

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК

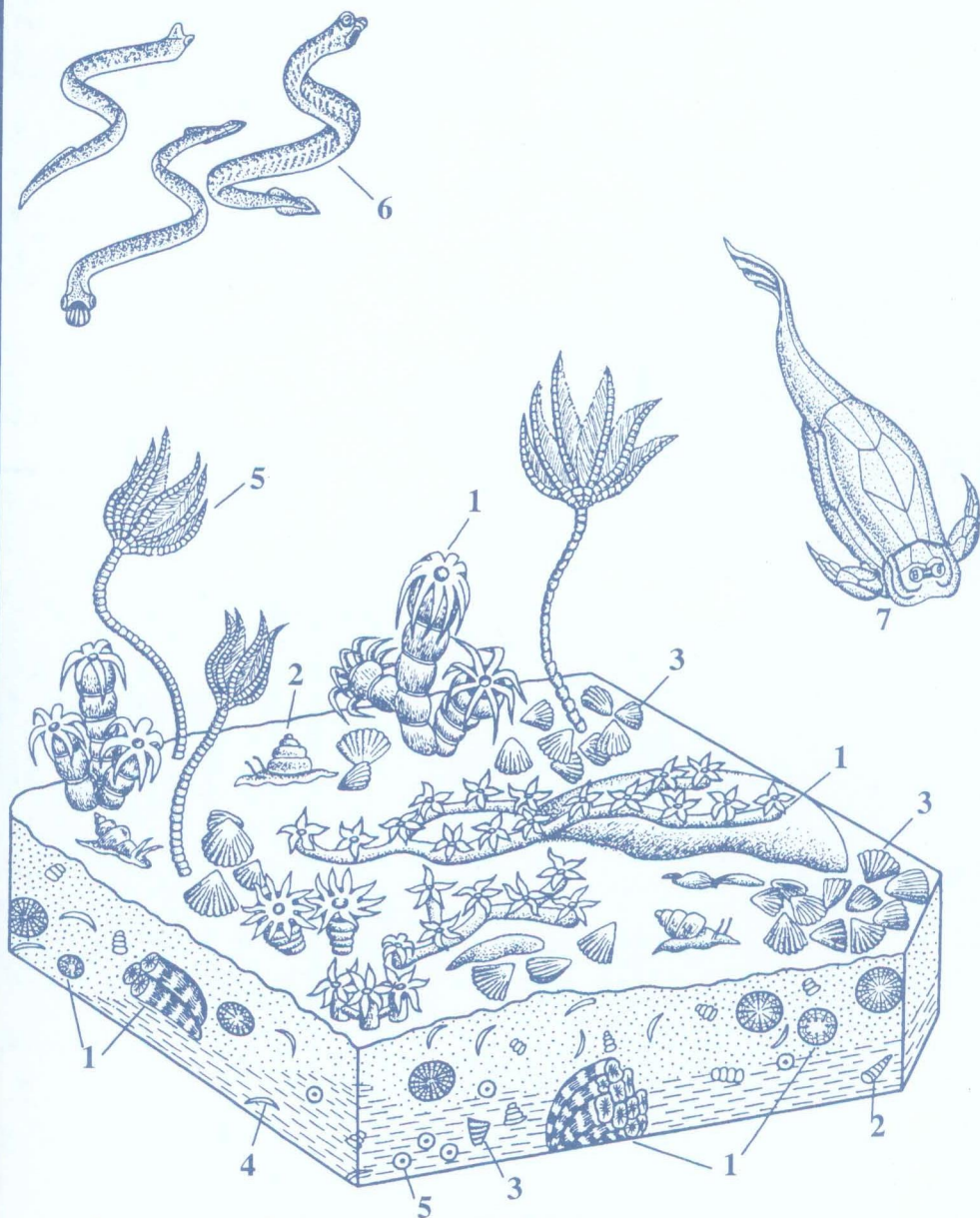


И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ



РЕКОНСТРУКЦИЯ ПАЛЕОБИОЦЕНОЗА ПОЗДНЕДЕВОНСКОГО ВОРОНЕЖСКОГО МОРЯ



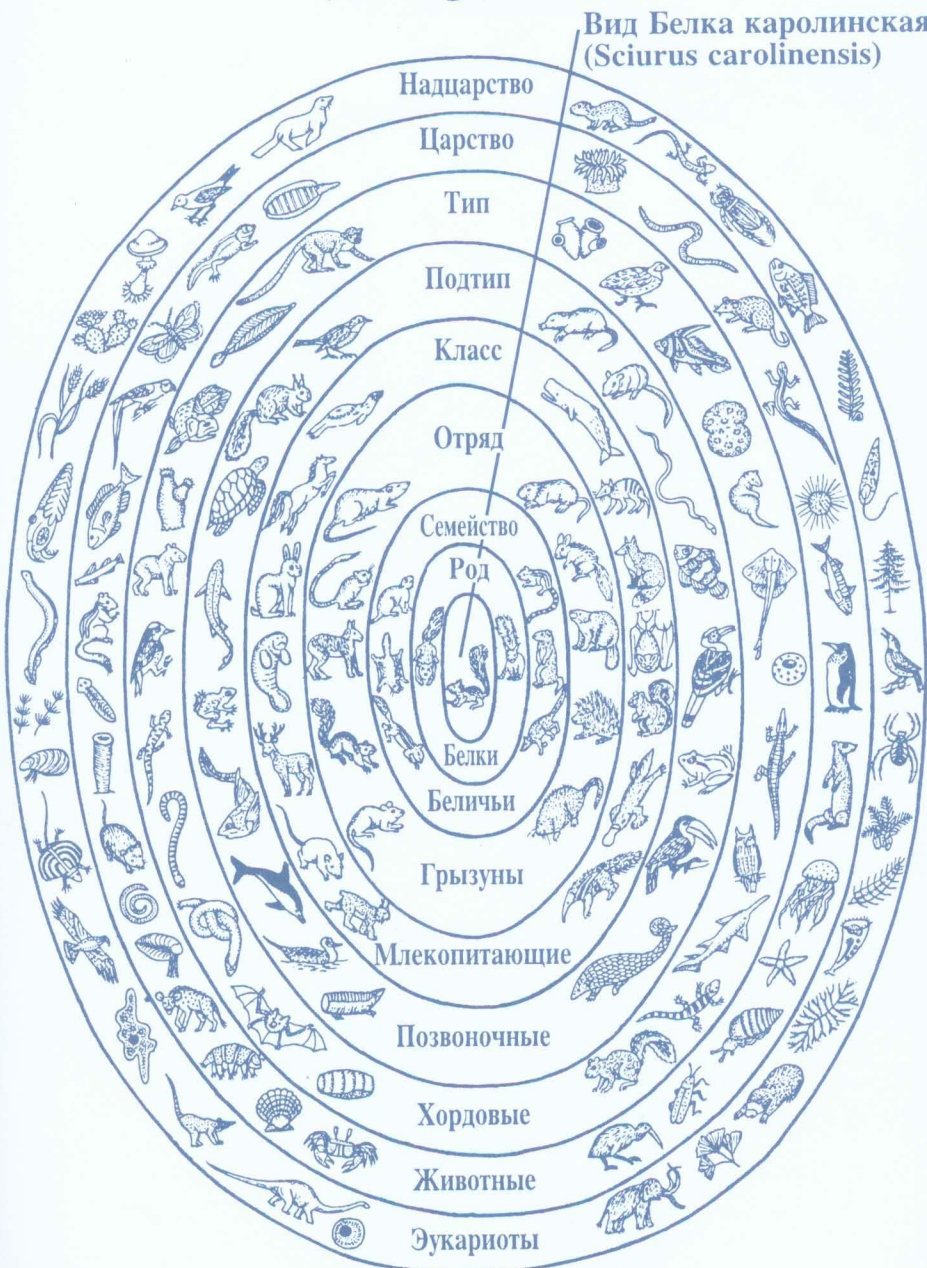
1-кораллы, 2-гастроподы, 3-брахиоподы, 4-двустворки,
5-морские лилии, 6-конодонтфораты, 7-антиархи
(составила Н. Носко)

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА ОТ РОДА ДО НАДЦАРСТВА

на примере вида

Белки каролинской - *Sciurus carolinensis*
(Eldridge, 1998)

