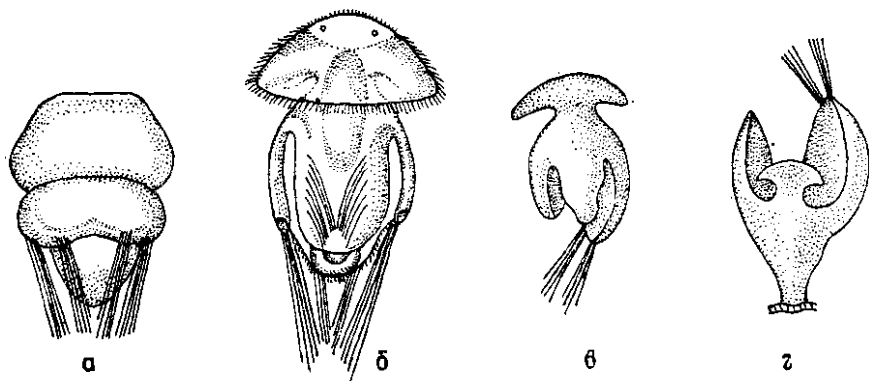


Рис. 196. Последовательные стадии (а—г) эмбрионального развития замковых брахиопод

Эмбриональное развитие большинства замковых брахиопод протекает следующим образом. Вышедшая из яйца личинка подразделяется на три отдела: головной, туловищный с пучками ресничек и стебельковый. По краям туловищного отдела формируются две лопасти мантии. Оседание на дно и прикрепление стебельковым отделом сопровождаются воздыманием лопастей мантии на 180° (рис. 196). Образование раковины начинается не в яйце, а после оседания личинки на дно.

У беззамковых брахиопод эмбриональное развитие не сопровождается разворотом мантии, и раковинка у них присутствует уже на стадии планктонной личинки.

Класс Беззамковые. *Inarticulata*

(лат. *in* — отрицание; *articulus* — сочленение)

Класс *Inarticulata*
Отряд *Lingulida*
Отряд *Craniiida*

Общая характеристика. Диагноз класса складывается из следующих особенностей: 1) зубы и зубные пластины отсутствуют; 2) ручной аппарат отсутствует; 3) состав раковины органический (хитино-протеиновый), органически-фосфатный или известковый; 4) отверстие для ножки отсутствует, и ножка выходит между створками, иногда образуя на них желобок; чрезвычайно редко на брюшной створке имеется специальное отверстие; 5) отпечатки мускулов, кровеносной и половой систем имеются; 6) пищеварительная система сквозная, присутствует анальное отверстие; 7) личинка беззамковых брахиопод защищена двустворчатой раковинкой, напоминающей маленькую брахиоподку, и в эмбриогенезе не прослеживается разворот мантии.

Форма раковины беззамковых брахиопод разнообразная: округло-линзовидная, удлинненно-язычковидная или лопатовидная, округло-четырехугольная, низкоконическая. Створки по размерам от почти равных до резко неравных. Соотношение створок двояковыпуклое или плосковыпуклое. Наружная поверхность гладкая, реже несет различную скульптуру.

Органически-фосфатные раковины беззамковых брахиопод являются двухслойными: наружный слой — органический — состоит из прослоек хитина и протеина, внутренний — сложен фосфатом кальция или чередованием прослоев органического вещества и фосфата кальция. Известковые раковины могут быть одно- и трехслойными. В последнем случае выделяют наружный органический слой, состоящий в основном из протеина, средний слой — пористый известковый тонкий и внутренний слой — непористый органически-известковый толстый. Брюшная и спинная створки могут отличаться по микроструктуре.

На внутренней поверхности створок беззамковых брахиопод наблюдаются многочисленные отпечатки. Часть из них представляет собой отпечатки мускулов, открывающих и закрывающих раковину, смещающих створки относительно друг друга либо управляющих ногами. Такие отпечатки имеют округлую или овальную форму. Другая часть отпечатков относится к кровеносной системе; обычно их называют системой мантийных каналов. Эта система состоит из разнообразно разветвленных желобков и валиков. Третья группа отпечатков, по-видимому, связана с половой системой. Она представлена удлиненными крупными желобками или валиками, находящимися в средней части переднего края раковины.

Принципы классификации и систематика. В классе *Inarticulata* на основании химического состава и строения раковины выделяют от 4

до 6 отрядов, два из них — *Lingulida* и *Craniida* — представлены наиболее широко.

Отряд *Lingulida* (лат. *lingula* — язычок) охватывает хитиновых и хитиново-фосфатных беззамковых брахиопод, имеющих удлиненно-язычковидную или округло-линзовидную раковину (рис. 197). Ракови-

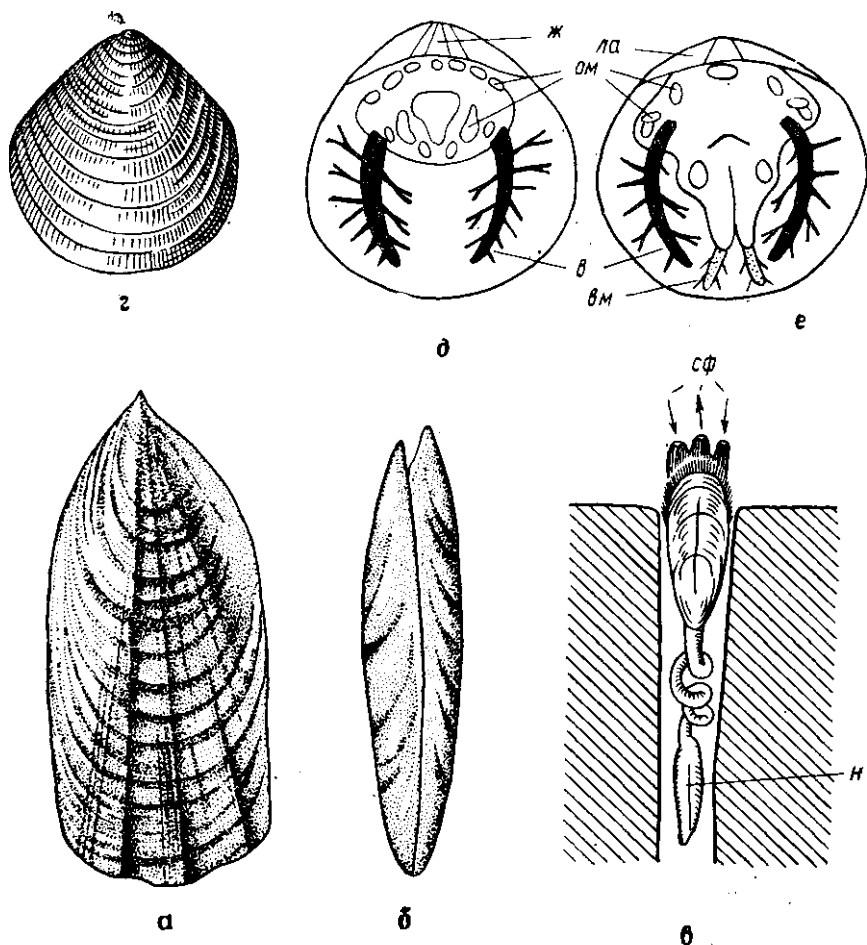


Рис. 197. Отряд *Lingulida* (Є—Q)

а—в — *Lingula* (O₂, S—Q): а, б — внешний вид, в — образ жизни; г—е — *Obolus* (Є₁², Є₂—O₁, O₂²): г — внешний вид, д — брюшная и е — спинная створки изнутри. в — отпечатки кровеносной системы, ом — отпечатки половой системы, ж — желобок для ножки, ла — ложная арка, н — ножка, ом — отпечатки мускулов, сф — сифоны

ны равностворчатые или почти равностворчатые, гладкие или с тонкими концентрическими и радиальными струйками. Внутренняя поверхность несет отпечатки нескольких мускулов. Эта сложная мускульная система, насчитывающая до шести пар мускулов, не только открывает и закрывает раковину, но и смещает створки относительно друг друга. Ножка проходит между створками, отчего в примакушечной части образуется желобок. С помощью ножки лингулиды прикрепляются ко дну либо зарываются в грунт и перемещаются в нем (рис. 198). Брахио-

поды с хитиново-фосфатной раковиной участвуют в образовании оболочек песков и песчаников. Кембрий — современность.

Отряд *Craniida* (греч. *κρανιον* — череп) объединяет беззамковых известковых брахиопод, имеющих округло-четырёхугольную форму раковины (рис. 199). Раковины неравностворчатые, спинная створка низ-

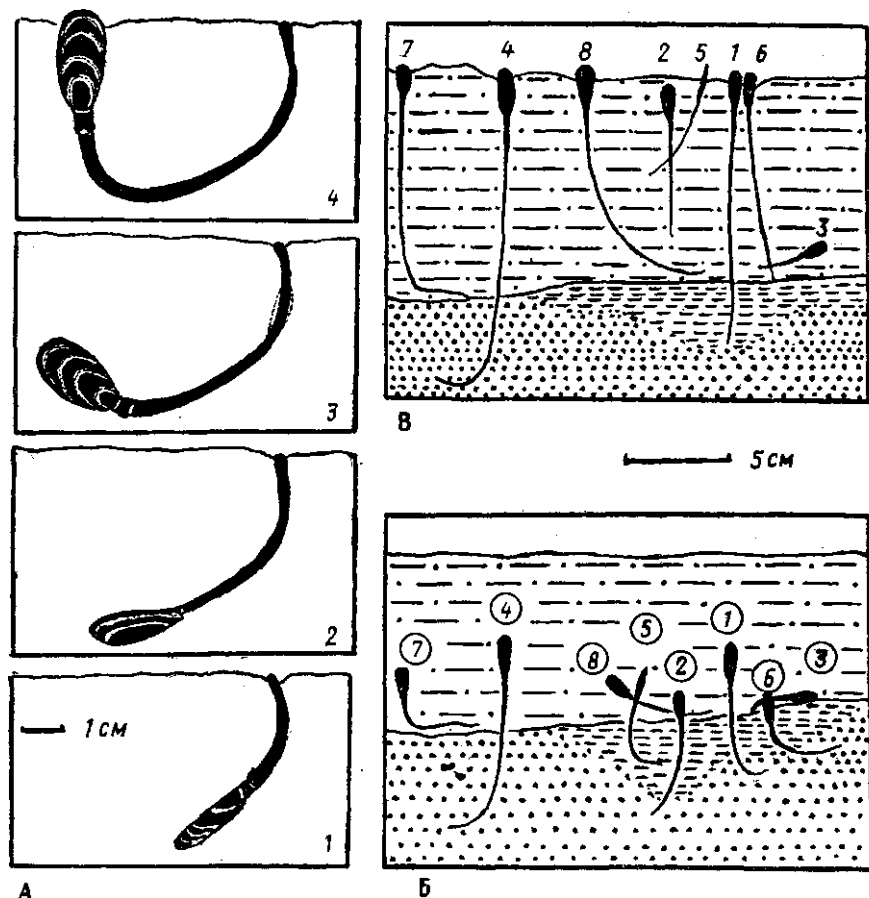


Рис. 198. Современные брахиоподы — лингулиды, ведущие зарывающийся образ жизни

А, 1—4 — последовательные стадии зарывания с помощью раковины в течение 13 часов; Б — восемь особей лингулид, находящихся в субстрате на глубине 10 см; В — семь особей лингулид, достигших в течение 20 часов поверхности субстрата, одна особь (3) погибла (Thayer, Steel—Petrovic, 1975)

коконическая, более выпуклая, чем брюшная. На внутренней поверхности створок вдоль края раковины имеется уплощенная полоса — лимб. Отпечатки мускулов образуют характерный рисунок черепа, что и определило название отряда. У краинид отсутствует ножка, они цементируются ко дну макушкой брюшной створки. Ордовик — современность.

Образ жизни и условия существования. Беззамковые брахиоподы относятся к бентосу. Большинство из них прикрепляется к субстрату ножкой или цементацией, реже они зарываются и перемещаются в грунте.

Породообразующая роль и геологическое значение. Некоторые ордовикские представители рода *Obolus* s. l. образуют массовые скопления, за что содержащие их песчаники получили название оболowych. Они используются для добычи фосфатных удобрений (Эстония). Наи-

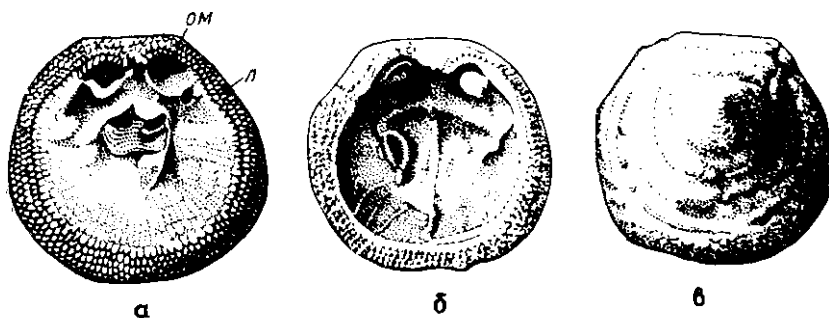


Рис. 199. Отряд *Crania* (O—Q)

а—в — *Crania* (С?, К—Q): а — брюшная и б — спинная створки изнутри, в — спинная створка снаружи. Увел. л — лимб, ом — отпечатки мускулов

большее стратиграфическое значение беззамковые брахиоподы имеют для кембрия и ордовика, в целом класс существует с кембрия по настоящее время.

Класс Замковые. *Articulata*

(лат. *articulus* — сочленение)

Класс *Articulata*
Отряд *Orthida*
Отряд *Pentamerida*
Отряд *Strophomenida*
Отряд *Chonetida*
Отряд *Productida*
Отряд *Rhynchonellida*
Отряд *Atrypida*
Отряд *Spiriferida*
Отряд *Athyridida*
Отряд *Terebratulida*

Общая характеристика. Диагноз класса складывается из следующих особенностей: 1) различно развиты зубы, зубные пластины, иногда срастающиеся в спондилей; 2) как правило, присутствует ручной аппарат, иногда наблюдаются следы прикрепления рук; 3) состав раковины известковый; 4) обычно имеется ножка, которая выходит через специальное отверстие (круглое или треугольное); 5) отпечатки мускулов, кровеносной и половой систем имеются, но выражены

иначе, менее сложно, чем у беззамковых брахиопод; 6) пищеварительная система заканчивается слепо, анальное отверстие отсутствует; 7) эмбриональное развитие протекает принципиально иначе, чем у беззамковых (см. рис. 196).

Форма раковины замковых брахиопод более разнообразная, чем у беззамковых. Она может быть округло-линзовидной, шаровидной, утолщенно-язычковидной, пластинчатой, округленно-треугольной и четырехугольной, полусферической, чашевидной, конической. Створки неравные, с различным внутренним строением, брюшная обычно крупнее спинной, с более резко выраженной макушкой. Соотношение створок разнообразное: двояковыпуклое, плосковыпуклое, выпукло-плоское, вогнуто-выпуклое, плоскоконическое (первое слово относится к спинной створке, второе — к брюшной).

У некоторых брахиопод створки были изогнуты в срединной плоскости. На брюшной створке этот изгиб, или *синус*, имел вид треугольной борозды, расширяющейся от макушки к краю створки (см. рис. 208). На спинной створке изгиб был представлен треугольным возвышением — *седлом*. Размеры и степень изогнутости синуса и сед-

ла для каждой данной раковины совпадают. Наличие синуса и седла создавало три полузамкнутых потока воды: два входящих и один выходящий.

Наружная поверхность створок гладкая (есть только линии и морщины роста) или скульптурированная радиальными и концентрическими ребрами, складками, шипами, чешуями, бугорками или их сочетанием.

Известковые раковины замковых брахиопод двухслойные: тонкий внешний слой состоит из органической пленки, образованной протеином, толстый внутренний слой представлен карбонатом кальция. В ископаемом состоянии внешний слой практически не сохраняется.

Отверстие для ножки сначала располагалось в выемках между брюшной и спинной створками, а в дальнейшем только на брюшной. Форма отверстия соответственно менялась от ромбовидной к треугольной и округлой. Отверстие на спинной створке получило название *нототирий*, а на брюшной — *дельтирий* или *форамен*. Нототирий имел треугольную форму, в процессе онто-, филогенеза он обычно зарастал одной пластинкой, получившей название *хилидий*. Треугольное отверстие дельтирий могло полностью закрываться единой пластинкой — *дельтидием*. В другом случае зарастание дельтирия одной или двумя пластинками было неполным, благодаря чему возникло круглое отверстие — *форамен*.

Брюшная створка отличается от спинной внешним и внутренним строением. Для брюшной створки характерны следующие особенности строения: а) макушка более загнута; б) отверстие для ножки сохраняется на протяжении всей жизни либо с возрастом зарастает одной или двумя пластинками; в) имеются два зуба; г) могут присутствовать зубные пластины, а если они срастаются, то и спондилей; д) может присутствовать синус. Спинная створка отличается от брюшной следующими признаками: а) макушка выражена слабее; б) отверстие для ножки отсутствует (за исключением некоторых древних форм); в) имеются две ямки для зубов и замочный отросток; г) присутствуют специальные скелетные поддержки для рук (ручной аппарат) четырех типов (рис. 200) или имеются отпечатки рук; д) может присутствовать седло.

Принципы классификации и систематика. Среди замковых брахиопод выделяют от 7 до 10 отрядов. Основными критериями для этого являются: тип ручного аппарата, соотношение створок, форма отверстия для ножки и строение зубных пластин. Некоторые авторы предлагают использовать наиболее важный признак — тип ручного аппарата — для выделения четырех подклассов: *Strophomenata*, *Orthata*, *Spiriferata* и *Terebratulata*.

Отряд Orthida (греч. *orthos* — прямой, здесь: прямой смычный край) включает наиболее примитивные замковые брахиоподы (рис. 201). Раковины двояковыпуклые, плосковыпуклые и вогнуто-выпуклые от почти равностворчатых до резко неравностворчатых, с арееями на одной или обеих створках. Форма створок изменяется от округло-линзовидной до четырехугольно-чашевидной. Скульптура радиальная, концентрическая и сетчатая. Отверстие для ножки ромбовидное (нототирий + дельтирий), треугольное (дельтирий) или круглое (форамен). При зарастании ромбовидного отверстия образуются пластинки: хилидий на спинной створке и дельтидий на брюшной створке. Имеются сросшиеся зубные пластины — спондилей. Иногда присутствует замочный отросток. Ручной аппарат в виде небольших валиков. Кембрий — пермь.

Отряд Pentamerida (греч. *penete* — пять; *meros* — часть) охватывает брахиопод, имеющих двояковыпуклые, обычно сильно вздутые

раковины и хорошо развитый спондиллий (рис. 202). Створки гладкие или с радиальными ребрами, могут присутствовать синус и седло. Отверстие для ножки развито только на ранней стадии онтогенеза,

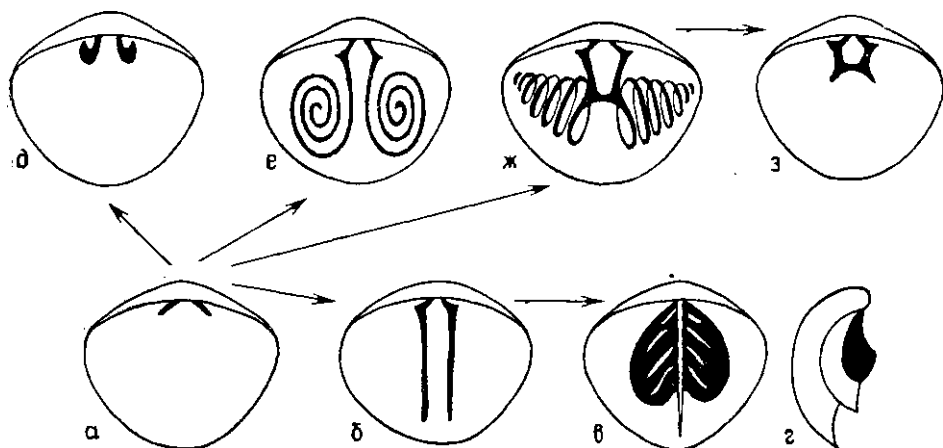


Рис. 200. Основные типы строения ручного аппарата брахиопод (спинная створка изнутри)

а — валиковидный (Orthida); б—г — пластинчатый (Pentamerida): б — без срединной септы, в, г — со срединной септой (г — в плоскости раскола); д — крючковидный (Rhynchonellida); е, ж — спиральный: е — вершины конусов ориентированы к поверхности створки (Atrypida) и ж — к боковым сторонам створки (Spiriferida, Athyridida); з — лентовидный или петлевидный (Terebratulida)

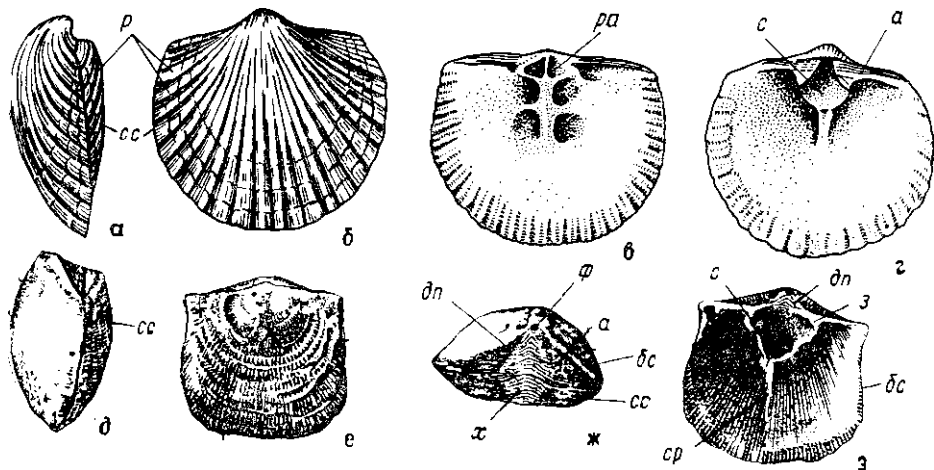


Рис. 201. Отряд Orthida (Є—Р)

а—г — Orthis (O_1 , O_2 ?): а, б — общий вид, в — спинная и г — брюшная створка изнутри, увел.; д—з — Clitambonites (O_{1-2}): д—ж — общий вид, з — брюшная створка изнутри. а — аррея, бс — брюшная створка, дл — дельтидиальная пластинка, з — зубы, р — радиальные ребра, ра — ручной аппарат, с — спондиллий, ср — срединная септа, сс — спинная створка, ф — форамен, х — хилидий

далее зарастает с образованием дельтидия. Брюшная створка несет два зуба. Спондиллий образован двумя длинными зубными пластинами, срастающимися на всем протяжении вдоль нижнего края и приподнятыми над поверхностью створки на срединной септе. При ударе рако-

вина, как правило, раскалывается по плоскости симметрии вдоль срединной септы и одной из зубных пластин. Спондилей служил местом прикрепления мускулов. Он сокращал расстояние между створками, тем самым улучшая работу мускулов. Ручной аппарат пластиновидный, состоит из двух длинных почти параллельных пластин, расположенных на спинной створке. Иногда раковины рода *Pentamerus* и близких ему родов образовывали массовые скопления, приведшие к возникновению пентамеровых известняков. Средний кембрий — девон, расцвет в силуре — раннем девоне.

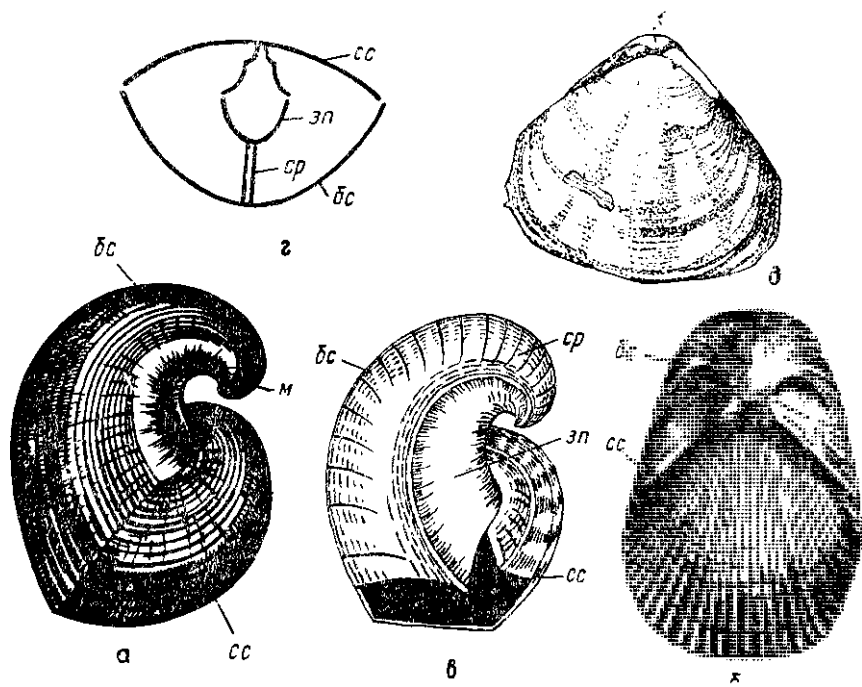


Рис. 202. Отряд Pentamerida (Є₂—D)
а—в — *Conchidium* (O₃—D₁): а, б — общий вид, в — продольный скол через раковину; г — схематический поперечный разрез; д — *Pentamerus* (S). бс — брюшная створка, зп — зубные пластины, м — макушка, сп — срединная септа, сс — спинная створка

Отряд *Strophomenida* (греч. *strophos* — согнутый, скорчившийся; *menos*, род п. *menos* — месяц) охватывает плосковыпуклые или слабодвояковыпуклые раковины, реже выпукло-вогнутые, имеющие прямой смычный край и низкие арены на обеих створках (рис. 203). Скульптура радиальная. Зубные пластины имеются. У некоторых форм был форамен; у большинства отверстие для ножек зарастает пластинками с образованием хилидия и дельтидия. Ручной аппарат отсутствует или зачаточный. Замочный отросток простой или сложный. Ордовик — ранняя пермь.

Отряд *Chonetida* (лат. *chone* — чашка) объемлет плосковыпуклые, вытянутые в ширину раковины с длинным прямым смычным краем и слабо выступающими макушками (рис. 204). Скульптура представлена тонкими радиальными ребрами; вдоль замочного края арены брюшной створки имеются косо расположенные шипы. Внутренняя поверхность

обеих створок с тонкой радиальной штриховкой. Узкая арка брюшной створки с треугольным отверстием для ножки и двумя пластинчатыми зубами. Спинная створка со слабо выступающей срединной септой и следами прикрепления рук. Представители отряда на ранних стадиях прикреплялись ножкой, а на более поздних — свободно лежали на мягких грунтах, иглы выполняли поддерживающую роль. Поздний ордовик — пермь.

Рис. 203. Отряд Strophomenida (O—P₁)

а, б — Strophomena (O₂—3); в — Leptaena (O₂—D). а — арка, бс — брюшная створка, д — дельтирий, сс — спинная створка

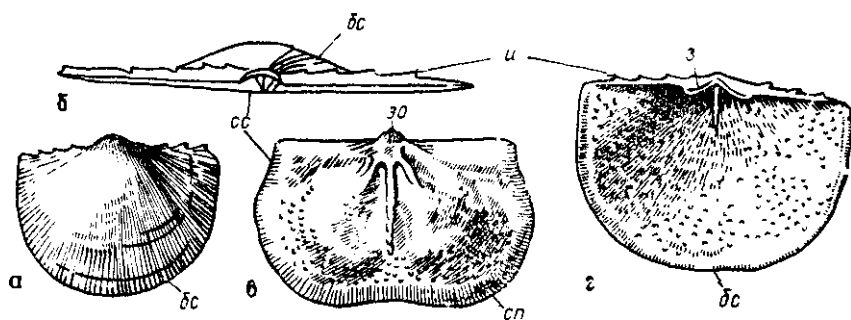
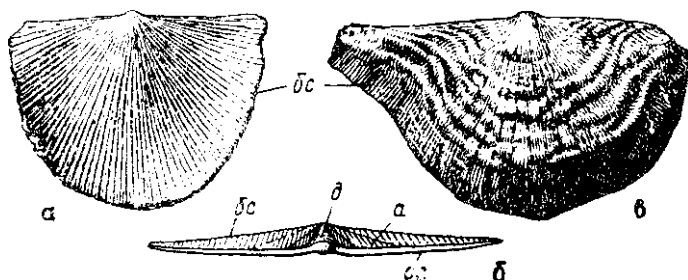


Рис. 204. Отряд Chonetida (O₃—P)

а—г — Neochonetes (C—P), увел. бс — брюшная створка, з — зубы, зо — замочный отросток, и — иглы, сс — спинная створка

Отряд *Productida* (лат. productus — продолженный, удлиненный) включает одну из важнейших палеозойских групп замковых брахиопод (рис. 205). Раковины вогнуто-выпуклые, плосковыпуклые, плоскоконические. Форма створок изменяется от чашевидной до конической. Скульптура представлена концентрическими морщинами, радиальными ребрами и складками, иглами и шипами. Раковины резко неравносторонние: брюшная створка от выпуклой до конической, спинная — от плоской до вогнутой. Передние края створок нередко коленчато-изогнуты и сильно вытянуты с образованием шлейфа. Отверстие для ножки существовало только на ранней стадии развития. На внутренней поверхности брюшной створки видны отпечатки мускулов, а у наиболее древних форм имелись два зуба и две зубные пластинки. На спинной створке присутствуют замочный отросток, срединная септа, два отпечатка мускулов-замыкателей и два крючковидных отпечатка — следы прирастания мягких рук. Представители рода *Productus* и близких ему родов свободно лежали на дне, опираясь на иглы, которые препятствовали погружению в ил. С таким образом жизни связано возникновение шлейфа как преграды против проникновения в раковину осад-

ка. На ранних стадиях продуктыды, видимо, прикреплялись с помощью ножки. Девон — пермь, расцвет в карбоне и перми.

Отряд *Rhynchonellida* (греч. rhynchos — клюв; ella — уменьшительное окончание) охватывает замковых брахиопод, у которых имеются резко выраженный синус и седло (рис. 206). Раковины с тонкими

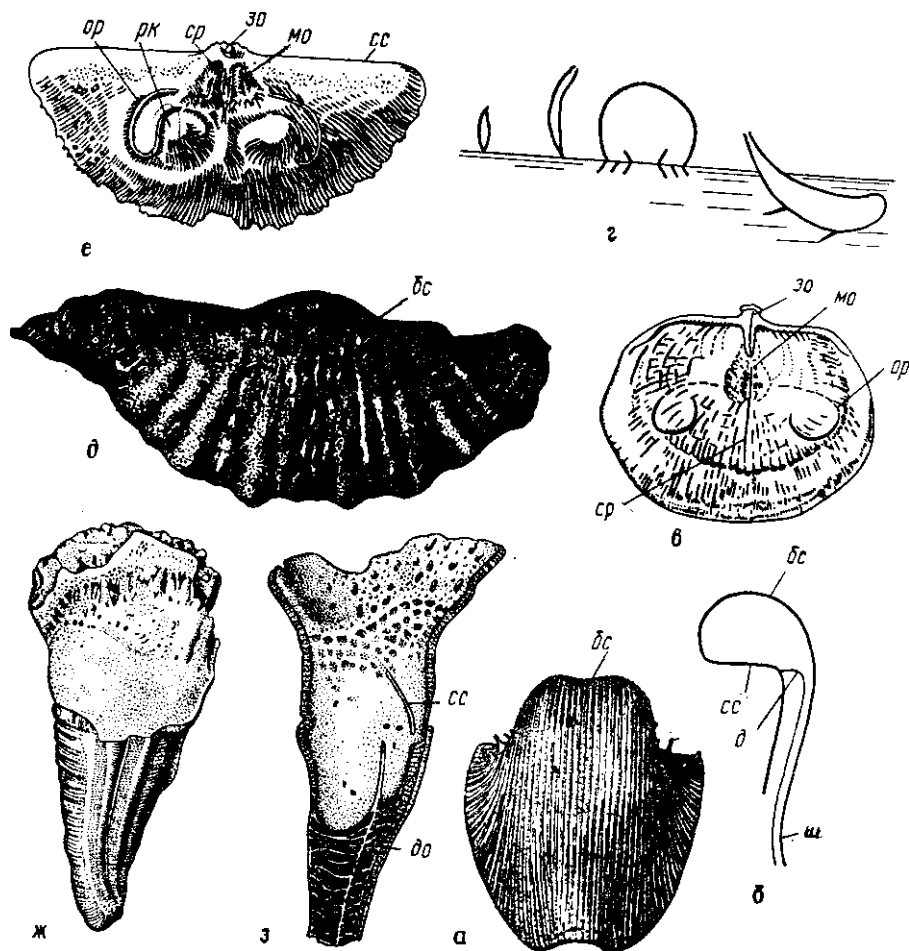


Рис. 205. Отряд Productida (D—P)

а—в — *Productus* (C): а — брюшная створка снаружи, б — схема взаимоотношений брюшной и спинной створок, в — спинная створка изнутри; г — предполагаемый образ жизни продуктид на различных возрастных стадиях; д, е — *Gigantoproductus* (C₁); ж, з — *Richthofenia* (P): ж — общий вид, з — продольный разрез. бс — брюшная створка, д — диафрагма, до — днщеподобные образования, зо — замочный отросток, мо — мускульные отпечатки, ор — отпечатки рук, рк — ручные конусы, сп — срединная септа, сс — спинная створка, ш — шлейф

или грубыми радиальными ребрами, реже гладкие. Смыкание створок гладкое или зубчатое. Брюшная створка несет круглое отверстие для ножки — форамен, два зуба, обычно короткие зубные пластины. Спинная створка с двумя зубными ямками, срединной септой и ручным аппаратом в виде двух крючковидных образований. Средний ордовик — современность.

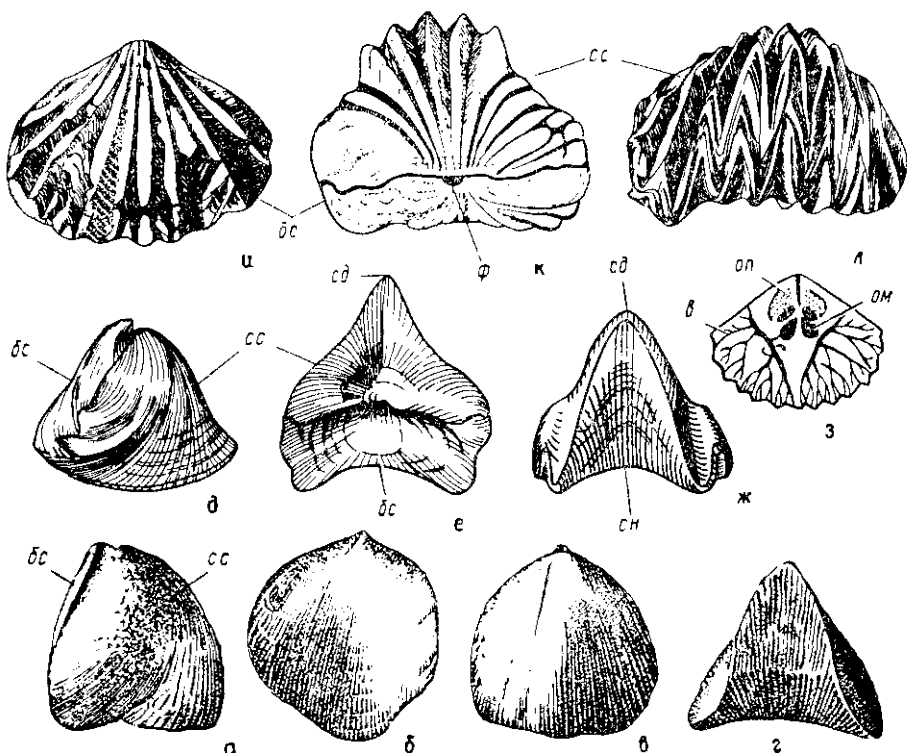


Рис. 206. Отряд Rhynchonellida (O₂—Q)

а—г — *Ladogia* (D₂—з); д—ж — *Rhynchonella* (J₃); з — схема расположения различных отпечатков у рода *Septaliphoria*; и—л — *Russirhynchia* (J_{2k}—J_{3v}). бс — брюшная створка, в — отпечатки кровеносной системы, ом — отпечатки мускулов, оп — отпечатки половой системы, сд — седло, сн — синус, сс — спинная створка, ф — форамен

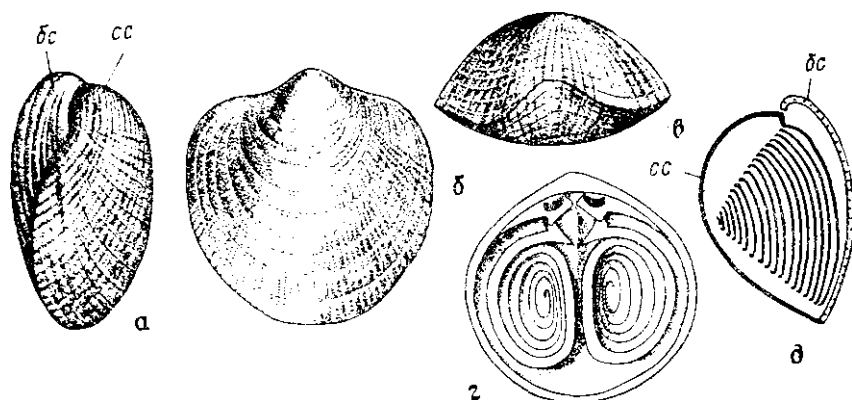


Рис. 207. Отряд Atrypida (O₂—D)

а—д — *Atrypa* (S—D): а—в — внешний вид, г — схема спинной створки изнутри, виден ручной аппарат, д — схема строения ручного аппарата, бс — брюшная створка, сс — спинная створка

Отряд *Atrypida* (греч. а — отрицание; trypa — отверстие) включает брахиопод с необычным соотношением створок: спинная более выпуклая, чем брюшная (рис. 207). Это определено тем, что ручной аппарат образован двумя спиральными конусами, обращенными в сторону спинной створки, из-за чего она становится более выпуклой. Скульптура состоит из радиальных и концентрических ребер, сочетание которых создает сетчатую скульптуру. Отверстие для ножки круглое, но очень маленькое и поэтому плохо заметное. Средний ордовик — девон.

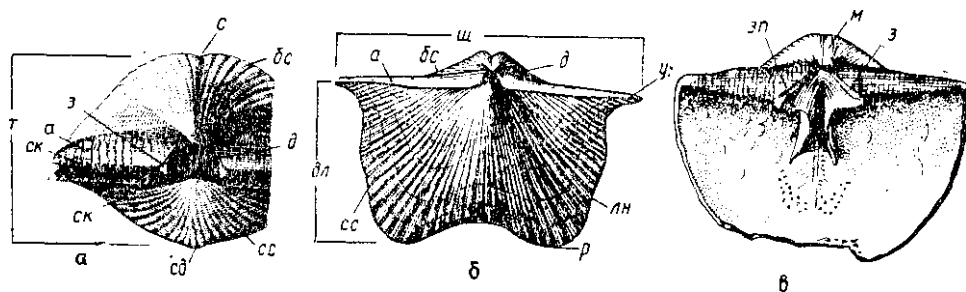


Рис. 208. Отряд Spiriferida (O_2-J_1)

а — вид со стороны арки; б — внешний вид со стороны спинной створки; в — брюшная створка изнутри. а — арка, bc — брюшная створка, d — дельтирий, dl — длина раковины, лн — зубы, зп — зубные пластины, лн — линии роста, м — макушка, р — радиальные ребра, с — sinus, cd — седло, ск — смычный край, cc — спинная створка, т — толщина раковины, ш — ширина раковины

Отряд *Spiriferida* (лат. spira — изгиб, здесь спираль; fero — нести) один из важнейших. К нему относятся брахиоподы, имеющие ручной аппарат в виде двух спиральных конусов, вершины которых обращены в стороны (рис. 208). Раковины двояковыпуклые от округло-линзовидной до удлинённо-треугольной формы. В последнем случае оттянутые боковые концы створок образуют ушки. Скульптура представлена радиальными ребрами. Различно развиты sinus и седло. Брюшная створка имеет арку, треугольное отверстие для ножки — дельтирий, два зуба и две хорошо развитые зубные пластины. Средний ордовик — ранняя юра.

Отряд *Athyridida* (греч. а — отрицание; thyris — маленькая дверь, щит) включает двояковыпуклые, линзовидно-овальной формы раковины

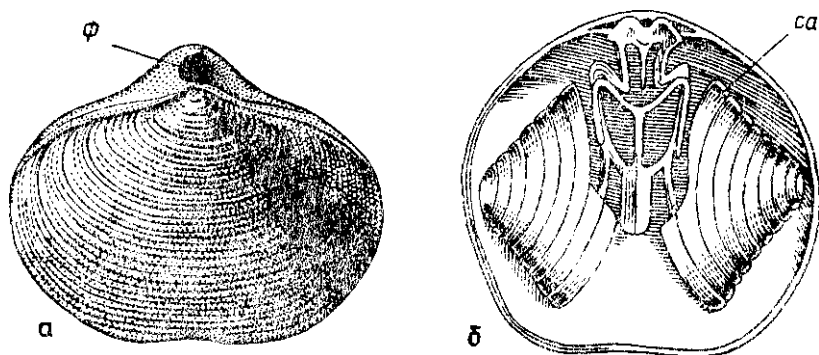


Рис. 209. Отряд Athyridida (O_3-J)

а, б — *Athyris* (D—C₁): а — вид со стороны спинной створки, б — спинная створка изнутри. са — спиральный ручной аппарат, ф — форамея

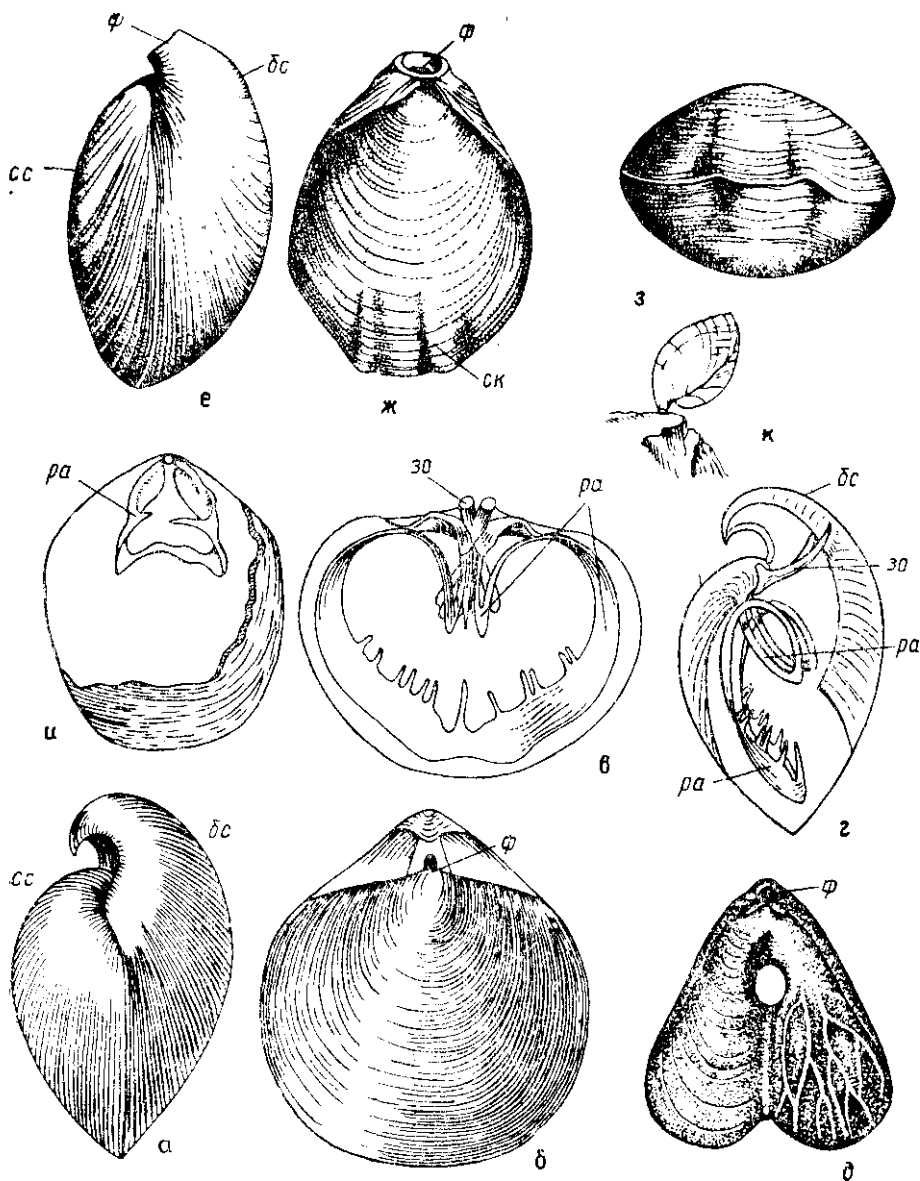


Рис. 210. Отряд Terebratulida (D—Q)

а—г — Stringocephalus (D₂): а, б — внешний вид, в — спинная створка изнутри, г — продольный разрез; д — Rugore (J₃—K₁); е—к — Terebratula (P—N): е—з — внешний вид, и — петлевидный ручной аппарат, к — прижизненное положение, бс — брюшная створка, зо — замочный отросток, ра — ручной аппарат, ск — срединные складки, сс — спинная створка, ф — форамен

со спиральным типом ручного аппарата. Он состоит из двух спиральных конусов, соединенных дополнительными перемычками; вершины конусов ориентированы в стороны (рис. 209). Скульптура представлена концентрическими ребрами. Отверстие для ножки круглое (форамен). По одним признакам отряд *Athyridida* приближается к отряду *Spiriferida* (по сходному строению спирального ручного аппарата), а по форме круглого отверстия для ножки и наличию спирального ручного аппарата, но с иной ориентацией — к отряду *Atrypida*. Поздний ордовик — юра.