Вид Белка каролинская
(*Sciurus carolinensis*)

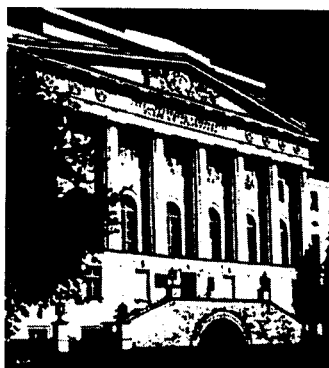


Серия
**КЛАССИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК**

основана в 2002 году по инициативе ректора

МГУ им. М.В. Ломоносова
академика РАН В.А. Садовниченко
и посвящена

**250-летию
Московского университета**



КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК

Редакционный совет серии

Председатель совета
ректор Московского университета
В.А. Садовничий

Члены совета:

Виханский О.С., Голиченков А.К., Гусев М.В.,
Добреньков В.И., Донцов А.И.,
Засурский Я.Н., Зинченко Ю.П. (ответственный секретарь),
Камзолов А.И. (ответственный секретарь),
Карпов С.П., Касимов Н.С., Колесов В.П.,
Лободанов А.П., Лунин В.В., Лупанов О.Б., Мейер М.С.,
Мионов В.В. (заместитель председателя),
Михалев А.В., Моисеев Е.И., Пушаровский Д.Ю.,
Раевская О.В., Ремнева М.Л., Розов Н.Х.,
Салецкий А.М. (заместитель председателя),
Сурин А.В., Тер-Минасова С.Г.,
Ткачук В.А., Третьяков Ю.Д., Трухин В.И.,
Трофимов В.Т. (заместитель председателя),
Шоба С.А.



И.А. Михайлова
О.Б. Бондаренко

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

2-е издание, переработанное и дополненное

*Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению и специальности «Геология»*



Издательство
Московского университета
2006

УДК 56(075.8)

ББК 28.1

М69

Издано при финансовой поддержке
Федерального агентства по печати и массовым коммуникациям
в рамках Федеральной целевой программы «Культура России»

Печатается по решению
Ученого совета Московского университета

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

кафедра региональной геологии и палеонтологии РГГРУ;
доктор биологических наук *А.А.Шевырев*

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б.

М69 Палеонтология. 2-е изд., перераб. и доп.: Учебник. М.: Изд-во МГУ,
2006. — 592 с. — (Классический университетский учебник).
ISBN 5-211-04887-3

В учебнике (первое издание вышло в 1997 г.) представлена картина органического мира прошлого, появившегося 3,8 млрд лет тому назад. Изложены общие положения и основные понятия палеонтологии, в том числе история палеонтологии, формы сохранности ископаемых (фоссилий), закономерности эволюции; среда обитания, условия и образ жизни организмов в морской и наземной среде; биомиические зоны Мирового океана; биоминерализация и фоссилизация; роль организмов в осадконакоплении и породообразовании; значение палеонтологии для геологических и биологических наук.

Систематическая часть книги содержит характеристику пяти царств (бактерии, цианобионты, растения, грибы и животные), 30 типов, 58 классов и 132 отрядов, а для позвоночных животных — 6 важнейших семейств млекопитающих. Заключительная часть посвящена этапам развития органического мира от археозоя к современности. Более детально рассмотрены периоды палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Все разделы сопровождаются комплексом задач и упражнений, а также разнообразным иллюстративным материалом, включая четыре иллюстрации на форзацах, 335 рисунков (нередко композиционных), 33 таблицы, 26 схем.

Для студентов и преподавателей геологических, географических и биологических факультетов университетов и других вузов естественно-научного профиля, а также для музейных работников и всех любителей палеонтологии.