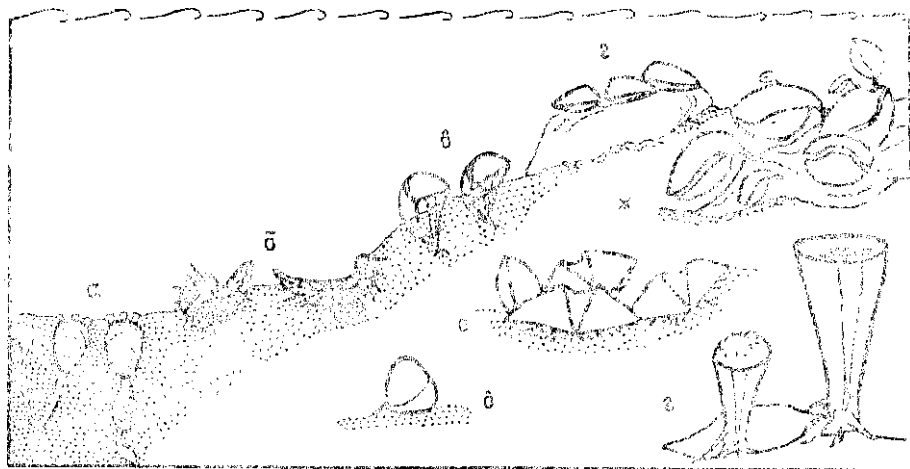


Рис. 211. Образ жизни брахиопод

а — зарывающийся; б, в — полупогруженный: б — свободно лежащий, в — прикрепляющийся ножкой; г — прикрепляющийся цементацией; д—ж — прикрепляющийся ножкой

Отряд *Terebratulida* (лат. *terebratus* — просверленный) охватывает раковины двояковыпуклые овально-линзовидной формы, гладкие или с радиальными складками в передней части (рис. 210). Иногда раковина разделена на две лопасти, при смыкании передних частей которых возникает сквозное отверстие в центре раковины. Могут присутствовать синус и седло. Брюшная створка несет форамен, два зуба, а иногда и две короткие зубные пластины. В спинной створке развит лентовидный (или петлевидный) ручной аппарат различной сложности. Девон — современность.

Образ жизни и условия существования. Замковые брахиоподы ведут бентосный образ жизни: большинство прикрепляется ножкой ко дну, другие свободно лежат на грунте, нередко под тяжестью тела частично погружаясь в него, некоторые брахиоподы прикрепляются ко дну цементацией (рис. 211).

Геологическая история. Наиболее примитивные брахиоподы — ортиды, появившиеся в раннем кембрии, имели ручной аппарат в виде небольших валиков, а у некоторых присутствовал спондиллий (отряд *Orthida*, ϵ — Р). Они явились исходной группой, от которой вели начало большинство других отрядов. В среднем кембрии возникли пентамэриды, просуществовавшие до девона, характеризующиеся гипертрофированным развитием спондиллия (отряд *Pentamerida*, ϵ_2 — D). Большинство отрядов замковых брахиопод появилось в ордовике: строфомениды

(O—P₁), спирифериды (O₂—J₁), атрипиды (O₂—D), ринхонеллиды (O₂—Q), атирииды (O₃—J), хонетиды (O₃—P). В морфологическом плане ордовик — время появления всех отрядов брахиопод со спиральным типом ручного аппарата. Кроме того, к этому периоду приурочено возникновение отрядов, не имеющих аппарата ручных поддержек, но с фиксированными следами прирастания рук (строфомениды и хонетиды). Новый отряд с крючковидным типом ручного аппарата — ринхонеллиды — обособился благодаря развитию резко выраженных синуса и седла. В девоне от хонетид произошли продуктиды, обособившиеся в результате распространения игл на отдельные участки или на всю поверхность брюшной створки при резком возрастании ее вздутости. В девонском периоде появился и последний отряд замковых брахиопод — теребратулиды, — у которых сформировался петлевидный или лентовидный ручной аппарат. В современных морях из всего палеозойского многообразия замковых брахиопод остались только ринхонеллиды и теребратулиды.

В экологическом плане история замковых брахиопод представляется следующей. В палеозое они обитали в мелководье. Начиная с мезозоя мелководье стало интенсивно заселяться двустворчатыми моллюсками и брахиоподы были оттеснены на большие глубины.

Породообразующая роль и геологическое значение. Большинство палеозойских замковых брахиопод образовывали заросли, банки, а некоторые участвовали в строении рифов. В дальнейшем это привело к формированию брахиоподовых известняков, особенно широко распространенных в силуре, девоне, карбоне и перми.

Замковые брахиоподы имеют большое стратиграфическое значение для расчленения и корреляции прежде всего палеозойских отложений. Кроме того, по ассоциациям брахиопод в палеозойских бассейнах установлены определенные батиметрические зоны в литорали и сублиторали. Интервал существования замковых брахиопод совпадает с интервалом существования беззамковых: кембрий — современность.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ.

ECHINODERMATA

(греч. echinos — еж; derma, под n. dermatos — кожа)

Тип Echinodermata

Подтип Normalozoa

Подтип Crinozoa

Подтип Asterozoa

Подтип Echinozoa

Общая характеристика. Иглокожие — одиночные вторичноротые трехслойные животные, обладающие преимущественно пятилучевой симметрией и имеющие известковый скелет в виде панциря либо в виде отдельных рассеянных элементов (рис. 212). Скелет состоит из карбоната кальция с примесью карбоната магния и фосфата кальция. Скелет внутренний, имеет мезодермальное происхождение, сверху покрыт кожей. Иглокожие известны с кембрия, но, вероятно, они появились в венде. Из современных форм к ним относятся морские ежи, морские звезды, голотурии, офиуры, морские лилии. Размеры иглокожих варьируют в значительных пределах — от сантиметров до метров (некоторые морские лилии). Современные виды насчитывают около 6000, ископаемые — свыше 15 000.

Иглокожим свойственны следующие особенности строения. Скелет состоит из множества пластинок (таблечек), подвижно или неподвижно сочлененных между собой. Скелетные элементы обладают специфическими свойствами, они раскалываются по системе параллельных бле-

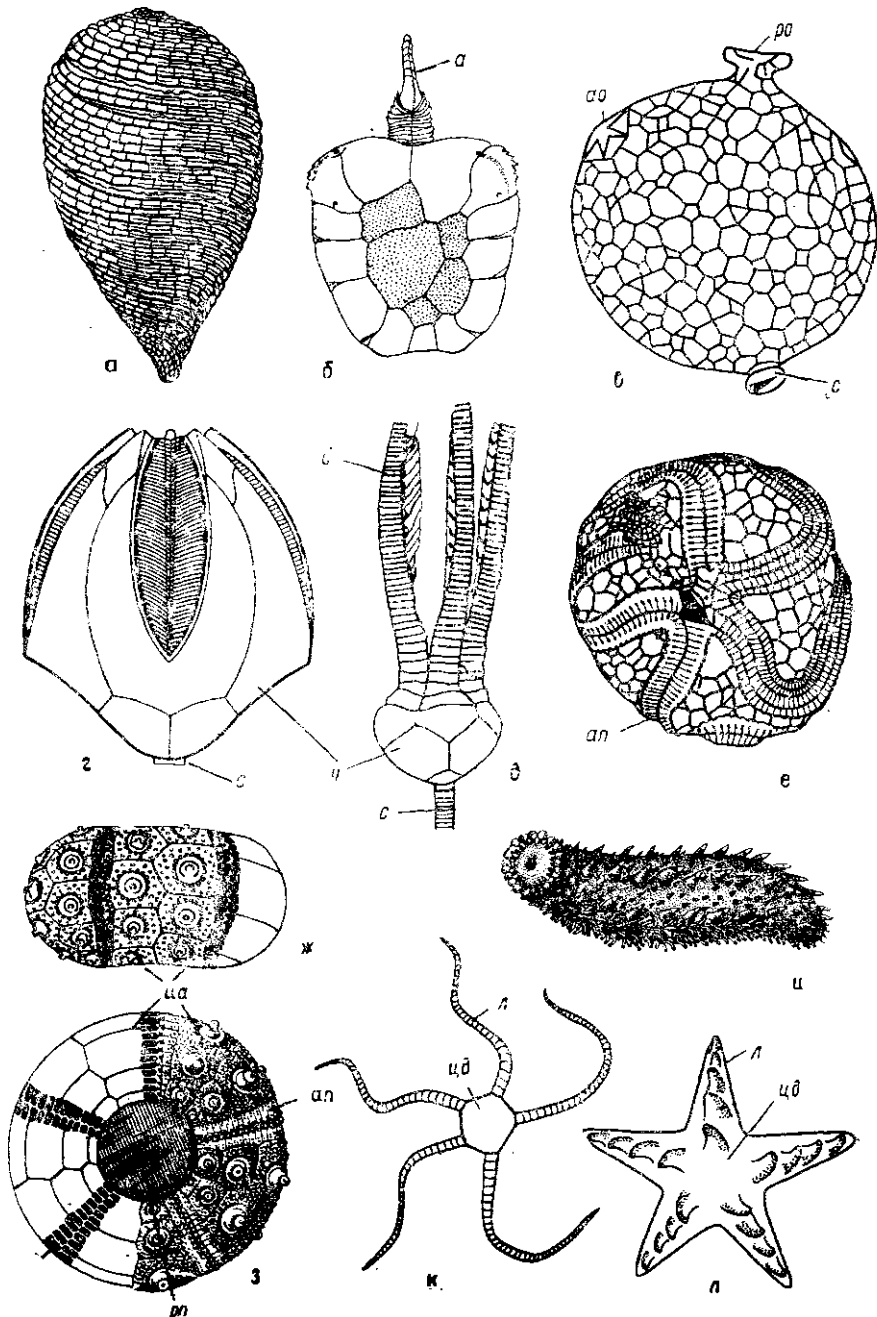


Рис. 212. Схема строения некоторых классов типа иглокожих
а — Helicoplacoidea (C₁); б — Homalozoa (F₂—D₂); в — Cystoidea (O—D);
г — Blastoidea (S—P); д — Crinoidea (O—Q); е — Edrioasteroidea (V?, F—
C₁); ж, з — Echinoidea (O—Q), сбоку и сверху; и — Holothuroidea (E—Q);
к — Ophiuroidea (O—Q); л — Asteroidea (O—Q). а — аулакофор, ао — аналь-
ная пирамидка, ан — амбулакральное поле, б — брахиоли (или руки), ца —
интерамбулакральное поле, л — лучи, ро — ротовое отверстие, рп — ротовое
поле, с — стебель, цд — центральный диск, ч — чашечка

стоящих поверхностей. Этот признак прослеживается у всех иглокожих что позволяет отличать их даже по фрагментам от других животных с известковым скелетом. Имеется амбулакральная система (или ее аналоги), проявляющаяся на скелете в виде мелких пор, образующих определенные совокупности (ромбовые поры, парные поры, амбулакральные поля). Иглокожие обладают различной симметрией: радиальной, двусторонне-симметричной, спиральной. Радиальная симметрия преимущественно пятилучевая, но может быть и другой: четырех-, семилучевой и т. д.

Наиболее характерные признаки типа иглокожих можно проиллюстрировать на примере современных морских ежей. Морские ежи имеют панцирь, состоящий из большого числа пластинок, расположенных закономерными меридиональными рядами. Эти ряды составляют пять амбулакральных и пять интерамбулакральных полей. Расположение амбулакральных полей обусловлено расположением системы внутренних каналов, образующих амбулакральную систему.

На рис. 213 показан снизу и сверху панцирь нового правильного морского ежа. В центре нижней стороны находилось ротовое поле — *перистом*, а в центре верхней стороны анальное поле — *перипрокт*. При жизни животного ротовое и анальное поля были покрыты кожейстой перепонкой и по размерам значительно превосходили ротовое и анальное отверстия.

Пищеварительная система представлена длинной петлевидно изгибающейся трубкой, начинающейся от ротового отверстия и заканчивающейся у анального отверстия (рис. 214, *е*). Ротовое отверстие снабжено специальным сложно устроенным челюстным аппаратом (аристотелев фонарь), в основе которого имеется пять подвижно сочлененных зубов. Далее следуют глотка, пищевод, желудок и кишечник. Амбулакральная, кровеносная и нервная системы имеют однотипное расположение: присутствует окологлоточное кольцо и пять радиальных каналов, или стволов. Более подробно остановимся на строении амбулакральной системы, известной только у типа иглокожих.

Амбулакральная, или водно-сосудистая, система состоит из каналов: каменистого, кольцевого и пяти радиальных. Осевого каменистый канал имеет обызвествленные стенки, что и определило его название. Он начинается почти в центре верхней стороны от ситовидно-прободенной мадрепоровой пластинки (*мадрепорит*), всегда находящейся в переднем правом интеррадиусе. Вода вместе с кислородом попадает через мадрепоровую пластинку в вертикальный каменистый канал, оттуда переходит в кольцевой канал, а от него расходится по пяти радиальным каналам. В две стороны от каждого радиального канала отходят амбулакральные ножки. Горизонтальный кольцевой канал окружает пищевод и располагается недалеко от рта. В промежутках между радиальными каналами могут находиться пять пузыревидных выростов, представляющих вместилища для амбулакральной жидкости.

Амбулакральные ножки способны многократно удлиняться, присасываться к субстрату, затем сокращаться и укорачиваться, за счет чего осуществляются подтягивание и перемещение животного. Сокращение и растяжение амбулакральных ножек регулируются с помощью ампул, расположенных у их основания. Как видно на рис. 215, амбулакральные ампулы располагаются внутри панциря. Ампула сообщается с ножкой через два канала, поэтому на амбулакральной пластинке для одной амбулакральной ножки имеются две поры. Ток воды в амбулакральной системе не сквозной, так как амбулакральные ножки и радиальные каналы не имеют отверстий, а заканчиваются слепо. По-

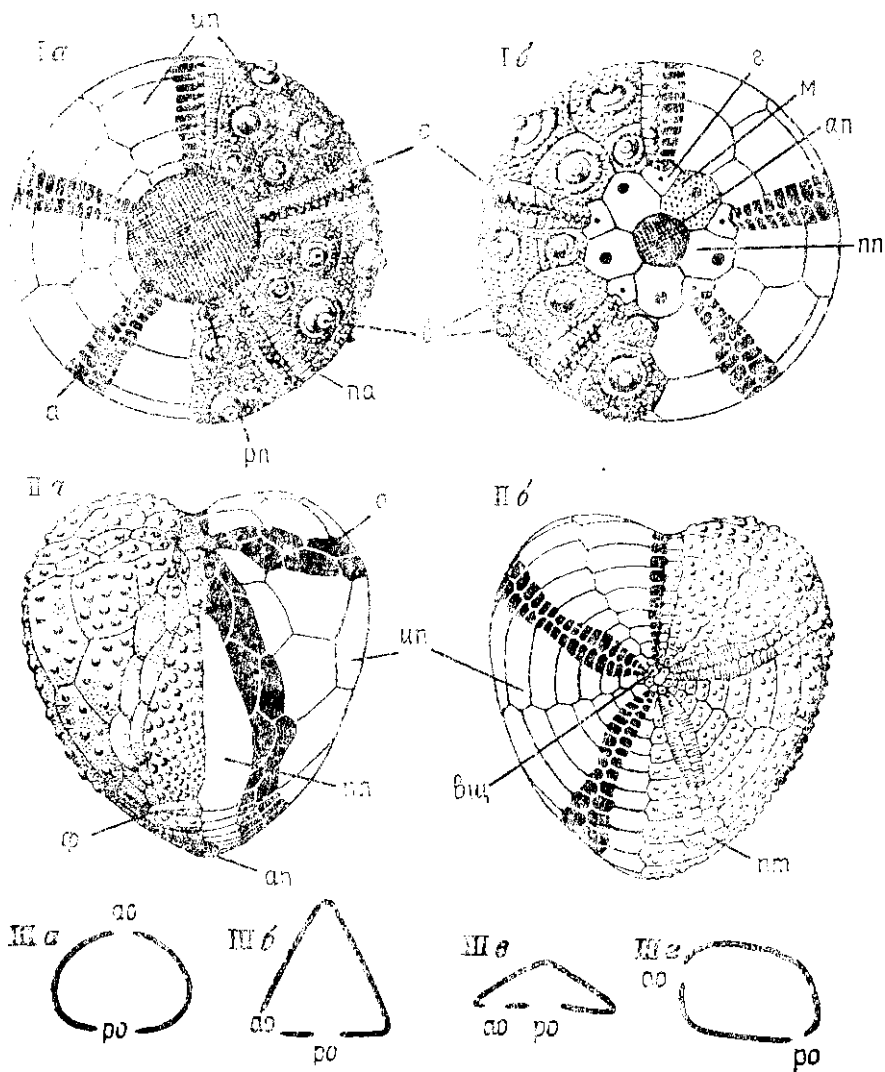


Рис. 213. Схема строения панциря морских ежей

I — правильный морской еж: Iа — снизу, со стороны ротового отверстия, Iб — сверху, со стороны вершинного щитка; II — неправильный морской еж: IIа — снизу, IIб — сверху, со стороны вершинного щитка; III — положение ротового и анального отверстия: IIIа — правильный морской еж, IIIб, IIIв — неправильный челюстной морской еж, IIIг — неправильный бесчелюстной морской еж. а — амбулакральные поля, ао — анальное отверстие, ап — анальное поле, б — бугорки для игл, виц — вершинный щиток, г — глазные пластинки, ил — интерамбулакральные поля, м — madreporite, па — поры амбулакров, пл — пластрон, пл — половые пластинки, пл — петалонды, рп — ротовое поле с ротовым отверстием, ф — фасциола

этому связь амбулакальной системы с внешней средой осуществляется только через ситовидную madreporовую пластинку. Радиальные каналы заканчиваются у пяти глазных пластинок светочувствительными щупальцами, для выхода которых имеется по одному отверстию. Амбулакральная система иглокожих выполняет не только функции движения, дыхания и осязания, но и функцию зрения (светоощущения).

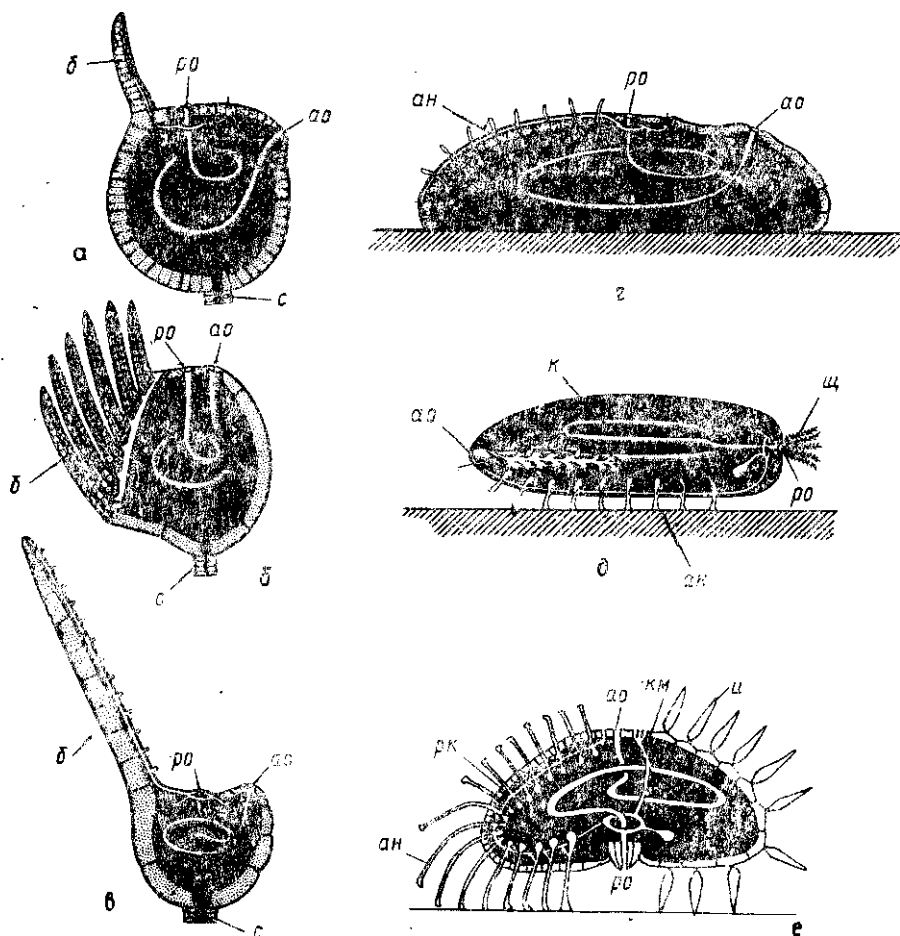


Рис. 214. Продольный разрез некоторых классов иглокожих
а—в — прикрепленные формы: а — Cystoidea, б — Blastoidea, в — Crinoidea; г—
е — неприкрепленные формы: г — Edrioasteroidea, д — Holothuroidea, е — Echinoi-
dea. ао — анальное отверстие, ан — амбулакральные ножки, б — брахиоли (или
руки), и — иглы, к — кишечник, км — каменистый канал, рк — радиальный канал,
ро — ротовое отверстие, с — стебель, щ — щупальца (Тreat. Invert. Paleont.,
Part U, 1968)

Глазные пластинки совместно с пятью более крупными половыми пластинками окружают анальное отверстие, слагая *вершинный щиток* (рис. 216). Название *половые пластинки* обусловлено тем, что от каждой из них отходит внутрь тела пять половых желез (гонад). Одно из пяти половых отверстий приурочено к madreporиту. Пятилучевая симметрия в расположении амбулакальных каналов коррелятивно отражается на строении панциря, в котором выделяются пять амбула-

кральных и пять интерамбулакальных полей. Амбулакральные поля начинаются от глазных пластинок; они состоят из двух рядов мелких узких пластинок, разделенных зигзагообразным швом. Каждая пластинка несет по краям двойные поры для выхода амбулакральных ножек, а вдоль зигзагообразного шва — мелкие бугорки. Общее число пластинок в ряду достигает нескольких десятков.

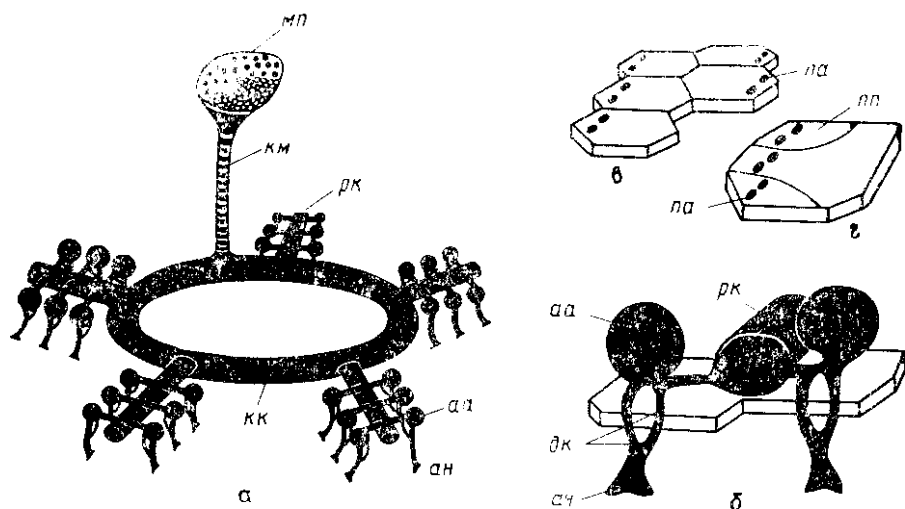


Рис. 215. Схема строения амбулакральной системы и амбулакральных пластинок морских ежей

а — схема расположения каналов амбулакральной системы; б — соотношение амбулакральной системы с известковыми амбулакральными пластинами; в — простые амбулакральные пластинки; г — сложная амбулакральная пластинка. аа — ампулы амбулакральных ножек, ан — амбулакральные ножки, дк — двойной канал, соединяющий амбулакральные ампулы и амбулакральные ножки, кк — кольцевой канал, км — каменистый канал, мп — madreporite plate, па — поры амбулакров, пп — полупластины, рк — радиальный канал (а — по Догелю, 1981; б—г — ориг.)

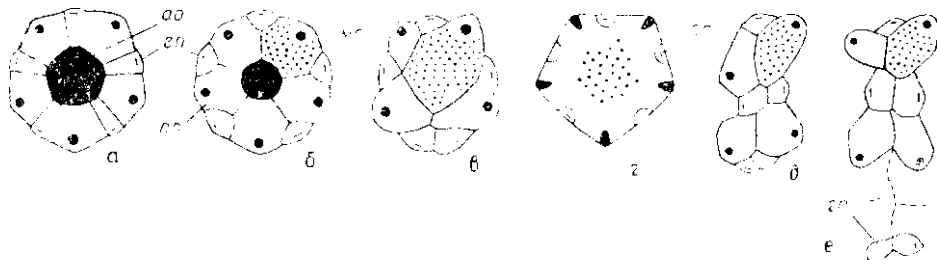


Рис. 216. Типы вершинных щитков морских ежей

а — моноциклический; б — дициклический; в — компактный; г — монобазальный; д — удлинённый; е — разорванный. ао — анальное отверстие, гп — глазные пластинки, мп — madreporite plate, пп — половые пластинки

Широкие интерамбулакральные поля состоят из крупных пятиугольных пластинок, несущих бугорки для игл. По строению и расположению игл выделяют две группы морских ежей. У одной группы пластинки имеют маленькие однородные бугорки, к которым прикрепляются мелкие иглы. У другой группы ежей каждая интерамбулакральная пластинка несет один крупный бугорок, окруженный многочисленными

мелкими. По краю крупного бугорка имеется ободок для прикрепления хорошо развитой мускулатуры. На центральных бугорках находились большие длинные иглы, а на периферических — маленькие, короткие. Общее число рядов пластинок панциря у современных ежей 20, а у древних больше или меньше 20.

Принципы классификации и систематика. Тип иглокожих до недавнего времени рассматривался в составе двух подтипов: *Pelmatozoa* — стебельчатые, или прикрепленные, и *Eleutherozoa* — свободноживущие, или подвижные. В новейших справочниках по палеонтологии принято деление иглокожих на четыре подтипа: *Homalozoa* (ϵ_2 — D_2), *Crinozoa* (ϵ — Q), *Asterozoa* (O — Q), *Echinozoa* ($V?$, ϵ — Q), в составе которых насчитывается свыше 20 классов.

ПОДТИП ГОМАЛОЗОА. HOMALOZOA

(греч. *homalos* — плоский; *zoa* — животные)

В состав гомалозой входят вымершие примитивные иглокожие, у которых отсутствует пятилучевая симметрия (рис. 217). Уплощенный скелет-тека обычно имеет двустороннюю симметрию, он образован многочисленными многоугольными табличками. От одного из концов теки отходил членистый отросток, функциональная интерпретация которого неоднозначна. Согласно прежним представлениям это стебель, расположенный на заднем конце теки и служащий для прикрепления ко дну. По современным представлениям членистый отросток являлся аналогом щупальца, он находился на переднем конце теки и служил для

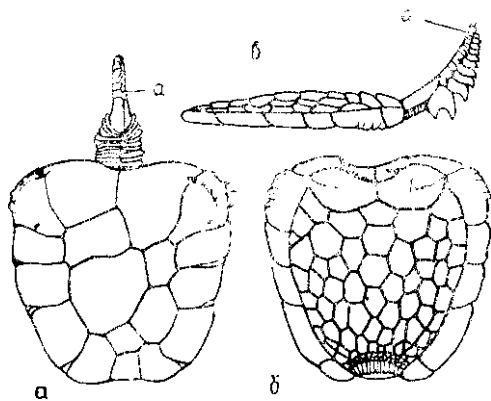


Рис. 217. Подтип *Homalozoa* (ϵ_2 — D_2)
а—в — *Mitrocystites* (O_2 — 3): а — вид снизу, б — вид сверху, в — вид сбоку. а — аулакофор

сбора пищи. При такой реконструкции гомалозои вели ползающий ползующий образ жизни. Ротовое отверстие (или несколько щелевидных отверстий) располагалось на переднем конце или в центральной части теки. Анальное отверстие находилось на противоположном конце теки. У некоторых гомалозой чашечка на одном конце имела единственный членистый отросток, а на другом — 10 длинных членистых отростков, напоминающих руки — брахиолы — остальных иглокожих. Такие гомалозои, вероятно, относились к прикрепленному бентосу.

Средний кембрий — средний девон.

ПОДТИП КРИНОЗОА. CRINOZOA

(греч. *krinon* — лилия; *zoa* — животные)

Подтип *Crinozoa*
Класс *Cystoidea*
Класс *Blastoidea*
Класс *Crinoidea*

Общая характеристика. Скелет кринозой состоит из чашечки, стебля и брахиолей. Чашечка имеет шаровидную, овальную, бутонообразную, коническую и полушаровидную форму (см. рис. 212).

Она образована плотно срастающимися табличками, имеющими раз-

личную форму и размеры. Число табличек изменяется от 10—15 до нескольких сотен. В первом случае они располагаются закономерно, образуя 2—3 горизонтальных пояса, во втором — беспорядочно. Пятилучевая симметрия в строении чашечки наблюдается у бластоидей, криноидей, а также в строении отдельных элементов у цистоидей.

На чашечке имеются отверстия, относящиеся к пищеварительной, амбулакральной и половой системам. В центре верхней стороны располагается ротовое отверстие. Анальное отверстие находится на различном расстоянии от ротового отверстия на боковой поверхности или на верхней стороне чашечки. Для сбора пищи и ее передачи к ротовому отверстию у Crinozoa имеются членистые придатки — *брахиоли*, число которых колеблется от 1—5 до нескольких сотен, и пищевые желобки, развитые как на поверхности брахиолей, так и на поверхности чашечки.

Принципы классификации и систематика. В основу выделения классов положены строение чашечки, степень развития пятилучевой симметрии, строение амбулакральной системы и ее аналогов, морфология, число и расположение брахиолей.

К подтипу относятся несколько классов, наиболее важными из которых являются Cystoidea (O—D), Blastoidea (S—P) и Crinoidea (O—Q).

Класс Морские пузыри. Cystoidea

(греч. *kystis* — пузырь)

Класс Cystoidea
Подкласс Rhombifera
Подкласс Diploporita

Общая характеристика. Скелет цистоидей состоял из чашечки, брахиолей и иногда стебля (рис. 218). Чашечка чаще всего имела шарообразную, изредка несколько уплощенную, реже грушевидную форму. Она состояла преимущественно из большого числа беспорядочно расположенных многоугольных табличек, значительно реже число табличек ограничивалось девятнадцатью, и тогда они располагались горизонтальными поясами.

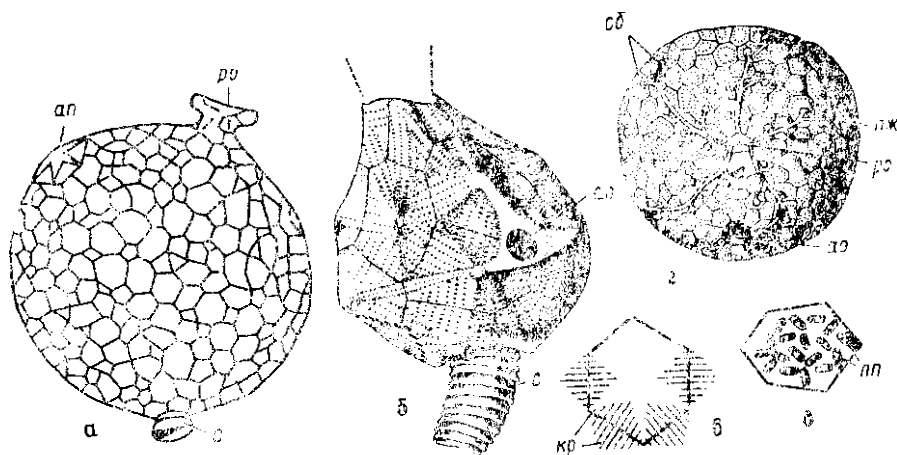


Рис. 218. Класс морские пузыри (O—D)

а — Echinospaerites (O_{2-3}); б — Echinopencrinites ($O_1?$, O_2); в — схема расположения ромбовых пор; г — Glyptosphaerites (O_2); д — схема расположения парных пор.
ao — анальное отверстие, ап — анальная пирамидка, кр — каналы ромбовых пор, пж — пищевые желобки, nn — парные поры, ро — ротовое отверстие, с — стебель, сб — следы прикрепления брахиолей

Цистоидеи собирали пищу с помощью немногочисленных брахиолей, которые либо непосредственно примыкали к ротовому отверстию, либо располагались на концах разветвляющихся пищевых желобков, расходящихся от ротового отверстия по пяти радиусам. Некоторые исследователи рассматривали пищевые желобки как один из вариантов амбулакральной системы. Анальное отверстие находилось на боковой стороне чашечки, оно нередко было прикрыто пятью треугольными табличками (анальная пирамидка). Между ротовым и анальным отверстием располагалось одно или два отверстия, служивших для газообмена (гидропора) и выхода половых продуктов (гонопора). От нижней стороны чашечки мог отходить различного строения и длины членистый стебель.

Для цистоидей характерно, что таблички чашечки пронизаны порами. Поры объединены каналами в ромбовидные системы (ромбовые поры) либо в пары (двойные поры). Система каналов, по которым проходила вода, выполняла функцию газообмена.

Пятилучевая симметрия у цистоидей проявлялась в строении только отдельных элементов (пятигранная анальная пирамидка, пятиугольный рот с пятью пищевыми желобками, пятилучевое расположение табличек).

Принципы классификации и систематика. Цистоидей подразделяют на два подкласса или класса в зависимости от поровой системы: *Diploporita* (O—D) и *Rhombifera* (O—S).

ПОДКЛАСС ПАРНОПОРОВЫЕ. DIPLOPORITA (греч. *diploos* — двойной; *poros* — отверстие, канал)

Парнопоровые цистоидеи обладали шарообразной или грушевидной формой и не превышали 8 см в поперечнике. Стебель отсутствовал, но иногда основание чашечки конусовидно вытягивалось, образуя небольшой выступ. На каждой пластинке чашечки находилось несколько двойных пор. Они представляли собой два отверстия горизонтального канала, прикрытого сверху табличкой. Каналы могли открываться и внутрь чашечки. Ордовик — девон.

ПОДКЛАСС РОМБОНОСИЦЫ. RHOMBIFERA (греч. *rhombos* — ромб; лат. *ferere* — нести)

Чашечки различны — от шарообразных до бутонообразных, поперечником до 4 см. Стебель отсутствовал либо был выражен конусовидным выступом, редко представлял собой самостоятельный длинный отросток, сходный со стеблем морских лилий. Пластинки чашечки были пронизаны порами, объединенными каналами, расположенными так, что образуется рисунок ромба. Ордовик — силур.

Образ жизни и пороодообразующая роль. Цистоидеи обитали в нормально-морских бассейнах, где свободно лежали на дне, как перекати-поле, либо прикреплялись к субстрату стеблем. Некоторые цистоидеи жили большими сообществами, что после отмирания приводило к образованию соответствующих пород (например, эхиносферитовые известняки Эстонии и Ленинградской обл.).

Геологическая история. Достоверные цистоидеи появились в начале ордовика, и, по-видимому, подкласс парнопоровых раньше подкласса ромбопоровых. Доказательством может служить то, что у некоторых цистоидей каналы двойных пор перпендикулярно пересекают пластинки чашечки, как и каналы ромбовых пор. Основные направле-

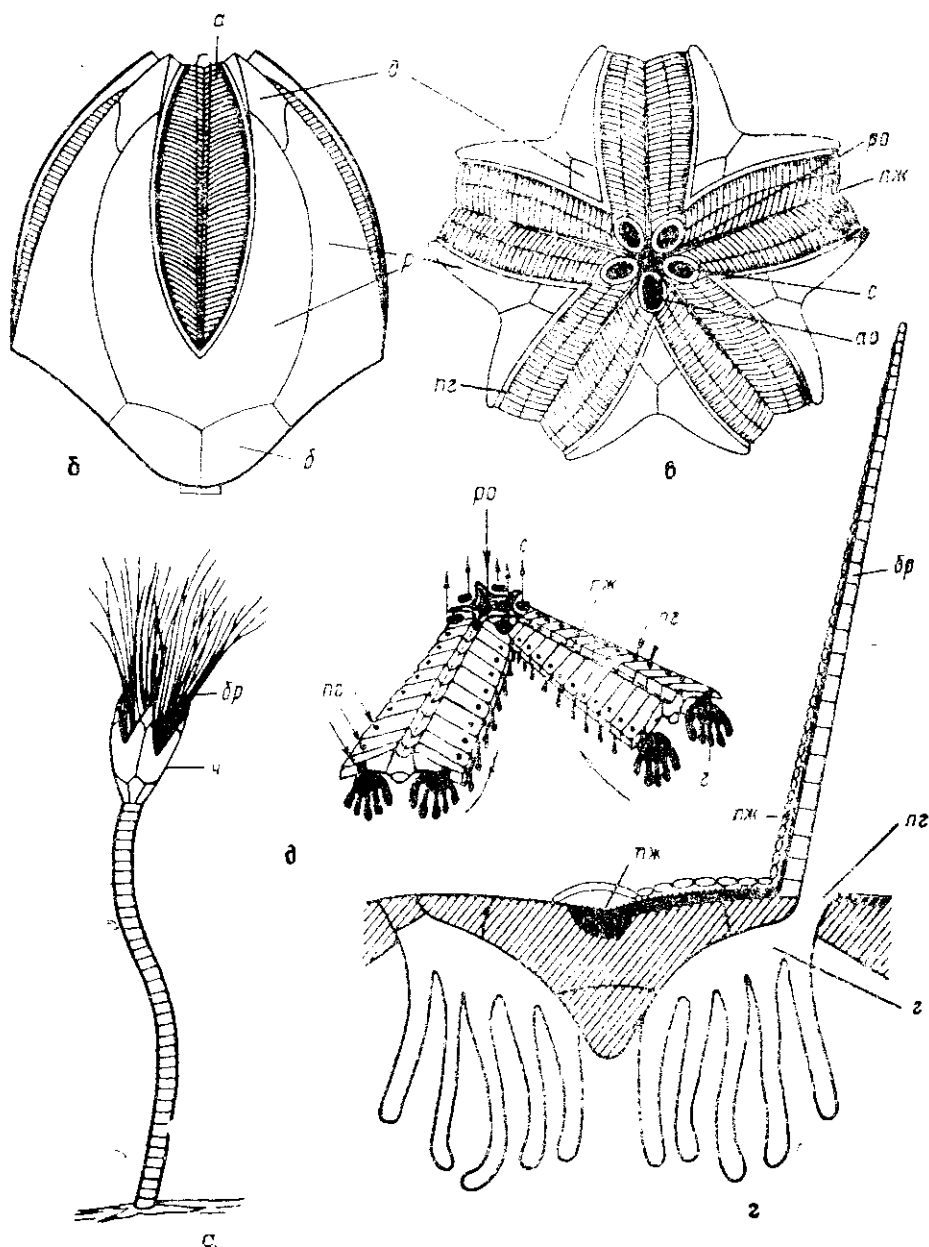


Рис. 219. Класс морские бутоны (S—P)

а—д — схема строения рода *Pentremites* (C_1): а — реконструкция внешнего вида, б — вид чашечки сбоку, в — вид чашечки с верхней стороны, г — поперечный разрез через амбулак, д — схема циркуляции воды по гидроспирам. Сильно увел. а — амбулакты, ао — анальное отверстие, б — базальные таблички, бр — брахиоли, г — гидроспиры, д — дельтоидальные таблички, лз — поры гидроспир, лж — пищевые желобки, р — радиальные таблички, ро — ротовое отверстие, с — спиракули, ч — чашечка (д — ориг.)

ния в развитии цистоидей заключались в следующем: 1) уменьшалось число пластинок в чашечках (от 2000 до 19), одновременно более закономерным становилось их расположение; 2) усиливалась пятилучевая симметрия; 3) уменьшалось число ромбовых пор; 4) упорядочивалось расположение парных пор; 5) усиливалась самостоятельность стебля. Цистоидеи, вероятно, дали начало бластоидеям, криноидеям и, возможно, морским ежам. Ордовик — девон.

Геологическое значение. Цистоидеи для ордовика являются указателями возраста и индикаторами сублиторали нормально-морских бассейнов.

Класс Морские бутоны. *Blastoidea*

(греч. *blastos* — бутон, побег)

Скелет бластоидей состоит из чашечки, стебля и брахиолой. Чашечка имеет форму бутона, с чем связано название класса. Ротовое отверстие располагается в центре верхней стороны; от противоположной нижней стороны отходит членистый стебель (рис. 219). Чашечка состоит из трех закономерно расположенных поясов табличек и пяти пищевых желобков, идущих к ротовому отверстию.

Нижний пояс, образующий основание чашечки, сложен тремя основными, или базальными, табличками. Второй пояс сложен пятью крупными радиальными табличками, расположенными на боковой стороне и имеющими вырез для пищевого желобка. Третий пояс состоит из пяти маленьких дельтоидальных табличек, находящихся в углах пищевых желобков, имеющих различную длину и иногда доходящих до основания чашечки. Таким образом, общее число табличек (3 основных + 5 радиальных + 5 дельтоидальных) равно 13.

Пищевые желобки состоят из двух рядов узких чередующихся между собой табличек. Каждая табличка несла длинные членистые придатки — *брахиоли*, служившие для сбора пищи. Под пищевым желобком располагались складчатые карманообразные каналы — *гидроспиры*, выполнявшие функцию газообмена. Вода в гидроспиры попадала через многочисленные мелкие поры, находящиеся по краям пищевых желобков, и выходила из гидроспир через пять (у более примитивных форм — десять) отверстий — *спиракулей*, располагающихся вокруг ротового отверстия. Одно из отверстий крупнее остальных, оно одновременно выполняет функцию анального отверстия и спиракули.

Бластоидеи вели прикрепленный образ жизни, обитая в морских бассейнах палеозоя. Силур — пермь. Особенно характерны для карбона, где по ним в Северной Америке выделяют зоны.

Класс Морские лилии. *Crinoidea*

(греч. *krinon* — лилия)

Скелет морских лилий состоял из чашечки, стебля и брахиолой. Чашечка морских лилий имеет полушаровидную, овальную или коническую форму. Она обычно сложена двумя или тремя поясами табличек. Число табличек в рядах равно пяти, а общее число 10 или 15. В некоторых случаях между радиальными табличками располагаются три дополнительные анальные таблички либо две пары табличек в основании чашечки сливаются. В состав чашечки иногда входят первые членики рук (брахиальные таблички) и возникающие между ними дополнительные интербрахиальные и интеррадиальные таблички (рис. 220, 221). При двурядном строении чашечки выделяются основные (базаль-

ные) и радиальные таблички, а при трехрядном добавляется ряд нижнеосновных (инфрабазальных) табличек. Чашечки морских лилий делятся на дициклические (базальные + инфрабазальные таблички) и моноциклические (базальные таблички). Это деление основано на числе рядов основных табличек, так как радиальные таблички присутствуют у обеих групп всегда. Сверху чашечка закрыта кожистой оболочкой и лишь в редких случаях пятью ротовыми — оральными — табличками.

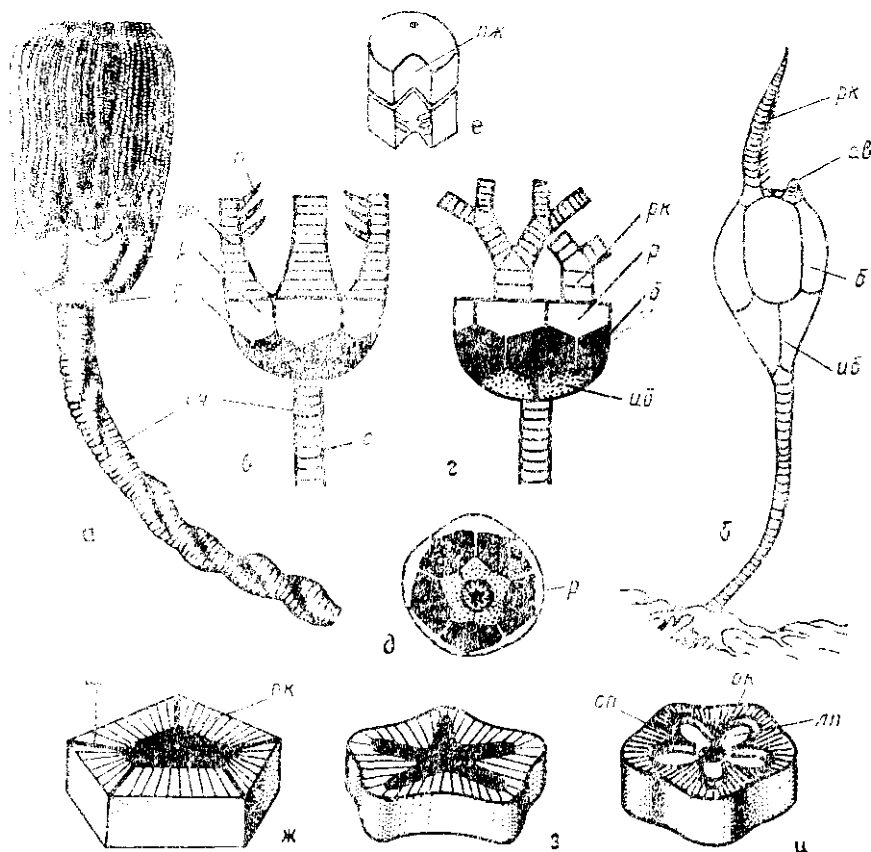


Рис. 220. Схема строения скелета морских лилий
а, б — общий вид; в — моноциклическая чашечка; г — дициклическая чашечка; д — чашечка сверху; е — членики рук; ж — и — членики стебля; аа — анальный выступ, б — базальные, или основные, таблички, иб — инфрабазальные, или нижнеосновные, таблички, лп — лигаментное поле, ок — осевой канал, п — пиннулы, пж — пищевой желобок, р — радиальные пластинки, рк — руки, с — стебель, сп — сочленовная поверхность, сч — членики стебля, ш — швы сегментов членика стебля

Брахииоли (или руки) состоят из множества подвижно сочлененных табличек — члеников. В их средней части имеется вырез для пищевого желобка. Членики рук из-за наличия пищевого желобка обладают двусторонней симметрией. Руки могут многократно ветвиться и иметь дополнительные членистые придатки — пиннулы, за счет чего увеличивается площадь сбора пищи.

От нижней стороны чашечки отходит стебель, образованный так же, как и руки, из подвижно сочлененных члеников. В центре члеников

находится осевой канал, имеющий разнообразное поперечное сечение (округлое, пятилучевое, четырехлучевое и т. д.). Членики стебля в отличие от рук обладают радиально-лучевой симметрией. Строение члеников стеблей у морских лилий очень разнообразно (см. рис. 220). У стебля могут развиваться тонкие боковые придатки. Длина стебля может достигать 1 м. У некоторых морских лилий стебель заменяется короткими изгибающимися образованиями — *цирри*, а иногда полностью редуцируется. В эволюции морских лилий замена стебля на цирри произошла у многих групп. Такие морские лилии могут ползать по суб-

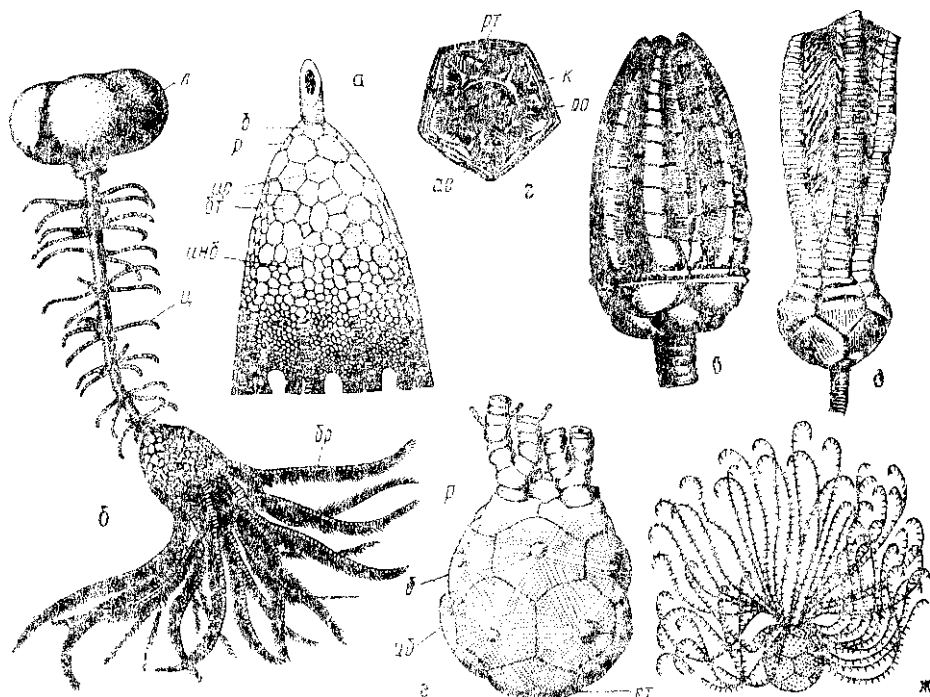


Рис. 221. Класс морские лилии (O—Q)
 а, б — *Scyphocrinites* (S—D): а — схема строения чашечки, б — реконструкция ли-
 лии; в, г — *Supressocrinites* (D₂ef): в — вид сбоку, г — вид сверху; д — *Stomios-
 crinites* (C), вид чашечки сбоку; е, ж — *Marsupites* (K₂): е — вид сбоку, ж — рекон-
 струкция. *ao* — анальное отверстие, *б* — базальные таблички, *бр* — брахиоли, или
 руки, *бт* — брахиальные таблички, *иб* — инфрабазальные таблички, *инб* — интер-
 брахиальные таблички, *ир* — интеррадиальные таблички, *к* — каналы рук, *л* — ло-
 болиты, *лт* — пятиугольная табличка, *р* — радиальные таблички, *ро* — ротовое от-
 верстие, *рт* — ротовые таблички, *ц* — цирри

страту, прикрепляться к нему, а также вести планктонный или псевдопланктонный образ жизни. При планктонном образе жизни парение и передвижение в воде осуществляется преимущественно за счет волнообразного изгибания брахиолей. Псевдопланктонное существование криноидей обеспечено способностью стебля или цирри прикрепляться к плавающим предметам. Современные стебельчатые лилии встречаются до глубины, равной 10 км.

Находки чашечек криноидей редки; значительно чаще встречаются членики стеблей морских лилий. Скопление члеников стеблей в ряде случаев приводит к образованию криноидных известняков. Ордовик — современность.

ПОДТИП АСТЕРОЗОА. ASTEROZOA

(греч. *aster* — звезда; *zoa* — животные)

В состав Asterozoa входят классы Asteroidea (морские звезды) и Ophiuroidea (офиуры), состоящие из центрального диска и лучей, в расположении которых обычно строго выдерживается пятилучевая симметрия. Ротовое отверстие располагается на нижней, а анальное — на верхней стороне тела. Внешнее отличие морских звезд и офиур проявляется во взаимоотношении лучей и центрального диска. У морских звезд лучи нерезко обособлены от центрального диска, а у офиур резко.

В ископаемом состоянии встречаются отпечатки морских звезд, реже офиур, а в ордовике Прибалтики также известковые шиповидные образования, получившие название *Bolboporites* (рис. 222). Эти скелетные элементы условно трактуются как шипы ископаемых морских звезд.

Астерозоа — морские организмы, способные переносить значительное понижение солености, при этом резко уменьшаются их размеры: если средние

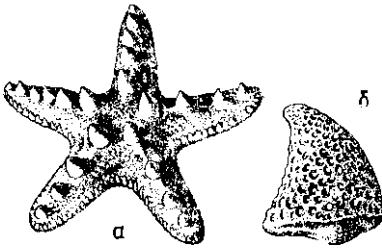


Рис. 222. Реконструкция морской звезды (а), от которой сохранились шипы — *Bolboporites* (б)

размеры морских звезд составляют 10—15 см, то чрезвычайно редко встречающиеся в сублиторали Черного моря морские звезды имеют размеры менее 1 см. Морские звезды — хищники, питающиеся преимущественно двусторчатыми моллюсками. Ордовик — современность.

ПОДТИП ЭХИНОЗОА. ECHINOZOA

(греч. *echinos* — еж; *zoa* — животные)

В состав подтипа входят несколько классов, из которых Edrioasteroidea (эдриоастероидеи) и Echinoidea (морские ежи) являются основными. У этих животных тело обычно шаровидное или дисковидное, заключенное в жесткий панцирь. Венд?, кембрий — современность.

Класс Эдриоастероидеи. Edrioasteroidea

(греч. *edraios* — устойчивый, постоянный; *aster* — звезда)

Чашечка мешковидной, шарообразной или дисковидной формы с округлым или пятиугольным сечением с уплощенной нижней и выпуклой верхней стороной, состоящая из многочисленных табличек, черепицеобразно налегающих друг на друга. Ротовое отверстие располагается в центре верхней стороны (рис. 223). От него отходят амбулакральные поля прямые или серповидно изогнутые. Анальное отверстие находится между амбулакрами в одном из интерамбулакров. Между анальным и ротовым отверстиями имеется маленькое отверстие — *гидропора*. Таблички амбулакральных полей были пронизаны порами. Руки отсутствовали. Бентос свободнолежащий или прирастающий. Венд?, кембрий — ранний карбон.

Класс Морские ежи. Echinoidea

(греч. echinos — еж)

Характеристика морских ежей дана в общей характеристике типа (см. рис. 213, 215, 216). Систематика морских ежей и их разделение на подклассы и отряды основаны на комплексе признаков: положение анального и ротового полей, строение амбулакальных и интерамбулакальных полей, тип вершинного щитка и т. д. Наряду с естественной

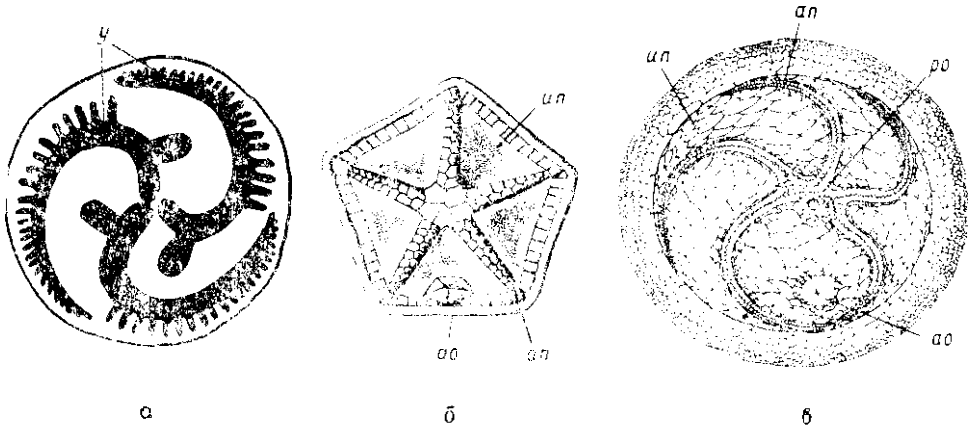


Рис. 223. Класс Edrioasteroidea (V?, C—C₄)

а — *Tribrachidium* (V); б — *Lepidodiscus* (D₂—C₄); в — *Cyathocystis* (O₂—3). ao — анальное отверстие, окруженное пластинками, an — амбулакральное поле, un — интерамбулакральное поле, po — ротовое отверстие, y — дуговидные борозды или валики (? амбулакральные поля)

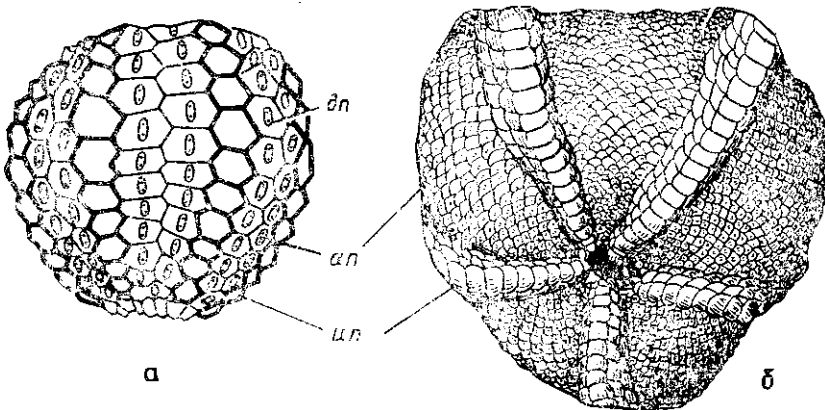


Рис. 224. Древние морские ежи

а — *Bothriocidaridaris* (O₂—3), вид сбоку; б — *Lepidesthes* (D—C), вид сверху, an — амбулакральные поля, dn — двойные поры, un — интерамбулакральные поля

систематикой нередко, особенно в учебных целях, используется и искусственная классификация, основанная на таких признаках, как число рядов пластинок в амбулакальных и интерамбулакальных полях, положение ротового и анального отверстий, а также наличие или отсутствие челюстного аппарата — аристотелева фонаря.

В эволюции морских ежей четко выделяются два крупных этапа. В первый, палеозойский, этап (ордовик — пермь) существовали древние морские ежи, у которых в каждом из полей число рядов пластинок могло быть больше, а в исключительных случаях меньше двух. Поэтому у древних морских ежей число рядов пластинок не равно 20, а боль-

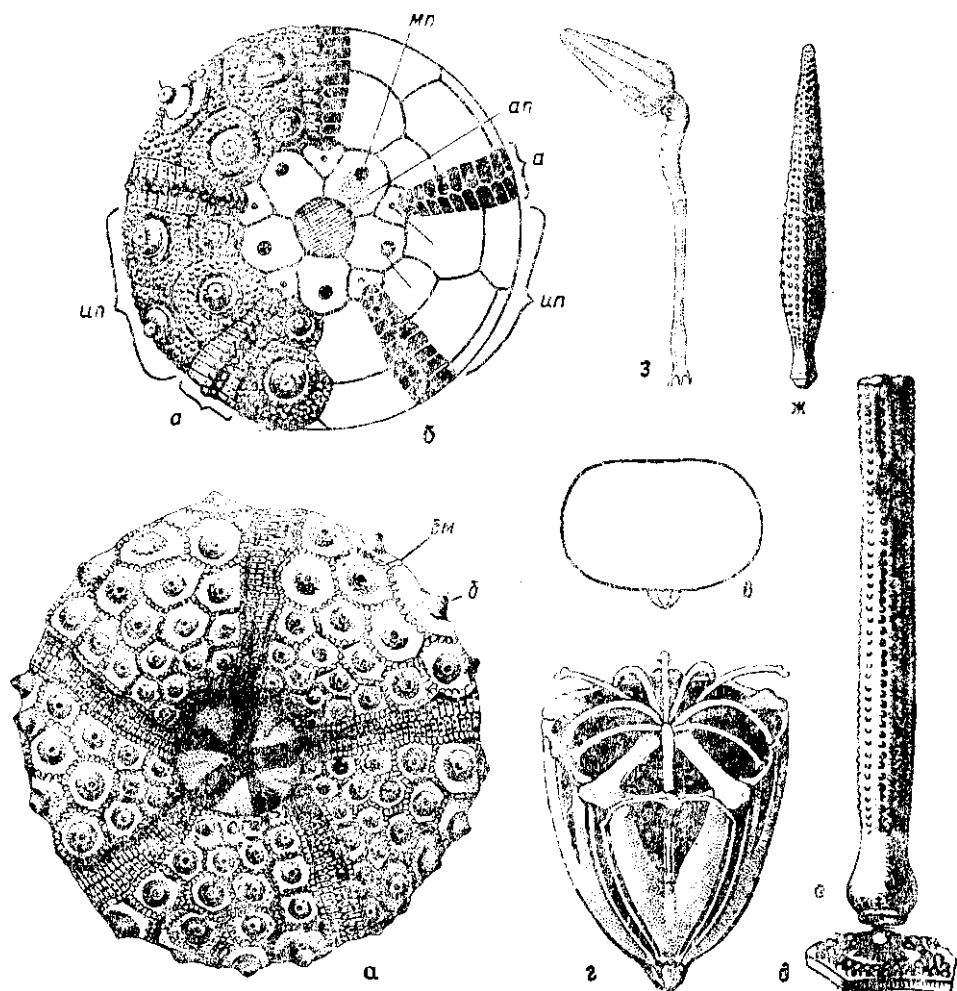


Рис. 225. Отряд Cidaroida (D—Q)

а — *Archaeocidaris* (C—P), вид снизу; б — *Cidaris* (T—Q), вид сверху; в — контур панциря идиароид сбоку; г — аристотелев фонарь; д — пластинка интерамбулак-
 рального поля; е, ж — строение игл; з — видоизмененная игла — педицеллярия.
 а — амбулакральные поля, ап — анальное поле, б — бугорки для крупных игл, вм —
 бугорки для мелких игл, ил — интерамбулакральные поля, мл — мадренорит

ше (редко меньше) 20. У некоторых древних ежей пластинки налегали друг на друга черепицеобразно. Панцирь поэтому был гибким и после смерти животного и разрушения мягких тканей он распадался на отдельные пластинки, которые обычно встречаются в ископаемом состоянии изолированно. Во второй, мезокайнозойский, этап существовали новые морские ежи, имеющие жесткий панцирь с плотным примыка-

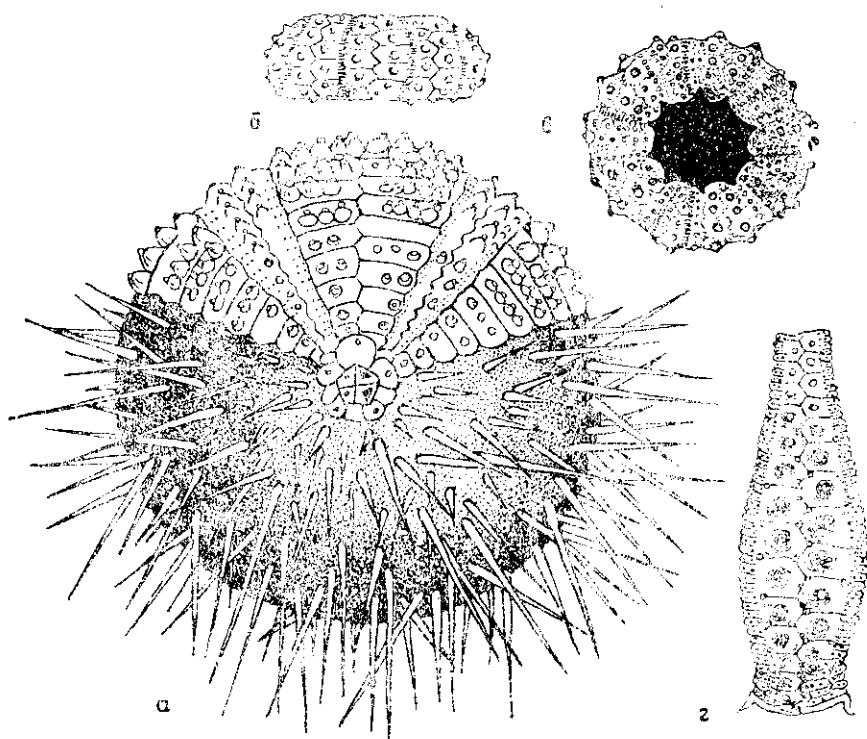


Рис. 226. Отряд Diadematoidea (T₃—K)
 а — общий вид панциря сверху (нижняя половина с иглами); б—г — Pseudodiadema (J—K₁): б — вид сбоку, в — вид снизу, г — амбулакральное поле

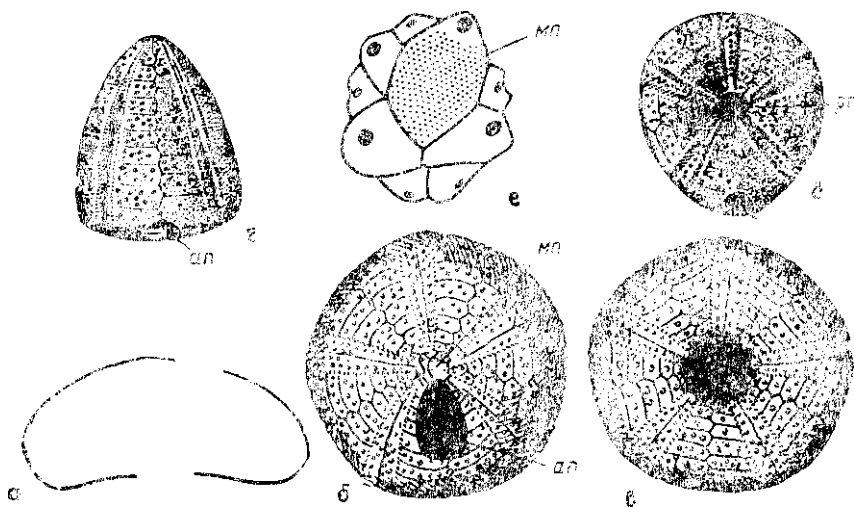


Рис. 227. Отряд Holoctypoida (J—Q)
 а—в — Pygaster (J₂—K): а — контур панциря сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу; г—е — Conulus (K₂): г — вид сзади, д — вид снизу, е — вершинный шиток, an — анальное поле, mp — madreporовая пластинка, pl — ротовое поле

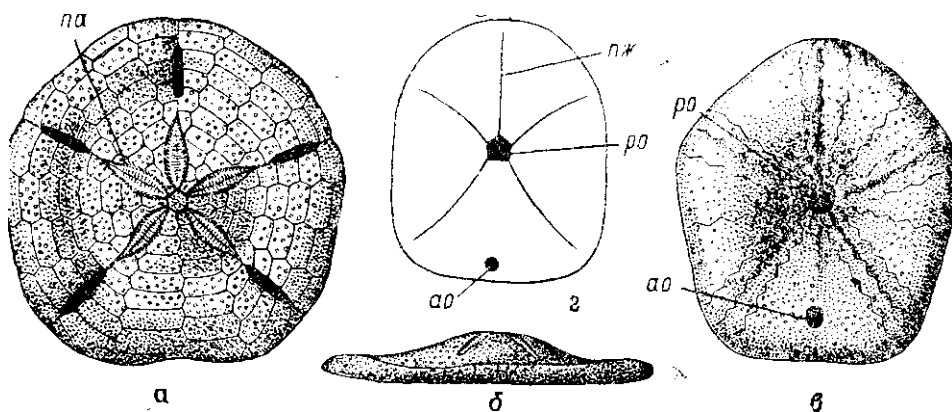


Рис. 228. Отряд Clypeasteroida (K₂—Q)
а—г — Clypeaster (P₂—Q): а — вид сверху, б — вид сбоку, в — вид снизу, г —
схема расположения пищевых желобков. ао — анальное отверстие, па — металонд-
ные амбулакры, пж — пищевые желобки, ро — ротовое отверстие

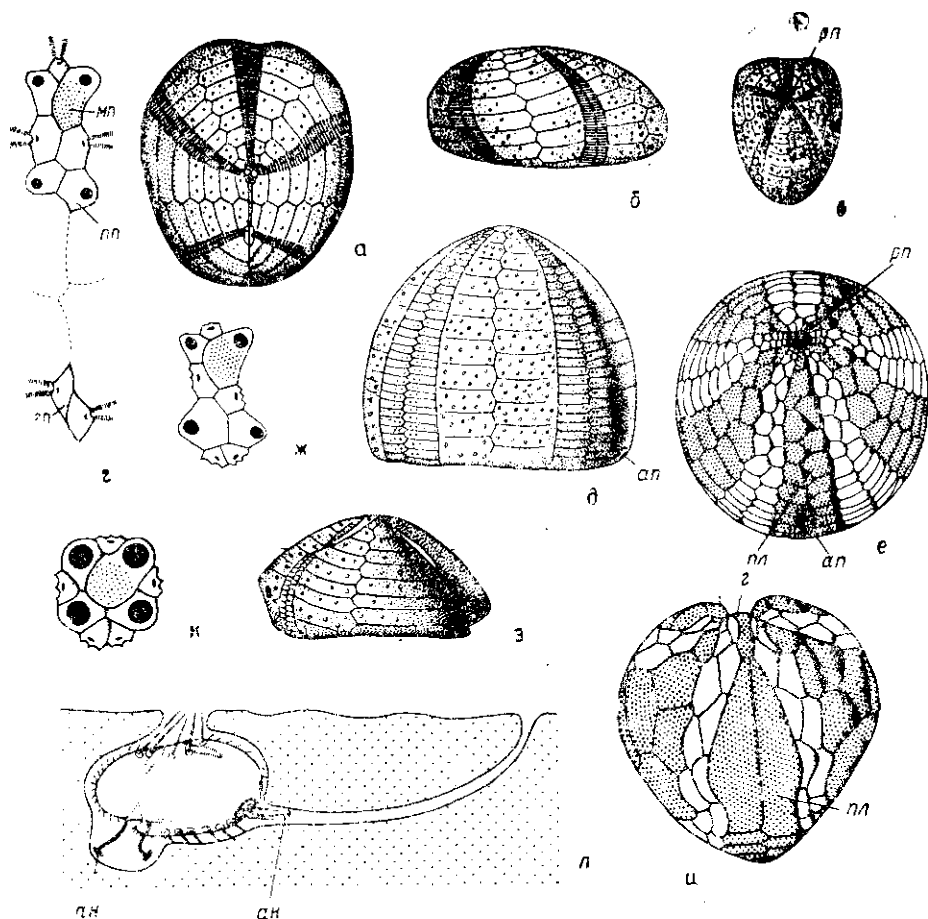


Рис. 229. Отряд Spatangoida (J—Q)
а—г — Collyrites (J₂—J₃): а — вид сверху, б — вид сбоку, в — вид снизу, г — вер-
шинный щиток; д—ж — Echinocorys (K₂—P₁): д — вид сбоку, е — вид снизу, ж —

нием пластинок друг к другу и постоянное число рядов пластинок в амбулакральных и интерамбулакральных полях, равное 20.

Морские ежи — стеногалинные организмы; обычно они живут на поверхности грунта, реже приспосабливаются к зарыванию и закапыванию в грунт. Движение осуществляется либо за счет амбулакральных ножек, расположенных на нижней стороне панциря, либо за счет игл. Иглы могут достигать большой длины и разнообразия и выполнять различные функции. Большие длинные иглы служат для движения и защиты. Вследствие подвижного сочленения длинных игл с бугорками и хорошо развитой мускулатуры ежи двигаются с помощью игл, как на ходулях.

Древние морские ежи в основном являлись хищниками, они собирали и размельчали пищу с помощью аристотелева фонаря. Среди новых морских ежей морфологически легко распознаются дополнительные модификации, отличающиеся по положению анального и ротового отверстий, что отражает изменение пространственного положения пищеварительной системы.

Возможны следующие варианты и соответствующие им естественные и искусственные подразделения морских ежей (рис. 224—229). Ротовое и анальное отверстия располагаются в центре верхней и нижней сторон панциря — *правильные морские ежи*. Ротовое отверстие располагается в центре нижней стороны, а анальное отверстие смещено по интеррадиусу (т. е. по интерамбулакральному полю) назад — *неправильные челюстные морские ежи*. И ротовое, и анальное отверстия смещены из своего первоначального положения — *неправильные бесчелюстные морские ежи*. У последней группы аристотелев фонарь отсутствовал. Они обитали преимущественно на рыхлых грунтах, поселяясь в норках и собирая мелкие органические частицы с помощью приротовых ножек.

Смещение анального отверстия и смыкание на вершине панциря половых и глазных пластинок определили возникновение различных типов вершинного щитка. Для древних и новых правильных морских ежей характерен циклический тип вершинного щитка (моноклический и дициклический), при котором половые и глазные пластинки кольцом окружают анальное отверстие, у новых неправильных ежей встречается не менее четырех типов: компактный, монобазальный, удлиненный и разорванный (см. рис. 216).

Морские ежи существуют с ордовика по настоящее время.

ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ. HEMICHORDATA

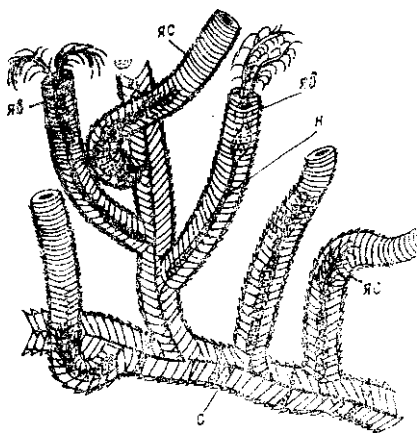
(греч. *hemi* — приставка, означающая половину;
chorde — струна)

Общая характеристика. Тип полухордовых объединяет трехслойных вторичноротых одиночных и колониальных организмов. Над пищеварительным трактом хордовых животных располагается хорда, но первое ее появление фиксируется у полухордовых выростом, обычно в районе глотки над передним концом пищеварительного тракта. Это

вершинный щиток; з—к — *Micraster* (K_2): з — вид сбоку, и — схема строения нижней стороны, к — вершинный щиток; л — положение неправильного ежа в норке. *ан* — амбулакральные ножки, *ап* — анальное поле, *г* — губа над ротовым отверстием, *гл* — глазная пластинка, *мл* — madreporовая пластинка, *пл* — пластрон, *пл* — половая пластинка, *рп* — ротовое поле

образование, получившее название *нотохоро*, или *стомахоро*, послужило основой для обособления небольшого по объему типа полухордовых.

Со строением полухордовых можно познакомиться на примере рода *Rhabdopleura* (рис. 230). К нему относятся современные колониальные организмы. Колония состоит из очень мелких (менее 1 мм) зооидов, на переднем конце которых



располагается *лофофор* — руки, несущие щупальца. У основания лофофора находится ротовое отверстие. Зооиды заключены в цилиндрические органические трубочки — *теки*, состоящие из узких лентовидных полуколец с зигзагообразным швом между ними. Начальная часть тек в виде трубки,

Рис. 230. Схема строения современной колонии *Rhabdopleura*

н — ножка зооида, с — столон, яс — ячейки-теки с выступающими зооидами, яз — ячейки-теки с сократившимися зооидами
(Жизнь животных, т. 2, 1968)

разделенной на перегородки, располагается горизонтально, а средние и конечные части тек приподнимаются над субстратом. Внутри горизонтальной трубки находится хитиновый стержень — *столон*. Образованию нового зооида из почки предшествует растворение участка стенки теки. Такой способ почкования, сопровождающийся перфорацией — прорывом, получил название *перфорирующее почкование*.

Принципы классификации и систематика. К типу полухордовых относятся три класса: Enteropneusta (кишечнодышащие), Pterobranchia (крыложаберные) и Graptolithina (граптолиты). Кишечнодышащие, к которым принадлежит современный *Balanoglossus*, в ископаемом состоянии не сохраняются. Крыложаберные, включающие и рассмотренную выше *Rhabdopleura*, известны в ископаемом состоянии (ордовик, мел, палеоген). Наиболее важен для палеонтологии класс Graptolithina (Є₂—C₁).

Класс Граптолиты. Graptolithina

(греч. *graptos* — начертанный; *lithos* — камень)

Общая характеристика. Граптолиты — вымершие, исключительно колониальные организмы. Скелет склеропротеиновый, представляющий по химическому составу полимеры белка, хотя внешне напоминает хитин — полимеры углеводов. Скелет обычно сплошной, редко образован скелетными волокнами, создающими сетчатый каркас. Колонии граптолитов (рабдосома) достаточно разнообразны по форме (рис. 231—234). Среди них различают древовидные (сетчатые) и несетчатые колонии. Последние состоят из прямых, изогнутых и спиральнозавитых ветвей. Древовидные колонии образуются двумя способами: либо многочисленные дихотомически ветвящиеся прямые ветви соединяются короткими поперечными перемычками, либо соединение происходит за счет соприкосновения изгибающихся ветвей.

В несетчатых колониях две или четыре ветви могут срастаться на всем протяжении или только в начале колонии. Ветви состоят из большого числа ячеек (тек) различной формы: цилиндрической, конической, крючковидной, клювовидной. Обычно колония построена одинаковыми теками, но иногда форма тек в процессе роста изменяется. Кроме того, у некоторых граптолитов наблюдаются пучки тек: диады и триады, состоящие из двух или трех типов тек, выполнявших различные функции (автотеки, битеки и столотеки). Первая ячейка колонии называется *сикула*. Она имеет коническую форму и заканчивается на открытом конце длинным шипом. От сикулы в результате перфорирующего почкования возникает следующая ячейка, устье которой может быть обращено в ту же, что и устье сикулы, либо в противоположную сторону.

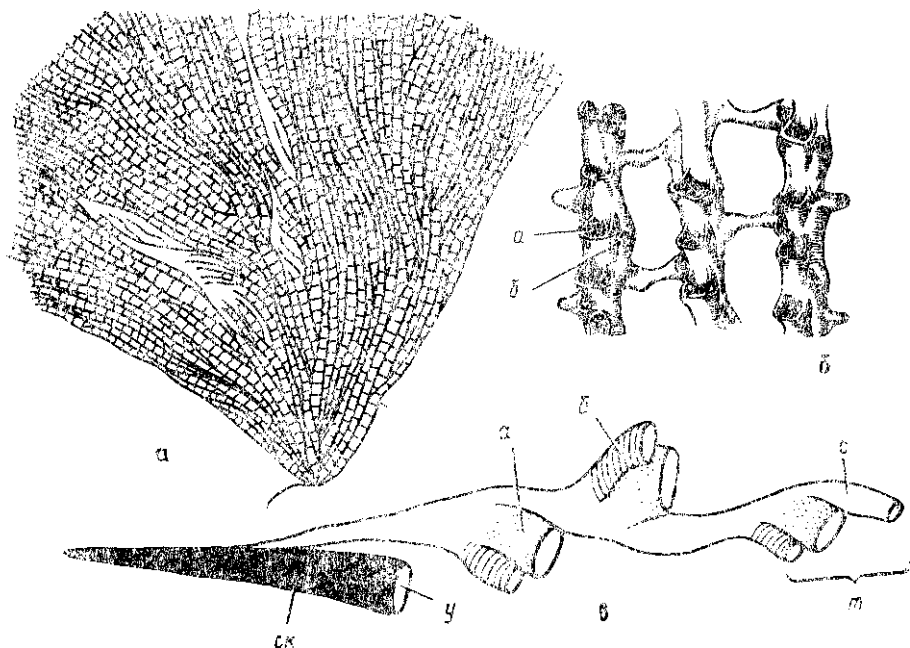


Рис. 231. Отряд Dendrida (F₂—C₁)

а, б — Dictyonema (F₃—C₁): а — внешний вид дихотомически ветвящейся колонии, б — строение ветвей; в — схема строения начальной части колонии, а — автотеки, б — битеки, с — столотеки, ск — начальная ячейка — сикула, т — триада тек, у — устье сикулы

Граптолиты вели прикрепленный бентосный (например, древовидные колонии) либо планктонный образ жизни, о чем свидетельствуют находки воздушного пузыря — *пневматофора*; иногда колония прикреплялась к каким-либо плавающим объектам (псевдопланктон). Чаще всего находки граптолитов приурочены к глинистым сланцам, реже к песчаникам и известнякам. Массовые скопления граптолитов в глинистых сланцах обусловили название породы — *граптолитовые сланцы*.

Положение граптолитов в системе животного мира, включая их ранг, до сих пор является предметом дискуссии. Их рассматривали среди кишечнополостных в качестве самостоятельного класса либо включали в состав гидронидных полипов; существовало мнение о близости граптолитов и мшанок. Достаточно давно было высказано мне-

ние о сходстве граптолитов с птеробранхиями (крыложаберными). Граптолиты и птеробранхии имеют следующие общие признаки: 1) наличие склеропротеинового скелета, 2) ячейки состоят из лентовидных полуколец, зигзагообразно сочетающихся друг с другом, 3) специфический способ почкования, при котором стенка предыдущей ячейки про-

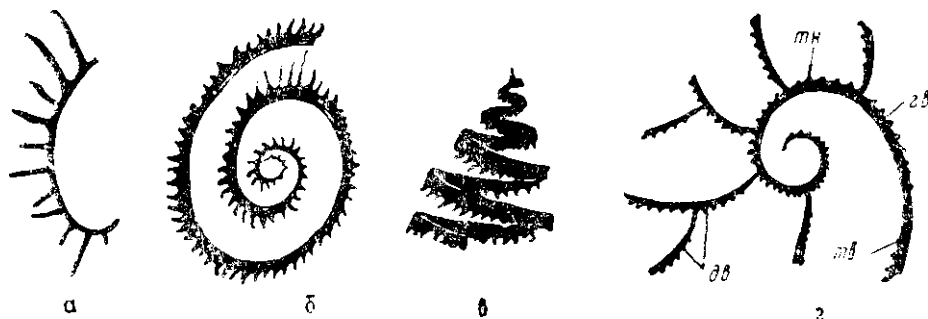


Рис. 234. Подкласс Graptoloidea (O—D₁)

а — Rastrites (S₁); б — Oktavites (S₁); в — Spirograptus (S₁); г — Cyrtograptus (S_{1w}). гв — главная ветвь, дв — дополнительные ветви, тв — теки вдоль внутреннего края ветви, тн — теки вдоль внешнего края ветви

рывается в ее нижней части, где и начинается формирование новой ячейки (перфорирующее почкование). Эти общие признаки позволили обосновать отнесение граптолитов к типу Hemichordata. Сейчас они рассматриваются в ранге класса Graptolithina, подразделяющегося на два подкласса: Stereostolonata (Є₂—C₁) и Graptoloidea (O—D₁). Используемое до последнего времени разделение подкласса Graptoloidea на два отряда: Ахопорфог (осевые) и Ахонолпа (безосные) — оказалось искусственным. Граптолиты существовали со среднего кембрия по ранний карбон, находки их встречаются почти повсеместно (рис. 235).

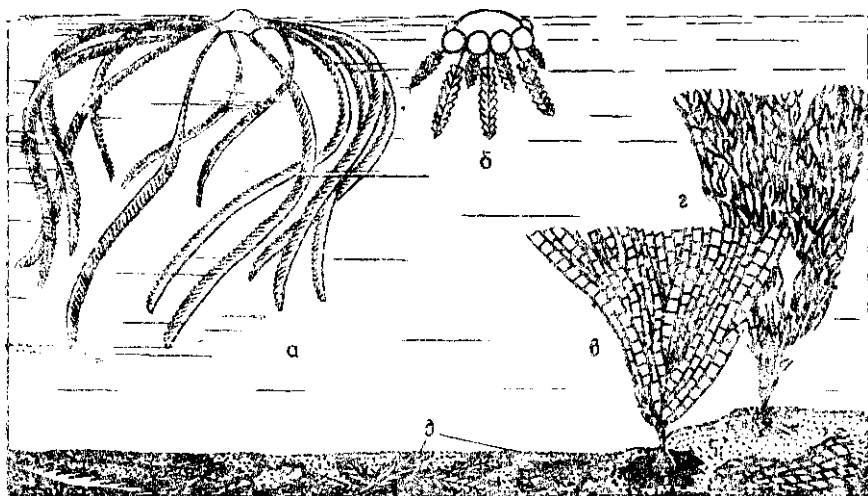


Рис. 235. Образ жизни граптолитов

а, б — планктонные формы; а — с простыми и б — сложным «воздушным» пузырями; в, г — бентосные формы; д — отмершие колонии планктонных и бентосных форм

ТИП ХОРДОВЫЕ. CHORDATA

(греч. *chorde* — струна, хорда)

Tun Chordata
Подтип Tunicata
Подтип Acrania
Подтип Vertebrata

Общая характеристика. Представители типа хордовых — вторичноротые, двусторонне-симметричные животные, имеющие вторичную полость тела. Опору тела составляет внутренний осевой скелет — *хорда*, или *спинная струна* (*chorda dorsalis*), представляющая собой упругий хрящеподобный стержень, расположенный по оси тела животного, образованный в эмбриогенезе путем отщепления от спинной стенки кишечной трубки. Хорда может сохраняться в течение всей жизни или на более поздних стадиях развития животных замещается хрящевым, чаще костным, осевым скелетом, состоящим из позвонков, ребер, а у наземных форм еще и грудины. Позвонки осевого

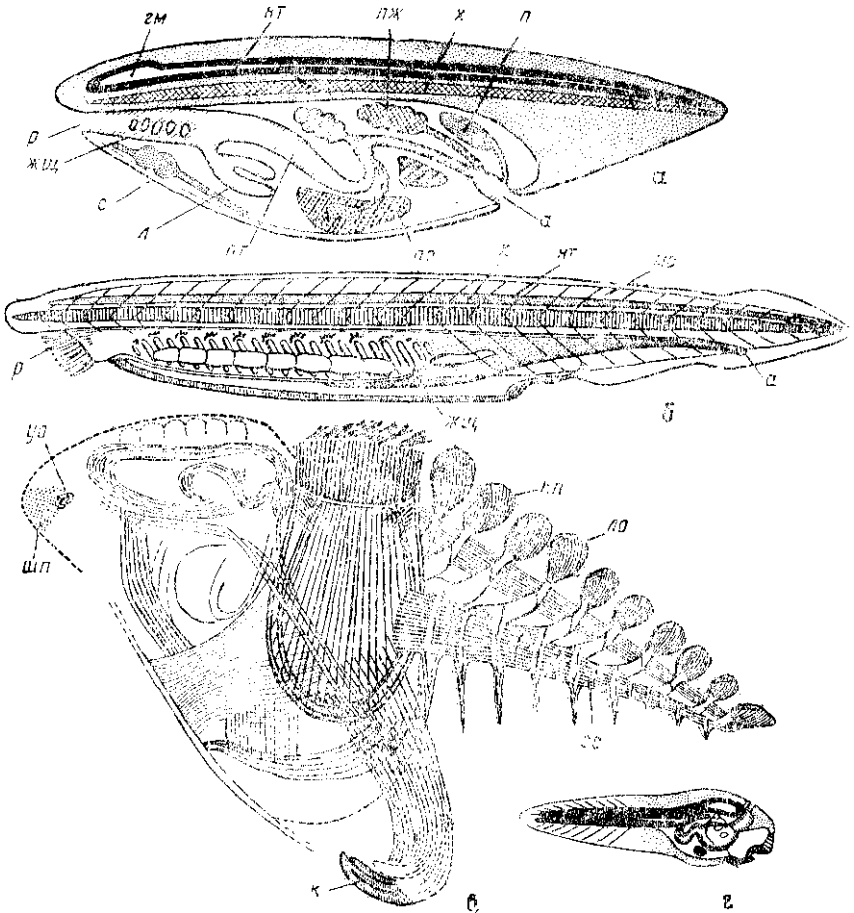


Рис. 236. Схемы строения хордовых

а — схема хордового животного; б — ланцетник — (*Amphioxus*); в, г — оболочники: в — *Ainiktozoon loganense* (*S₂*), г — личинка асцидии (совр.). гм — головной мозг, жш — жаберные щели, к — крючок, кл — капсула, л — легкое или плавательный пузырь, ло — лопасти, мс — мускульные сегменты, нт — нервная трубка, п — почка, пе — печень, пж — половая железа, рт — пищеварительная трубка, р — рот, с — сердце, сс — сегментированный стержень, уо — ушковидный орган, х — хорда, шп — шагреневое пятно

скелета, конструктивно связанные между собой, образуют *позвоночный столб*.

Над осевым скелетом в виде полой трубки лежит центральная нервная система, которая развивается из эктодермы спинной стороны зародыша. Под осевым скелетом располагается пищеварительный канал, открывающийся на концах входным (ротовым) и выходным (анальным) отверстиями, прободенный в переднем конце (глотке) рядом жаберных щелей, через которые полость глотки сообщается с внешней средой. У наземных позвоночных жаберные щели зарастают, развиваются легкие.

Для всех стадий развития хордовых характерна метамерность (сегментация) некоторых систем органов: позвонков, реберных элементов осевого скелета, спинномозговых нервов, некоторых сосудов и других систем органов. В брюшной полости расположены органы пищеварения, выделения и размножения. Центральный орган кровообращения — сердце — лежит под пищеварительной трубкой (рис. 236, а). К типу хордовых животных относятся позвоночные и немногочисленные примитивные морские животные — оболочники и бесчерепные.

Часть курса палеонтологии, в которой изучаются хордовые, обычно называют «Палеозоологией позвоночных», так как именно позвоночные, объединяющие разнообразных вымерших и современных животных, представляют собой высший подтип хордовых.

Предполагается родство хордовых, хотя и отдаленное, с полухордовыми и некоторыми другими вторичноротыми беспозвоночными.

Для хордовых характерны большая изменчивость и широкая адаптивная радиация, они занимают самые разнообразные экологические ниши: наземные, водные, воздушную среду. Ископаемые остатки предков хордовых не сохранились. В современной фауне тип хордовых занимает всего около 13% общего числа видов животных (15 классов из 70), к ним относится около 43 000 современных видов. Материалы по хордовым животным во многих случаях послужили основой для разработки биологических эволюционных теорий и представлений в систематике, морфологии, палеонтологии и биогеографии.

В тип хордовых объединяют три подтипа: оболочники, бесчерепные и позвоночные. Кембрий — современность.

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ. TUNICATA

(лат. *tunicatus* — одетый в тунику)

Оболочники — прикрепленные или свободноплавающие морские животные (асцидии, сальпы), тело которых заключено в оболочку, близкую по составу к растительной клетчатке. Эти животные во взрослом состоянии не похожи на хордовых, но на личиночной стадии имеют четко выраженные типичные признаки хордовых — наличие трубчатой нервной системы и хорду в хвостовом отделе (см. рис. 236, а, б). При переходе к сидячему образу жизни эти признаки атрофируются. Вымершие оболочники, представленные одним видом *Ainiktozoon loganense* (см. рис. 236, в) — организмами длиной 7—12 см, известны из позднего силура Шотландии и упоминаются также из вендских отложений р. Онеги и из миоцена. Венд (?) — современность.

ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ. ACRANIA

(греч. *a* — отрицание; *cranium* — череп)

Бесчерепные объединяют ланцетников (*Amphioxus*) — маленьких (длиной до 8 см) полупрозрачных, зарывающихся в песок морских животных с пассивным способом питания, у которых наиболее просто вы-

ражены общий план строения и характерные признаки хордовых (см. рис. 236, б). В ископаемом состоянии бесчерепные неизвестны. Предками бесчерепных были, по-видимому, двусторонне-симметричные свободноплавающие животные, которые могли дать начало бесчерепным и позвоночным.

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ. VERTEBRATA

(лат. *vertebra* — позвонок)

Подтип Vertebrata
Инфратип Agnatha
Инфратип Gnathostomi

Общая характеристика. Позвоночные — высший подтип хордовых, объединяющий большое число животных, перешедших к активному питанию и весьма подвижному образу жизни. У них более совершенно развиты головной мозг, органы чувств и органы передвижения. Они имеют разную форму тела, зависящую от среды обитания и образа жизни животных.