УДК 56(075.8)

ББК 28.1

Учебное издание

МИХАЙЛОВА ИРИНА АЛЕКСАНДРОВНА

БОНДАРЕНКО ОЛЬГА БОРИСОВНА

Палеонтология

2-е издание, переработанное и дополненное

Зав. редакцией *Г.С.Савельева*, редактор *Г.Г.Есакова*, оформление серии художников *В.А.Чернецова*, *Н.С.Шуваловой*, иллюстрации *Е.П.Загозиной*, художественный редактор *Ю.М.Добрянская*, технический редактор *З.С.Кондрашова*, корректоры *Г.А.Ярошевская*, *Н.И.Коновалова*, *В.В.Конкина*, компьютерная верстка *И.Д.Труфанов*

Художественное оформление выполнено Издательством Московского университета и издательством «Проспект» по заказу Московского университета

Подписано в печать 18.10.2005. Формат 70 × 100/16. Бумага офс. № 1. Гарнитура Таймс. Физ. печ. л. 37,0. Усл. печ. л. 48,1. Уч.-изд.л. 50,92. Тираж 3000 экз. Заказ № 17848. Изд. № 7726

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б. Никитская, 5/7.

Тел.: 629-50-91. Факс: 203-66-71. 939-33-23 (отдел реализации).

E-mail: kd_mgu@rambler.ru

В Издательстве МГУ работает служба «КНИГА—ПОЧТОЙ».

Тел.: 629-75-41

Отпечатано в ОАО «Саратовский полиграфический комбинат». 410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59.

© Михайлова И.А., Бондаренко О.Б., 2006

© Издательство Московского университета, 2006

© МГУ им. М.В.Ломоносова,

художественное оформление, 2006

ISBN 5-211-04887-3

<http://juristic.ru/>

Предисловие

Уважаемый читатель!

Вы открыли одну из замечательных книг, изданных в серии «Классический университетский учебник», посвященной 250-летию Московского университета. Серия включает свыше 150 учебников и учебных пособий, рекомендованных к изданию Учеными советами факультетов, редакционным советом серии и издаваемых к юбилею по решению Ученого совета МГУ.

Московский университет всегда славился своими профессорами и преподавателями, воспитавшими не одно поколение студентов, впоследствии внесших заметный вклад в развитие нашей страны, составивших гордость отечественной и мировой науки, культуры и образования.

Высокий уровень образования, которое дает Московский университет, в первую очередь обеспечивается высоким уровнем написанных выдающимися учеными и педагогами учебников и учебных пособий, в которых сочетаются как глубина, так и доступность излагаемого материала. В этих книгах аккумулируется бесценный опыт методики и методологии преподавания, который становится достоянием не только Московского университета, но и других университетов России и всего мира.

Издание серии «Классический университетский учебник» наглядно демонстрирует тот вклад, который вносит Московский университет в классическое университетское образование в нашей стране, и, несомненно, служит его развитию.

Решение этой благородной задачи было бы невозможным без активной помощи со стороны издательств, принявших участие в издании книг серии «Классический университетский учебник». Мы расцениваем это как поддержку ими позиции, которую занимает Московский университет в вопросах науки и образования. Это служит также свидетельством того, что 250-летний юбилей Московского университета — выдающееся событие в жизни всей нашей страны, мирового образовательного сообщества.

Ректор Московского университета

академик РАН, профессор В. Садовничий В.А. Садовничий

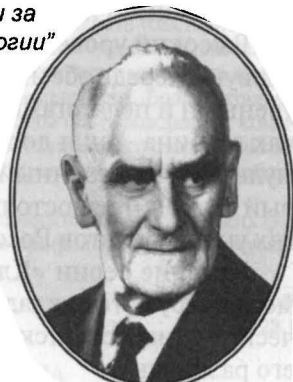
Палеонтология В Московском университете



Профессор Владимир Васильевич Друщиц (1916–1983). Основатель школы исследователей ископаемых беспозвоночных в Московском университете. Лауреат Государственной премии за учебник "Палеонтология беспозвоночных" (1974)



Академик Юрий Александрович Орлов (1893–1966) заведующий кафедрой (1944–1966). Основатель "Палеонтологического журнала" и нового Палеонтологического музея. Лауреат Ленинской премии за издание "Основы палеонтологии" в 15 томах (1967)



Академик Алексей Алексеевич Борисяк (1872–1944), заведующий кафедрой (1939–1944). Крупнейший специалист по ископаемым позвоночным



Академик Мария Васильевна Павлова (1854–1938), заведующая первой в Московском университете и в России кафедрой палеонтологии (1919–1929), Специалист по ископаемым копытным



Григорий Иванович Фишер фон Вальдгейм (1771–1853), профессор зоологии и естественной истории Московского университета. Основоположник палеонтологического образования и научных исследований в России – "русский Кювье". Основатель Московского общества испытателей природы (1805)

*Памяти Виктора Николаевича
Шиманского —
нашего учителя и коллеги —
посвящает*

Предисловие ко второму изданию

Предлагаемое издание (первое вышло в Издательстве МГУ в 1997 г.) существенно переработано и дополнено. Это в первую очередь относится к вступительной части учебника — «Общие положения». В ней изложены история и современные направления палеонтологии, взаимосвязь палеонтологии с биологией и геологией, среда и условия обитания организмов, зоны моря Мирового океана, стадии захоронения и формы сохранности, биоминерализация и фоссилизация.

Основную часть учебника составляет описание системы органического мира. Вначале охарактеризованы этапы построения системы и ее современное состояние, разобраны общие положения, касающиеся классификации, таксономии, зоологической номенклатуры и специфики их использования в палеонтологии. В учебнике представлена пятицарственная система органического мира, включающая бактерий, цианобионтов, растения, грибы, животных. Первые два царства образуют надцарство доядерные организмы, или прокариоты, последние три — надцарство ядерные организмы, или эукариоты. Последовательно рассмотрены конкретные таксоны от надцарств до отрядов, а для позвоночных — до семейств включительно. Для каждого таксона приведены диагноз, условия и способ существования, геологическая история, значение для биостратиграфии, пути развития группы.

Наиболее полно описаны два царства: растения и животные. В царстве растений охарактеризованы 2 подцарства, 2 надотдела, 14 отделов, 5 классов и 15 порядков. Для высших растений принята система, разработанная С. В. Мейеном.

В царстве животных рассмотрены 2 подцарства, 2 надраздела, 2 раздела, 2 подраздела, 16 типов, 13 подтипов, 2 инфратипа, 2 надкласса, 53 класса, 55 подклассов, 6 надотрядов, 117 отрядов, 7 подотрядов, 6 семейств. В связи с новыми данными систематическое положение и ранг некоторых групп изменены. Хететоидеи и строматопороидеи исключены из типа стрекающие и отнесены к типу губковые (=пориферы). Этот вариант предлагали еще в XIX в., но только в последние десятилетия появились убедительные доказательства правомерности такого решения. Остракоды и некоторые другие группы ракообразных повышены до класса.

В итоговой части учебника отражено становление и развитие органического мира прошлого. Рассмотрены основные биотические события: возникновение жизни, массовые появления и массовые вымирания организмов высокого таксономического ранга. Дана характеристика органического мира до фанерозоя и показано становление пяти царств. Органический мир фанерозоя, его возраста-

ющее биоразнообразие и сложность охарактеризованы последовательно от кембрийского по четвертичный период.

Принципиальное отличие настоящего учебника от других современных отечественных и зарубежных учебников — это около 300 упражнений, заданий и контрольных работ, выполнение которых ориентировано на всестороннюю проработку систематического материала. Заключительный комплекс упражнений по системе органического мира предваряется двумя небольшими разделами: «Определительские ключи в палеонтологии» и «Некоторые правила и рекомендации по обращению с латинскими и латинизированными названиями». Упражнения и задачи дифференцированы по следующим темам: морфология, классификация и систематика, среда обитания и образ жизни, геохронология, эволюция и пути развития, флористическое и зоогеографическое районирование, ботаническая и зоологическая номенклатура.

В конце учебника приведены основная и рекомендуемая для углубленного изучения предмета литература, указатели русских терминов и латинских названий.

Мы посвящаем учебник ушедшему от нас в 1997 г. доктору биологических наук, профессору Виктору Николаевичу Шиманскому. В 50-е годы XX в. Виктор Николаевич читал нам, студентам-пятикурсникам, интереснейшие лекции по курсу «Проблемы и задачи палеонтологии». С его маленькой книжки «Определитель беспозвоночных», изданной на ротапринте в 1949 г. в Свердловском университете, берет начало наш «Краткий определитель ископаемых беспозвоночных» (О.Б.Бондаренко, И.А.Михайлова. М.: Изд-во МГУ, 1969, 1984), идейным вдохновителем и требовательным рецензентом которого он являлся. Виктор Николаевич был рецензентом и других наших книг — «Методического пособия» (И.А.Михайлова, О.Б.Бондаренко, 1987), «Общей палеонтологии» (И.А.Михайлова, О.Б.Бондаренко, О.П.Обручева, 1989), а также «Палеонтологии» (в двух томах, 1997), вышедшей после его кончины.