Тело позвоночных покрыто кожей, состоящей из эпидермиса и собственно кожи. *Эпидермис* возникает из эктодермы и дает начало роговой чешуе пресмыкающихся, перьям птиц, волосам, ногтям или копытам и роговым чехлам рогов млекопитающих. *Собственно кожа* дает начало чешуе рыб, кожным зубам, различным кожным окостенениям, кожным костям. Особенностью строения позвоночных является наличие внутреннего, сложно устроенного расчлененного *скелета*, состоящего из хрящевой или костной ткани, который отражает строение организма в целом и расположение его мягких частей. Скелет позвоночных животных может быть наружным или внутренним, костным или хрящевым. Хрящ не сохраняется в ископаемом состоянии, за исключением случаев, когда при жизни животного он был сильно обызвествлен. На ранних стадиях развития некоторые части скелета представлены хрящем, который впоследствии рассасывается и замещается костной тканью. Костная ткань, состоящая из костных клеток и межклеточного вещества, пронизанного белковыми волокнами (органическая часть) и пропитанного минеральными солями (в основном фосфорнокислым и углекислым кальцием), сохраняется в ископаемом состоянии, причем белки при захоронении разрушаются, сохраняется только минерализованная часть костной ткани. Различают плотную и губчатую костные ткани.

Все позвоночные имеют общую схему строения скелета (рис. 237): скелет головы — череп, осевой скелет, пояса конечностей и скелет конечностей. В скелете различают: длинные кости, играющие роль рычагов, приводимых в движение мускулами; короткие, приблизительно одинаковые по длине, ширине и толщине, и плоские, с поверхностями для прикрепления мускулатуры. Соединение костей может быть подвижное и неподвижное. *Череп* представляет собой комплекс хрящевых и покровных костей, соединенных швами (зубчатыми, чешуйчатыми) и костными сращениями, при которых в процессе развития организма кости срастаются в одно целое. Подвижное сочленение некоторых костей в черепе (нижняя челюсть) приспособлено для ловли живой, подвижной добычи.

Череп покрывает мозговую коробку, которая защищает и содержит мозг и органы чувств: органы зрения, слуха, обоняния.

В строении *осевого скелета* низших позвоночных обычным является наличие как хорды или ее частей, так и позвонков. Рудименты хорды содержатся даже в позвоночном столбе млекопитающих.

С осевым скелетом сухожильными, мышечными и другими связями соединяются *пояса конечностей* — плечевой и тазовый, ребра и мускулатура. К поясам конечностей прикрепляются передние и задние (или верхние и нижние) *парные конечности*. В организме скелет выполняет двойную функцию: является опорной частью двигательной системы и защищает органы от механических воздействий.

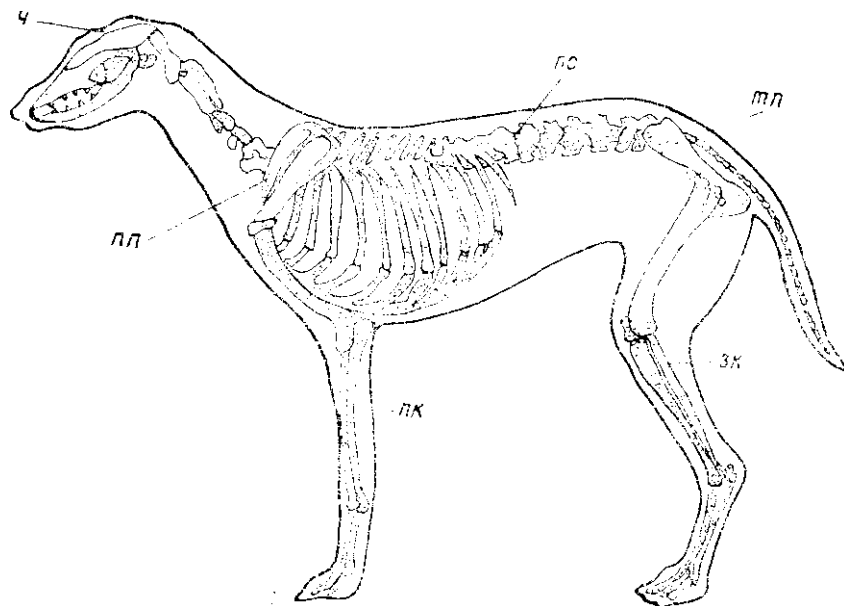


Рис. 237. Скелет собаки

зк — задняя конечность, пк — передняя конечность, пл — плечевой пояс, пс — позвоночный столб, тп — тазовый пояс, ч — череп

Изучение ископаемого костного материала дает возможность выяснить морфофункциональное значение отдельных элементов скелета. Для разных классов позвоночных изучение экзо- и эндоскелетных элементов выполнимо в различной степени.

При изучении вымерших позвоночных наибольшее внимание обращается на строение зубного аппарата и конечностей, так как эти системы наиболее быстро реагируют на смену условий существования и достаточно полно отражают приспособительный характер эволюции организма.

Высокоразвитая центральная нервная система включает спинной и головной мозг. Органы обоняния располагаются в обонятельных капсулах, органы зрения — в углублениях черепа — орбитах. У некоторых позвоночных между глазами имеется непарный теменной глаз, воспринимающий тепловые лучи. Орган равновесия объединен с органом слуха. Кровеносная система замкнутая. Органы дыхания представлены жабрами, выростами глотки — легкими, кожным дыханием. Пищеварительный тракт разделяется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и кишку. Все позвоночные раздельнополы.

Принципы классификации и систематика. Подтип позвоночных по наличию или отсутствию челюстей и ряду других признаков у живот-

ных разделяется на два инфратипа — бесчелюстных и челюстноротых. Оба инфратипа эволюционировали по-разному.

К современной фауне к подтипу позвоночных относится до 42 000 видов животных.

Образ жизни и условия существования. Экологические ниши, занимаемые позвоночными, и приспособления к различным обстановкам очень разнообразны. Рыбы и низшие четвероногие позвоночные — земноводные — в своем развитии связаны с водной средой, остальные четвероногие являются настоящими наземными животными, перешедшими к размножению на суше (за редким исключением) и по разным биотопам широко расселившимися по земной поверхности.

Морфофункциональный анализ ископаемого костного материала и изучение формы тела и органов движения современных позвоночных позволяют делать выводы об образе жизни и условиях существования их ископаемых предков. Изучение приспособляемости ископаемых позвоночных к определенным условиям среды, климатам, растительности и ландшафтам, установление географических центров их возникновения, миграции и расселения позволяют делать палеоэкологические выводы, увеличивая тем самым роль палеонтологии позвоночных для геологии. Например, найденная в Сибири фауна жирафов, страусов, носорогов (животные Эфиопской зоогеографической области) характеризует субтропический климат и соответствующие ему условия существования. Нахождение остатков вымерших песцов и других полярных животных в Крыму также характеризует климат и ландшафт прошлых эпох. Изучение комплексов фауны позвоночных важно для восстановления связей между материками геологического прошлого. Например, пути миграции и расселения копытных и хоботных свидетельствуют о связи Старого и Нового Света в кайнозойе через Берингов пролив и т. д. При восстановлении среды обитания позвоночных результаты, полученные при изучении ископаемых скелетных остатков, необходимо сопоставлять с данными по ископаемой флоре и наземным беспозвоночным.

Геологическая история. Первые остатки позвоночных, представленные фрагментами разнощитковых бесчелюстных, известны уже из верхнекембрийских отложений. «Панцирные» бесчелюстные многочисленны в силуре и девоне и к концу девона вымирают. В современной ихтиофауне бесчелюстные представлены круглоротыми (миноги и миксины). Предками рыб могли быть разнощитковые бесчелюстные. В силуре и девоне («веке рыб») формируются все классы рыб: пластинкокожие, акантоды, хрящевые и костные. В позднем девоне от кистеперых рыб происходят первые земноводные — стегоцефалы. В карбоне — триасе стегоцефалы достигают большого разнообразия по величине, форме, строению позвоночного столба. К концу триаса стегоцефалы сокращаются в числе и к поздней юре вымирают. Из раннего триаса известны древнейшие бесхвостые. В юре появляются представители хвостатых. Безногие неизвестны в ископаемом состоянии.

Первые находки остатков рептилий известны из среднего карбона, в пермский период они достигают большого разнообразия в своих приспособлениях в окружающей среде. Среди них известны растительноядные, хищные, всеядные и моллюскоядные формы. С территории Советского Союза наиболее хорошо изучены три позднепермских фаунистических комплекса пресмыкающихся: северодвинский — с р. Северной Двины, ишнеевский комплекс — с Поволжья и очерский комплекс — из Пермской области. Представители этих фаун вымирают к концу триаса.

В мезозое, «веке пресмыкающихся», рептилии достигают своего расцвета. В триасе на суше распространены архозавры: текодонты, ящеротазовые динозавры, крокодилы и, возможно, появляются древние птицы, сохраняющие некоторые признаки своего происхождения от пресмыкающихся. В юре пресмыкающиеся осваивают все ниши жизни: на суше, в морях и воздухе. На суше широко распространены хищные и растительноядные динозавры; в морях большую роль играют крупные водные рептилии: ихтиозавры, завроптеригии, черепахи, крокодилы; в воздухе господствуют птерозавры — крылатые ящеры. В меловом периоде рептилии прочно удерживают господствующее положение, но к началу палеогена вымирает большинство мезозойских групп пресмыкающихся и в кайнозой переходят только современные группы. В мелу существовали зубастые птицы, в кайнозой новые птицы достигают своего расцвета.

Млекопитающие происходят, вероятно, в позднем триасе от звероподобных пресмыкающихся (иктидозавров?). В мезозое обособливается несколько групп архаических млекопитающих с примитивной зубной системой. Начиная с эоцена в течение всего кайнозоя происходят широкая адаптивная радиация плацентарных млекопитающих и становление их вымерших и современных отрядов.

Геологическое значение. Изучение вымерших позвоночных животных важно для стратиграфии континентальных отложений, возраст которых обычно датируется остатками позвоночных и растений. В континентальных отложениях они нередко являются единственными остатками жизни прошлого. Образование местонахождений позвоночных животных подчинено общим закономерностям захоронения и является частью общего процесса образования геологической летописи Земли.

ИНФРАТИП БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ. AGNATHA

(греч. *a* — отрицание; *gnathos* — челюсть)

Инфратип Agnatha
Класс Diplorhina
Класс Monorhina

Общая характеристика. Бесчелюстные — наиболее примитивная по своей организации и первая по времени появления в геологической летописи группа рыбообразных животных, включающая ископаемых и современных представителей, различных по форме и размерам. Строение жаберного аппарата бесчелюстных исключает выработку органов захвата и измельчения пищи — челюстей, которые являются производными жаберных дуг. Отсутствуют парные плавники (грудные могут присутствовать). Внутренний скелет хрящевой. У ископаемых форм имеются костные выстилки полостей и каналов черепа. Жабры энтодермического происхождения в виде округлых мешков, возникающих как выпячивания глотки и расположенных внутри жаберного скелета, имеющего вид нерасчлененного хрящевого образования, неподвижно соединенного с черепом. Сокращаясь, жаберные мешки накачивают и выталкивают воду через круглые жаберные отверстия числом от 7 до 15.

Бесчелюстные и рыбы в своей организации имеют ряд общих признаков, связанных с обитанием в водной среде: обтекаемую, обычно удлинённую форму тела, характерную для определенных экологических групп; непарные плавники: хвостовой, спинной (один или два) и анальный — служат для подъема и опускания животного, хвостовой плавник является основным органом движения при плавании. Разнообразны типы строения хвостовых плавников: дифицеркный (двухлопастной) и гетероцеркный (разнолопастной), имеющий три разновидности.

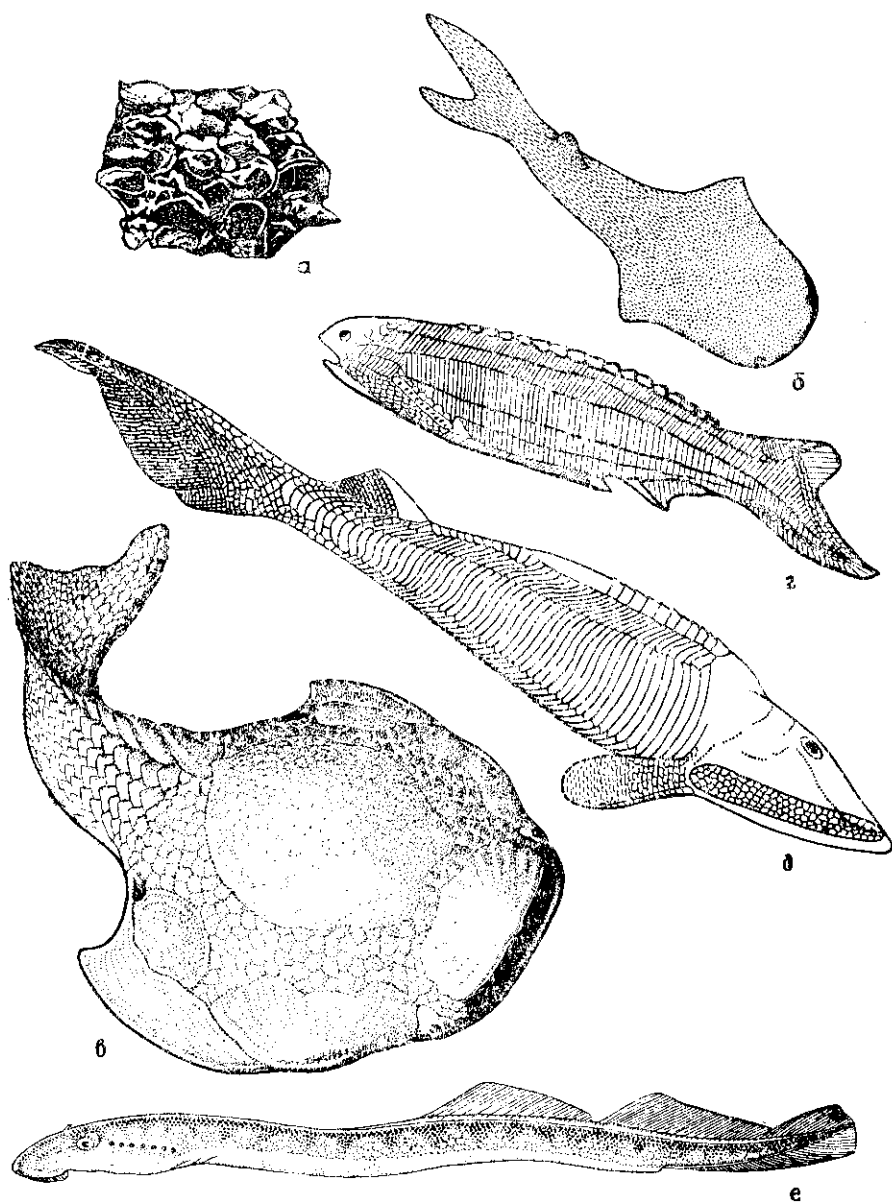


Рис. 238. Инфратип Бесчелюстные (C—Q)
 Подклассы телодонты (O₁—D₁) и разнощитковые (C₃—D): а — *Anatolepis* (Є₃),
 кожная пластинка, б — *Thelodus* (O—S), общий вид, в — *Psammolepis* (D₃); под-
 классы беспанцирные (S₂—D): г — *Pterygolepis* (D₁), костнопанцирные (S₂—D):
 д — *Hemicyclaspis* (D₁), круглоротые: е — *Petromyzon* (C—Q) (а — *Repetski*, 1978;
 в — *Обручев*, *Марк-Курик*, 1965)

Принципы классификации и систематика. По строению обонятельного органа, открывающегося наружу одной или двумя ноздрями и ряду других признаков бесчелюстных разделяют на два класса: парноноздревых и непарноноздревых.

Класс Парноноздревые. *Diplorhina*

(греч. *diploos* — двойной; *rhinos* — нос)

Класс Diplorhina
Подкласс Thelodonti
Подкласс Heterostraci

Парноноздревые бесчелюстные имели две носовые капсулы, не связанные с областью мозга, парные глаза, расположенные по бокам головы, с каждой стороны тела имелось по одному или нескольким (у телодонтов) жаберным отверстиям. Наружный скелет головы и туловища состоял из кожных зубов или из пластинок, у которых внешний слой образован кожными зубами, а подстилающий их слой — из костеподобной ткани, лишенной костных полостей. К парноноздревым относятся два подкласса: телодонты и разнощитковые.

ПОДКЛАСС ТЕЛОДОНТЫ. *THELODONTI*

(греч. *thele* — сосок; *odus* — зуб)

Телодонты — примитивные бесчелюстные, с длиной тела до 20 см, с наружным скелетом из мелких кожных зубов, образованных дентином — видоизмененной костной тканью и покрытых тонким слоем эмали. Кожные зубы состоят из плоской коронки, шейки и выпуклого основания. Вероятно, телодонты являются исходной группой для всех бесчелюстных. Кожные зубы (или плакоидная чешуя) телодонтов — первичные кожные образования, при слиянии которых могли образовываться костные пластинки и чешуи других бесчелюстных. Изучение телодонтов важно для выяснения вопросов о происхождении, филогенетических связях и развитии наружного скелета древнейших групп позвоночных (рис. 238, б). Ранний ордовик — ранний девон.

ПОДКЛАСС РАЗНОЩИТКОВЫЕ. *HETEROSTRACI*

(греч. *ostrakon* — панцирь)

У разнощитковых голова и передняя часть туловища животных были покрыты панцирем, состоящим из костных трехслойных пластинок разного размера, из которых главные — дорзальная, вентральная и две бронхиальные (жаберные). За панцирем тело покрыто чешуей. Жаберные мешки открывались в общий выводной проток выходящим одним отверстием около заднего края панциря. Носовые отверстия находились у переднего края головы. Хвост дифицеркный или гиподеркный (конец позвоночника заходил в нижнюю лопасть), другие плавники отсутствовали. Разнощитковые очень разнообразны по форме и размерам и представлены разными экологическими типами: от небольших веретеновидных нектонных животных с тонким панцирем (размером в несколько сантиметров) до уплощенных тяжеловесных, бентосоиллоядных донных форм размером до 1 м с толщиной пластинок до 3 см (см. рис. 238, в). Возможно, что от телодонтных предков в ордовике или силуре обособились первые челюстноротые — примитивные акуловые, формирование которых могло быть связано с появлением у предковых форм хищничества.

Разнощитковые чрезвычайно важны в изучении проблемы становления ствола челюстноротых позвоночных и играют большую роль при

сопоставлении континентальных и морских отложений среднего палеозоя. Поздний кембрий — поздний девон.

Образ жизни и условия существования. Бесчелюстные были обитателями пресноводных и солоноватых бассейнов, вели пассивный образ жизни, о чем свидетельствуют относительно малая подвижность животных в связи с развитием наружных костных образований и наличие сосущего рта, которым они всасывали или подхватывали мелкие частицы пищи вместе с илом и водой.

Геологическая история. Происхождение бесчелюстных во многом остается невыясненным. Находки фрагментов экзоскелета разнощитковых (кожные пластинки *Apatolepis*, см. рис. 238, а) известны из верхнекембрийских отложений. Бесчелюстные были очень разнообразны в силуре и девоне, вымирают в позднем девоне. Вымирание было связано с появлением в позднем силуре более активных челюстноротых — рыб, которые заселяют пресноводные бассейны и моря. Опасными врагами были и ракоскорпионы, остатки панцирей которых часто встречаются вместе с остатками бесчелюстных. В современной фауне из бесчелюстных сохранились представители круглоротых — миноги и миксины. Поздний кембрий — современность.

Класс Непарноноздревые. *Monorhina*

(греч. *monos* — единственный; *rhinos* — нос)

Класс *Monorhina*
Подкласс *Cyclostomi*
Подкласс *Osteostraci*
Подкласс *Anaspidi*

Непарноноздревые имеют одну непарную носовую капсулу на спинной стороне головы, до 15 круглых наружных жаберных отверстий. Морфология экзоскелета в разных группах непарно-

ноздревых существенно меняется.

К непарноноздревым относятся три подкласса: круглоротые и ископаемые палеозойские панцирные — костнопанцирные и беспанцирные.

ПОДКЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ. *CYCLOSTOMI*

(греч. *kuklos* — круг; *stoma* — рот)

Круглоротые известны в ископаемом состоянии с карбона. В настоящее время сохранились только миноги и миксины. Они имеют угреобразное тело с гладкой слизистой кожей без чешуи, ротовой аппарат в виде присоски у миног (см. рис. 238, е) или в виде буравящих зубов у миксин. Ведут хищно-паразитический образ жизни. Карбон — современность.

ПОДКЛАСС КОСТНОПАНИЦНЫЕ. *OSTEOSTRACI*

(греч. *osteon* — кость; *ostracon* — панцирь)

Костнопанцирные, или цефаласпиды, — придонные илородные животные размером до 40 см, имели уплощенную голову, покрытую единым костным щитом, состоящим из мелких пластинок, под которым находился хрящевой череп — *эндокраний* — с полостями и каналами, выстланными тонким слоем костной ткани, сохраняющейся в ископаемом состоянии. При изучении эндокrania методами тонкой препаровки и сериальными шлифовками выяснено сходство общего плана строения головного мозга костнопанцирных с современными круглоротыми. Глаза были сближены к оси тела животного, между ними находился непарный теменной глаз, впереди которого расположено непарное носовое отверстие. Позади глаз и по краям головного щита в особых углублениях находились органы чувств — «электрические органы»,

сопоставимые с каналами органов боковой линии рыб. У некоторых форм развивались грудные плавники, приобретенные независимо от плавников рыб. Хвост гетероцеркальный. Обитатели пресноводных и солоноватоводных бассейнов (см. рис. 238, д).

ПОДКЛАСС БЕСПАНЦИРНЫЕ. ANASPIDA

(греч. *an* — отрицание; *aspis* — щит)

Беспанцирные — небольшие веретенообразные животные, голова и туловище которых были покрыты мелкими костными пластинками (см. рис. 238, г). Лагунные и дельтовые животные, вели нектонный образ жизни. Поздний силур — поздний девон.

ИНФРАТИП ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ. GNATHOSTOMI

(греч. *gnathos* — челюсть; *stoma* — рот)

Инфратип Gnathostomi

Надкласс Pisces

Надкласс Tetrapoda

Челюстноротые животные в отличие от бесчелюстных имеют челюсти, образованные из передних жаберных дуг, являющиеся органами захвата и измельчения пищи, а также органами защиты и нападения. Зубы на челюстях возникают из кожных зубов полости рта. Жабры эктодермального происхождения. У наземных животных органами дыхания служат легкие. Конечности парные и непарные. Сохраняется хорда или замещающие ее тела позвонков. Внутренний скелет хрящевой или костный.

По отношению к водной среде челюстноротые делятся на две группы: первичноводные (анамнии) — рыбы и земноводные, лишенные зародышевых оболочек, связанные в своем существовании с водой, в которой они проводят всю жизнь или ранние стадии развития (яйцевые и личиночные), и первичноназемные (амниоты), лишенные жабр и приспособленные к наземному образу жизни, — пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, их эмбрионы окружены зародышевыми оболочками.

Большим преимуществом челюстноротых перед бесчелюстными в борьбе за существование являются наличие челюстей, сильной мускулатуры, способность к активной добыче пищи.

Челюстноротые объединяют два надкласса: рыбы и четвероногие. Поздний силур — современность.

НАДКЛАСС РЫБЫ. PISCES

(лат. *piscis* — рыба)

Надкласс Pisces

Класс Placodermi

Класс Acanthodei

Класс Chondrichthyes

Класс Osteichthyes

Рыбы — наиболее разнообразная и многочисленная группа челюстноротых позвоночных, господствующая в водных бассейнах. В течение всей жизни они сохраняют жабры. У рыб хорошо развиты челюсти и органы чувств. Череп неподвижно соединен с позвоночником, шея отсутствует. Конечности рыб представлены грудными и брюшными парными плавниками (см. рис. 241, а) и тремя непарными: хвостовым, спинным и анальным. Рыбы, как правило, быстрые и сильные пловцы с хорошо развитой мускулатурой, имеют хрящевой или костный внутренний скелет. Тело рыб покрыто чешуей разного строения: плакоидной, космоидной, ганоидной и костной.

В надкласс объединены четыре класса рыб, не связанных между собой переходными формами: пластинокожные, акантоды, хрящевые и костные.

Неполнота геологической летописи не позволяет проследить пути возникновения отдельных групп рыб. Появившись в позднем силуре, уже в девоне рыбы вытесняют бесчелюстных, завоевывая моря и пресноводные бассейны. Поздний силур — современность.

Класс Пластинокожие. Placodermi

(греч. *plakos* — пластинка; *derma* — кожа)

Класс *Placodermi*
Подкласс *Arthrodira*
Подкласс *Antiarchi*

К пластинокожим, или плакодермам, относятся архаичные «панцирные» рыбы позднего силура и девона, у которых голова и передняя часть туловища были покрыты панцирем, состоящим из трех отделов: головного, спинного и брюшного, образованных отдельными костными пластинками, скульптурированных на поверхности бугорками и валиками. Пластинки панциря имеют своеобразные «топографические» названия по относительному расположению друг к другу. По пластинкам панциря проходят каналы органов боковой линии. Строение эндокrania (хрящевого черепа), плавников, нервной и кровеносной систем сближает пластинокожих с акуловыми рыбами. В ископаемом состоянии сохраняются фрагменты, отпечатки, целые пластинки панциря и челюсти. Разделение пластинокожих на подклассы артродир и антиарх основано на строении крыши черепа, положении орбит, строении туловищного панциря, плавников, характере головотуловищного сочленения и орнамента. Нахождение пластинокожих в континентальных и морских отложениях допускает их сопоставление. К концу девона пластинокожие вымирают, вытесненные акулами и кистеперыми рыбами. Поздний силур — поздний девон.

ПОДКЛАСС АРТРОДИРЫ. ARTHRODIRA

(греч. *arthro* — сочленять; *deire* — шел)

Артодиры («сочлененношейные») в своем большинстве хищные придонные животные с уплощенным брюшным панцирем. Разнообразны в среднем и позднем девоне. Достигали размеров от нескольких сантиметров до 6 м в длину. Глаза артродир расположены по бокам головы и защищены кольцами тонких костных пластинок. Челюстной аппарат в виде костных пластинок с режущими краями. У поздних артродир туловищный панцирь сильно редуцируется. Орнамент панциря обычно представлен бугорками разной величины. Типичный представитель артродир — *Plourdosteus* (рис. 239, а) — достигал в длину 1,3 м, в то время как *Chelyophorus* (см. рис. 239, б, в) из морских отложений имел до 30 см длины и сокращенное количество пластинок в панцире. Поздний силур — поздний девон.

ПОДКЛАСС АНТИАРХИ. ANTIARCHI

(греч. *anti* — против)

Антиархи — пластинокожие, связанные происхождением с артродирами, но отличающиеся от последних другим расположением пластинок в панцире. В спинном панцире имелись два спинных щитка. Глаза были расположены в общем орбитальном окне, как у остеоостраков, челюсти слабые, приспособленные к питанию бесскелетными бентосными животными. К туловищному панцирю, уплощенному в дорзовентральном направлении, причленялись парные членистые придатки, в кото-

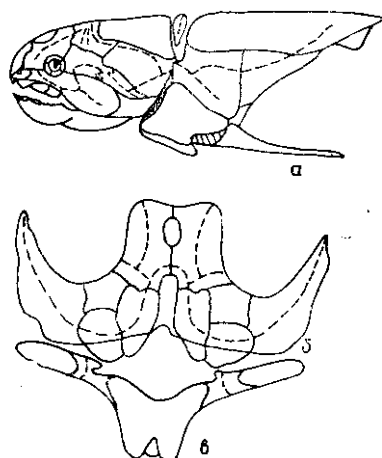


Рис. 239. Подкласс артродиры (S_2-D)
 а — *Plourdosteus* (D_3); б, в — *Chelyorhodus* (D_3): б — реконструкция головного, в —
 спинного панцирей (б, в — Обручева, 1982)

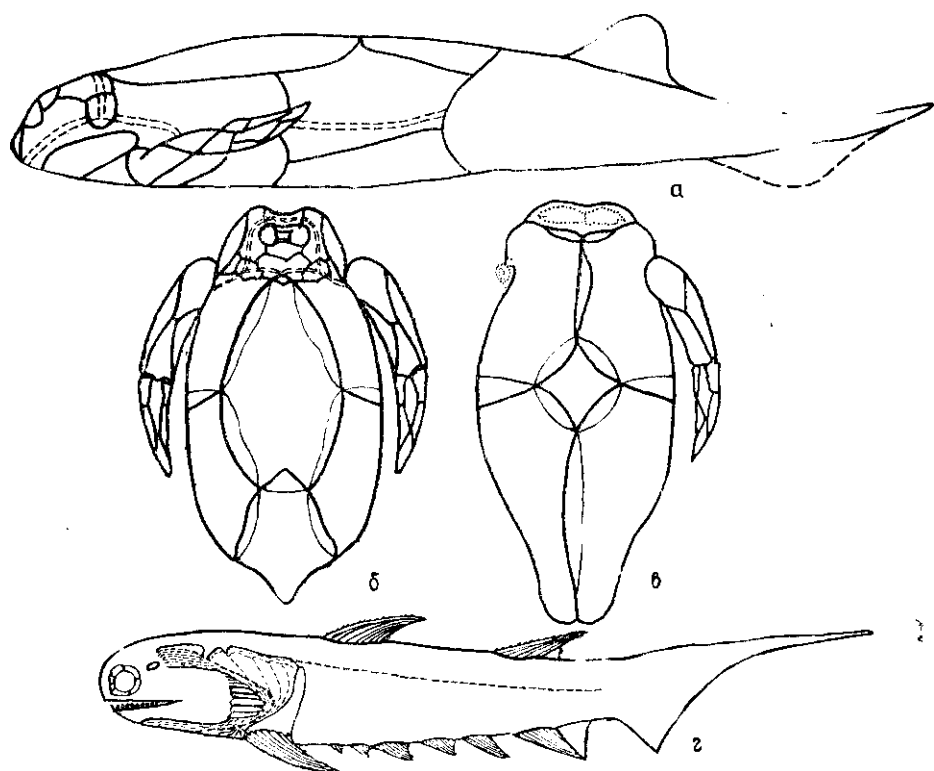


Рис. 240. Подкласс антиархи (D_2-3)
 а—в — *Asterolepis* (D_3): а — общий вид, б — спинной и головной панцири, в —
 брюшной панцирь; г — класс Акантоды: *Euthacanthus* (D_1) (а—в — Лярская,
 1981)

рые были заключены грудные плавники. Орнамент пластинок состоял из валиков и ямок между ними (*Asterolepis*, рис. 240). Средний — поздний девон.

Класс Акантоды. *Acanthodei*

(греч. *acanthodes* — колючий)

Акантоды («колючезубые рыбы») — древнейшие рыбы с челюстной дугой, близкой по строению к лежащим за ней жаберным дугам. В строении акантодов наблюдаются признаки хрящевых и костных рыб. С хрящевыми их сближает строение хрящевого черепа и скелета, отсутствие жаберной крышки, наличие перед плавниками плавниковых шипов — «ихтиодорулитов». Древние акантоды (*Clymatius*, см. рис. 240, г) имели короткое туловище, между грудными и брюшными плавниками располагалось до шести пар дополнительных плавников, их присутствие допускает предположение о происхождении плавников из непрерывных плавниковых складок. Небольшое (размером от 18 до 26 см) веретеновидное тело акантодов было покрыто костной четырехугольной чешуей, сходной с ганоидной, расположенной на теле рыбы косыми рядами. У поздних акантодов количество плавников уменьшается. Изучение акантодов имеет значение для выяснения филогенетических связей классов рыб. Остатки акантодов обычно представлены отдельными чешуями и ихтиодорулитами. Поздний силур — поздняя пермь.

Класс Хрящевые рыбы. *Chondrichthyes*

(греч. *chondros* — хрящ; *ichthys* — рыба)

Класс *Chondrichthyes*
Подкласс *Elastobranchii*
Подкласс *Holocerphali*

Во внутреннем скелете хрящевых отсутствуют окостенения (рис. 241), тело покрыто плакоидной чешуей. Ископаемый материал представлен изолированными зубами, разнообразными по форме, чешуями, ихтиодорулитами, обызвестленными позвонками и редко хрящевыми черепами. Класс хрящевых рыб объединяет эласмобранхий — акул и скатов, а также цельноголовых — химер и брадиодонтов.

ПОДКЛАСС АКУЛОВЫЕ. *ELASMOBRANCHII*

(греч. *elasma* — пластинка; *branchia* — жабра)

У акул, хищных рыб, зубы конической формы, острые, режущие, с арковидными корнями. Широкое распространение акуловых в прошлом делает их полезными для стратиграфии (см. рис. 241, в, г). Древние акуловые могли произойти от разнощитковых бесчелюстных телодонтов, с которыми их сближает некоторое морфологическое сходство: наличие плакоидных чешуй, строение головного мозга, каналов органов боковой линии и другие признаки. Скаты, питающиеся моллюсками, имеют плоские, тупые зубы, образующие «мостовые» в полости рта (см. рис. 241, б). Средний девон — современность.

ПОДКЛАСС ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ. *HOLOCERPHALI*

(греч. *holos* — весь; *cephale* — голова)

Современные цельноголовые — морские, редкие, глубоководные рыбы. Палеозойских цельноголовых объединяют в группу брадиодонтов («древних скатов»), известных с позднего девона до триаса. От них

сохраняются зубные пластинки — *триторы* (см. рис. 241, д). Своеобразные пермские брадиодонты — представители рода *Helicospirion* — имели зубы, свернутые в плоскую спираль, состоящую из двух-трех

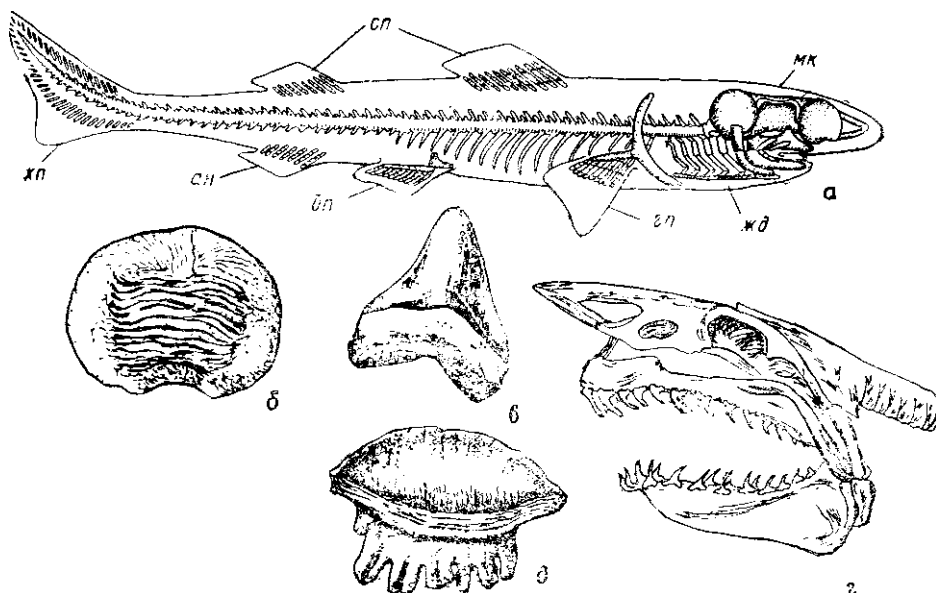


Рис. 241. Подклассы акулые (D₂—Q) и химеровые, отряд брадиодонты (D₃—T)
а — схема скелета акулы, плавники; б — *Ptychodus* (K₂), в — *Carcharodon* (N₁—Q);
г — череп ламноидной акулы *Isurus* (N₁—Q); д — *Polyrhizodus* (C₂). ан — аналь-
ный плавник, бп — брюшной, гп — грудной, сп — спинной, хп — хвостовой, жд —
жаберные дуги, ик — мозговая коробка (г — Гликман, 1964)

оборотов, положение которой в теле животного неясно. К концу палеозоя хрящевые достигают расцвета, современные составляют незначительную часть ихтиофауны. Средний девон — современность.

Класс Костные рыбы. Osteichthyes

(греч. *osteon* — кость; *ichthys* — рыба)

Класс *Osteichthyes*
Подкласс *Crossopterygii*
Подкласс *Dipnoi*
Подкласс *Actinopterygii*

Костные рыбы — наиболее прогрессивная группа рыб. Для них характерен окостеневший в разной степени, легкий и прочный внутренний скелет. Тело покрыто космоидной, ганоидной или костной чешуей, область головы — кожными костями. Плавники поддерживаются костными лучами. Жаберный аппарат костных рыб совершеннее, чем у других рыб. Имеется жаберная крышка, покрывающая жаберные щели. Рыбы имеют плавательный пузырь или легкое.

Уже с раннего девона появляются две группы костных рыб с разными экологическими адаптациями. Одна группа, объединяющая кистеперых и двоякодышащих рыб с тяжелой космоидной или ганоидной чешуей, имеет *хоаны* (внутренние носовые отверстия, указывающие на возможность легочного дыхания атмосферным воздухом при закрытом рте), приспособилась к жизни у дна в прибрежных зонах пресновод-

ных водоемов. Вторая группа — лучеперых рыб — приспособилась к жизни в открытых водоемах.

Появившись в раннем девоне, они в современной ихтиофауне составляют до 96%, объединяют многочисленных ископаемых и современных представителей, обитающих в пресных и морских водоемах.

Костные рыбы разделяются на три подкласса: кистеперых, двоякодышащих и лучеперых.

ПОДКЛАСС КИСТЕПЕРЫЕ. CROSSOPTERYGII

(греч. *krossai* — кисть; *pteron* — крыло)

Изучение ископаемых и современных кистеперых рыб имеет исключительно важное теоретическое значение для познания закономерностей раннего этапа эволюционного развития наземных позвоночных. Свое название рыбы получили по внешней форме парных плавников — мясистых лопастей, снабженных осевым скелетом, покрытых чешуей и отороченных членистыми костными лучами. Зубы имеют своеобразное лабиринтовидное строение со складчатым дентином. Всегда имеются два спинных плавника. У древних форм хвост неравнолопастной, у более молодых — равнолопастной.

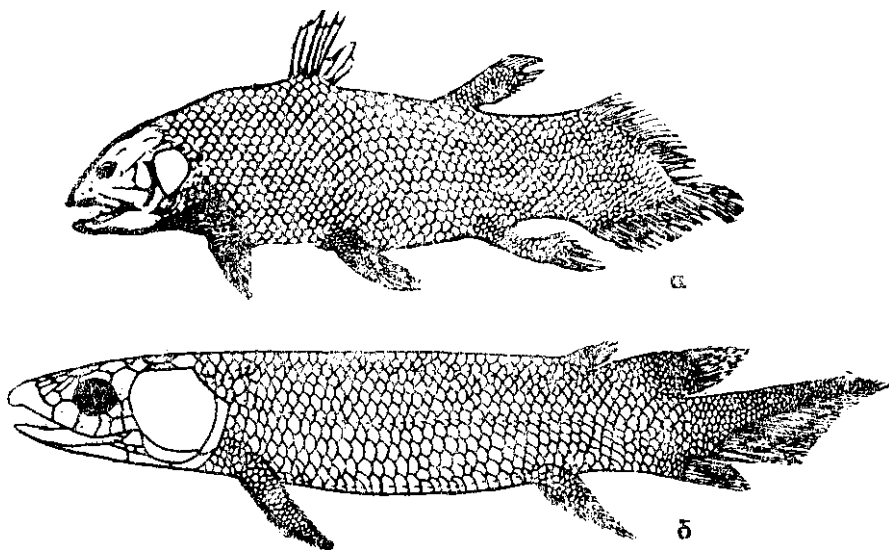


Рис. 242. Класс костные рыбы (D₁—Q)

Подклассы кистеперые (D₁—Q): а — *Latimeria* (Q), двоякодышащие (D₂—Q): б — *Dipterus* (D₃)

Уже в раннем девоне наметились две линии развития кистеперых: рипидистии, континентальные формы, обладавшие хоанами, часть из которых (голоптихины) вымирает к концу девона (*Holoptychius*), а другая часть (остеолепиды) доживает до ранней перми, н целаканты, не имевшие хоан, морские кистеперые. Предполагается, что выход на сушу произошел в среднем девоне и связан с остеолепидами. Пятипалая конечность позвоночных могла возникнуть из парных плавников, свойственных остеолепидам, у которых в скелете плавника к каждому базальному элементу присоединяются два или три следующих членика.

Такой тип плавника называется *кроссоптеригием*, в нем можно найти «предшественников» ряда костей конечностей четвероногих животных.

Возникшие в раннем девоне кистеперые широко распространены в позднем палеозое и триасе, число их сокращается в юре и мелу, неизвестны в палеогене и неогене и обнаружены в 1938 г. (в виде реликтовой формы рода *Latimeria* — в юго-западной части Индийского океана, рис. 242, а).

ПОДКЛАСС ДВОЯКОДЫШАЩИЕ. DIPNOI

(греч. *di* — двойной; *pno* — дышащий)

В современной ихтиофауне двоякодышащие рыбы — реликтовая группа рыб. Рыбы совмещают жаберное дыхание с легочным. Древние двоякодышащие близки к кистеперым по строению плавников, чешуи и ряду других признаков, но отличаются от последних срастанием верхней челюсти с черепной коробкой и наличием гребневидных зубных пластинок, возникших в результате слияния отдельных зубов, служащих для перетирания пищи. В процессе развития группы произошло слияние непарных плавников в единый плавник, окаймляющий заднюю часть тела.

В ископаемом состоянии от двоякодышащих рыб сохраняются зубные пластинки, фрагменты черепа и отдельные чешуи. Нахождение остатков двоякодышащих свидетельствует о засушливом климате (*Dipterus*, см. рис. 242).

ПОДКЛАСС ЛУЧЕПЕРЫЕ. ACTINOPTERYGII

(греч. *actis* — луч; *pterygos* — крыло)

К лучеперым относится большинство современных морских и пресноводных рыб, имеющих разнообразную форму тела. Плавники лучеперых рыб поддерживаются длинными костными лучами (отсюда их название). Скелет хрящевой или в разной степени окостеневший.

Основные группы лучеперых рыб: палеониски (*Palaeoniscum*), хрящевые и костные ганонды и костистые (*Leptolepis*). У костистых рыб чешуя костная: циклоидная или ктеноидная (рис. 243), у остальных — ганоидная.

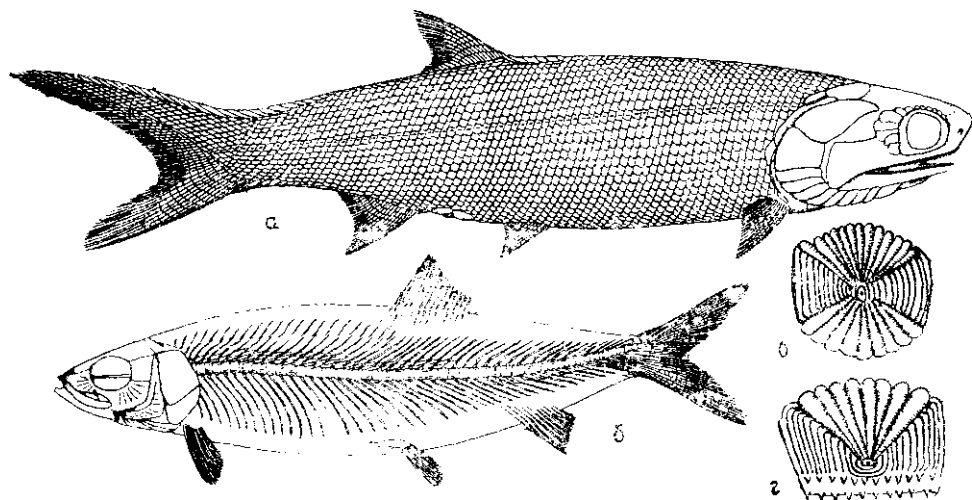


Рис. 243. Подкласс лучеперые (D_2-Q)

а — *Palaeoniscum* (P_2); б — *Leptolepis* (J_3); в, г — костные чешуи: в — циклоидная, г — ктеноидная

Древнейшие лучеперые жили в пресных водах, в палеозое проникают в моря и на протяжении мезозоя и кайнозоя являются господствующей группой рыб всех водных бассейнов. Объединены в 40 отрядов (более 20 000 видов). Около 20 отрядов известно в ископаемом состоянии. Средний девон — современность.

НАДКЛАСС ЧЕТВЕРОНОГИЕ. TETRAPODA

(греч. *tetra* — четыре; *podos* — нога)

Надкласс *Tetrapoda*

Класс *Amphibia*

Класс *Reptilia*

Класс *Aves*

Класс *Mammalia*

Надкласс четвероногих объединяет четыре класса животных: земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Переход к наземному образу жизни был связан с перестройкой всего организма животных. Тело четвероногих голое или одето роговым покровом, перьями или шерстью. Форма тела разнообразна. В связи с изменением способа передвижения из парных плавников кистеперых рыб возникли пятипалые конечности четвероногих, которые получили прочную опору в туловище. Появление более активного легочного дыхания вызвало редукцию жаберного аппарата. В осевом скелете обособливается шейный и крестцовый отделы. Возникает замкнутая грудная клетка, участвующая в процессе активного нагнетания воздуха в легкие и защищающая внутренние органы. Развивается слуховой аппарат, улавливающий колебания воздуха. По строению органов чувств, мускулатуры, кровеносной, пищеварительной и других систем четвероногие находятся на значительно более высокой ступени развития, чем рыбы. Четвероногие в большинстве своем обитали на суше, реже — в водной и воздушной среде. Поздний девон — современность.