Мы выражаем искреннюю благодарность нашим официальным рецензентам: доктору геол.-мин. наук, профессору кафедры региональной геологии и палеонтологии РГГРУ Г.Н.Садовникову, подготовившему отзыв организации, и доктору биологических наук, вед. науч. сотр. ПИН РАН А.А.Шевыреву за различные замечания и рекомендации, которые мы стремились максимально учесть при доработке рукописи. Большую работу по редактированию и подготовке рукописи к печати провели М.В.Кнорина, Т.В.Соболева, Е.К.Миклашевская и С.А.Пантелеева. Кроме того, М.В.Кнорина составила «Указатель латинских названий», Е.К.Миклашевская — «Указатель терминов», а Т.В.Соболева подготовила авторский оригинал к сдаче в издательство и материал «Палеонтология в Московском университете». В подготовке рисунков к изданию неоценимую помощь оказала Е.П.Загозина. Всем перечисленным лицам авторы выражают огромную благодарность и признательность.

Хотим особо отметить, что много замечаний, пожеланий и рекомендаций мы получили от наших младших коллег, еще недавно бывших нашими студентами, а теперь ставших помощниками и коллегами. Консультации и советы коллег способствовали улучшению содержания учебника, за что авторы им также искренне признательны и благодарны.

Самые теплые слова в адрес студентов — тех, кому в первую очередь адресована эта книга. Они вдумчиво читают учебники и учебные пособия, задают вопросы, чем постоянно стимулируют нас к бесконечному процессу — мы продолжаем учиться!

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Палеонтология изучает ископаемые организмы (фоссилии) геологического прошлого, что и закодировано тремя словами греческого происхождения: *palaios* — древний; *on, ontos* — существо; *logos* — понятие, учение. Автором термина «палеонтология» является французский зоолог и анатом А.М.Д.де Блэнвилль (de Blainville, 1822). Профессор Московского университета Г.И.Фишер фон Вальдгейм (1834) активно пропагандировал и использовал термин «палеонтология» в научной и учебной литературе (поэтому некоторые палеонтологи считают его соавтором этого термина), хотя ранее он предлагал термин «*петроматогнозия*». Палеонтологические исследования ставят своей целью реконструкцию органического мира прошлых биосфер с раскрытием законов их развития во времени и пространстве. Таким образом, палеонтология по объектам изучения и конечной цели исследований является дисциплиной биологической, и ее иногда даже называют «*палеобиологией*».

ИСТОРИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Ископаемые организмы (фоссилии) с точки зрения натуралистов прошлого

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

Древнейшие 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 описал ископаемые листья, у которых он находил сходство с со-

временным лавром. Аристотель разработал одну из первых классификаций органического мира (см. с. 83: табл. 6). Окаменелости были известны ему по находкам в осадочных породах Греции. Он считал их остатками морских животных, сохранившимися в тех местах, где раньше было море. Много столетий спустя, в XV—XVI вв., такой взгляд на окаменелости поддерживал Леонардо да Винчи (1452—1519). Среди ученых того периода существовало другое мнение о происхождении окаменелостей: на них смотрели как на творения Бога, оставшиеся после библейского потопа, или как на «игру» природы (воздействие лунного света и т.д.).

В течение XVII—XVIII вв. начинаются интенсивные исследования в разных разделах естествознания. Это приводит не только к накоплению огромного фактического материала, но и к появлению различных идей, гипотез, методов и методик. Известные натуралисты того времени — голландец А. ван Левенгук (1632—1723), создавший микроскоп и открывший с его помощью новые неизвестные объекты и явления, основоположник научной микроскопии; швед К. Линней (1707—1778), предложивший общую систематику органического мира; француз Ж. Бюффон (1707—1788), основной автор 36-томной «Естественной истории»; наш соотечественник М. В. Ломоносов (1711—1765), автор работы «О слоях земных», практик, теоретик и популяризатор естествознания, и многие другие. Практически все ученые XVIII в. рассматривали ископаемых как вымершие организмы. Актуальным стал вопрос о причинах их гибели, условиях захоронения и развития. Для решения вопроса о возрасте Земли, который оценивали в то время от 6000—75 000 (Ж. Бюффон) до 400 000 лет (М. В. Ломоносов), начали привлекать палеонтологические данные.