Класс Земноводные. *Amphibia*

(греч. *amphi* — двойной; *bios* — жизнь)

Класс *Amphibia*

Подкласс *Batrachomorpha*

Подкласс *Batrachosauria*

Подкласс *Lepospondyli*

Общая характеристика. Земноводные — примитивные, самые древние наземные четвероногие, в строении ископаемых и современных представителей которых сохраняются черты водных предков и ряд особенностей, свойственных наземным позвоночным. Изучение ископаемых земноводных интересно с точки зрения морфолого-эволюционной. Основными проблемами при их изучении являются: превращение рыб в земноводных и земноводных в рептилий.

Все земноводные — холоднокровные животные, претерпевающие в своем развитии метаморфоз, превращаясь из чисто водных личинок, дышащих жабрами, во взрослые формы, живущие вне воды. Влажная слизистая кожа также служит органом дыхания, легкие слабо развиты. Ухо приспособлено к восприятию звука как в водной, так и в воздушной среде. Осевой скелет состоит из четырех отделов: шейного, туловищного, крестцового и хвостового. Большинство земноводных размножаются икрой.

Принципы классификации и систематика. Классификация земноводных основана на особенностях строения черепа и различиях в процессе образования и степени окостенения позвонков. Известно три подкласса земноводных: батрахоморфы (*Batrachomorpha*, «лягушкоподобные»), батрахозавры (*Batrachosauria*, «лягушкоящеры») и лепоспондилы (*Lepospondyli*, «тонкопозвонковые»).

Вымерших земноводных, существовавших с позднего девона до поздней юры, называют *стегоцефалами*. Стегоцефалы объединяют животных, произошедших от разных предковых групп кистеперых рыб. Они являются сборной группой, в которую входят представители всех трех вышеперечисленных подклассов.

СТЕГОЦЕФАЛЫ. STEGOSERPHALI

(греч. *stego* — покрывать; *kephale* — голова)

Стегоцефалы имели сплошную крышу черепа с отверстиями для глаз, ноздрей и теменного глаза между теменными костями. Появились слуховые вырезки. По скульптурированным костям черепа проходили слезовые каналы — кожные органы чувств. Нижняя челюсть состояла из большого числа костей (не менее десяти). Зубы недифференцированные, конические, лабиринтовые, как у кистеперых рыб. На небной стороне черепа находились отверстия для клыков нижней челюсти, хоаны, небные и нижние височные окна.

В состав плечевого пояса стегоцефалов входили: лопатки, ключицы, межключицы, коракоиды, прокоракоиды и клейтрумы, обнаруживая сходство с плечевым поясом древнейших рептилий (см. рис. 244, г, д). Тазовый пояс состоял из подвздошной, седалищной и лобковой костей. Плечевая и бедренная кости располагались горизонтально к земной поверхности, предплечье и голень — под прямым углом к ним. Пятипалые конечности слабые. У некоторых стегоцефалов на брюшной стороне развивался чешуйный покров, представленный костными чешуйками (остеодермами).

Древнейшие стегоцефалы из подкласса *батрахоморф* (*Batrachomorpha*) — *ихтиостегиды* (рис. 244, а) — из позднего девона Гренландии были небольшими неуклюжими животными с высокими закругленными спереди черепами, как у некоторых кистеперых рыб. Передние конечности ихтиостегид были длиннее задних, с пятипалой кистью. По некоторым признакам в строении тела ихтиостегиды близки к кистеперым рыбам (остатки жаберной крышки, расположение чувствительных каналов, строение хвоста и другие признаки), но пятипалое строение конечностей позволяет считать их первыми четвероногими животными. Наиболее многочисленная группа батрахоморф — *лабиринтодонты*, у которых тела позвонков состояли из нескольких отдельных окостеневших элементов, не сраставшихся с верхней дугой (см. рис. 244, е, ж). Зубы имели складчатый дентин. Длина тела животных достигала 3—4 м (см. рис. 244, б). В раннем триасе был широко распространен стегоцефал бентозух (*Benthosuchus* — «придонный крокодил»), имевший уплощенный череп и слабые конечности. У лабиринтодонта *Dvinosaurus* (см. рис. 244, в) сохраняется скелет жаберных дуг (явление неотении — способности к размножению в личиночной стадии).

Среди ископаемых земноводных *батрахозавры* (подкласс *Batrachosauria*, поздний карбон — пермь) занимают особое положение как группа животных, несущая в своем строении черты двух классов — земноводных (по строению черепа, зубов) и пресмыкающихся (по строению осевого скелета, конечностей, наружных покровов). Прогрессивными позднепермскими батрахозаврами были сеймуриаморфы (*Seymouria*, см. рис. 244), имевшие позвонки котилозаврового типа. Возможно, что от каких-то предков, близких к батрахозаврам, в карбоне произошли пресмыкающиеся.

Лепоспондильные стегоцефалы (подкласс *Lepospondyli*) — животные небольших размеров, разнообразные по форме, многие из них имели длинные змеевидные тела с атрофированными или рудиментарными конечностями. Позвонки лепоспондильного типа строения, при котором тела позвонков представлены полыми костями, срастающимися с верхней дугой (см. рис. 244, ж). Были широко распространены в карбоне и перми.

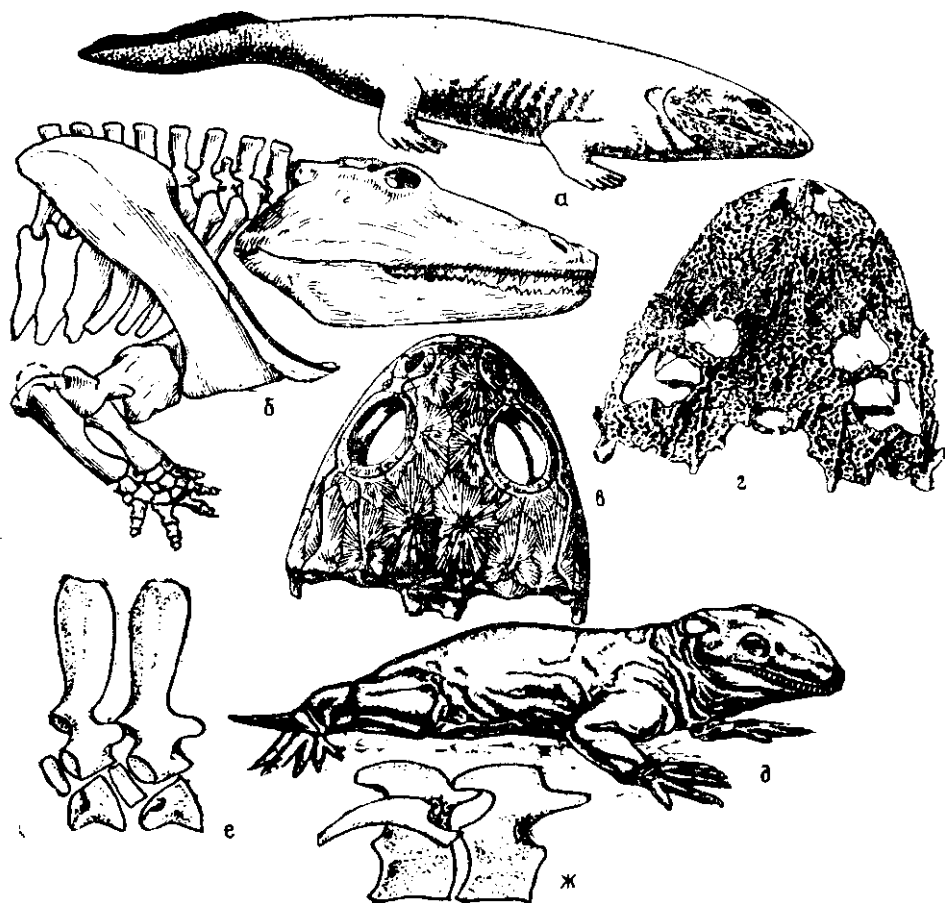


Рис. 244. Класс земноводные (D_3 —Q)
Подклассы батрахоморфы (D_3 — J_2): а — *Ichthyostega* (D_3), б — *Eryops* (P_1), передняя часть скелета, в — *Dvinosaurus* (P_2); батрахозавры (C_4 — P): г — *Lanthanosuchus* (P_2), д — *Seymouria* (P_2); лепоспондильные (C — P): е, ж — позвонки стегоцефалов: е — рахитомный, ж — лепоспондильный

Современные земноводные объединены в три надотряда: бесхвостых (*Апуга*) — лягушки, жабы; хвостатых (*Urodela*) — саламандры, тритоны — и безногих (*Apoda*) — червяги, которые являются потомками двух ветвей палеозойских земноводных — батрахозавров и лепоспондильных.

Образ жизни и условия существования. Выход позвоночных на сушу явился результатом длительного приспособления кистеперых рыб к жизни в периодически пересыхающих, бедных кислородом водоемах.

Обеднение водоемов кислородом могло происходить в результате гниения животных и растений под влиянием сухого климата. Но ведущим биологическим фактором, определившим выход позвоночных на сушу, было появление запасов пищи на суше в виде наземных беспозвоночных и отсутствие конкуренции в новой, наземной среде обитания. Стегоцефалы обитали в заболоченных лесах, болотах, лагунах. Одним из факторов вымирания стегоцефалов было распространение на суше пресмыкающихся. Современные земноводные распространены менее широко, чем другие животные (известно всего 2500 видов). Они обитают в южных широтах, в болотистых низменностях и лесах средней полосы, преобладают в тропических областях, малочисленны или отсутствуют в Арктике и Антарктиде.

Геологическая история. Появившись в позднем девоне, земноводные становятся господствующей группой в карбоне и перми, причем в карбоне преобладали водные формы, в перми — наземные. В триасе уменьшается количество видов земноводных, преобладающими среди них были водные формы. К поздней юре стегоцефалы вымирают. Поздний девон — современность.

Геологическое значение. Используются для расчленения континентальных отложений карбона, перми и триаса.

Класс Пресмыкающиеся. *Reptilia*

(лат. *repto* — ползу)

Класс *Reptilia*

Подкласс *Colylosauria*

Подкласс *Chelonina*

Подкласс *Ichthyopterygia*

Подкласс *Synaptosauria*

Подкласс *Lepidosauria*

Подкласс *Archosauria*

Подкласс *Synapsida*

Общая характеристика. Пресмыкающиеся — первый класс настоящих наземных животных. Сложные условия наземного обитания обусловили всю организацию этих животных, значительно более совершенную и разнообразную, чем у земноводных. Среди вымерших рептилий находим самые различные уровни биологической орга-

низации, от близких к батрахозаврам арханческих анапсид до форм, почти не отличимых от млекопитающих — звероподобных пресмыкающихся. Пресмыкающиеся — холоднокровные животные, они потеряли связь с водной средой, имеют внутреннее оплодотворение, размножаются яйцами, содержащими большое количество питательного вещества — желтка (рис. 246, а). Окружающие эмбрион зародышевые оболочки обеспечили возможность первичноназемного развития животных. Некоторые рептилии переходят к живорождению. Тело защищено роговыми покровами, кожа почти лишена желез. Развивается легочное дыхание.

Анатомия черепа и посткраниального скелета рептилий очень разнообразна. В височной области черепа развиваются височные окна, возникновение которых связано с усилением височных мускулов, закрывающих пасть. Присутствие или отсутствие этих окон, их положение в черепе и число имеют большое значение для классификации рептилий. Различают пять типов строения черепов рептилий (рис. 245). Зубы обычно конические, с одним корнем, иногда утрачиваются. У некоторых форм вместе с зубами развивается роговой клюв. У высших рептилий появляется вторичное нёбо. Осевой скелет разделен на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Плечевой пояс состоит из лопатки, одного коракоида (реже двух), ключицы, межключицы, некоторые примитивные формы имеют клейтрум (см. рис. 246, г, д). Тазовый пояс трех- или четырехлучевого строения.

Дискуссионен вопрос об объеме класса пресмыкающихся, о правомерности включения в его состав котилозавров — группы рептилий, тесно связанной своими корнями с амфибиями, и «высших» рептилий (динозавров, птерозавров и отчасти зверообразных). Проблематичны-

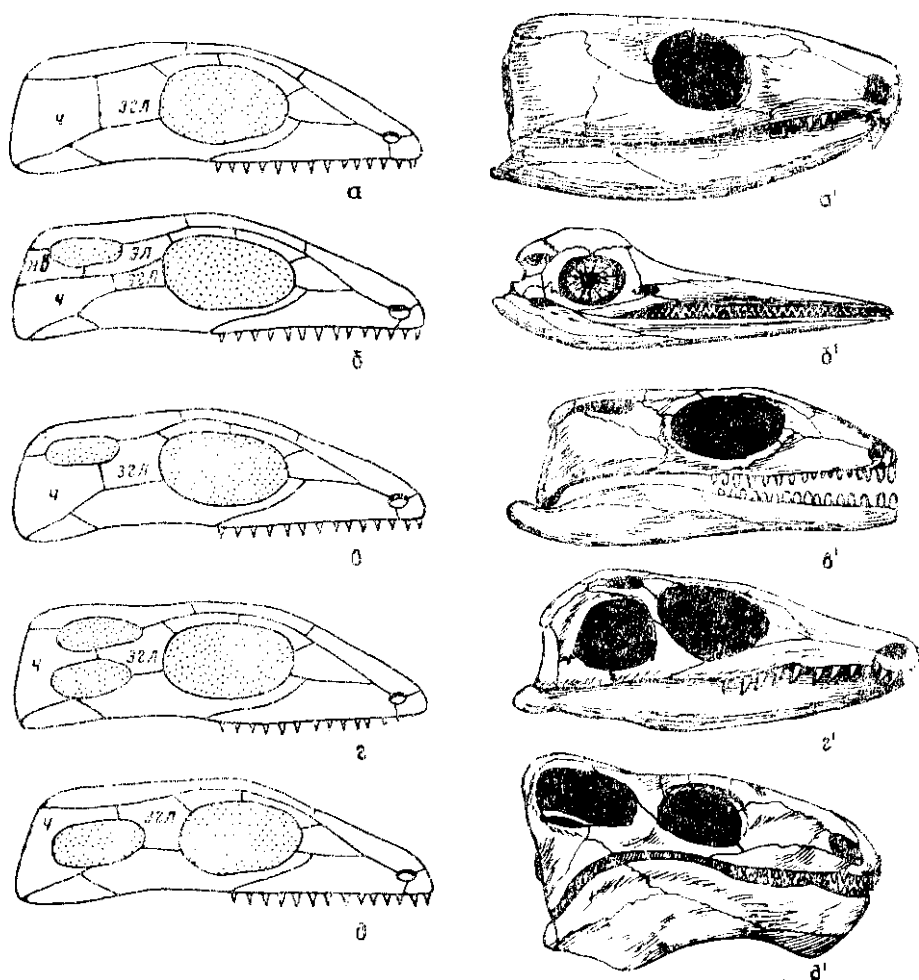


Рис. 245. Класс пресмыкающиеся (C₂—Q)

а—д — типы височных окон черепа: а — анапсидный (без височных окон), а' — череп котилозавра *Captorhinus* (P₁), б — парапсидный (заднелобная и надвисочная кости смыкаются над височным окном), б' — череп *Ichthyosaurus* (J), в — эвриапсидный (заднелобная и чешуйчатая кости смыкаются под височным окном), в' — череп синаптозавра *Agasoscelis*, г — диапсидный (заднеглазничная и чешуйчатая кости смыкаются, образуя два височных окна), г' — левидозавр *Youngina*, д — синапсидный (чешуйчатая и заднеглазничная кости смыкаются над височным окном), д' — звероподобное пресмыкающееся *Ophiacodon* (P₁)

ми остаются родственные связи и положение в системе таких групп, как ихтиозавры, синаптозавры.

Принципы классификации и систематика. По особенностям строения животных: форме тела, наличию и положению височных впадин, строению конечностей, зубов и ряду других морфологических признаков, по определенным филогенетическим взаимоотношениям внутри

класса и с родственными классами позвоночных, по образу жизни (наземные и морские) и времени существования (вымершие и современные) — пресмыкающиеся делятся на семь подклассов: котилозавров, черепах, ихтиозавров, синаптозавров, лепидозавров, архозавров и зверообразных.

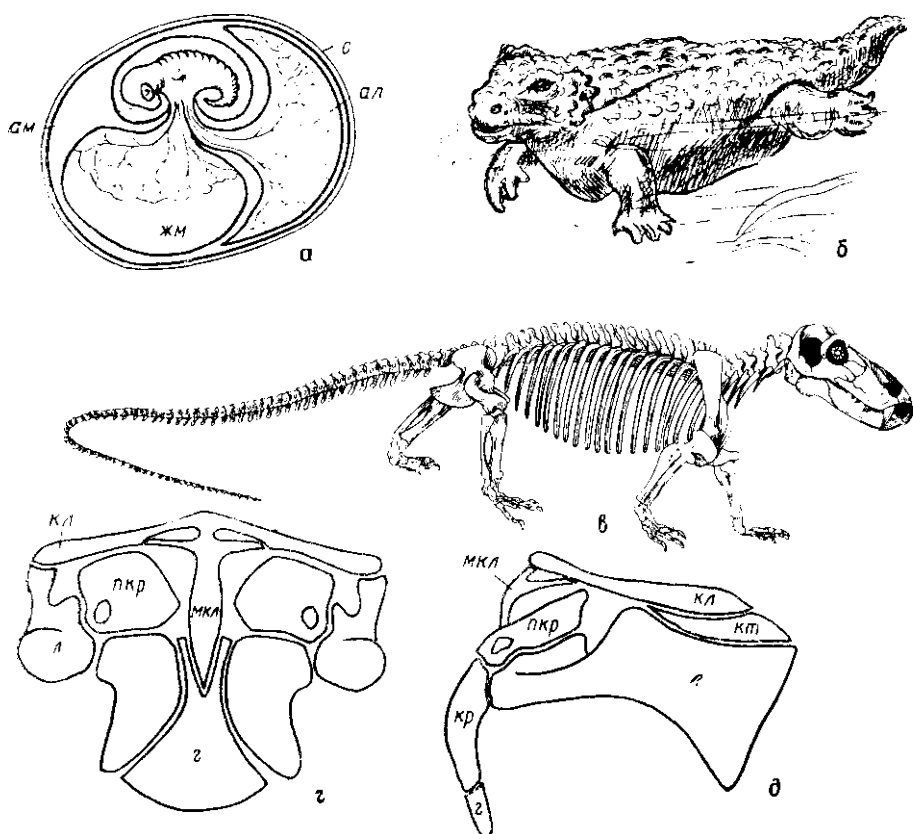


Рис. 246. Класс пресмыкающиеся (C_3-Q)
а — зародыш пресмыкающихся; б — подкласс котилозавры (C_3-T_1): Scutosaurus (P_2); в — звероподобные (C_3-T): Titanophoneus (P_2); г-д — схемы строения плечевого пояса зверообразных пресмыкающихся. ал — аллантоис, ам — амнион, ж — грудина, жм — желточный мешок, кл — ключица, кт — клейтрум, кр — коракоид, л — лопатка, мкл — межключица, пкр — прокоракоид, с — сероза (б — Ивахненко, 1987)

Образ жизни и условия существования. Приспосабливаются к самым разнообразным условиям обитания. Достигая расцвета в мезозое, кроме суши и водных бассейнов занимают воздушную среду. Существуют главным образом в сухих биотопах.

Геологическая история. Возникли в раннем карбоне, отделившись от примитивных батрахозавров. Широко распространены в позднем карбоне и перми, чему способствовало интенсивное горообразование, вызванное герцинской складчатостью. Поднятие гор Урала, Карпат, Кавказа, Азии и Америки сопровождалось расчленением рельефа и возрастанием площади сухих биотопов. В течение мезозоя переживают расцвет («век пресмыкающихся»). К концу мелового периода вымирают

большинство отрядов рептилий, уступая свои биотопы новым господствующим классам — млекопитающим и птицам.

Современные рептилии — ринхоцефалы (гаттерия), ящерицы, змеи, черепахи, крокодилы — не дают представления об истории развития класса, они являются потомками лишь некоторых групп господствующего класса пресмыкающихся в позднем палеозое и мезозое. Известно около 6300 видов современных рептилий, из которых в расцвете находятся чешуйчатые: ящерицы, змеи и хамелеоны (свыше 6000 видов).

Геологическое значение. Важны главным образом для расчленения континентальных пермо-триасовых и меловых отложений.

ПОДКЛАСС КОТИЛОЗАВРЫ. COTYLOSAURIA

(греч. *kotyle* — чашка; *sauros* — ящерица)

Котилозавры — первые настоящие наземные животные среди позвоночных, наиболее примитивная группа древних рептилий, близкая к батрахозаврам, в строении тела которых сохраняется ряд архаических особенностей. Имеют анапсидный тип строения черепа (см. рис. 245, а). Достигают большого разнообразия, среди них известны хищные, моллюскоядные, насекомоядные, растительноядные мелкие и крупные формы. По-видимому, были исходной группой, от которой в конце палеозоя возникли все остальные группы пресмыкающихся.

В поздней перми были распространены крупные котилозавры — *парейзавры* («щекастые ящеры»), приспособленные к растительноядному образу жизни. Это были малоподвижные, неуклюжие животные длиной до 3 м, с большим широким грубоскульптурированным черепом и с сильно разросшимися «щеками», образованными квадратноскуловой и чешуйчатой костями. Имели маленькую мозговую коробку с небольшим отверстием для теменного глаза, долотовидные зубчатые зубы, приспособленные к мягкой пище; возможно, животные были фильтраторами, вели полуводный образ жизни. В СССР в поздней перми был распространен скутозавр (*Scutosaurus*, см. рис. 246, б).

В систематическом положении котилозавров некоторыми учеными предлагаются принципиальные изменения. В связи с тем, что ряд групп котилозавров вместе с черепахами связан родством с сеймуриаморфами и генетически обособлен от «настоящих» рептилий, их выделяют в ранг подкласса под названием «парарептилий» (*Parareptilia*). Поздний карбон — триас.

ПОДКЛАСС ЧЕРЕПАХИ. CHELONIA

(греч. *chelone* — черепаха)

Черепахи — самая консервативная группа среди пресмыкающихся, отделившаяся от котилозавров, вероятно, в перми. Дожившие до настоящего времени, они почти не изменились благодаря своей крайней специализации. У черепах анапсидный тип черепа (без височных окон). Зубы утрачены и заменены роговым клювом. Туловище заключено в костный панцирь, состоящий из верхнего щита, или карапакса, и нижнего — пластрона. В ископаемом состоянии от черепах обычно сохраняется костный панцирь. Поздний триас — современные.

С начала мезозоя происходит широкое расселение пресмыкающихся в разные зоны жизни.

ПОДКЛАСС ИХТИОЗАВРЫ, ИЛИ РЫБОЯЩЕРЫ,
 ICHTYOPTERYGIA

(греч. *ichthys* — рыба; *pterygion* — плавник)

Среди морских пресмыкающихся, полностью утративших связь с сушей, ихтиозавры имеют наибольшее конвергентное сходство с рыбами и дельфинами. Ихтиозавры (*Ichthyosaurus*, см. рис. 245, *Stenopterygium*, рис. 247) — длиннорылые животные с рыбообразным телом, снабженным спинным и вертикальным хвостовым плавниками. Ластовидные конечности служили «рулями» при плавании. Передние ласты были развиты лучше задних, количество пальцев с увеличенным количеством фаланг достигало семи. Укорочены все кости конечностей. Череп

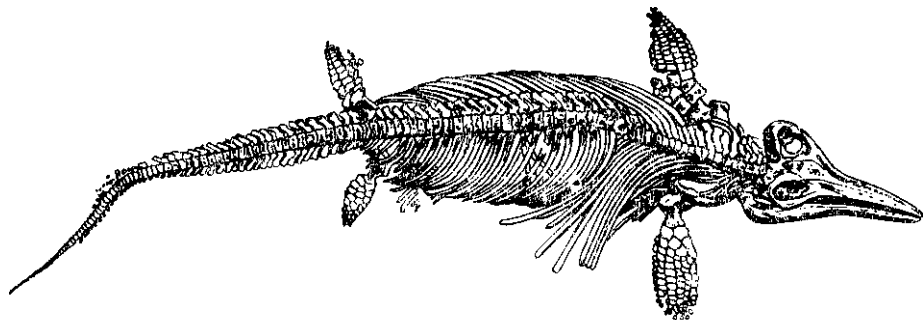


Рис. 247. Подкласс ихтиозавры (Т—К₁)
Stenopterygium (J₁)

имел парапсидный тип строения (см. рис. 245, б). Глаза были окружены костными пластинками, челюсти несли острые зубы, приспособленные к хватанию рыбы. Тазовый пояс редуцирован. В ископаемом состоянии обычно сохраняются короткие двояковыпуклые (амфицельные) тела позвонков. Ихтиозавры были живородящими, о чем свидетельствуют находки погибших самок с детенышами внутри тела. Большинство ихтиозавров были морскими хищниками, некоторые виды питались головоногими моллюсками (известны находки ростров в брюхе ихтиозавров).

Происхождение ихтиозавров неясно. Вероятно, их предков надо искать среди ранних котилозавров. Ихтиозавры были широко расселены по всему свету. Появившись в триасе, они достигают расцвета в юре и вымирают в раннем мелу.

ПОДКЛАСС СИНАПТОЗАВРЫ. SYNAPTOSAURIA

(греч. *syn* — вместе; *sauros* — ящерица)

Подкласс *Synaptosauria*
 Отряд *Sauropterygia*
 Отряд *Placodontia*

К синаптозаврам относятся морские и пресноводные пресмыкающиеся с крупным, широким, обычно бочонковидным туловищем с голой кожей. Две пары сильных конечностей превращены в ласты. Хвост короткий, длинная или короткая шея, плоские позвонки. Череп построен по эвриапсидному типу, с одним височным окном (см. рис. 245, в).

Размеры тела синаптозавров варьировали от 0,5 до 15 м. В скелете наблюдалось сильное развитие брюшных ребер и брюшных отделов поясов конечностей при слабом развитии их спинных частей (*Agascelis*, см. рис. 245).

Из синаптозавров наиболее широко распространены *завроптеригии* (отряд *Sauropterygia*), к которым относятся *плезиозавры* («похожие на ящеров») — животные с маленькой головой, сидевшей на длинной гибкой шее (рис. 248, а), *плиозавры* — гигантские хищники мезозойских морей, имевшие короткую шею и очень крупную голову с черепом, достигавшим 4 м в длину, с сильными коническими зубами, и *плакодонты* («пластинозубые» — отряд *Placodontia*, см. рис. 248, б), внешне напоминавшие морских черепах, с зубами, приспособленными к питанию моллюсками.

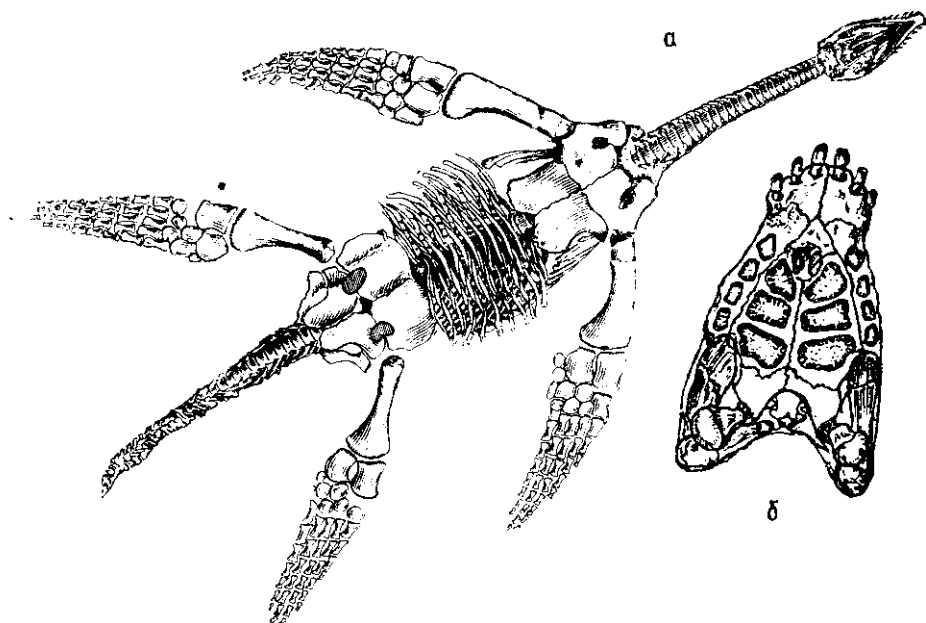


Рис. 248. Подкласс синаптозавры (Т—К)
а — плезиозавр *Rhomaleosaurus* (J₁); б — *Placodus* (T₂), череп (вид снизу)

Завроптеригии, возникшие от котилозавров, известны с триаса, достигли расцвета в юре и мелу и в конце мелового периода вымерли, не оставив после себя потомков. Наряду с ихтиозаврами, мозазаврами, акулами были морскими хищниками юры и мела.

ПОДКЛАСС ЧЕШУЙЧАТЫЕ. *LEPIDOSAURIA* (греч. *lepis* — чешуя; *sauros* — ящерица)

Подкласс *Lepidosauria*
Отряд *Eosuchia*
Отряд *Lacertilia*
Отряд *Ophidia*

К современным лепидозаврам, или чешуйчатым, относятся змеи, ящерицы, хамелеоны и сохранившийся только в Новой Зеландии один род из клювоголовых ящерицеобразных — гаттерия.

Вымершие группы объединяют наземных *эозухий* — примитивных чешуйчатых и морских ящериц — *мозазавров*.

Чешуйчатые связывают примитивных пресмыкающихся — котилозавров и прогрессивных — архозавров. Имеют два височных окна (диапсидный тип черепа, см. рис. 245), из которых одно может быть утрачено.

Еозухии (отряд Eosuchia) были распространены в поздней перми и раннем триасе, от них в триасе обособляются *кловоголовые* и *ящерицы* (отряд Lacertilia). Среди ящериц наибольший интерес представляют морские позднемеловые ящерицы — *мозазавры*. Варановые, известные с миоцена, наземные и полуводные хищные ящерицы, характеризуются крупными размерами. В конце мела от ящериц отделяются *змеи* (отряд Ophidia).

В настоящее время ящерицы и змеи достигают наибольшего развития, благодаря своеобразной специализации. Поздний карбон — современность.

ПОДКЛАСС АРХОЗАВРЫ. ARCHOSAURIA

(греч. *archaios* — древний; *sauros* — ящерица)

Подкласс Archosauria

Надотряд Thecodontia

Надотряд Dinosauria

Надотряд Pterosauria

Надотряд Crocodilia

Архозавры — наиболее широко распространенная группа рептилий в мезозое с диапсидным (см. рис. 245) типом строения черепа, произошедшая от примитивных чешуйчатых. Среди архозавров встречаются конвергентно сходные с палеозойскими рептилиями формы и появляются новые адаптации, в направлении которых впоследствии эволюционировали птицы и млекопитающие. Все основные группы архозавров: наземная и амфибиотическая (динозавры), летающая (крылатые ящеры) и полуводная (крокодилы) — происходят от древнейших триасовых архозавров — текодонтов («лунчатозубых»).

НАДОТРЯД ТЕКОДОНТЫ. THECODONTIA

Текодонты имели сходство с котилозаврами и еозухиями. Зубы помещались в ячейках («теках»). Среди текодонтов выделяют две биологические группы: некрупные подвижные наземные формы, похожие на ящериц, — *псевдозухии* и связанные с пресноводными бассейнами — *фитозавры*. Во второй половине триаса от псевдозухий произошли динозавры, птерозавры, крокодилы и птицы.

НАДОТРЯД ДИНОЗАВРЫ. DINOSAURIA.

(греч. *deinos* — страшный, странный; *sauros* — ящерица)

Надотряд Dinosauria

Отряд Saurischia

Отряд Ornithischia

В позднем триасе от хищных псевдозухий обособились *динозавры* — наиболее многочисленная сборная группа архозавров, занимающая господствующее положение в мезозое. К ним относятся очень разнообразные пресмыкающиеся — от мелких форм, не больше кошки, до гигантов, достигавших 30 м в длину, от легких и подвижных животных до массивных и неуклюжих, двуногие и четвероногие, хищные и растительноядные животные, покрытые чешуйчатым костным панцирем или лишенные чешуи. Вопрос о теплокровности динозавров остается спорным.

Динозавры характеризуются диапсидным типом строения черепа, наличием предглазничной впадины, незначительным размером мозговой полости черепа, зубами текодонтного типа.

Физико-географические условия мезозоя — низменности с обильной растительностью и теплый климат — способствовали расцвету динозавров в эту эру. По образу жизни известны наземные и амфибиотические динозавры.

По строению таза динозавры разделены на два отряда: ящеротазовых и птицетазовых.

Отряд Ящеротазовые динозавры. Saurischia. Ящеротазовые динозавры имели трехлучевое строение таза, состоящего из подвздошной, седалищной и лобковой костей. По образу жизни делятся на две группы: наземных двуногих *звероногих (тераподы)*, ведущих хищный и растительноядный образ жизни, и четвероногих *ящероногих (зауруподы)*, амфибиотических, исключительно растительноядных. К звероногим динозаврам относятся крупные хищные животные — *карнозавры*,

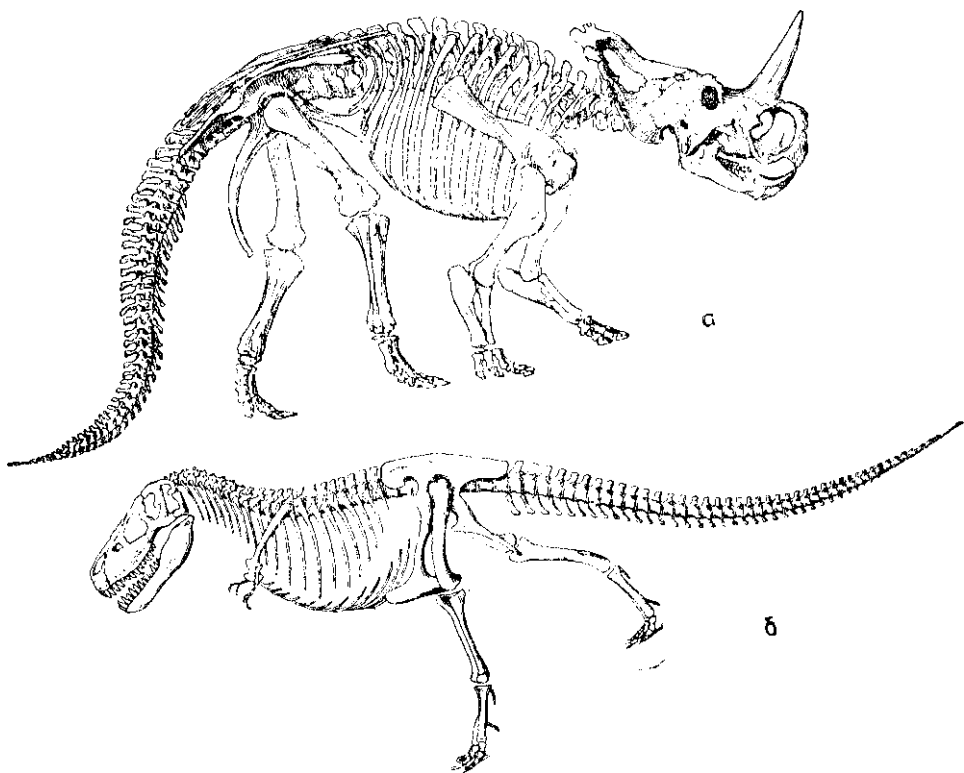


Рис. 249. Надотряд динозавры (Т—К)

а — птицетазовый динозавр *Monoclonius* (К₂); б — ящеротазовый динозавр *Tarbosaurus* (К₂)

достигавшие 14 м длины, и сравнительно мелкие (от 25 см до 5 м) хищные страусоподобные динозавры — *целурозавры*. Крупный динозавр — *тарбозавр* (*Tarbosaurus*, рис. 249, б) — имел до 12 м длины, высокий череп, редкие мощные кинжаловидные зубы, очень маленькие передние конечности, хвост являлся балансиром и упором, он уравновешивал переднюю часть тела. Животное представляло высокий своеобразный «треножник». Среди птицеподобных целурозавров предполагается возможность формирования крылоподобных передних конечностей с развитием перьевого покрова (*Avimimus*, рис. 250). Средний триас — поздний мел.

Всемирное распространение имели ящероногие юрские динозавры — самые крупные из всех известных животных, когда-либо населявших земной шар, с длиной тела до 30 м и ничтожно малыми размерами моз-

га. Среди ящероногих динозавров были амфибиотические и наземные формы, приспособившиеся к растительной пище. Характерным представителем ящероногих динозавров является позднеюрский *диплодок* (*Diplodocus*) с длиной тела до 30 м и массой до 30 т. Диплодок имел небольшой череп с отодвинутыми к вершине черепа наружными носовыми отверстиями; гидрофильный облик животного отражался и на строении конечностей: эпифизы костей плохо оформлены и покрыты хрящем.

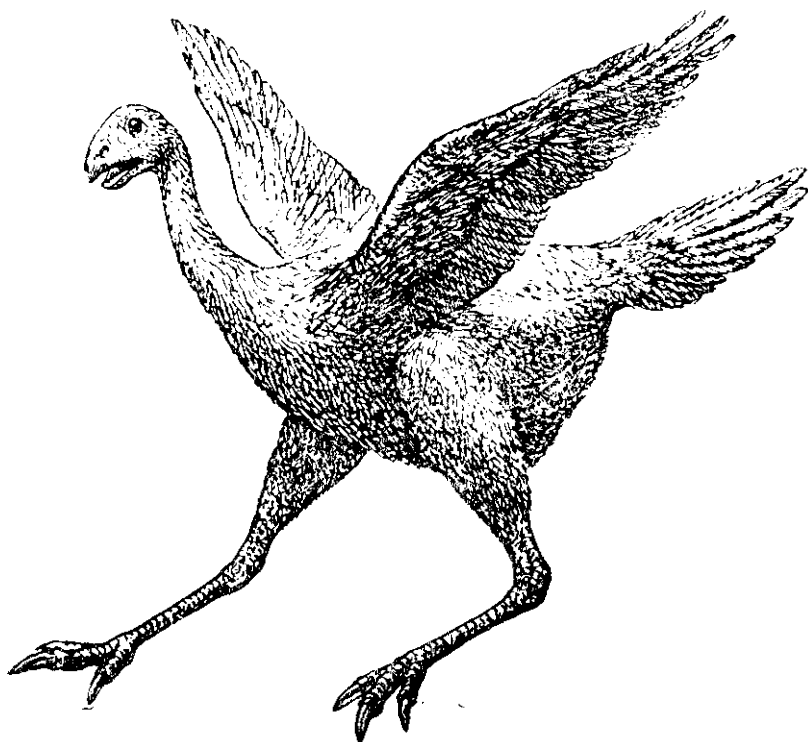


Рис. 250. Надотряд динозавры (Т—К)
Avimimus — птицеподобный звероногий динозавр (Ивахненко, 1987)

Отряд Птицетазовые динозавры. *Ornithischia*. Птицетазовые динозавры были немногочисленны в юре и достигли расцвета в меловом периоде. Они более разнообразны по форме, чем ящеротазовые. Животные растительноядные, с четырехлучевым тазовым поясом, состоящим из подвздошной, седалищной и двух ветвей лобковой кости, и с относительно сильно развитыми передними конечностями. В полости рта некоторых представителей зубы образовывали «зубные батареи», несшие до тысячи зубов. По образу жизни птицетазовые динозавры разделяются на амфибиотических двуногих птицеигоих динозавров, лишенных панциря, приспособленных к жизни на суше и в неглубоких континентальных водоемах: игуаниодонтид, утконосых динозавров и на наземных четвероногих и двуногих: стегозавров, анкилозавров, цератопсов (см. рис. 249, а) и пахицефалозавров, тело которых было защищено панцирем из костных пластинок, роговыми образованиями и рогами.

Птиценогие динозавры (поздняя юра — поздний мел) — двуногие растительноядные формы, обитатели болотистых лесов и прибрежных водоемов. Из раннемеловых отложений известны *игуанодонтиды* (Iguanodon) — крупные орнитоподы с черепом, напоминающим лошадиный, с длиной тела до 5 м. Передняя часть челюстей игуанодонтид была покрыта роговым чехлом, на передних пятипалых конечностях первый палец имел фалангу с роговым чехлом, задние ноги были трехпальными. В позднем мелу игуанодонтид заменяют утконосые динозавры, челюсти которых внешне напоминали утиный клюв, число зубов достигало 1000, пальцы конечностей были соединены плавательными перепонками (Saurolophus); они жили по берегам водоемов.

Многочисленные в юре *стегозавры* были четвероногими животными с длиной тела до 6 м, маленьким черепом, дуговидно изогнутым позвоночником. Спина была защищена двумя рядами крупных костных пластин под роговыми чехлами, не соединенных с костным скелетом; на хвосте имелись костные шипы (Stegosaurus). Из отложений мелового периода известны *анкилозавры*, или панцирные динозавры. Массивные, низконогие животные с широким и плоским телом, покрытым толстыми костными пластинами и шипами. Таларурус (Talarurus) достигал 6 м длины с костными пластинами панциря до 20 см.

Самые поздние птицетазовые динозавры — позднемеловые *цератопсы*, или «рогатые динозавры», — крупные четвероногие животные с большим черепом, составлявшим около трети длины туловища, несущим своеобразный костный «воротник», защищавший шейную область. На черепе имелось от 1 до 3 рогов, остальные рога — на воротнике. Известны находки яиц рогатых динозавров.

К концу мелового периода динозавры полностью вымерли. Вымирание динозавров обусловлено, по-видимому, биоценотическими факторами (осушение болот, изменения в составе растительности) и другими причинами.

НАДОТРЯД ПТЕРОЗАВРЫ, ИЛИ КРЫЛАТЫЕ ЯЩЕРЫ, PTEROSAURIA (греч. pteron — крыло; sauros — ящерица)

Надотряд Pterosauria
Отряд Rhamphorhynchoidei
Отряд Pterodactyloidei

Птерозавры — специализированные архозавры, завоевавшие воздушную среду, имеющие своеобразные черты в строении тела, связанные с приспособлением к полету. Удлиненные иеридные конечности птерозавров преобразованы в перепончатые острые крылья. Три пальца несли на концах когти, четвертый состоял из четырех длинных фаланг, между ними и боками тела была натянута тонкая летательная перепонка, пятый палец отсутствовал. Скелет птерозавров был легким, с воздушными полостями в костях. Череп диапсидного типа. Подвижность крыльев птерозавров была ограничена. Полет всегда включал элементы парения. Между пальцами задних конечностей имелись плавательные перепонки. Тело было покрыто волосами, что указывает на развите теплокровности.

Птерозавры объединяют юрских рамфоринхов и меловых птеродактилей. *Рамфоринхи* (отряд Rhamphorhynchoidei, рис. 251, а) имели длинный хвост с ромбическим расширением на конце, пятипалые задние ноги и длинные узкие крылья с размахом от 0,4 до 1 м. Челюсти были усажены острыми зубами. У *птеродактилей* (отряд Pterodactyloidei) хвост редуцирован, крылья широкие, зубы находились в передней части или отсутствовали, заменяясь роговым клювом. Размеры

крылатых ящеров колебались от небольших (*Pterodactylus*) до гигантских (*Pteranodon*, см. рис. 251, б); птеранодон — крупнейший из известных летающих животных, размах крыльев его достигал 13 м, масса — 30 кг.

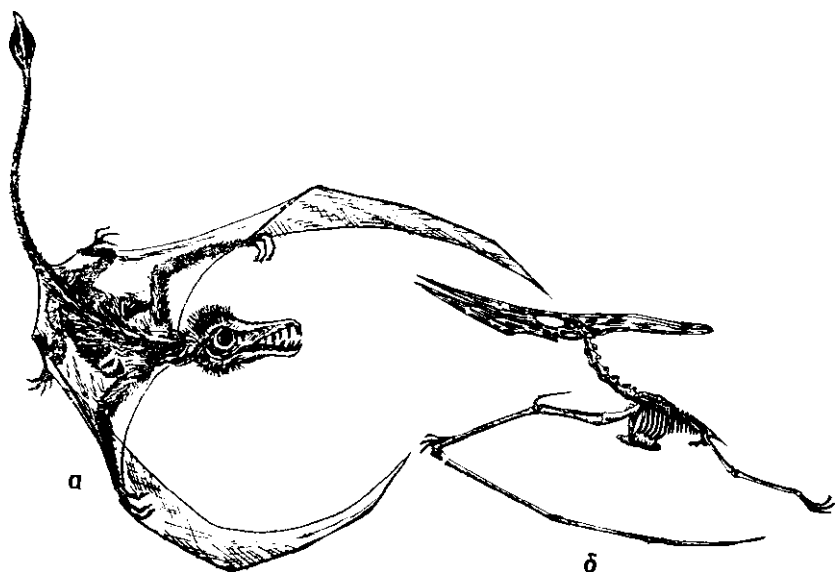


Рис. 251. Надотряд летающие ящеры (J—K)
а — рамфоринх *Sordes* (J); б — птеродактиль *Pteranodon* (K₂) (а — Бахурина, 1986)

Остатки птерозавров известны из прибрежных и морских отложений. Большинство из них были рыбадными животными, некоторые формы питались планктоном или насекомыми. Имели кожистый горловой мешок для собирания добычи.

Летающие ящеры происходят от текодонтов. Вымирание связано главным образом с распространением птиц, у которых оказались более совершенными приспособления к полету. Ранняя юра — поздний мел.

НАДОТРЯД КРОКОДИЛЫ. CROCODILIA

(лат. *crocodylus* — крокодил)

Крокодилы — наиболее высокоорганизованные современные пресмыкающиеся. У крокодилов наивысшего развития среди рептилий достигает мозг, сердце четырехкамерное, имеется вторичное нёбо (приспособление к дыханию при закрытом рте). Все крокодилы — хищники. Тело покрыто роговыми щитками, под которыми расположены костные пластинки. Животные имеют приплюснутое туловище с длинным хвостом, задние конечности длиннее передних.

По степени развития вторичного нёба, по строению позвонков и общей конструкции черепа разделены на *протозухий* (древние крокодилы), *мезозухий* и *эвзухий* (крокодилы современного типа). Из юры и позднего мела известны морские крокодилы. Современные представители живут в пресных или опресненных водах тропических областей Азии (нильский крокодил, гавиал) и Америки (аллигатор и кайман). Поздний триас — современность.

ПОДКЛАСС ЗВЕРООБРАЗНЫЕ. SYNAPSIDA

(греч. *syn* — вместе; *apsis* — дуга)

Подкласс *Synapsida*

Отряд *Pelycosauria*

Отряд *Therapsida*

Зверообразные характеризуются наличием одного височного окна (см. рис. 245, д). Степень его развития и теменных гребней предполагает способность животных широко открывать пасть. Череп высокий и узкий, зубы текодонтные, обычно однородные у древних и дифференцированные у более поздних на три группы. Позвонки с удлинненными остистыми отростками, указывающими на сильное развитие мускулов спины. Все формы четвероногие.

Зверообразных разделяют на два отряда, разных по уровню организации, среди которых известны хищные, растительноядные и всеядные животные.

Наиболее древние синапсиды объединены в группу *пеликозавров* (отряд *Pelycosauria*), или «секироящеров», существовавших от позднего карбона до поздней перми. По строению скелета они были еще близки к котилозаврам (*Ophiacodon*, см. рис. 245).

Потомки пеликозавров — *терапсиды* (отряд *Therapsida*), или «звероскулы» рептилии (дейноцефалы, дицинодонты, зверозубые и иктидозавры), — в поздней перми дали широкую адаптивную радиацию и являлись господствующими наземными позвоночными поздней перми и раннего триаса. Общее направление развития терапсид шло в сторону активного усвоения пищи — усиления челюстного аппарата и скелетно-мышечной системы. Известны хищные формы (*Titanophoneus*, см. рис. 246, в) и растительноядные (*Ulemosaurus*).

Многочисленными терапсидами были *дицинодонты* («двуклыкозубые»), у которых утраченные зубы были заменены роговым чехлом, причем сильное развитие получает челюстная мускулатура. У некоторых форм имелись два увеличенных верхнечелюстных клыка (*Dicynodon*).

Зверозубые по строению зубной системы и положению конечностей близки к млекопитающим. У иностранцевия (*Inostrancevia*) наблюдается функциональная дифференциация зубной системы с мощными клыками в верхней челюсти. Животное достигало 3 м длины. У зверозубых («собакозубых») — активных подвижных хищников — передние зубы были резцеобразными, клыки хорошо развиты, коронки задних щечных зубов подобны коренным зубам млекопитающих. Имелось два затылочных мышелка и вторичное нёбо. Все эти признаки сближают зверозубых с млекопитающими (*Dvinia*).

Зверообразные пресмыкающиеся, появившись в конце каменноугольного периода, широко распространяются в пермском периоде и вымирают в конце триаса, дав начало млекопитающим.

Класс Птицы. Aves

(лат. *avis* — птица)

Класс *Aves*

Подкласс *Saurornithes*

Подкласс *Odontornithes*

Подкласс *Neornithes*

В современной фауне позвоночных птицы (после рыб) — самые многочисленные животные, приспособившиеся к жизни в воздушной среде. По многим морфологическим признакам птицы близки к пресмыкающимся, но биологическое своеобразие птиц делает возможным выделение их в особый класс. Иногда птиц называют «возвеличенными пресмыкающимися».

Основные признаки, отличающие птиц от пресмыкающихся, связаны с приспособлением к полету. Тело птицы покрыто перьями. Перья гомологичны роговым чешуям пресмыкающихся. Передние конечности преобразованы в крылья. Скелет легкий, прочный, многие элементы скелета полые. В черепе хорошо развита типичная для архозавров предглазничная яма. Птицы имеют сложный крестец, состоящий из 8—24 позвонков. Задние позвонки хвоста срастаются в треугольную косточку — *пигостиль*. Ключицы образуют «дужку». Имеется единая пястно-запястная кость. Таз четырехлучевой (лобковая кость имеет ветви). Задние конечности напоминают задние конечности динозавров. Птицы теплокровны, имеют четырехкамерное сердце, головной мозг сравнительно большой, с этим связаны более высокая, чем у рептилий, «психика» птиц, их активность, насиживание яиц, забота о потомстве, координированный полет, гнездование и другие инстинкты. Это позволило им расселиться по всему земному шару и занять различные области от полюсов до экватора.

Птиц разделяют на три подкласса: ящероптиц, или ящерохвостых, зубастых и веерохвостых, или новых.

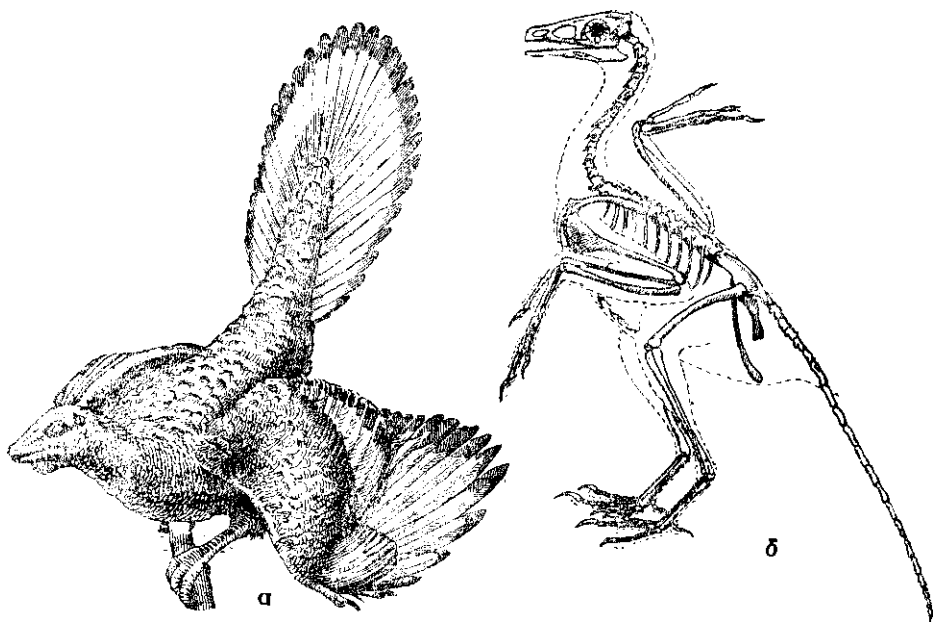


Рис. 252. Класс птицы (J_3 —Q)
а, б — *Archaeopteryx* (J_3): а — общий вид, б — скелет

Ящерохвостые (подкласс *Saurornithes*) — древнейшие позднеюрские птицы, строение которых характеризуется сочетанием птичьих признаков с признаками пресмыкающихся. Они известны по одному отпечатку пера и пяти остаткам скелета разной сохранности из литографских сланцев Баварии, относящихся к одному роду археоптерикс (*Archaeopteryx*, рис. 252). Археоптерикс имел небольшие размеры (с ворону), передние конечности в виде коротких крыльев с тремя свободными пальцами, несущими когти, длинный хвост, состоящий из 20—21 позвонков, тело, покрытое асимметричными перьями и чешуей. Архе-

оптериксы обладали способностью к планирующему полету и парению и, вероятно, в ограниченной степени к активному полету. Были обитателями лесов, карабкавшимися по деревьям, но не терявшими способности к двуногому передвижению.

Зубастые птицы (подкласс *Odontornithes*) — группа меловых птиц с неясным систематическим положением. Строение черепа сближает их с современными птицами, но наличие у большинства зубастых птиц зубов и рогового покрова, покрывавшего лишь переднюю часть челюстей, позволяет выделить их в отдельный подкласс. Зубастые птицы делятся на гесперорнисов и ихтиорнисов. *Гесперорнисы* — водоплавающие крупные (до 180 см) птицы, полностью утратившие способность к полету. По общему облику они напоминают гагар, приспособлены к водному образу жизни. Птицы рыбообразные, с редуцированными передними конечностями и сильными задними, грудина без киля. Предчелюстные кости, лишенные зубов, были покрыты роговым клювом. *Ихтиорнисы* — некрупные (до 25 см) летающие птицы, сходные по общему облику с чайками. Вопрос о наличии у них зубов остается спорным.

К *верхохвостым*, или *новым*, птицам (подкласс *Neornithes*) относятся бегающие бескилевые (страусоподобные, нелетающие), плавающие (пингвины) и летающие, или килевые, птицы, очень разнообразные по составу, включающие современных и ископаемых птиц. Летающие птицы разделены на 40 отрядов, известны с позднего мела. Расцвет летающих птиц в неогене был связан с широким распространением насекомых и цветковых растений.

В ископаемом состоянии птицы сохраняются довольно редко, так как их хрупкие полые кости скелета быстро разрушаются на дневной поверхности. Остатки птиц встречаются в болотных, пещерных и морских отложениях. Известна ископаемая скорлупа яиц.

В плейстоцене большинство ископаемых групп птиц исчезает. Современный облик авиафауны приобрела в позднем плейстоцене.

Класс Млекопитающие. *Mammalia*

(лат. *mamma* — грудь, сосок)

Класс *Mammalia*
Подкласс *Allotheria*
Подкласс *Triconodonta*
Подкласс *Pantotheria*
Подкласс *Prototheria*
Подкласс *Metatheria*
Подкласс *Eutheria*

Общая характеристика. Млекопитающие — наиболее высокоорганизованная группа животных, занимающих в кайнозойское господствующее положение среди позвоночных.

Все млекопитающие, кроме первозверей, живородящие, теплокровные животные, тело имеет волосной покров, сердце четырехкамерное. Вскармливание детенышей молоком и наличие периода заботы о потомстве позволяют размножаться животным в различных условиях. Сложнее и совершеннее, чем у других позвоночных, устроен головной мозг, сложнее психическая деятельность. Количество костей в скелете уменьшается, череп полностью окостеневает. Строение скелета и внешний облик млекопитающих в пределах класса испытывают сложные и значительные преобразования в зависимости от образа жизни и среды обитания животных. Наибольшее внимание при изучении вымерших млекопитающих уделяется строению черепа, зубов и конечностей (рис. 253). Зубы обычно хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому они чаще, чем другие элементы скелета, являются объектом изучения.

Млекопитающие имеют один (краевой) ряд зубов. Зубная система дифференцирована на резцы, клыки и щечные зубы (рис. 254). Резцы долотовидной формы и служат для откусывания пищи; клыки кони-

ческой формы, удобной для захвата и удержания пищи, часто клыки служат оружием в борьбе; щечные зубы — предкоренные и коренные — для измельчения пищи, они имеют по два корня (предыдущие по

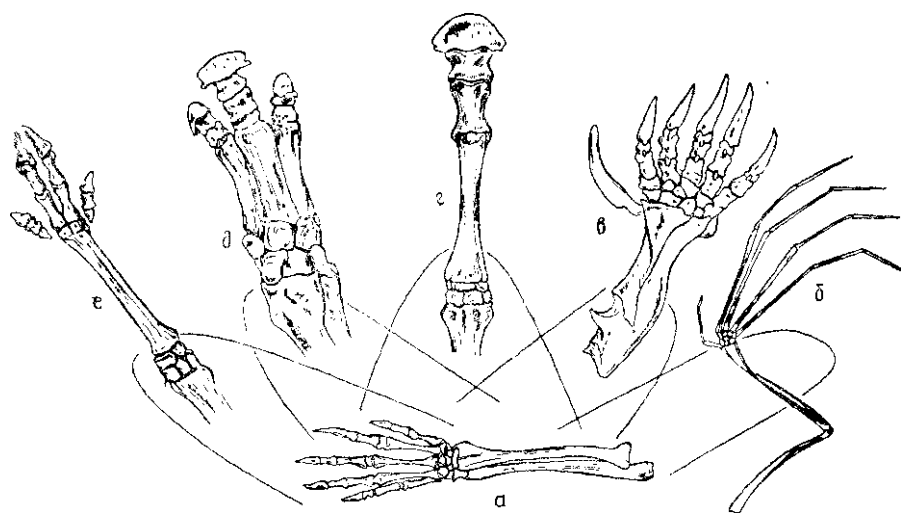


Рис. 253. Адаптивная радиация конечностей представителей класса Млекопитающих (Т₃—Q)
а — еж; б — летучая мышь; в — крот; г — лошадь; д — носорог; е — олень

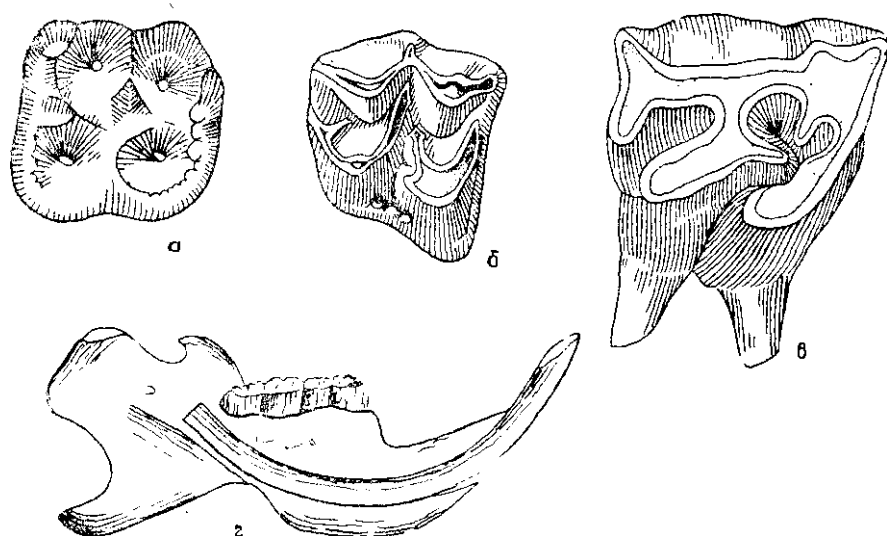


Рис. 254. Типы строения зубов плацентарных млекопитающих
а—в — правые верхние коренные зубы копытных: а — бугорчатый (бунодонтный), б — лунчатый (селенодонтный), в — гребенчатый (лофодонтный); г — челюсть грызуна

одному). Жевательная сторона щечных зубов представляет площадку с бугорками и гребнями.

Принципы классификации и систематика. По строению зубной системы, морфологическим особенностям, филогенетическим связям, об-

разу жизни и времени существования млекопитающие разделяются на шесть подклассов. Архаические млекопитающие (Theria) объединяют три подкласса примитивных млекопитающих: аллотерий (Allotheria, триас — ранний эоцен), триконодонт (Triconodonta, поздний триас — ранний мел), пантотериев (Pantotheria, поздний триас — ранний мел), от которых в ископаемом состоянии сохраняются преимущественно зубы и челюсти.

Образ жизни и условия существования. Обитают по всему земному шару и занимают всевозможные жизненные ниши.

Геологическая история. Млекопитающие произошли от зверообразных пресмыкающихся в триасе. В позднем триасе существовало не менее трех подклассов представителей различных млекопитающих с примитивным строением зубной системы. Были разнообразны в меду. Плацентарные и сумчатые известны с раннего мела, наибольшего разнообразия и расцвета плацентарные достигают в кайнозое.

Геологическое значение. Используются для расчленения в основном континентальных отложений мела — кайнозоя.

ПОДКЛАСС ПЕРВОЗВЕРИ, ИЛИ КЛОАЧНЫЕ. PROTOTHERIA

(греч. *protos* — первый; *therion* — дикое животное)

К подклассу первозверей принадлежат современные примитивные, очень специализированные животные — утконос и ехидна, живущие в Австралии, в строении которых еще сохраняется большое количество признаков, общих с пресмыкающимися (размножение яйцами, наличие клоаки и сумчатых тазовых костей и другие особенности строения). Ранний мел — современность.

ПОДКЛАСС СУМЧАТЫЕ. METATHERIA (греч. *meta* — между, после, через)

Сумчатые — значительно более примитивно организованные животные, чем плацентарные (рождение недоразвитых детенышей, наличие парных сумчатых костей, смена только одного предкоренного зуба, непостоянная температура тела). Произошли, вероятно, от пантотериев (трехбугорчатых) в начале мелового периода. Сохранились в Австралии, Южной и Центральной Америке, приспособлены к различным условиям существования. Среди сумчатых имеется много конвергентных форм с плацентарными млекопитающими (сумчатые волки, куницы, белки и др.). Ранний мел — современность.

ПОДКЛАСС ВЫШНИЕ ЗВЕРИ, ИЛИ ПЛАЦЕНТАРНЫЕ. EUTHERIA, ИЛИ PLACENTALIA

(греч. *eu* — хорошо, настоящие; лат. *placenta* — маленький пирог)

Высшие звери, или плацентарные, — прогрессивная среди млекопитающих группа животных, широко представленная в ископаемой и современной фауне. Объединяет более 30 отрядов, из которых 16 отрядов относятся к вымершим животным. Плацентарные имеют хорошо развитую плаценту (соединение оболочек зародыша со стенками матки матери), постоянную температуру тела. После рождения детеныши питаются молоком матери. Хорошо выражена забота о потомстве. Большого развития достигает головной мозг. Всем зубам, кроме коренных, предшест-

вуют молочные зубы. Очень разнообразны зубная система, внешний облик и образ жизни плацентарных.

Познакомимся с наиболее хорошо изученными отрядами плацентарных: насекомоядными, рукокрылыми, грызунами, зайцеобразными, китообразными, ластоногими, хищными, кондилартрами, или древними копытными, непарнопальными, парнопальными, хоботными и приматами.

К *насекомоядным* (отряд *Insectivora*) относятся самые примитивные плацентарные, возникшие в позднем мелу. Возможно, что они являются исходной группой, давшей начало всем основным отрядам плацентарных. Насекомоядные — землеройки, ежи, кроты — приспособлены к подземному роющему, полуводному или древесному существованию. В строении насекомоядных сохраняются архаические признаки: слабо развиты большие полушария головного мозга, зубы слабо дифференцированы, конечности стопоходящие, пятипалые. Распространены по всем частям света, исключая Австралию и Южную Америку. Поздний мел — современность.

Отряд рукокрылых, или *летучих мышей* (*Chiroptera*), — единственная группа млекопитающих, приспособленных к полету, близких по строению к насекомоядным, от которых произошли, вероятно, в мелу (рис. 255, а).

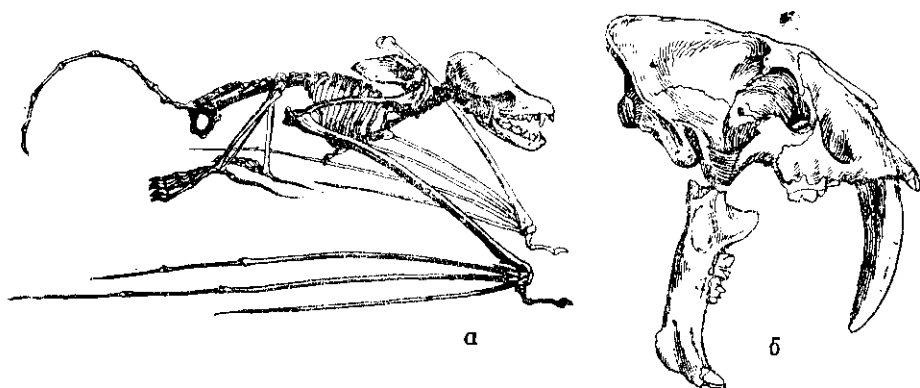


Рис. 255. Отряд рукокрылые (К?, Р₂—Q) и хищные (Р₁—Q)
а — скелет летучей мыши *Myotis* (Q); б — череп саблезубой кошки *Smilodon* (Q₂₋₃)

Отряд грызунов (*Rodentia*) — самый многочисленный среди плацентарных, содержащий около 1/3 всех его представителей. Грызуны населяют разнообразные ландшафты, отличаются большой плодовитостью. К ним относятся мышинные, бобровые, беличьи, тушканчики, дикобразы и другие животные, которые характеризуются своеобразным строением зубной системы: в каждой половине челюсти они имеют по одному резцу, лишенному корней, непрерывно растущему в течение всей жизни животного; клыки отсутствуют; коренные зубы, служащие для перетирания пищи, отделены от резцов диастемой (см. рис. 254, г). Череп низкий с открытыми сзади глазницами. Остатки скелетов и зубов грызунов широко используются при изучении стратиграфии континентальных отложений. Поздний палеоцен — современность.

Представителей *отряда зайцеобразных* (*Lagomorpha*) ранее объединяли с грызунами, но от грызунов они отличаются строением костного неба и наличием верхних спаренных резцов (двупарнорезцовые).

Растительоядные, живут обычно в норах. К зайцеобразным относятся зайцы и пищухи. Поздний эоцен — современность.

К *отряду китообразных* (Cetacea) относятся исключительно водные животные, конвергентно сходные с рыбами и водными рептилиями, произошедшие от древних наземных млекопитающих, потерявших способность выхода на сушу. Рыбообразное тело животных лишено шейного перехвата, передние конечности видоизменены в ласты, задние атрофированы, хвост с большим горизонтальным плавником на конце. Кожа лишена волосяного покрова. Сильно видоизменен череп.

Китообразные разделяются на древних, зубатых и беззубых китов по строению черепа, зубного аппарата и ряду других признаков.

Зубатые и беззубые киты происходят, вероятно, от *древних китов*. У *зубатых китов*, известных с раннего эоцена (кашалотов, дельфинов, белух), челюсти несут большое количество однообразных конических зубов. У *беззубых китов*, известных с олигоцена, питающихся мелкими морскими животными (крылоногие моллюски, мелкие рыбы), зубы исчезают и вместо них развивается своеобразный цедильный аппарат, состоящий из многочисленных роговых пластин («китовый ус»). К беззубым китам относится синий кит — крупное животное, длина которого достигает 33 м, а масса — 120 т. Ранний эоцен — современность.

Отряд ластоногих (Pinnipedia) — обособленная группа древних хищных водных млекопитающих, к которым относятся семанторы (миоценовые ластоногие, занимающие промежуточное положение между выдробразными кунницами и тюленями), тюлени, моржи и морские котики. Миоцен — современность.

Отряд хищных (Carnivora) объединяет животных, развитие которых шло в направлении приспособления к ловле живой добычи, что прежде всего сказывалось на строении зубной системы. Слабые резцы несут кусающую функцию, клыки большие, заостренные, коренные зубы бугорчатые. Из режущих зубов большое развитие приобретают плотоядные, или «хищные», зубы, в зубном ряду они могут занимать различное положение. Некоторые животные перешли к питанию смешанной, животного-растительной пищей, часть падальядны. Хищные имеют хорошо развитый головной мозг. Конечности от коротких до длинных, четырех- или пятипалые, стопо- или пальцеходящие. Ключицы отсутствуют. Хорошо развиты когти, иногда втяжные. Известны бегающие, плавающие, прыгающие, лазающие формы. Происходят от насекомоядных.

Отряд хищных делится на *креодонтов*, или «древних» хищников, палеоцена и эоцена (иногда их выделяют в отдельный отряд), сохранивших в своем строении архаические признаки, и «новых» хищников, или *фиссипедий* (эоцен — современность), более высокоорганизованных животных, у которых плотоядные зубы представлены верхним четвертым предкоренным P^4 и нижним первым коренным M_1 , конечности разнообразны и более приспособлены к погоне за добычей, чем у креодонтов.

Современные хищные делятся на две группы: собакообразных и кошкообразных.

Собакообразные (собаки, лисы, волки, кунницы, медведи, еноты) имеют обычно длинный и узкий лицевой отдел черепа, питаются смешанной пищей, хорошо приспособлены к быстрому бегу. *Кошкообразные* (кошки, львы, гиены, виверы, саблезубые кошки) имеют укороченную, округлую голову, хорошо развитые клыки и плотоядные зубы, коренные зубы редуцированы. Скелет гибкий, нападают прыжками, когти втяжные. Саблезубые кошки или тигры (*Smilodon*), существовав-

шие в олигоцене — плейстоцене, имели длинные саблевидные клыки, которые выдавались за нижнюю челюсть, и режущие плотоядные зубы, челюсти могли раскрываться до угла 100°. Саблезубые кошки могли, вероятно, нападать на толстокожих млекопитающих — мастодонтов, с исчезновением которых связано и их вымирание (см. рис. 255). Палеоцен — современность.

Отряд кондилартры, или древние (меловые) копытные, — группа всеядных копытных животных первой половины палеогена, близких по строению к примитивным древним хищным. Это небольшие (с овцу) животные, с маленькой мозговой полостью черепа и низким длинным теменным гребнем. Имели зубы бугорчато-режущего типа и конечности, приспособленные к бегу. Пятипалые пальцеходящие животные с удлиненным средним пальцем и укороченным первым и пятым боковыми пальцами (*Phenacodus*). Предполагается, что некоторые группы копытных животных произошли от кондилартр в палеоцене.

В строении и образе жизни копытных можно отметить следующие особенности. Все копытные — травоядные, реже всеядные животные, зубная система приспособлена к растительной пище (см. рис. 254). Из зубов бугорчато-режущего типа развиваются зубы бунодонтные (бугорчатые), из них у многих копытных развиваются селенодонтные (лунчатые) или лофодонтные (гребенчатые) зубы. В первом случае бугорки на жевательной поверхности вытягиваются и принимают форму полумесяца. В лофодонтных зубах между первоначально изолированными бугорками возникают соединяющие их гребни — лофы. Из низкоронковых зубов развиваются высококоронковые со сложной гребенчатой жевательной поверхностью. Копающие и лазающие формы среди копытных отсутствуют. У типичных бегающих копытных кости первого сегмента конечностей — локтевая и малая берцовая — короче костей второго сегмента. Конечности почти утратили способность к вращательным движениям и движутся главным образом в одной передне-задней плоскости. На ногах копытных развиваются копыта (роговые образования). Конечности увеличиваются путем удлинения костей пясти и плюсны, которые соответствуют увеличивающимся пальцевым лучам. В то же время те кости пясти и плюсны, которые соответствуют редуцирующимся пальцам, уменьшаются, сохраняясь иногда в виде тонких «грифельных» косточек.

У непарнопалых преобладающее развитие получает третий палец, у парнопалых — третий и четвертый. В ходе эволюции происходит общее увеличение размеров тела копытных.

Работы основателя эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевского, изучавшего вымерших копытных, показали важность проведения морфофункционального анализа ископаемых скелетных остатков и восстановления по ним общего облика животных в связи с их образом жизни.

Отряд непарнопалых (Perissodactyla) включает растительноядных млекопитающих, принадлежащих двум группам: гиппоморфа и цератоморфа, отличающиеся главным образом различным типом строения зубов. В подотряд гиппоморфа объединены вымершие и современные лошади, вымершие титанотериевые и халикотериевые, в подотряд цератоморфа — современные и вымершие тапиры и носороги. Для непарнопалых характерно лофодонтное строение зубной системы.

Лошадиные (Equidae), появившиеся в раннем эоцене, — наиболее изученная группа среди непарнопалых. В эволюции лошадиных от древнейшего гиракотерия до современных лошадей хорошо прослежи-

ваются изменения в строении тела, связанные с их жизнью на открытых пространствах.

К современному роду *Equus* относятся лошади, ослы, зебры. Их передние конечности несут по одному (третьему) пальцу.

В конце олигоцена в связи с развитием лесостепных пространств типа саванн часть лошадиных заняла открытые сухие места. Прогрессивно развивалась и в неогене достигла расцвета «гиппарионовая фауна», названная по представителю лошадиных — трехпалой лошади (гиппариону — *Hipparion*). Гиппарион достигал размеров пони. Высоkokоронковые зубы имели сложную складчатость эмалевых полосок.

Титанотериевые (*Titanotheriidae*) — своеобразная группа животных среди непарнопалых, известная из Азии и Северной Америки. Поздние титанотерии достигали размеров слона. Эоцен — средний олигоцен.

Халикотериевые (*Chalicotheriidae*) — своеобразно специализированные представители копытных, в своей эволюции уклонившиеся в сторону от общего ствола развития непарнопалых. Эоцен — плейстоцен.

Тапиры (*Tapiroidea*) — наиболее примитивные представители цетароморфа, известные с раннего эоцена. Современные тапиры — обитатели тропических болот и лесов. Для них характерны укороченные носовые кости, короткий хобот, четырехпалые передние и трехпалые задние конечности.

Носорогообразные (*Rhinocerotidae*), возникшие в эоцене, — крупные, массивные, коротконогие животные с пальцеходящими трехпалыми конечностями (иногда сохраняется четвертый палец). Клыки и верхние резцы часто отсутствуют. Носовые и лобные кости несут по одному или по два рога, состоящих из рогового вещества. Приспособлены к жизни в лесостепях, открытых просторах или вблизи водоемов в зарослях. Ископаемые носороги очень разнообразны.

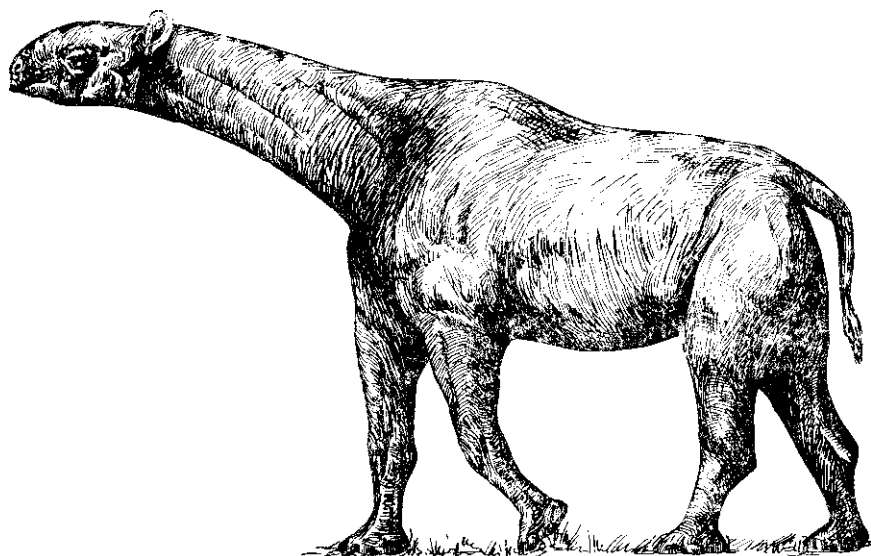
Гигантский носорог *Indricotherium* из олигоцена — нижнего миоцена (рис. 256, а) достигал 7 м длины, имел массивные колонновидные, удлинённые трехпалые конечности и длинную шею. Зубы были приспособлены к питанию листьями и тонкими ветвями деревьев. Индрикотериевая фауна (средний олигоцен) — наиболее древний комплекс фауны на территории Союза. В плейстоцене и антропогене широкое распространение имел шерстистый носорог *Coelodonta* (см. рис. 256, б), живший в условиях ледникового климата. Он имел длинный череп с двумя рогами, высококоронковые зубы лофодонтного типа, укороченные массивные конечности и тело, покрытое длинной шерстью. Был современником доисторического человека и предметом его охоты.

Отряд парнопалых (*Artiodactyla*) более богат представителями, чем отряд непарнопалых. Появившись в эоцене, парнопалые разделяются на три ветви: нежвачных, жвачных и мозолоногих. У большинства парнопалых зубная система полная. У некоторых представителей резцы и клыки редуцируются, развивается диастема. Конечности двух- и четырехпалые. Третий и четвертый пальцы развиты сильнее других, а соответствующие им пястные (или плюсневые) кости сливаются в одну кость — «дудку». Локтевая и малая берцовая кости часто рудиментарны. Многие имеют рога. Зубная система бунодонтная или селеиодонтная, характеризующаяся отсутствием верхних резцов и клыков, и присутствием долотообразных нижних резцов. Происходят от древних кондилартр. Разделены на три группы: свинообразных, мозолоногих (верблюды) и жвачных. Эоцен — современность.

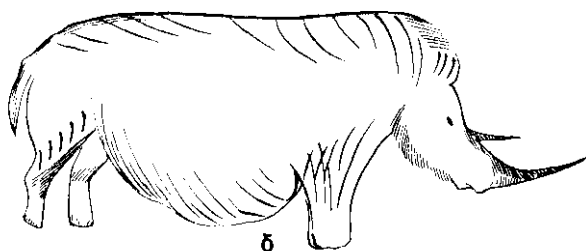
Свинообразные (*Suiformes*) (свиньи, гиппопотамы, пекари и вымершие в плейстоцене антракотерии) — животные с массивным туловищем и короткими четырехпалыми конечностями. Зубы бунодонтные

или слаболунчатые, дробящие, верхние клыки и резцы увеличены. Обитатели влажных мест, прибрежных зарослей и водоемов. Оligocene — современность.

К *мозолоногим* (Tyloroda) относятся верблюды и ламы. Животные эволюционировали в сторону приспособления к жизни в условиях песчаных пустынь и сухих степей. В зубной системе частично сохраняются верхние резцы и клыки как органы защиты. Безрогие. Эocene — современность.



а



б

Рис. 256. Отряд непарнопалые (P_2-Q)
а, б — носорогообразные: а — *Indricotherium* (P_3), б — *Coelodonta* (Q_{2-3})

К *жвачным* (Ruminantia) относятся олени, жирафы и полорогие.

Олени (Cervidae) известны с миоцена. У самцов костные, большей частью ветвящиеся рога, которые ежегодно опадают и заменяются новыми. У северных оленей рога имеют и самки. Известны с олигоцена.

Жирафы (Giraffidae) — двупалые животные, у современных жирафов длинная шея и длинные ноги, что связано с питанием листвою деревьев. У самцов имеются небольшие несменяющиеся рога. Известны с миоцена.

Полорогие (Bovidae) — группа жвачных с неветвящимися рогами, состоящими из полого рогового чехла и костного стержня. Рога не сбрасываются, имеются у самцов и у самок. Полорогие — самая мно-

гочисленная группа парнопалых. В нее входят быки, овцебыки, бизоны, бараны, козы, антилопы. Конечности большинства полорогих имеют два или четыре пальца. Известны с эоцена.

Представители отряда *хоботных* (Proboscidea) — своеобразные крупные массивные пальцеходящие животные со столбовидными пятипалыми конечностями. Увеличенная и укороченная голова несет характерные для слона органы: хобот и бивни. Мускулистый хобот, образованный удлинением и сросшимися вместе носом и верхней губой,

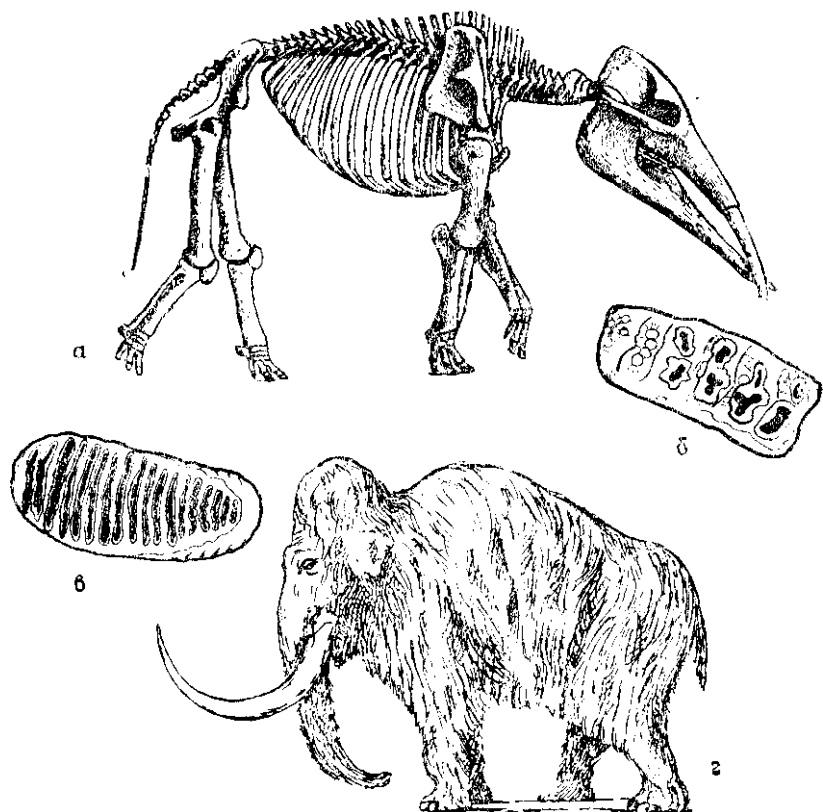


Рис. 257. Отряд хоботные (Р₂—Q)
а, б — Mastodon (N—Q₂₋₃): а — скелет, б — коренной зуб со стороны жевательной поверхности; в, г — Mammothus (Q₂₋₃): в — коренной зуб со стороны жевательной поверхности, г — общий вид

используется как хватательный орган. Бивни — разросшиеся вторые верхние резцы — растут в течение всей жизни. Кроме бивней в каждой челюсти имеется по одному действующему зубу, состоящему из пластин дентина, покрытых эмалью, узкие желобки между которыми заполнены цементом. Чередование гребней и желобков на жевательной поверхности зуба способствует перетиранию пищи. По мере снашивания коренные зубы заменяются новыми. В строении коренных зубов хоботных наблюдаются переходы от зубов мастодонтов с бугорчатым строением к зубам с поперечными гребнями и от них к пластинчатым зубам мамонтов и слонов (рис. 257, в, г). Мастодонты имели две пары бивней — нижнюю и верхнюю, более развитую (рис. 257, а, б). Нали-

чие в кисти и стопе хоботных эластичной подушки обеспечивает и бесшумный шаг. Кожа толстая, у современных форм почти лишена волос. Древнейшие представители известны с раннего эоцена.

Меритерий (*Moeritherium*, средний эоцен — ранний олигоцен) отличается от более поздних форм небольшими размерами тела, длинным черепом, увеличенными верхними и нижними резцами, отсутствием хобота. Из олигоцена известны *палеомастодонты*. В неогене господствуют *мастодонты* — хоботные, имевшие увеличенные верхние и нижние бивни (последние иногда отсутствуют) и низкоронковые коренные зубы с крупными зубами у бугорчато-зубых мастодонтов с поперечными редкими гребнями — у гребенчато-зубых. В неогене было много разнообразных хоботных: например, динотерий (*Dinotherium*) с бивнями в нижней челюсти, платибелодон (*Platybelodon*) — болотный мастодонт и многие другие. В конце неогена от бугорчато-зубых мастодонтов происходят *слоны*. Слоны имеют только верхние бивни и коренные зубы с поперечными гребнями или пластинами в количестве от 6 до 30 («пластинчато-зубые»). К ним относится мамонт (*Mammuthus*), живший и вымерший в плейстоцене (см. рис. 257, г). Мамонты известны по находкам зубов, фрагментам и остаткам целых скелетов и трупов мамонтов в слоях вечной мерзлоты («березовский» мамонт; труп ма-

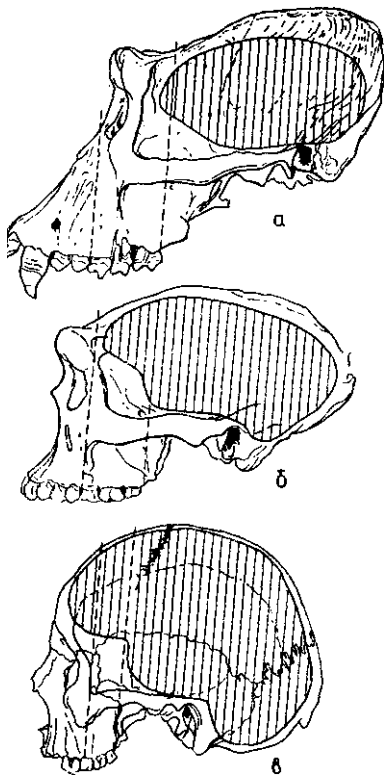


Рис. 258. Схема строения черепов представителей отряда приматов
а — горилла (Q); б — питекантроп (Q₂₋₃); в — *Homo sapiens* — современный человек (за-штрихована мозговая полость черепа)

монтенка, обнаруженный в 1977 г. в Магадане, и другие находки).

Отряд приматы (Primates) отделился от общего ствола плацентарных, вероятно, еще в позднем мелу. Самая древняя находка примитивного примата — единственный зуб — известна из поздне-меловых отложений штата Монтана в США. Низшие представители приматов близки к насекомоядным. К приматам относятся *полуобезьяны* и *долгопалы* (известны с палеоцена), *обезьяны* (известны с олигоцена). Человекообразные обезьяны — гиббон, орангутан, горилла и шимпанзе — относятся к узконосым обезьянам, живущим в Африке и Южной Азии. Они имеют высокоразвитый головной мозг, длинные руки, короткие ноги, большой палец ног подвижен и противопоставляется всем остальным. Основными особенностями приматов являются подвижные хватательные пятипалые конечности, развитие больших полушарий головного мозга и усовершенствованные органы чувств (рис. 258).

К приматам относится и человек. Человек принадлежит к семейству людей (*Hominidae*), содержащему в настоящее время один вид «человека разумного» (*Homo sapiens*).

Семейство людей по степени близости к современному человеку делят на древнейших, древних и новых людей.

Incertae classis

Палеоспондилиды. *Palaeospondylida*

(греч. *palaios* — древний; *spondylos* — позвонок)

Палеоспондилиды известны по одному представителю-роду *Palaeospondylus* (рис. 259), происходящему из среднедевонских отложений Шотландии. Небольшое (длиной до 5 см) рыбообразное животное, лишенное наружного панциря. По строению палеоспондилус не принадлежит

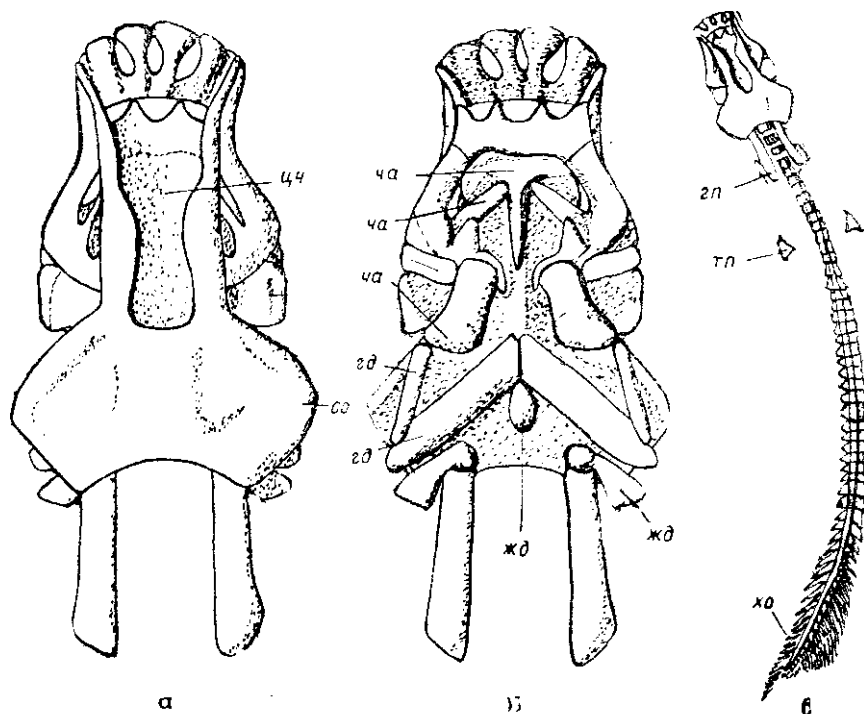


Рис. 259. Палеоспондилиды (D_2)

а—в — *Palaeospondylus* (D_2), реконструкция: а — головной отдел сверху, б — головной отдел снизу, в — общий вид. гд — гемальные дуги, гп — грудной пояс, жд — жаберные дуги, сч — слуховая область, тп — тазовый пояс, цч — центральная часть, ча — челюстной аппарат, хв — хвостовой отдел

ни к одному из известных классов ископаемых позвоночных животных, неясны родственные связи с другими организмами. Его относили к круглоротым, к пластинокожим, предполагали, что он может являться личинкой какой-то неизвестной ученым рыбы. Вероятно, палеоспондилус является представителем одной из многочисленных боковых ветвей древнейших позвоночных животных, не оставивших потомков.

ГРУППЫ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

В приложении рассматриваются некоторые проблематики — группы ископаемых организмов неопределенной биологической принадлежности, имеющие большое стратиграфическое значение или представляю-

щие интерес с точки зрения разнообразия органического мира. К таким группам относятся акритархи, хитинозоа, конодонты и т. д. Систематическая принадлежность этих групп является предметом дискуссии начиная с ранга (класс или тип?) и кончая положением в системе (растения или животные?, одноклеточные или многоклеточные?). Разнообразие групп неопределенного систематического положения выявлено преимущественно методом химической препарировки.

НЕОПРЕДЕЛЕННОЕ ЦАРСТВО. INCERTAE REGNUM

Акритархи. Acritarchi

(греч. *acritarcha* — неопределенный, неясного происхождения)

Акритархи представляют собой искусственную группу неясного систематического положения. Они имеют вид микроскопических капсул шарообразной, эллиптической или дискоидальной формы (рис. 260). Раз-

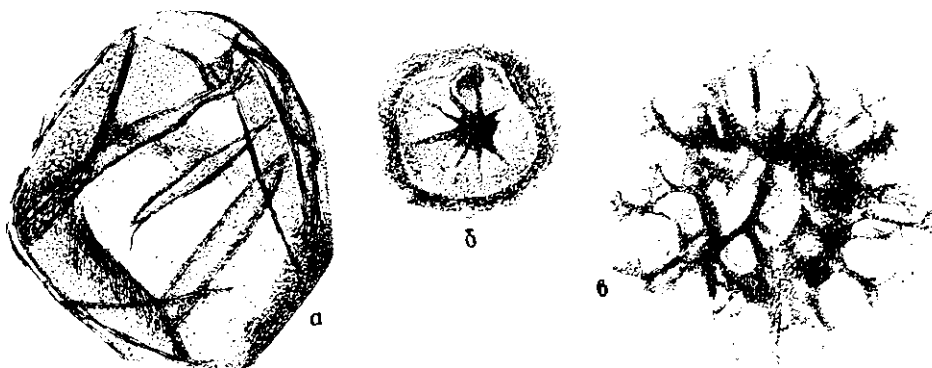


Рис. 260. Акритархи (PR—Q₁)
а — *Multiplicisphaeridium* (1); б — *Archaeodiscina* (1); в — *Tasmanites* (1).
Увел.

меры акритарх колеблются от 8—500 мкм до 1 мм. Оболочки капсул одно- или многослойные, состоящие из органического вещества желтого или коричневого цвета. Внешняя поверхность капсул гладкая либо шероховатая зернистая, точечная или перфорированная, нередко несущая выросты и шипы. Акритархи встречаются отдельными экземплярами, но могут образовывать и скопления. На одном из полюсов оболочки обычно имеется отверстие или рубец округлой или щелевидной формы. Систематическое положение акритарх спорное. Одни исследователи считают акритарх единой, другие — сборной группой. Большинство исследователей, изучающих акритарх, относят их к одноклеточным водорослям, ведущим планктонный образ жизни. Но есть точка зрения, что акритархи представляют собой споры и цисты водорослей или споры высших наземных растений из группы мхов или риниофитов. Некоторые исследователи рассматривают акритарх как яйца различных животных.

Протерозой — плейстоцен; распространены почти повсеместно, имеют большое стратиграфическое значение для отложений венда и кембрия.

Хитинозоа. Chitinozoa

(греч. *chitin*, от *chiton* — покров; *зоа* — животные)

Хитинозоа представлены капсулами размером от 30—40 до 500 мкм, преимущественно 100 мкм. Состав капсул по внешнему виду напоминает хитин (откуда и произошло название группы), однако химический анализ показывает, что он существенно отличается от хитина. Капсулы имеют разнообразную форму, обычно напоминающую колбочки и бутылочки (рис. 261). Внешняя поверхность капсул гладкая или несет различные выросты. На суженном конце капсул находится крупное отверстие — устье, а на противоположном конце — маленькое отвер-

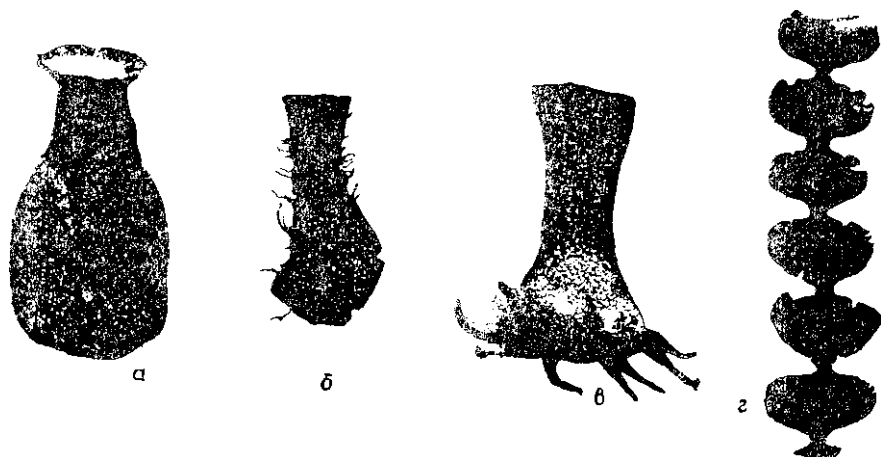


Рис. 261. Хитинозоа (С₂р, О—D)

а—в — одиночные формы: а — *Lagenochitina estonica* Eis. (O_{1a}), б — *Angochitina* sp. (D_{2gv}), в — *Ancyrochitina* sp. (S_{2p}); г — колониальная форма — *Margochitina margaritana catenaria* Obut (D₁) (Обут, 1973)

стие (пора), обычно полузамкнутое или замкнутое. Устье нередко закрыто крышечкой. Оно открывается в трубку, ведущую в полость. Эта полость отделена от внешней стенки пространством, заполненным различными скелетными образованиями. Капсулы хитинозоа встречаются изолированно друг от друга (одиночные представители?), а также образуют скопления различной формы (колониальные представители?).

При классификации хитинозоа учитывают форму и контур поперечного и продольного сечений, скульптуру внешней поверхности, внутреннее строение и т. д.

Систематическое положение и ранг группы хитинозоа неизвестны, начиная даже с принадлежности к царству. Из ископаемых форм к ним ближе всего акритархи. Существуют следующие точки зрения на положение хитинозоа в системе органического мира:

- растения одноклеточные, сходные с водорослями — динофлагеллятами;
- животные одноклеточные, сходные с ресничными инфузориями — тинтиннидами;
- животные одноклеточные, принадлежащие к вымершим фораминиферам;

- животные многоклеточные, принадлежащие к кишечнополостным гидроидам;
- животные многоклеточные, представляющие собой капсулы яиц или экскрементов червей и моллюсков-гастропод;
- хитинозоа принадлежат к неизвестному вымершему типу или классу.

Р. Козловский считал, что хитинозоа представляют собой часть организма, а не скелет целого организма. Большинство исследователей считают хитинозоа кладками яиц. Массовые находки хитинозоа приурочены к платформенным областям. Интерпретация образа жизни хитинозоа зависит от точки зрения о систематическом положении этой группы. Одни считают их бентосными организмами, другие относят к планктону или псевдопланктону.

Поздний кембрий?, ордовик — девон. Хитинозоа имеют большое значение для биостратиграфии.

Афросальпингидеи. *Aphrosalpingidea*

(греч. *aphros* — пена; *salpinx* — трубка)

Кубок двустенный конический или узкокониический с каблучком прирастания (рис. 262). Стенки кубка необособленные. Интерваллюм заполнен трубчатыми практически непористыми камерами — локулями,

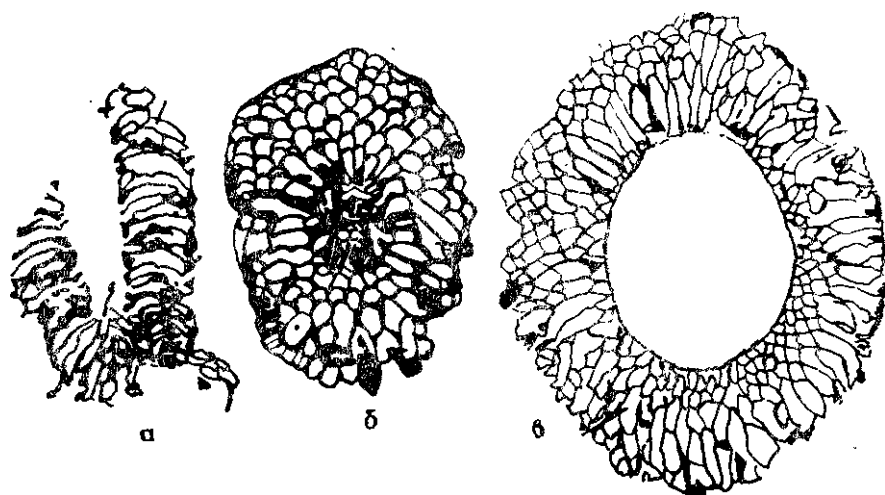


Рис. 262. Афросальпингидеи (S_2)

а—в — *Aphrosalpinx* (S_2): а — продольное сечение в начальной части кубка, б, в — поперечные сечения начальной (б) и конечной (в) частей кубка. Увел.

образованными в результате пересечения горизонтальных и вертикальных элементов. На поперечном разрезе они создают многоугольно-сетчатый рисунок, наиболее четкий на ранних стадиях развития. В центральной полости обычно имеются дополнительные скелетные образования, представленные изогнутыми трубчатыми элементами. Формы колониальные или одиночные.

Систематическое положение и ранг афросальпингидей неясны. И. Т. Журавлева и Е. И. Мягкова (1981) рассматривают их как тип в

царстве Archeata вместе с рецептакулитами, археоциатами и другими морфологически подобными группами. Некоторые относят афросальпингидей к водорослям. Поздний силур.

Рецептакулиты. Receptaculita

(лат. *receptaculum* — вместилище, хранилище)

От рецептакулит в ископаемом состоянии сохраняются округлые, конические и грушевидные образования размером до 10—12 см в высоту и 7 см в поперечнике (рис. 263). Они покрыты с внешней стороны спирально расположенными известковыми пластинами — чешуями, от-

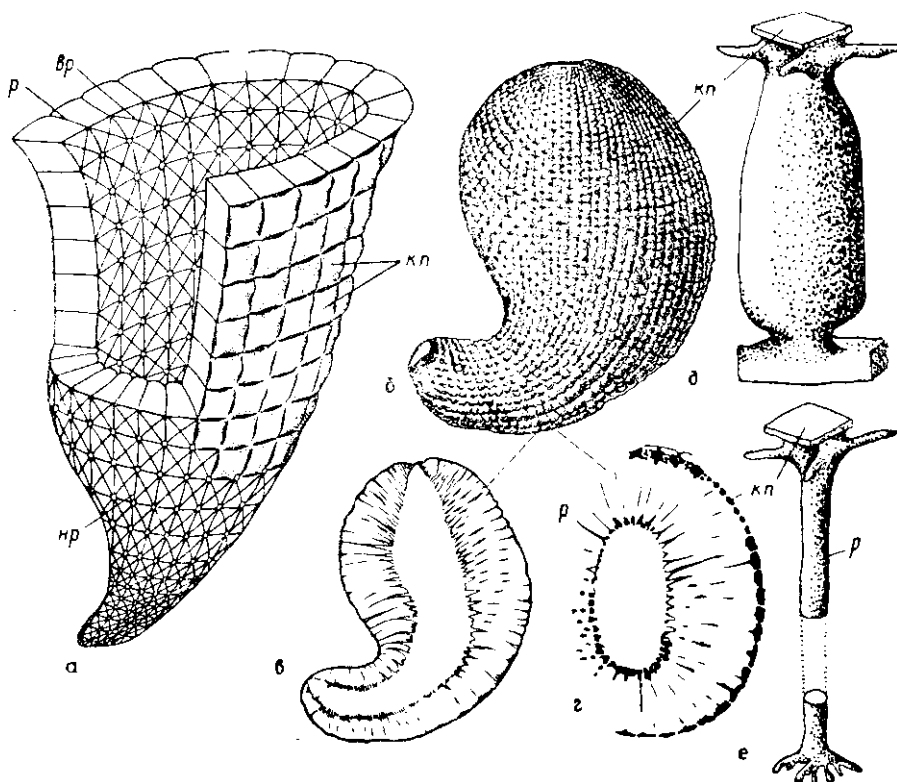


Рис. 263. Рецептакулиты (O₂—P)

а — схема строения скелета рецептакулитов; б—г — Ischadites (O₂); д, е — строение дипентактины, вр — внутренняя решетка, кп — кроющие пластины, нр — наружная решетка, р — радиаль (д, е — Проблематики фанерозоя, 1981)

чего их называют *чешуеносцы* (Squamiferida). Пластины имеют различную форму: прямоугольную, квадратную, ромбическую или шестиугольную. На внутренней стороне каждой из пластинок находится перекладина из четырех перпендикулярно срастающихся игловидных лучей, от центра которой отходит пятый «луч» — радиаль, заканчивающийся четырехлучевой перекладиной, образующей внутреннюю стенку. Описанная конструкция в целом напоминает сдвоенную пятилучевую спикуну, за что это образование названо *дипентактина* (греч. dis — дважды; pente — пять; aktis — луч). Возможно, на границах пластинок находились поры, открывавшиеся в различные полости. Внутрен-

няя стенка ограничивала центральную полость, на вершине которой находилось отверстие.

Известно около 100 видов. Систематическое положение и ранг рецептакулит дискусионны. Первоначально они были описаны как шишки хвойных растений. В настоящее время обсуждают три варианта: 1) животные, самостоятельный класс типа Spongiata, так как имеется «спикула» — дипентактина; 2) самостоятельный класс и тип царства Archeata; 3) растения (водоросли).

Рецептакулиты относятся к прикрепленному, реже свободно лежащему бентосу мелководья; по способу питания, вероятно, фильтраторы. Рецептакулиты нередко участвовали в образовании органогенных построек. В ордовике Эстонии известны рецептакулитовые известняки. Рецептакулиты не имеют геологического значения, а интересны как палеобиологический объект одного из направлений эволюции. Средний ордовик — пермь.

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ.

ZOA

НЕОПРЕДЕЛЕННЫЙ ТИП.

INCERTAE PHYLUM

Конодонтоносители, или Конодонты.

Conodontophorida, или Conodonta

(лат. *conus* — конус; греч. *odus*, род. п. *odontos* — зуб)

Конодонты представлены микроскопическими зубовидными образованиями; размером в доли миллиметра, редко до 3 мм. Скелет конодонтов состоит из фосфорнокислой извести янтарного цвета. Различают две группы конодонтов: простые и сложные.

Простые конодонты имеют форму различно изогнутого конуса (рис. 264). Среди сложных конодонтов выделяют три разновидности: листовидные, стержневидные и платформенные. Листовидные конодонты состоят из узкой пластины, несущей один крупный конус, за которым идут мелкие и различно зазубренные образования. Стержневидные конодонты представлены узкой, обычно изогнутой пластиной, усаженной коническими зубцами, симметрично расположенными относительно срединного более крупного зубца. Платформенные конодонты имеют широкое уплощенное основание, на котором находятся многочисленные зубцы, ребра, бугорки.

У конодонтов различают нижнюю сторону (основание), верхнюю сторону с различными зубовидными выростами, боковую, переднюю и заднюю части. При классификации конодонтов кроме вышеперечисленных признаков используют следующие особенности строения: общую форму, контур поперечного сечения, форму главного зубца, наличие стержней и отростков, наличие и строение полости основания, структуру и т. д.

Видимо, конодонты располагались в теле животного билатерально симметрично, образуя конодонтовый аппарат определенного функционального назначения. Большинство исследователей считают, что конодонты являлись зубами рыбообразных животных, от которых, кроме этих остатков, ничего не сохранилось. Некоторые авторы рассматривают конодонты в качестве элементов спинной скульптуры вымерших животных. Есть точка зрения, что конодонты представляют собой зубной аппарат червей или гастропод. Таким образом, систематическое

положение и функциональное назначение конодентов являются предметом дискуссии уже более 100 лет, начиная с года их установления (Pander, 1856).

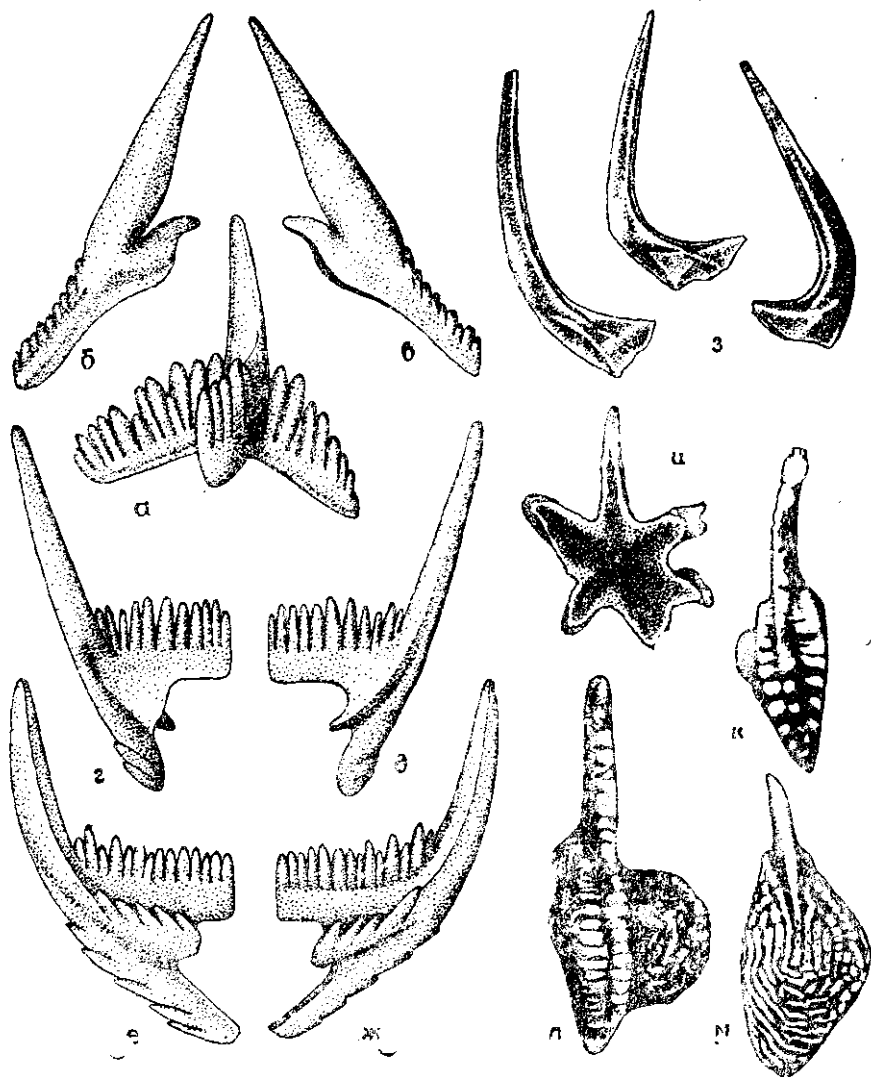


Рис. 264. Коноденты (C₂—T)

а—ж — конодонтовый аппарат, состоящий из семи элементов, двух (б, в) листовидных и пяти (а, г—ж) стержневидных (род *Prioniodus*, O₁₋₂); з — простые конические конодонтовые элементы (род *Protopanderodus*, O); и—м — платформенные конодонтовые элементы (и — род *Kockelella*, S; к — род *Neognathodus*, C₂; л — род *Gnathodus*, C₁; м — род *Polylophodonta*, D₃). н — с нижней стороны, к—м — с верхней стороны (*Treat. Invert. Paleont., Part W, 1981*)

Образ жизни конодонтоносителей нектонный или подвижный придонный. Средний кембрий — триас. Коноденты используют в биостратиграфии как зональные формы.

Вольбортеллиды. Volborthellida

Вольбортеллиды представлены исключительно ядрами, напоминающими ядра головоногих моллюсков с прямой раковиной (рис. 265). Прямые или слабо согнутые ядра имеют коническую форму; размеры их

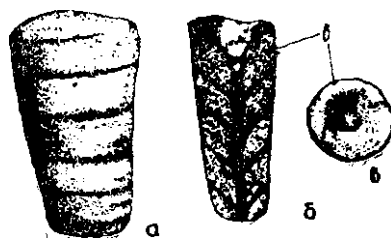


Рис. 265. Вольбортеллиды ($\mathcal{C}_{1-2}$).
а—в — Volborthella ($\mathcal{C}_{1-2}$): а — внешний вид
сбоку, б — продольный разрез, в — вид со сто-
роны перегородки. Увел. а — воронковидные пе-
регородки

составляют 2—3 мм, редко достигают 10 мм. Поперечное сечение круг-
лое, на поздних стадиях — эллиптическое. На продольном срезе наблю-
даются очень тонкие линии (несколько микрометров), напоминающие
воронковидные перегородки, делящие ядро на ряд члеников. В центре
проходит осевой канал, около которого эти линии прерываются. Воль-
бортеллид обычно относят к моллюскам или к фораминиферам, чер-
вям, реже выделяют в самостоятельный тип. Ранний — средний кембрий.

Стенотекоиды. Stenothecoida

Стенотекоиды представлены известковыми раковинами, состоящими из
двух неравных створок, гладких или со скульптурой (рис. 266). От ма-
кушки вдоль середины раковины обычно идет полоса, как правило,
уплощенная или широкая («киль»). На внутренних ядрах наблюдаются
продольные и поперечные валики, округлые отпечатки (до восьми пар,

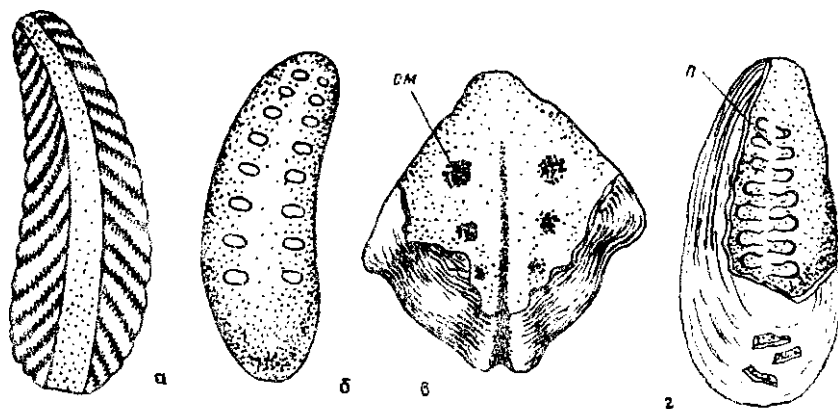


Рис. 266. Стенотекоиды ($\mathcal{C}_{1-2}$).
а—г — раковины и внутренние ядра. ом — отпечатки мускулов, п — отпечатки ки-
шечника (Розов, 1984)

мускулы?) и несколько пар петлеобразных отпечатков (петли кишеч-
ника?). Систематическое положение дискуссионно начиная с типа. Рас-
сматривают следующие варианты: моллюски (моноплакофоры, крыло-
ногие гастроподы, боконорвные, двустворчатые, новый класс), брахио-
поды, членистоногие (ракообразные). Ранний — средний кембрий.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА ЭОНОВ И ПЕРИОДОВ

Развитие органического мира в сочетании с тектоническими факторами развития Земли (трансгрессии — регрессии, соотношение суши — моря и т. д.) послужило основой для выделения отрезков времени, образующих единую геохронологическую шкалу, состоящую из эонов, периодов, эпох, веков, хронов (см. табл. 6). Каждое из этих подразделений имеет свой набор ископаемых организмов, позволяющий отличать один временный отрезок от другого. В то же время можно выделить, с одной стороны, определенные этапы развития органического мира, а с другой стороны — рубежи появления и исчезновения различных групп, важных с биологической точки зрения, которые часто не совпадают по масштабам с границами геохронологических подразделений (см. форзац 1). Например, появление высших растений и освоение ими суши — важный рубеж в развитии биосферы в целом. Тем не менее этот рубеж в геохронологической шкале соответствует границе веков внутри силурийского периода. Если говорить об этапах, т. е. о стадиях развития органического мира, то здесь имеются несовпадения с подразделениями геохронологической шкалы. Так, этап развития аммонитов (D—K) охватывает поздний палеозой и мезозой, т. е. не совпадает с объемами эр. И таких примеров можно привести много. Одним из способов ликвидации такого противоречия является изменение границ геохронологических подразделений, как это сделано, например, для палеогенового периода кайнозойской эры, куда включен датский век. Учитывая вышесказанное, описание органического мира эонов и периодов правильнее называть характеристикой, а не этапами развития.

Характеристика органического мира геохронологических отрезков времени складывается из трех аспектов его развития. Соответственно выделяются следующие три группы организмов: транзитные, впервые появляющиеся, вымирающие и характерные, испытывающие биологический прогресс, т. е. расцвет, и обычно существующие только в данное время. Следует также отметить, что появление наземной фауны и флоры связано с определенным уровнем морфофизиологической организации, а не с подходящими условиями обитания. Последние в виде переходных зон вода — суша (литораль, лагуны, дельты рек и т. д.) существовали уже в археозое, как только появились литосфера и гидросфера. В то же время, например, первые наземные беспозвоночные

появились сначала в кембрии (черви и многоножки), затем в силуре (скорпионы), потом в девоне (пауки, клещи, насекомые) и, наконец, в карбоне (легочные гастроподы).

Характеристика органического мира эонов и периодов дана на уровне царств, типов, классов, подклассов, а в ряде случаев и на уровне надотрядов и отрядов, если они имеют существенную роль для данного времени, как, например, отряды фораминифер, аммонидей, брахиопод, мшанок, млекопитающих и некоторых растений.

АРХЕОЗОЙСКИЙ ЭОН

Продолжительность археозоя свыше 2000 млн лет. В археозое возникла жизнь и появились первые прокариотные организмы, представленные бактериями и цианобионтами. Вероятно, бактерии уже в археозое существовали как в водной среде, так и в наземных условиях. Продукты жизнедеятельности бактерий известны в виде различных неорганических и органических соединений (железорудные формации, фосфориты, графит и т. д.). Продукты жизнедеятельности цианобионтов сохранились в виде известковых образований, строматолитов и онколитов. В археозое произошло становление литосферы, гидросферы, биосферы и атмосферы. Количество кислорода в атмосфере в конце археозоя принципиально не отличалось от его содержания в настоящее время; раньше преобладала противоположная точка зрения.

ПРОТЕРОЗОЙСКИЙ ЭОН

Продолжительность протерозоя около 1800 млн лет. Он подразделен на ранний, средний и поздний протерозой. В составе последнего выделяют рифей (1000 млн лет) и венд (80 млн лет). В протерозое появились первые эукариотные организмы, представленные грибами, растениями (водоросли) и животными преимущественно одноклеточного строения (см. форзац 1). Возможно, в это время бактерии и грибы существовали не только в водных, но и в наземных условиях. В течение протерозоя, особенно начиная с рифея, возросло разнообразие и число прокариотных организмов, бактерий и цианобионтов. Продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов те же, что и в археозое, но представлены они более мощными толщами и имеют глобальное распространение, особенно в рифее и венде, что свидетельствует об их расцвете в это время. Среди них строматолиты были первыми рифостроящими организмами.

ВЕНДСКИЙ ПЕРИОД

Продолжительность венда около 80 млн лет. В венде разнообразие цианобионтов, растений и животных резко возросло по сравнению с предшествующим временем. Среди цианобионтов наблюдался расцвет строматолитов, онколитов. Растения вендского периода были представлены одно- и многоклеточными низшими растениями, видимо принадлежавшими отделу зеленых водорослей. В венде также обнаружены группы неясного систематического положения, особенно многочисленны акри-тархи. Вендские животные не имели минерального скелета. У единич-

ных групп обнаружены органические капсулы и трубочки. Среди вендских животных встречены губки (?), отпечатки и ядра киждарий (полипы и медузы), плоских и кольчатых червей, членистоногих, иглокожих (?), хитиновые трубочки кольчатых червей (сабеллитид), а также многочисленные следы ползания, проедания грунта, норки. Специфика вендской биоты заключалась в широком развитии мягкотелых животных, не имеющих скелета: медузоидов и колониальных организмов, внешне сходных с восьмилучевыми кораллами, а также метамерных животных, принадлежащих кольчатым червям, членистоногим и группам, обладающим переходными признаками между ними (см. форзац 3).

ФАНЕРОЗОЙСКИЙ ЭОН

Продолжительность фанерозоя около 570 млн лет. Фанерозой представлен тремя эрами: палеозойской, мезозойской и кайнозойской. Начало фанерозойского эона характеризовалось массовым появлением скелетной фауны, представленной почти всеми типами животных и растений (см. форзацы 2—4).

ПАЛЕОЗОЙСКАЯ ЭРА

Продолжительность палеозоя около 340 млн лет. Начало палеозоя совпадало с кембрийским периодом. Среди растений только в палеозое существовали риниофиты (первые наземные растения), подавляющее число плауновидных и хвощевидных, а также прогимноспермиды. Только в палеозое встречены такие животные, как фузулиниды (фораминиферы), археоциаты, кораллы — табулятоидеи, гелиолитоидеи и четырехлучевые, большинство головоногих с прямой раковиной, хиолиты, тентакулиты, трилобиты, большинство отрядов мшанок и замковых брахиопод, многие классы иглокожих, а также граптолиты и большинство рыбообразных бесчелюстных позвоночных (телодонты, разнощитковые, костнопанцирные, беспанцирные), из челюстных позвоночных — древнейшие рыбы (акантоды и пластинокожные).

КЕМБРИЙСКИЙ ПЕРИОД

Продолжительность кембрия около 85 млн лет. В кембрии наблюдается массовое появление животных, обладающих минеральными секретируемыми скелетами — известковыми, кремневыми, фосфатными, что резко отличает кембрийскую биоту от вендской. Органические остатки в кембрии более разнообразны, чем в венде. Начиная с кембрия встречаются агглютинированные скелеты фораминифер. В течение кембрия появились почти все типы животных, существующие в настоящее время, в том числе и хордовые. От последних в прибрежно-морских отложениях сохранились фрагменты кожного покрова, принадлежащие разнощитковому бесчелюстному. Только в кембрии существовали археоциаты. Вместе с ними встречались гидроконозоа, трилобиты, мелкие гастроподы, хиолиты, беззамковые брахиоподы, иглокожие, цианобактерии и некоторые водоросли, а также группы неясного систематического положения, особенно акритархи. В среднем кембрии появились первые граптолиты (стереостолонаты) и конодонты. Археоциаты были первыми

рифостроящими животными, сменившими докембрийских рифостроящих цианобионтов — строматолитов. С кембрия следы жизнедеятельности животных становятся сложнее и разнообразнее, что указывает на усложнение и специализацию поведенческих реакций. Возрастают разнообразие и количество зеленых и багряных водорослей.

Подавляющее большинство кембрийской биоты обитало в морских и прибрежно-морских бассейнах. В это время появились первые наземные беспозвоночные животные (черви и многоножки), вместе с ними в наземных толщах пород продолжали существовать бактерии и грибы.

ОРДОВИКСКИЙ ПЕРИОД

Продолжительность ордовика около 65 млн лет. В течение ордовика появляются разнообразные простые агглютинированные фораминиферы, а также такие крупные подразделения животных, как строматопораты, хететоидеи, табулятоидеи (кроме аулопорид, возникших еще в кембрии), гелиолитоидеи, четырехлучевые кораллы, мечехвосты, эвриптероидеи, многие моллюски, в том числе большинство отрядов двустворок (рядозубые, расщепленнозубые, связкозубые, беззубые), мшанки, многие замковые брахиоподы (строфомениды, ринхонеллиды, атирииды, атрипиды, спирифериды) и разнообразные иглокожие (морские пузыри, морские лилии, морские ежи, морские звезды, офиуры и др.), настоящие граптолиты и хордовые (телодонты и разнощитковые бесчелюстные). Растения по-прежнему представлены водорослями.

В течение ордовика продолжался расцвет многочленистых трилобитов, в то время как малочленистые трилобиты были редки и к концу периода вымерли. Для ордовика, особенно для среднего-позднего, характерны строматопораты с пузыревидными ламинами, примитивные табулятоидеи, головоногие (ортоцератоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи) с прямыми наружными раковинами длиной до 3—9 м, беззамковые и многие замковые (ортиды, пентамериды, строфомениды, атрипиды) брахиоподы, мшанки, морские пузыри, разнообразные граптолиты. Из групп неясного систематического положения уже были широко распространены рецептакулиты и конодонты, последние преимущественно простой конусовидной формы. К концу ордовика рифостроящими организмами становятся строматопораты, табулятоидеи, гелиолитоидеи и рецептакулиты, экологически сменившие докембрийских цианобионтов и раннекембрийских археоциат.

СИЛУРИЙСКИЙ ПЕРИОД

Продолжительность силура около 30 млн лет. В силуре появились фораминиферы (аммодисциды, атаксофрагмиды, лагениды), известковые губки, двустворчатые моллюски отряда разнозубых, тентакулиты, морские бутоны, однорядные граптолиты. В конце силура впервые начали встречаться челюстные хордовые, представленные настоящими рыбами (акантоды, пластинокожие). Также в конце силура возникли первые высшие растения — риниофиты, особенно многочисленные в приливно-отливной зоне и на суше вдоль побережья (рис. 267). В это время появились и новые сухопутные членистоногие — скорпионы. Расцвет в силуре испытывали строматопораты, табулятоидеи, гелиолитоидеи, че-

тырехлучевые кораллы, головоногие с прямыми наружными раковинами (ортоцератоидеи и актиноцератоидеи), древние остракоды, эвриптероидеи, мшанки, разнообразные замковые брахиоподы (особенно пентамериды и атрипиды), мшанки — трепостомиды, морские лилии, однорядные граптолиты, из позвоночных — все подклассы ископаемых бес-

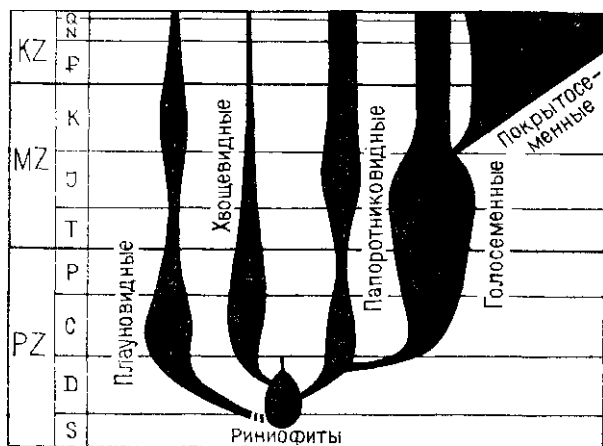


Рис. 267. Схема геохронологического распространения высших растений и их взаимоотношения

челюстных, а из высших растений — риниофиты и, по-видимому, плауновидные в конце силура. Рифообразующими были те же организмы, что и в ордовике. В наземных условиях существовали членистоногие — многоножки и скорпионы, из растений — риниофиты.

ДЕВОНСКИЙ ПЕРИОД

Продолжительность девона около 50 млн лет. В течение девона появились фораминиферы (текстулярииды, эндотириды), насекомые, головоногие со спирально свернутой наружной раковиной (наутилоидеи и аммоноидеи) и головоногие с внутренней раковиной (колеоидеи — белемниты), а также головоногие с прямой наружной раковиной (бактриотоидеи), давшие начало аммоноидеям и белемнитам, среди замковых брахиопод возникают продуктиды и теребратулиды. Среди позвоночных появились хрящевые и разнообразные костные рыбы (лучеперые, кистеперые и двоякодышащие) и первые земноводные (стегоцефалы). Из высших растений впервые в девоне начали встречаться хвощевидные, папоротниковидные, достоверные плауновидные и голосеменные (семенные папоротники).

В течение девона вымерли кораллы (гелиолитоидеи), tentaкулиты, замковые брахиоподы (атрипиды и пентамериды), иглокожие (карпоидеи, морские пузыри и другие классы), однорядные граптолиты, все бесчелюстные, кроме круглоротых, а из челюстных — пластинокожие рыбы, высшие растения — риниофиты.

В девоне из животных испытывали расцвет фораминиферы с агглютинированной раковиной (астроризиды, аммодисциды) и фораминиферы с секреторными известковыми раковинами с примесью агглютинированных частиц (эндотириды), строматопораты, конуляты, кораллы — табулятоидеи и четырехлучевые, головоногие моллюски — актиноцератоидеи и аммоноидеи — гоннатиты и климениды, tentaкулиты,

членистоногие — остракоды и эвриптероиды, разнообразные брахиоподы, особенно спирифериды и атрипиды, мшанки — криптостомиды, морские лилии. Из позвоночных в течение девона были распространены большинство бесчелюстных и все классы рыб (пластинокожные, акантоды, костные и хрящевые). В позднем девоне появились земноводные. Для девона характерны многочисленные и разнообразные конодонты. Среди низших растений преобладали харовые водоросли, а среди высших растений — риниофиты, плауновидные, некоторые хвощевидные и папоротниковидные. Только в девоне из беспозвоночных животных существовали аммоноидеи — климениды, из рыб — пластинокожные, а из высших растений — протолепидодендроны из плауновидных и гиевиевые из хвощевидных.

В морских бассейнах рифостроящими организмами были багряные водоросли, а из животных, как в ордовике и силуре, строматопораты и кораллы — табулятоиды и четырехлучевые.

Наземные условия в девоне среди беспозвоночных продолжали осваивать членистоногие. Вместе с многоножками и скорпионами, появившимися на суше еще в кембрии и в силуре, начинают встречаться пауки, клещи и насекомые. Из позвоночных в девоне наземные условия освоили первые земноводные — стегоцефалы, в аналогичной обстановке частично могли существовать, по-видимому, кистеперые и двоякодышащие рыбы. Наземная флора в девоне начинает испытывать первый расцвет, что проявлялось в разнообразии систематического состава и освоении различных экологических обстановок. Но фитогеографическая дифференциация на области еще отсутствовала.

КАМЕННОУГОЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Каменноугольный период, или карбон, имел продолжительность около 70 млн лет. В течение карбона появились среди беспозвоночных животных новые отряды фораминифер (миллиолиты и фузулиниды), переднежаберные и легочные гастроподы, среди позвоночных — рептилии, т. е. пресмыкающиеся (котилозавры и звероподобные), среди высших растений — хвойные, кордаитовые, глоссоптериевые и цикадовые, принадлежащие голосеменным. В течение карбона вымирание наблюдалось только среди некоторых беспозвоночных животных: исчезли некоторые головоногие с прямыми и полусогнутыми наружными раковинами (онкоцератониды, актиноцератониды и др.), иглокожие (текониды) и граптолиты (стереостолонаты). В целом карбон характеризовался процветанием многих групп организмов, таких, как фораминиферы — эндотириды и фузулиниды, кораллы — табулятоиды, хететоиды и четырехлучевые, среди моллюсков — гастроподы, двустворки, а также наutilus со спиральной раковиной, аммоноиды — гониатиты, мшанки — криптостомиды, замковые брахиоподы — продуктыды и спирифериды, морские бутоны, морские лилии и древние морские ежи, разнообразные рыбы, конодонты, а также испытывают расцвет земноводные — стегоцефалы и многочисленные высшие растения.

В морях рифостроящими организмами были хететоиды, табулятоиды, мшанки — криптостомиды и водоросли, выделяющие известь.

Органический мир суши в каменноугольный период был разнообразным и многочисленным, особенно среди скорпионов, пауков, насекомых, растений и земноводных, обладавших нередко гигантизмом, свойственным также и морской фауне, например, фузулинидам, кораллам, брахиоподам и т. д. Многие наземные растения карбона были

представлены не только травянистыми и кустарниковыми формами, но и деревьями, среди которых встречались гиганты высотой около 30 м. Карбон является первым периодом глобального накопления огромных масс погибших растений, давших начало угольным толщам, отчего и возникло русское название этого периода — «каменноугольный». В течение карбона происходила дифференциация растительности, и к концу карбона возникли четыре фитогеографические области (Еврамерийская, Катазиатская, Ангарская и Гондванская).

ПЕРМСКИЙ ПЕРИОД

Продолжительность перми около 40 млн лет. В течение перми в морских бассейнах появились аммоноидеи с цератитовой линией (цератиты, некоторые агониатиты и гониатиты), на суше получают развитие анапсидные и синапсидные рептилии, разнообразные по образу жизни, и чешуйчатые ящеры, из растений — хвощевидные и беннеттитовые из голосеменных. Для пермского периода характерно вымирание многих групп организмов, продолжавшееся какое-то время и в начале мезозойской эры в триасовом периоде. В течение перми вымерли фораминиферы — фузулиниды, кораллы — табулятоидеи и четырехлучевые, членистоногие — трилобиты и эвриптероидеи, головоногие моллюски — гониатиты, а также хиолиты, замковые брахиоподы — ортиды, строфомениды и продуктиды, мшанки — цистопориды, рабдомезониды, криптостомиды, морские бутоны и большинство морских лилий, из позвоночных — рыбы — акантоды, древние лучеперые, кистеперые, двоякодышащие и некоторые хрящевые, а также некоторые земноводные, среди растений — папоротники и начинают вымирать плауновидные (лепидодендровые), хвощевидные (каламиты) и ряд голосеменных (кордаиты и др.).

Для морских бассейнов перми характерны фораминиферы, табулятоидеи и четырехлучевые кораллы, аммоноидеи (агониатиты, гониатиты и цератиты), замковые брахиоподы (продуктиды и спирифериды), мшанки (криптостомиды), морские бутоны и морские лилии, некоторые акуловые, а для суши — насекомые, из земноводных — стегоцефалы и разнообразные древнейшие рептилии (котилозавры и звероподобные). Из растений в перми наибольшего расцвета достигают голосеменные (см. рис. 267). Рифообразующими организмами в перми были мшанки, кораллы, криноидеи, губковые, сфинктозоа, цианобионты и водоросли. В перми на суше наблюдалась аридизация, появились хвойные, но фитогеографические области карбона какое-то время сохранялись. В конце перми началась перестройка растительного мира.

МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА

Продолжительность мезозойской эры около 185 млн лет. За начало мезозоя принята граница между пермским и триасовым периодами, а за конец — граница между меловым (K_2m) и палеогеновым ($P(p)$ периодами. Только в мезозое существовали такие двустворки, как рудисты (отряд толстозубые), а среди головоногих — аммоноидеи с аммонитовой лопастной линией (отряды филлоцератиды, литоцератиды и аммонитиды). Для мезозоя характерен новый расцвет большинства групп, появившихся еще в палеозое: фораминифер, головоногих моллюсков (аммоноидеи и белемниты), рептилий и наземных растений (па-

поротниковидных и голосеменных). Рифообразующими организмами являлись губковые, строматопораты (сферактиноидеи), шестилучевые кораллы, мшанки и водоросли (зеленые и красные). Итенсивное углеобразование в мезозое приурочено к юрскому периоду.

ТРИАСОВЫЙ ПЕРИОД

Продолжительность триаса около 35 млн лет. В триасе впервые появились шестилучевые кораллы, аммоноидеи с аммонитовой лопастной линией, новые правильные морские ежи, из позвоночных — костистые лучеперые рыбы, бесхвостые амфибии, рептилии в составе завроптеригий, лепидозавров, ихтиоптеригий, архозавров (текодонты, ящеротазовые динозавры, крокодилы) и первые млекопитающие. Среди наземных растений возникают новые группы голосеменных папоротниковидных. В течение триаса вымерли конуляты, головоногие с прямой раковиной, аммоноидеи с гониатитовой и цератитовой лопастными линиями, мшанки из отряда трепостаид, брахиоподы из отряда строфоменид, конодонты, большинство групп земноводных и звероподобные рептилии, из наземных растений — лепидодендровые, плауновидные, многие членистостебельные и ряд папоротниковидных (кордаитовые, глоссоптериевые, семенные папоротники). Таким образом, триасовый период имеет переходный характер, его специфика заключается в сочетании вымирающих (палеозойские реликты) и впервые появляющихся (мезокайнозойские группы) организмов.

Рифообразующими организмами триаса являлись губковые, строматопораты (сферактиноидеи), и зеленые (сифоновые) водоросли. В начале триаса фитогеографическая дифференциация сглаживается. В среднем триасе происходит перестройка: палеофитная флора сменяется мезофитной. Вместо прежних областей возникают новые: Австральская (Австралийская), Евро-Синийская и Сибирско-Канадская.

ЮРСКИЙ ПЕРИОД

Продолжительность юры около 70 млн лет. Начиная с юры фауна и флора приобрели типичный мезозойский характер. В юре впервые появились и начали испытывать расцвет многие группы организмов, такие, как роталиды, глобигериниды, булиминиды из фораминифер, рудисты из двустворчатых моллюсков, разнообразные аммонитиды из головоногих, хейлостомиды из мшанок, неправильные морские ежи, ящерницы, птицетазовые динозавры, крылатые ящеры, ящерохвостые птицы, диатомовые и динофитовые водоросли. В юре наблюдался расцвет ряда групп, появившихся в палеозое и начале мезозоя (нодозариниды, шестилучевые кораллы, наутилоидеи, аммоноидеи, белемниты, мшанки — циклостомиды, брахиоподы — ринхонеллиды и теребратулиды, ракообразные и насекомые, рептилии — ихтиоптеригии, динозавры, из наземных растений — папоротники, гинкговые, хвойные, кейтониевые, цикадовые, беннеттитовые). В течение юры вымерли немногие группы, в том числе брахиоподы — спирифериды, из земноводных — стегоцефалы, из птиц — ящерохвостые.

Рифообразующими организмами юры являлись известковые губки, шестилучевые кораллы, строматопораты — сферактиноидеи, хететонидеи, мшанки и водоросли (зеленые и красные)

Юрский период был этапом интенсивного углеобразования, по масштабу сравнимым с каменноугольным. Дифференциация растительности по сравнению с триасом усилилась.

МЕЛОВОЙ ПЕРИОД

Продолжительность мелового периода около 80 млн лет. Для этого периода характерны расцвет, а затем довольно быстрое вымирание многих групп организмов, в том числе таких, как двустворчатые моллюски — рудисты, гастроподы — неринеиды, подавляющее число рептилий (завроптеригии, ихтиоптеригии, динозавры, птерозавры), зубастые птицы, древние млекопитающие, из наземных растений — беннеттитовые. Резко сократились число и разнообразие многих групп беспозвоночных, позвоночных и растений, появившихся в палеозое и мезозое. Появление крупных новых групп наблюдалось среди фораминифер (нуммулитиды, гетерогелициды), птиц (новые птицы), млекопитающих (клясчатые, сумчатые, плацентарные). Особенно характерно появление первых цветковых (покрытосеменных) растений.

Рифообразующими были те же беспозвоночные и водоросли, что и в юре. Фитогеографическая зональность растений усилилась, появилось много новых флористических провинций. В то же время границы между фитогеографическими областями стали менее четкими.

КАЙНОЗОЙСКАЯ ЭРА

Кайнозойская эра начинается с датского века палеогенового периода и продолжается в настоящее время; уже прошло 65 млн лет. В кайнозое наблюдается расцвет многих групп, появившихся еще в мезозое и даже в палеозое. Особенно характерны для кайнозоя фораминиферы и радиолярии, губковые, кишечнополостные, двустворчатые и брюхоногие моллюски, ракообразные и насекомые, мшанки — хейлостомиды, морские ежи, звезды и офиуры, разнообразные костистые рыбы, новые птицы, плацентарные млекопитающие, в том числе приматы, из растений — покрытосеменные.

Рифообразующими организмами являются шестилучевые кораллы, мшанки и водоросли (зеленые и красные). Углеобразование наблюдается в палеогеновое и четвертичное время. Современные фитогеографические области заложились в неогеновое время.

ПАЛЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД

Продолжительность палеогена около 40 млн лет. В палеогене испытывают расцвет радиолярии, гигантские фораминиферы — нуммулитиды, кремневые губки, новые группы шестилучевых кораллов, двустворчатые и брюхоногие моллюски, морские ежи, древние млекопитающие, из растений — водоросли (диатомовые, кокколитофориды) и покрытосеменные. В течение палеогена вымирают такие палеозойско-мезозойские группы, как строматопораты и белемниты, сокращается разнообразие агглютинированных и секреторных фораминифер, брахиопод, а также голосеменных растений.

В палеогене происходило углеобразование, особенно вдоль побережья Тихого океана.

НЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД

Продолжительность неогена около 23 млн лет. Для неогена характерны те же группы организмов, что для палеогена и антропогена. В отличие от палеогена в неогеновом периоде резко сокращается число нуммулитид и возрастает значение планктонных фораминифер, продолжается расцвет покрытосеменных растений.

ЧЕТВЕРТИЧНЫЙ, ИЛИ АНТРОПОГЕНОВЫЙ, ПЕРИОД

Полная продолжительность антропогенового периода неясна; он длится уже около 1,6—2 млн лет. Самое примечательное для четвертичного времени — появление человека. Состав беспозвоночных, позвоночных и растений антропогена и неогена на уровне отрядов и подклассов совпадает.

С четвертичным временем связана еще одна эпоха углеобразования.

ЛИТЕРАТУРА

- Биологический энциклопедический словарь. М., 1986. 832 с.
- Бондаренко О. Б., Михайлова И. А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. 2-е изд. М., 1984. 537 с.
- Бондаренко О. Б., Михайлова И. А. Методическое пособие по изучению ископаемых беспозвоночных. М., 1986. 200 с.
- Брем А. Э. Жизнь животных. Т. 1 (Простейшие, губки, кишечнополостные, черви, моллюски, иглокожие). М., 1948. Т. 2 (Членистоногие). М., 1964.
- Вендская система: Историко-геологическое палеонтологическое обоснование. Т. 1. М., 1985. 230 с.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., 1969. 440 с.
- Давиташвили Л. Ш. Курс палеонтологии. М.; Л., 1949. 835 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора//Комментарий А. А. Яблокова, Б. М. Медникова. М., 1987. 383 с.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных/Под ред. Ю. И. Полянского. 7-е изд. М., 1981. 606 с.
- Долицкий А. В. Образование и перестройка тектонических структур. М., 1985. 224 с.
- Друщиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. М., 1974. 528 с.
- Друщиц В. В., Обручева О. П. Палеонтология. 2-е изд. М., 1971. 414 с.
- Друщиц В. В., Якубовская Т. А. Палеоботанический атлас. М., 1961. 178 с.
- Жизнь животных/Под ред. Л. А. Зенкевича. Т. 1. М., 1968. 579 с. Т. 2. М., 1969. 564 с.
- Журавлева И. Т., Мягкова Е. И. Низшие многоклеточные фанерозоя. М., 1987. 223 с.
- Ивахненко М. Ф., Корабельников В. А. Живое прошлое Земли. М., 1987. 255 с.
- Катастрофы в истории Земли. Новый униформизм. М., 1986. 471 с.
- Ковалевский В. О. Палеонтология лошадей. Сборник статей за 1873—1875 гг./Под ред. Л. Ш. Давиташвили. М., 1948. 352 с.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л., 1957. 650 с.
- Крылов И. Н. Древнейшие следы жизни на Земле//Природа. 1968. № 11. С. 41—54.
- Лапо А. В. Следы былых биосфер. М., 1987. 207 с.
- Лоуэнстам Х. Процессы и продукты биоминерализации и эволюция биоминерализации//Докл. XXVII Междунар. геол. конгр. Секция С.02. Т. 2. М., 1984. С. 51—56.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л., 1980. 284 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 3-е изд. Л., 1988.
- Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 404 с.

- Меннер В. В., Барсков И. С., Алексеев А. С. Биотические события и событийная стратиграфия//Вести. Моск. ун-та. Сер. геол. 1987. № 5. С. 49—55.
- Наумов Н. П., Карташев Н. Н. Зоология позвоночных. Ч. 1—2. М., 1979. 606 с.
- Немков Г. И. и др. Краткий курс палеонтологии. М., 1978. 246 с.
- Николов Т. Г. Долгий путь жизни. М., 1986. 168 с.
- Орлов Ю. А. В мире древних животных. 2-е изд. М., 1968. 210 с.
- Обручева О. П. Палеонтология позвоночных. М., 1987. 58 с.
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР/Гл. ред. Ю. А. Орлов. М., 1958—1964. Т. 1—15. 4520 с.
- Палеонтологический словарь/Под ред. Г. А. Безносовой и Ф. А. Журавлевой. М., 1965. 616 с.
- Палеонтология беспозвоночных/Под ред. Ю. А. Орлова. М., 1962. 464 с.
- Ромер А. Ш. Палеонтология позвоночных/Ред. Л. Ш. Давиташвили. М.; Л., 1939. 415 с.
- Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение/Под ред. В. В. Меннера и В. П. Макридина. Т. 1, 2. М., 1988. 925 с.
- Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации//250 лет АН СССР. Документы и материалы юбилейных торжеств. М., 1977. С. 423—444.
- Справочник по систематике ископаемых организмов. М., 1984. 225 с.
- Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.; Л., 1956. 488 с.
- Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира//Природа. 1973. № 2. С. 22—23.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977. 301 с.
- Фонин В. Д. Тениальные археоциаты Алтае-Саянской складчатой области. М., 1985. 144 с.
- Харленд У. Б. и др. Шкала геологического времени. М., 1985. 140 с.
- Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Ч. 1. Беспозвоночные. М., 1934. 1056 с.
- Янин Б. Т. Основы тафономии. М., 1983. 184 с.
- Be A. W. H., Anderson O. R. Gametogenesis in Planctonic Foraminifera//Science. 1976. Vol. 192, N. 4242. P. 890—892.
- Cooper P. Fossilized polyps in 430-Myr-old Favosites corals//Nature. 1985. Vol. 316, N 6024. P. 142—144.
- Meyen S. V. Fundamentals of Paleobotany. London; N. Y., 1987. 432 p.
- Moore R. C., Lalicker C. G., Fisher A. G. Invertebrate Fossils. N. Y.; Toronto; London, 1952. 766 p.
- Pokorný V. Grundzuge der Zoologischen//Micropaleontologie. 1958. Bd 1. 582 S.
- Thayer Ch. W., Steel-Petrovic H. M. Borrowing of the lingulid brachiopod Glottidia pyramidata: its ecologic and paleoecologic significance//Lethaia. 1975. Vol. 8, N 3. P. 209—221.
- Traité de Paléontologie/J. Piveteau. T. 1—3. Paris, 1952—1953.
- Treatise on Invertebrate Paleontology/R. Moore, C. Teichert//Geol. Soc. America and Kansas University Press, 1953—1981. Part C—W.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abietinaria variabilis** рис. 85
Acantharia 112, 114, 127, 129
Acanthoceras рис. 180
Acanthodei 323, 326
Acephala 225, 226
Achillea 106
Aconeceras рис. 170
Acrania 314, 315
Acritarchi 357
Acropora рис. 110
Actaeonella рис. 143
Actinastraea рис. 110
Actinoceras рис. 167
Actinoceratoidea 239, 241, 247, рис. 163, 167
Actinopoda 115
Actinopterygii 327, 329
Actinostroma 157, рис. 87
aff. (affinis) 39
Agnatha 316, 319
Agnostida 195
Agoniatites рис. 171
Agoniatitida 248, 252, 253, 260, рис. 171, 172
Ainiktozoon loganense 315, рис. 236
Ajacycyathida 141, 146, рис. 75
Ajacycyathus рис. 75
Aldanocyathus рис. 73
Aldanophyton 87
Allactaga 9
Allogromiida 115, 117
Allotheria 346, 348
Altaicyathus рис. 77
Alveolites 8
Amblysiphonella рис. 72
Ammodiscida 115, 117, 126, рис. 51
Ammodiscus рис. 51
Ammonia рис. 57
Ammonites deshayesi 39
Ammonitida 38, 248, 252, 258, рис. 179—181
Ammonitoceras рис. 181
Ammonoidea 38, 239, 241, 248, 251, 252, рис. 163, 169
Amoebina 115
Amphibia 330
Amphidonta 10, рис. 154
Amphilonche рис. 63
Amphioxus 315, рис. 236
Amphipora 157, рис. 88
Amplexus рис. 107
Ampullina 8, рис. 140
Anadara рис. 153
Anaspida 322, 323
Anatolepis 322, рис. 238
Ancyloceras рис. 181
Ancylus рис. 145
Ancyrochitina sp. рис. 261
Angiospermae 38, 80, 104
Angochitina sp. рис. 261
Angulungia рис. 72
Animalia 38, 112
Anisomyaria 232
Annelida 157, 187
Annularia рис. 40
Anthozoa 149, 150, 152, 162, 163, 165, 168
Antiarchi 324
Anura 332
Aphrosalpingidea 359
Aphrosalpinx рис. 262
Apoda 332
Aporrhais рис. 141
Arachnoidiscus рис. 29
Aracoscelsi 337, рис. 245
Arberia 100
Arberiales 99
Arca рис. 153
Archaeocidaris рис. 225
Archaeoconularia рис. 92
Archaeocyatha 130, 131, 140, 141
Archaeocyathida 143, 145, 146, рис. 78
Archaeocyathus 147, рис. 78
Archaeodiscina рис. 260
Archaeogastropoda 216, 217, рис. 139
Archaeolynthus рис. 74
Archaeopteris 96, рис. 41
Archaeopteryx 345, рис. 252
Archeata 140, 360, 361
Archimedes рис. 193
Archosauria 333, 339
Arctica рис. 158
Argonauticeras рис. 177
Arthrodira 324
Arthropoda 187, 189
Arthropoda 91
Articulata 275, 277, 281
Artiodactyla 352
Artisia 101
Asaphus рис. 123
Ascophora рис. 188
Asterocalamites рис. 40
Asteroides 304, рис. 212
Asterolepis 326, рис. 240
Asteroxylon рис. 35
Asterozoa 291, 297, 304
Astrorhiza 126, рис. 50
Astrorhizida 115, 117, 126, рис. 50
Astylospongia рис. 69
Ataxophragmiida 115, 118, 126, рис. 52
Athyridida 281, 288, 290, рис. 200, 206
Athyris 39, рис. 209
Atrypa рис. 207
Atrypida 281, 288, 290, рис. 200, 207
Aturia рис. 164
Aulacoceras рис. 184
Aulopora рис. 98
Auloporida 169, 171, рис. 98
Aves 330, 344
Avimimus 340, рис. 250
Axonolipa 313
Axonophora 313
Bacillariophyta 76, 77
Bacteria 66, 67
Bactrites рис. 168
Bactritoidea 239, 241, 247, рис. 163, 168
Baculites 9, рис. 173
Baiera 102, рис. 45

- Balanoglossus 310
 Batchatocyathus рпс. 76
 Batrachomorpha 330, 331
 Batrachosauria 330, 331
 Belemnitella рпс. 185
 Belemnitida 262, рпс. 163, 183—185
 Bellerophon рпс. 139
 Bennettitales 96, 97, 99, рпс. 43
 Benthosuchus 331
 Berthelinia рпс. 143
 Betula 36, 38, 106
 Betulaceae 38
 Betulales 38
 Beyrichia рпс. 128
 Bicyathus рпс. 78
 Bigenerina рпс. 52
 Bilateria 38, 57, 147, 149, 186
 Bivalvia 209, 211, 225, рпс. 133
 Blastoidea 297, 298, 301, рпс. 212, 214
 Bolboporites 304, рпс. 222
 Bolivina рпс. 60
 Bothriocidaritis рпс. 224
 Bothrophyllum рпс. 107
 Bovidae 353
 Brachiopoda 275
 Branchiata 189, 199
 Branchiopoda 199, 201
 Bryozoa 187, 267, 268
 Buchia 233, 239, рпс. 156
 Bulimina рпс. 60
 Buliminida 115, 123, 126, рпс. 60

 Cadoceras рпс. 179
 Calamitales 91—93
 Calamites 109, рпс. 40
 Calamostachys рпс. 40
 Calceola 8, рпс. 106
 Calcispongia 131, 135, 138, рпс. 70
 Callixylon 96
 Calocyclus рпс. 62
 Caninia рпс. 107
 Captorhinus рпс. 245
 Carcharodon рпс. 241
 Cardiaceae 38
 Cardiidae 38
 Cardioceras рпс. 179
 Cardium 37, 234, рпс. 158
 Carnovora 350
 Castanea 106
 Catenipora 8, рпс. 100
 Cephalopoda 38, 209, 211, 239, 243,
 рпс. 133, 163
 Ceratites рпс. 175
 Ceratitida 248, 252, 253, 260, рпс. 175
 Ceratoporella рпс. 71
 Cerithium рпс. 141
 Cervidae 353
 Cetacea 350
 cf. (conformis) 39
 Chaetetes 10, рпс. 97
 Chaetetoidea 166, 167, рпс. 97
 Chalicotheriidae 352
 Chara рпс. 32
 Charophyta 73, 80
 Chavsakia рпс. 106
 Cheilostomida 267, 269, 272—275, рпс. 194
 Cheilicerata 189, 204, рпс. 116, 130
 Chelonia 333, 336
 Chelyophorus 324, рпс. 239

 Chiroptera 349
 Chitinozoa 358
 «Chiton» рпс. 134
 Chlamys рпс. 155
 Chlorophyta 73, 79
 Chondrichthyes 323, 326
 Chonetida 281, 284, рпс. 204
 Chordata 275, 314
 Choristites 10
 Chrysophyta 73, 74
 Cidaris рпс. 225
 Cidaroida рпс. 225
 Ciliophora 112, 114
 Cirripedia 199, 201, 204
 class. nov. (classis novum) 39
 Classis 37
 Climacograptus рпс. 233
 Clionidae 135
 Clitambonites рпс. 201
 Clymatius 326
 Clymenia рпс. 174
 Clymeniida 248, 251, 252, 260, рпс. 174
 Clypeaster 9, рпс. 228
 Clypeasteroida рпс. 228
 Cnidaria 149, 157, 159, 167, 168
 Coccoseris рпс. 103
 Coelenterata 151
 Coelodonta 352, рпс. 256
 Coleoidea 239, 241, 243, 261, 262, рпс. 163
 Collyrites рпс. 229
 Conchidium рпс. 202
 Coniconchia 265
 Coniferales 96, 97, 103, рпс. 46
 Conodonta 361
 Conodontophorida 361
 Conularia рпс. 92
 Conulata 160, 161, рпс. 92
 Conulus рпс. 227
 Conus рпс. 142
 Convallaria 106
 Corallina рпс. 30
 Corallium рпс. 111
 Cordaitales 96, 97, 100, рпс. 44
 Cordaites рпс. 44
 Coscinocyathus рпс. 75
 Cotylosauria 333, 336
 Crania рпс. 199
 Craniida 278—280, рпс. 199
 Craticularia рпс. 68
 Crinoidea 297, 298, 301, рпс. 212, 214
 Crinozoa 291, 297, 298
 Crioceratites рпс. 181
 Crisia рпс. 189
 Crocodilia 339, 343
 Cromyocrinus рпс. 221
 Crossopterygii 327, 328
 Crossotheca рпс. 42
 Crustacea 199, рпс. 116
 Crustaceomorpha 189, 199, рпс. 116
 Cryptodonta 225, 230, 239, рпс. 152
 Cryptostomida 269, 272, рпс. 193
 Ctenophora 149, 185
 Ctenostomida 269, 275
 Cucullaea 8, рпс. 153
 Cupressocrinites рпс. 221
 Cyanobionta 66—68, 80
 Cyathocystis рпс. 223
 Cycadales 96, 97, рпс. 43
 Cycadeoidea рпс. 43

- Cycadofilicales 95—97, рис. 42
 Cyclolites 8, рис. 109
 Cyclostomi 322
 Cyclostomida 269, 274, 275, рис. 189
 Cyliandrothuthis рис. 185
 Cyprina 8
 Cyrtograptus рис. 234
 Cystoidea 297, 298, рис. 212, 214
 Cystoporida 269, 271, рис. 190
 Cytherella 203, рис. 128
 Czekanowskia 103, рис. 45
 Czekanowskiales 96, 97, 103, рис. 45

 Dasycladales 79
 Decapoda 262, 264, рис. 163
 Deiphon рис. 122
 Dendrida рис. 231
 Dentalium рис. 147
 Deshayesites deshayesi 39
 Desmodonia 225, 234, рис. 159
 Deuterostomia 186, 275
 Diadematoidea рис. 226
 Diatomeae 73, 76
 Diblastica 149
 Dibranchiata 241, 262
 Diceras 8, рис. 160
 Dickinsonia рис. 115
 Dicotyledones 38, 104, 105
 Dicranograptus рис. 232
 Dictyocha рис. 28
 Dictyocyathida 143, рис. 77
 Dictyocyathus рис. 77
 Dictyomitra рис. 62
 Dictyonema рис. 231
 Dicynodon 344
 Didymograptus рис. 232
 Dinophyta 73
 Dinosauria 339
 Dinotherium 355
 Dipleurozoa 188
 Diplodocus 341
 Diplograptus рис. 233
 Diplopora рис. 31
 Diploporita 298, 299
 Diplorhina 319, 321
 Diplotrypa рис. 191
 Dipnoi 327, 329
 Dipterus 329, рис. 242
 Discocyclina рис. 61
 Distephanus рис. 28
 Divisio 37
 Dokidocyathus рис. 75
 Drepanophycales 86, рис. 35
 Drepanophycus рис. 35
 Dryophyllum рис. 47
 Duvalia рис. 185
 Dvinia 344
 Dvinosaurus 331, рис. 244
 Dysodonta 225, 232, рис. 154—156

 Echinocorys рис. 229
 Echinodermata 275, 291
 Echinoencrinites рис. 218
 Echinoidea 304, 305, рис. 212, 214
 Echinospaerites рис. 218
 Echinozoa 291, 297, 304
 Ectocochlia 241
 Edrioasteroidea 304, рис. 212, 214, 223
 Elasmobranchii 326

 Eleutherozoa 297
 Eligmodontia 9
 Endoceras рис. 166
 Endoceraoidea 239, 241, 246, рис. 163, 166
 Endocochlia 241, 261
 Endothyra рис. 55
 Endothyrida 115, 121, 126, рис. 55
 Enteropneusta 310
 Eosphaera 80
 Eosuchia 338, 339
 Eovolvox 80
 Equidae 351
 Equisetales 91, 92, 94
 Equisetophyta 80, 91
 Equus 352
 Erbenoceras рис. 171
 Eryops рис. 244
 Etheridgea рис. 68
 Eucaryota 38, 71
 Eudea рис. 70
 Eumetazoa 38, 57, 130, 147
 Euomphalus рис. 139
 Eurypteroidea 205
 Eurypterus рис. 130
 Eurytomata 269
 Euthacanthus рис. 240
 Eutheria 346, 348
 ex gr. (ex grege) 39
 Exocoelaria рис. 92
 Expansograptus рис. 232

 Falticlymenia рис. 174
 fam. nov. (familia nova) 39
 Familia 37
 Favistina рис. 108
 Favosites 8, рис. 101
 Favositida 41, 169, 170, 173, рис. 15, 101
 Favositina 41, 42
 Fenestella 272, рис. 193
 Fistulipora рис. 190
 Foraminifera 115
 Fordilla рис. 152
 Fraxinus 106
 Fungi 71, 111
 Fusinus рис. 142
 Fusulina 10, 122, рис. 56
 Fusulinida 115, 116, 122, 126, рис. 56

 Gangamopteris 99
 Gastropoda 209, 211, 213, рис. 133
 gen. nov. (genus novum) 39
 Gibbula рис. 139
 Gigantoproductus рис. 205
 Ginkgo рис. 45
 Ginkgo biloba 101, 102
 Ginkgoales 96, 97, 101, рис. 45
 Ginkgopsida 97
 Giraffidae 353
 Globigerina 123, рис. 58
 Globigerina bulloides 39
 Globigerina ex gr. bulloides 39
 Globigerinida 115, 123, 126, 127, рис. 58
 Gloeocapsomorpha 80, 106
 Glomospira рис. 51
 Glossopteridales 96, 97, 99, рис. 44
 Glossopteris 99, рис. 44
 Glycymeris рис. 153
 Glyptospaerites рис. 218

Gnathodus рпс. 264
 Gnathostomi 316, 323
 Goniatites рпс. 173
 Goniatitida 248, 252, 253, 260, рпс. 173
 Graptolithina 310, 313
 Graptoloidea 313, рпс. 232—234
 Gryphaea 8, рпс. 154
 Gymnodinium рпс. 27
 Gymnolaemata 267, 269
 Gymnospermae 80, 96

 Halysites 10, рпс. 100
 Halysitida 169, 173, рпс. 15, 169
 Hamulina рпс. 178
 Haplophragmoides рпс. 51
 Harpes рпс. 123
 Hastigerina pelagica рпс. 59
 Helicoplacoidea рпс. 212
 Helicoprion 327
 Heliodiscus рпс. 62
 Heliolites 39, рпс. 103
 Heliolitida 43
 Heliolitoidea 38, 166, 167, 173, рпс. 15, 103
 Heliopora 184, 185
 Heliozoa 115
 Helix рпс. 145
 Helminthochiton рпс. 134
 Hemacites рпс. 184
 Hemichordata 275, 309, 313
 Hemicyclaspis рпс. 238
 Heterodicerus рпс. 160
 Heterodonta 225, 234, рпс. 158
 Heterohelica 115, 123, 126, рпс. 60
 Heterohelix рпс. 60
 Heterostraci 321
 Hexacoralla 163, 165, 179
 Hexactinellida 134
 Hexagonaria рпс. 108
 Hibolites рпс. 185
 Hildoceras рпс. 179
 Hipparion 352
 Hippurites 8, рпс. 160
 Histrichodinium рпс. 27
 Holocephala рпс. 227
 Holocephali 326
 Holoptychius 328
 Holothuroidea рпс. 212, 214
 Homalozoa 291, 297, рпс. 212, 217
 Hominidae 355
 Homo sapiens 355, рпс. 258
 Hydroconida 39
 Hydroconidae 39
 Hydroconozoa 39, 149, 152, 159, рпс. 89
 Hydroconus 39, рпс. 89
 Hydroconus mirabilis 39
 Hydroidea 154
 Hydrozoa 149, 150, 152, 168
 Hyolitha 209, 211, 265, рпс. 187
 Hyolithes рпс. 187
 Hyperammina рпс. 50

 Ichthyopterygia 333, 337
 Ichthyosaurus 337, рпс. 245
 Ichthyostega рпс. 244
 Iguanodon 342
 Illaenus рпс. 123
 Inarticulata 275, 277, 278
 Incertae classis 356

Incertae familiae 39
 Incertae phylum 361
 Incertae regnum 357
 Incertae sedis 39
 Incerti ordinis 39
 Incertus 39
 Indricotherium 352, рпс. 256
 Infusoria 114
 Inoceramus 233, 239, рпс. 156
 Inostrancevia 344
 Insecta 206, рпс. 116
 Insectivora 349
 Irregulares 140, 141, 143
 Ischadites рпс. 263
 Isis рпс. 112
 Isurus рпс. 241

Jerea рпс. 69

Kockelella рпс. 264
 Kolymia 233, рпс. 156

Labechia 157, рпс. 87
 Lacertilia 338, 339
 Ladogia рпс. 206
 Lagena рпс. 53
 Lagenida 115, 119, 126, рпс. 53
 Lagenochitina estonica рпс. 261
 Lagenostoma рпс. 42
 Lagomorpha 349
 Lagomys 9
 Lamellibranchiata 225, 226
 Lanthanosuchus рпс. 244
 Latimeria 329, рпс. 242
 Lebachia рпс. 46
 Lenticulina 8, рпс. 53
 Leperditia 203, рпс. 128
 Lepidesthes рпс. 224
 Lepidocarpaceae 91
 Lepidocarpas 91
 Lepidodendrales 86, 88, 89, 91, рпс. 37, 38
 Lepidodendron 10, 89, 91, 109, рпс. 37, 38
 Lepidodiscus рпс. 223
 Lepidophloios 109, рпс. 38
 Lepidosauria 333, 338
 Lepospondyli 330, 332
 Leptaena рпс. 203
 Leptolepis 329, рпс. 243
 Leptoria рпс. 110
 Leptostrobos 103
 Lichenaria рпс. 99
 Lichenariida 169, 171, рпс. 15, 99
 Liemophora рпс. 29
 Limulus рпс. 130
 Lingula рпс. 197
 Lingulida 278, 279, рпс. 197
 Lithothamnium рпс. 30
 Lituities рпс. 164
 Lobobactrites рпс. 168
 Lophia рпс. 154
 Loricata 209, 211, рпс. 133, 134
 Loxoceras рпс. 167
 Lycopodiales 86, 91
 Lycopodiophyta 80, 86
 Lyginodendron рпс. 42
 Lymnaea 8, рпс. 145
 Lytoceras рпс. 177

Lytoceras cf. *L. postfimbriatum* 39
Lytoceratida 248, 252, 255, рис. 177, 178

Mactra рис. 158
Madreporaria 180
Magnoliophyta 104
Mammalia 330, 346
Mammuthus 355, рис. 257
Manticoceras рис. 172
Margochitina *margaritana* *catenaria*
рис. 261
Marsupites рис. 221
Mastigophora 112, 114
Mastodon 9, рис. 257
Medlicottia рис. 172
Meekopora рис. 190
Membranipora рис. 194
Mephitis 9
Merostomata 205
Mesogastropoda 216, 217
Metacoceras рис. 164
Metatheria 346, 348
Metazoa 38, 57, 112, 130
Michelinia 41, 42
Michelinidae 42
Micraster рис. 229
Micropora рис. 194
Miliolida 115, 116, 119, 126, рис. 54
Miomera 191, 195, рис. 116, 120
Misumena рис. 130
Mitrocystites рис. 217
Mizzia рис. 31
Modiolus 8
Moeritherium 355
Mollusca 38, 187, 209
Monoclonius рис. 249
Monocotyledones 104—106
Monocyathida 141, рис. 74
Monograptus рис. 233
Monophyllites рис. 176
Monoplacophora 209, 211, 212, рис. 133, 135
Monorhina 319, 322
Monotis 233, 239, рис. 156
Montlivaultia рис. 109
Multiplicisphaeridium рис. 260
Murex рис. 142
Mya рис. 159
Myotis рис. 255
Mytilus рис. 155

Nassellaria 127—129, рис. 62
Natica рис. 140
Nautilida 243, 245, рис. 164
Nautiloidea 38, 239, 241, 243, 245, 246,
рис. 162—164
Nautilus 239, 243, 244, рис. 162
Nautilus aff. *N. pompilius* 39
Neochonetes рис. 204
Neogastropoda 216—218, рис. 142
Neognathodus рис. 264
Neopaliphyllum рис. 107
Neopilina рис. 135
Neornithes 344, 346
Nerinea рис. 141
Nilssonia 98, рис. 43
Nipponites рис. 178
Nochoroicyathus рис. 75
Nodosaria 8, рис. 53

Noeggeratiopsis рис. 44
nov. 39
Nucula 8, рис. 153
Nummulites 8, рис. 61
Nummulitida 115, 116, 123, 126, рис. 61

Obolus рис. 197
Obolus s. l. 281
Octocoralla 163, 165, 184
Octopoda 262, 264
Odontochile рис. 122
Odontornithes 344, 346
Oklavites рис. 234
Olenellus рис. 121
Olenoides рис. 121
Olenus рис. 123
Oncoceratida 243, рис. 164
Ophiacodon 344, рис. 245
Ophidia 338, 339
Ophiuroidea 304, рис. 212
Opisthobranchia 213, 221
Orbulina рис. 58
ord. nov. (ordo novum) 39
Ordo 37
Ornithischia 339, 341
Orthata 282
Orthida 281, 282, 290, рис. 200, 201
Orthis рис. 201
Orthoceras рис. 165
Orthoceratida 245, 246
Orthoceratoidea 239, 241, 245, 246,
рис. 163, 165
Osteichthyes 323, 327
Osteostraci 322
Ostracoda 199, 201, 202
Ostrea рис. 154

Pachyodonta 225, 234, 239, рис. 163
Palaeoniscum 329, рис. 243
Palaeospondylida 356
Palaeospondylus 356, рис. 259
Paludina 12
Pantotheria 346, 348
Paraceltites рис. 175
Paradoxides рис. 121
Paragastrioceras рис. 173
Parareptilia 336
Parazoa 57, 130
Patella рис. 139
Pelecypoda 225, 226
Pelmatozoa 297
Pelycosauria 344
Pentamerida 281, 282, 290, рис. 200, 202
Pentamerus 284, рис. 202
Pentremites рис. 219
Peridinium рис. 27
Perisphinctaceae 38
Perisphinctes рис. 179
Perisphinctidae 38
Perisphinctina 38
Perissodactyla 351
Peronidella рис. 70
Petalaxis рис. 108
Petromyzon рис. 238
Phacopida рис. 122
Phacops рис. 122
Phaeophyta 73, 77
Phenacodus 351
Phillipsia рис. 123

- Pholas pnc. 159
 Phylactolaemata 267, 269
 Phylloceras pnc. 176
 Phylloceratida 248, 252, 254, 260, pnc.
 176
 Phyllograptus pnc. 232
 Phyllopoda 202
 Phylum 37
 Phyta 38, 71
 Pinales 103
 Pinnipedia 350
 Pinnularia pnc. 29
 Pinophyta 96
 Pinopsida 103
 Pisces 323
 Placentalia 348
 Placodermi 323, 324
 Placodontia 337, 338
 Placodus pnc. 248
 Placozoa 130
 Planorbarius pnc. 145
 Plantago 106
 Platanus 106, pnc. 47
 Platybelodon 355
 Plectronoceras pnc. 164
 Plectronoceratida 243, pnc. 164
 Pleuromeia 91, pnc. 37
 Pleurotomaria pnc. 139
 Plicatula 8
 Pliomera pnc. 122
 Plourdosteus 324, pnc. 239
 Podozamites pnc. 46
 Polylophodonta pnc. 264
 Polymera 191, 195, pnc. 116, 119, 121—
 123
 Polypodiophyta 80, 94
 Polypora pnc. 193
 Polyrhizodus pnc. 241
 Polyzoa 268
 Popanoceras pnc. 173
 Porifera 131
 Poterioceras pnc. 164
 Praecambrium pnc. 125
 Primates 355
 Primocorallina pnc. 31
 Prioniodus pnc. 264
 Pristiograptus pnc. 233
 Proboscidea 354
 Procaryota 66
 Productida 281, 285, pnc. 205
 Productus 285, pnc. 205
 Propora pnc. 103
 Propteridophyta 84
 Prosobranchia 213, 216
 Protolipidodendroides 86, 87
 Protolipidodendron pnc. 36
 Protomedusae 152
 Protopanderodus pnc. 264
 Protostomia 38, 186, 187
 Prototheria 346, 348
 Protozoa 57, 112
 Psammolepis pnc. 238
 Pseudestheria pnc. 127
 Pseudodiadema pnc. 226
 Pseudofusulina jaroslavlensis fraudulen-
 sis 37
 Pseudorthoceras pnc. 165
 Pseudorthoceratida 245, 246
 Pseudotoxema pnc. 146
 Psilophyton 84
 Pteranodon 343, pnc. 251
 Pterobranchia 310
 Pterodactyloidei 342
 Pterodactylus 343
 Pterophyllum 99
 Pteropoda 216, 222, pnc. 136, 144
 Pterosauria 339, 342
 Pterygolepis pnc. 238
 Pterygotus pnc. 130
 Ptychoceras pnc. 182
 Ptychodus pnc. 241
 Ptychopariida pnc. 123
 Ptygmatis pnc. 141
 Pulmonata 213, 222
 Pygaster pnc. 227
 Pygope pnc. 210
 Pyrgo 119, pnc. 54
 Quercus 106, pnc. 47
 Quinqueloculina 119, pnc. 54
 Radiata 57, 147, 149
 Radiolaria 115, 127, pnc. 62
 Radiolites 9, pnc. 160
 Rapana 218, pnc. 142
 Rastrites pnc. 234
 Receptaculita 80, 131, 360
 Redlichiida pnc. 121
 Regulares 140, 141
 Renalcis pnc. 81
 Reophax pnc. 51
 Reptilia 330, 333
 Requienia pnc. 160
 Retiolites pnc. 233
 Rhabdammina 126, pnc. 50
 Rhabdomesonida 272
 Rhabdomeson pnc. 192
 Rhabdopleura 310, pnc. 230
 Rhabdosphaera pnc. 28
 Rhamphorhynchoidei 342
 Rhinoceratoidea 352
 Rhizacyathida 143, pnc. 76
 Rhizacyathus pnc. 76
 Rhizopoda 115
 Rhodophyta 73, 78
 Rhomaleosaurus pnc. 248
 Rhombifera 298, 299
 Rhombotrypella pnc. 191
 Rhus pnc. 47
 Rhynchonella pnc. 206
 Rhynchonellida 281, 286, pnc. 200, 206
 Rhynchonellinae 38
 Rhynia 84
 Rhyniophyta 80, 84
 Riasanites pnc. 180
 Richthofenia 27, pnc. 205
 Rodentia 349
 Rotalia 8, pnc. 57
 Rotaliida 115, 122, 126, pnc. 57
 Rugosa 176
 Ruminantia 353
 Russirhynchia pnc. 206
 s. l. (sensu lato) 39
 s. str. (sensu strictiore) 39
 Sabal 106, pnc. 48
 Saccamina pnc. 50
 Sarcinula 8

- Sarcinulida 171
 Sarcodina 112, 114, 115
 Sargassum 77
 Saurischia 339, 340
 Saurolophus 342
 Sauropterygia 337, 338
 Saurornithes 344, 345
 Scaphites 258, рис. 178
 Scaphopoda 209, 211, 224, рис. 133
 Schizodonta 225, 233, рис. 157
 Schloenbachia рис. 180
 Schubertella рис. 56
 Schwagerina рис. 56
 Scleractinia 179—181
 Sclerospongia 131, 138, 139, рис. 71
 Scutosaurus 336, рис. 246
 Scyphocrinites рис. 221
 Scyphomedusae 161
 Scyphozoa 149, 150, 152, 159, 161
 Selaginellales 86, 91
 Semnopithecus 9
 Septaliphoria рис. 206
 Sequoia рис. 46
 Serpula 187, 218, рис. 114
 Seymouria 331, рис. 244
 Sigillaria 91, рис. 37, 38
 Silicispongia 131, 134, 136, 138, 139
 Simbirskites рис. 180
 Siphonia рис. 69
 Siphonophoroidea 154
 Smilax рис. 48
 Smilodon 350, рис. 255
 Solen рис. 158
 Sordes рис. 251
 sp. (species) 39
 sp. indet. (species indeterminata) 39
 sp. nov. (species nova) 39
 Spatangoida рис. 229
 Sphaeractinoidea 157
 Sphenophyllales 91, 92
 Sphenophyllum рис. 39
 Sphenopteris 10
 Sphinctozoa 131, 139, рис. 72
 Spiratella рис. 144
 Spiratella retroversa рис. 144
 Spirifer s. l. 39
 Spiriferata 282
 Spiriferida 38, 39, 281, 288, 290, рис. 200, 208
 Spirograptus рис. 234
 Spirorbis 187, рис. 115
 Spirula рис. 163
 Spongia 131
 Spongiata 130, 131, 140, 157, 361
 Sporozoa 112, 114
 Spriggina floundersi рис. 132
 Spumellaria 127, 128, рис. 62
 Squamiferida 360
 Stegocephali 331
 Stegosaurus 342
 Stenolaemata 269
 Stenopterygium 337, рис. 247
 Stenothecoida 363
 Stephanoscyphus 160, 162, рис. 91
 Stereostolonata 313
 Stomatopora рис. 189
 Streblus 10
 Stringocephalus рис. 210
 Stomatopora 157, рис. 87
 Stomatoporida 154, рис. 87, 88
 Stomatopongia рис. 71
 Strophomena 39, рис. 203
 Strophomenata 282
 Strophomenida 281, 284, рис. 203
 Styliina 8, рис. 110
 subsp. (subspecies) 37
 Suiformes 352
 Surilella рис. 29
 Sycidium рис. 32
 Synapsida 333, 344
 Synaptosauria 333, 337
 Syringocnema рис. 79
 Syringocnematida 143, 145, рис. 79
 Syriagopora рис. 102
 Syringoporida 157, 169—171, рис. 102
 Tabulatoidea 166, 167, 169, рис. 15
 Tabulatomorpha 43, 162, 165, 166
 Taeniopteris 98, рис. 43
 Talarurus 342
 Talassocyathus рис. 76
 Tapiroidea 352
 Tarbosaurus 340, рис. 249
 Tarphiceratida 243, рис. 164
 Tasmanites рис. 260
 Taxodonta 225, 230, 239, рис. 153
 Taxus рис. 46
 Tectibranchia 222
 Telomophyta 38, 71, 72, 80
 Tentaculata 269
 Tentaculita 209, 211, 264, рис. 133, 186
 Tentaculites рис. 186
 Terebratulata 282
 Terebratulida 281, 290, рис. 200, 210
 Teredo 227, 234, рис. 159
 Tetrabranchiata 241
 Tetracoralla 162, 165, 173
 Tetradiida 173
 Tetragonites рис. 177
 Tetragraptus рис. 232
 Tetrapoda 323, 330
 Tetraxonida 134, рис. 69
 Textularia рис. 52
 Textulariida 115, 116, 118, 126, рис. 52
 Thallopiphyta 71—73
 Thamnasteria рис. 110
 Thamnopora рис. 101
 Thecodontia 339
 Thelodonti 321
 Thelodus рис. 238
 Therapsida 344
 Theria 348
 Tholmanvissia рис. 131
 Timanites рис. 172
 Tissotia рис. 180
 Titanophoneus 344, рис. 246
 Titanotheriidae 352
 Tollina рис. 100
 Toxumophora рис. 146
 Tracheata 189, 206, рис. 116
 Trepostomida 269, 271, 272, рис. 191, 192
 Triaxonida 134, 136, рис. 68
 Triblastica 149
 Triblidium рис. 135
 Tribraichidium рис. 223

Triconodonta 346, 348
Trigonia 239, рис. 157
Trilobita 191, рис. 116
Trilobitomorpha 189, 191, рис. 116
Triloculina 119, рис. 54
Trinucleus рис. 123
Trochiliscus рис. 32
Tubipora рис. 111
Tunicata 314, 315
Turrilites 9, рис. 178
Turritella 8, рис. 141
Tylopoda 353

Ulemosaurus 344
Umbricosphaera рис. 28
Unio рис. 157
Urodela 332
Usloncyathus рис. 76
Uvigerina рис. 60

Vaceletia cripta 140, рис. 72
var. (varietas) 37

Vendotaenida 78
Ventriculites рис. 68
Vermetus 187, 218, рис. 140
Verneuilina рис. 52
Vertebrata 314, 316
Virgalites 38, рис. 179
Virgatites virgatus 38
Virgatitinae 38
Viviparus рис. 140
Volborthella рис. 265
Volborthellida 363
Voltzia рис. 46

Waagenella рис. 72

Xenocoelochia 209, 211, 223, рис. 133

Youngina рис. 245

Zamites 99
Zoa 71, 112, 361

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Общие вопросы палеонтологии	
Глава I. История палеонтологии	5
§ 1. Ископаемые организмы с точки зрения древних ученых	5
§ 2. Становление палеонтологии как науки	6
§ 3. Современное состояние палеонтологии: разделы, задачи, методы	14
Глава II. Объекты палеонтологических исследований	19
Глава III. Условия существования организмов	28
Глава IV. Классификация и систематика в зоологии и ботанике	36
§ 1. Основные правила и принципы классификации и построения систематики	36
§ 2. Классификация и кодирование в палеонтологических исследованиях	40
Глава V. Палеонтология и некоторые вопросы эволюции	43
§ 1. Соотношение онтогенеза, астагенеза и филогенеза	44
§ 2. Радиация и дивергенция	46
§ 3. Параллелизм, гомологичные и аналогичные ряды	48
§ 4. Конвергенция	49
§ 5. Биологический прогресс и регресс	49
§ 6. Ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация, ценогенез	51
§ 7. Монофилия, полифилия, парафилия	53
§ 8. Вымирание организмов	54
§ 9. Необратимость эволюции	55
§ 10. Родословное дерево	56
Глава VI. Основные подразделения Международной геохронологической (стратиграфической) шкалы	57
Систематическая часть	
НАДЦАРСТВО ДОЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, PROCARYOTA	66
Царство Бактерии, Bacteria	67
Царство Цианобионты, Cyanobionta	68
НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, EUCARYOTA	71
Царство Растения, Phyta	71
Подцарство Низшие растения, Thallophyta	73
Отдел (Тип) Динофитовые водоросли, Dinophyta	73
Отдел (Тип) Золотистые водоросли, Chrysophyta	74
Отдел (Тип) Диатомовые водоросли, Diatomeae	76
Отдел (Тип) Бурые водоросли, Phaeophyta	77
Отдел (Тип) Красные водоросли, Rhodophyta	78
Отдел (Тип) Зеленые водоросли, Chlorophyta	79
Отдел (Тип) Харовые водоросли, Charophyta	80
Подцарство Высшие растения, Telomophyta	80
Отдел (Тип) Риниофиты, Rhyniophyta	84
Отдел (Тип) Плауновидные, Lycopodiophyta	86
Отдел (Тип) Хвощевидные, Equisetophyta	91
Отдел (Тип) Папоротниковидные, Polypodiophyta	94
Отдел (Тип) Голосеменные, Gymnospermae	96
Отдел (Тип) Покрытосеменные, Angiospermae	104
Царство Грибы, Fungi	111
Царство Животные, Zoa (Animalia)	112
Подцарство Одноклеточные, Protozoa	112
Тип Саркодовые, Sarcodina	115
Тип Акантарии, Acantharia	129
Подцарство Многоклеточные, Metazoa	130
Надраздел Прimitивные многоклеточные, Parazoa	130
Тип Губковые, Spongiata	131
Тип Археоциаты, Archaeocyatha	140
Надраздел Настоящие многоклеточные, Eumetazoa	147

Раздел Радиально-симметричные. Radiata	149
Тип Стрекающие. Cnidaria	149
Тип Гребневидки. Stenophora	185
Раздел Двусторонне-симметричные. Bilateria	186
Подраздел Первичноротые. Protostomia	187
Тип Кольчатые черви. Annelida	187
Тип Членистоногие. Arthropoda	189
Тип Моллюски. Mollusca.	209
Тип Мшанки. Bryozoa	267
Подраздел Вторичноротые. Deuterostomia	275
Тип Брахиоподы. Brachiopoda	275
Тип Иголкожие. Echinodermata	291
Тип Полухордовые. Hemichordata	309
Тип Хордовые. Chordata	314
ГРУППЫ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ	356
Неопределенное царство. Incertae regnum	357
Акритархи. Acritarchi	357
Хитинозоа. Chitinozoa	358
Афросальпингидеи. Aphrosalpingidea	359
Репептакулиты. Receptaculita	360
Царство Животные. Zoа	361
Неопределенный тип. Incertae phylum	361
Конодонтоносители, или Конодонты. Conodontophorida, или	
Conodonta	361
Вольбортеллиды. Volborthellida	363
Стенотекоиды. Stenothecoida	363

Характеристика органического мира эонов и периодов

Археозойский эон	365
Протерозойский эон	365
Фанерозойский эон	366
Литература	373
Указатель латинских названий	375

Учебное издание

МИХАЙЛОВА ИРИНА АЛЕКСАНДРОВНА,
БОНДАРЕНКО ОЛЬГА БОРИСОВНА,
ОБРУЧЕВА ОЛЬГА ПАВЛОВНА

ОБЩАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Зав. редакцией *И. И. Щехура*
Редактор *Н. В. Баричова*
Художественный редактор *Л. В. Мухина*
Переплет художника *В. А. Валица*
Технический редактор *В. В. Макарова*
Корректоры *Л. А. Айдарбекова, Т. С. Миллякова.*

ИБ № 3371

Сдано в набор 17.01.89.
Подписано в печать 07.12.89.
Л-15907 Формат 70×100/16.
Бумага офс. 1
Гарнитура литературная.
Высокая печать.
Усл. печ. л. 31,2. Уч.-изд. л. 32,04.
Тираж 5000 экз. Заказ 14. Изд. № 312
Цена 1 р. 40 коп.

Ордена «Знак Почета» издательство
Московского университета.
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.
Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ.
119899, Москва, Ленинские горы