С начала XVIII в. в России стали специально собирать палеонтологические объекты для создания первого музея, известного под названием «Кунсткамера Петра Великого», послужившего прообразом большинства естественно-исторических академических музеев. Основателем естествознания в России стал М. В. Ломоносов, деятельность которого проходила в XVIII в., в царствование Анны Иоанновны, Елизаветы Петровны, 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 он видел в непостоянстве положения морей, проявлявшемся в чередовании морских и наземных условий, в результате чего захоронения морских организмов оказывались на суше. Неоднократное наступание 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.

Для развития палеонтологии и биологии огромное значение 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 (более подробно с. 514).

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.).

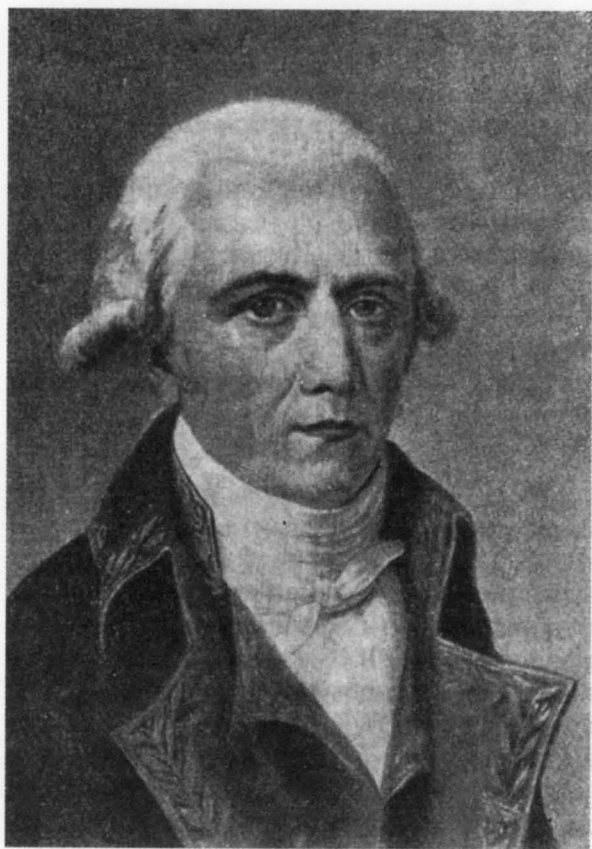
Каждый этап характеризуется господством того или иного мировоззрения. Так, в додарвиновский этап преобладало учение о неизменяемости видов, наиболее ярким выразителем которого был Ж. Кювье. Этому предшествовало время первых описаний ископаемых организмов, выполненных в духе достижений и требований того 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.-Б. Ламарк высказывали идеи об изменяемости видов.

Додарвиновский этап палеонтологии

Этот этап (конец XVIII — середина XIX в.) связан с именами многих ученых; четверых из них считают родоначальниками основных научных направлений: английского инженера-геолога В. Смита (1769—1839; основы стратиграфии) и французских естествоиспытателей Ж.-Б. 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 (см. с. 32).

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

Жан-Батист Ламарк (1744—1829) 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 неупражне-



Жан-Батист Ламарк (1744—1829)

нием органов (первый закон Ламарка — закон изменчивости); 4) приобретенные изменения передаются потомкам через наследственность (второй закон Ламарка — закон наследования). Учение Ламарка представляет собой первую эволюционную концепцию, названную 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. М., 1950. С. 30). В настоящее время Ж.-Б. Ламарка считают од-

ним 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.

Ж.-Б. 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*, *Hippurites*, *Radiolites*; аммониты — *Turrilites*, *Baculites*; морские ежи — *Clypeaster* и т. д.

Жорж Кювье (1769—1832) 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 отложений 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.

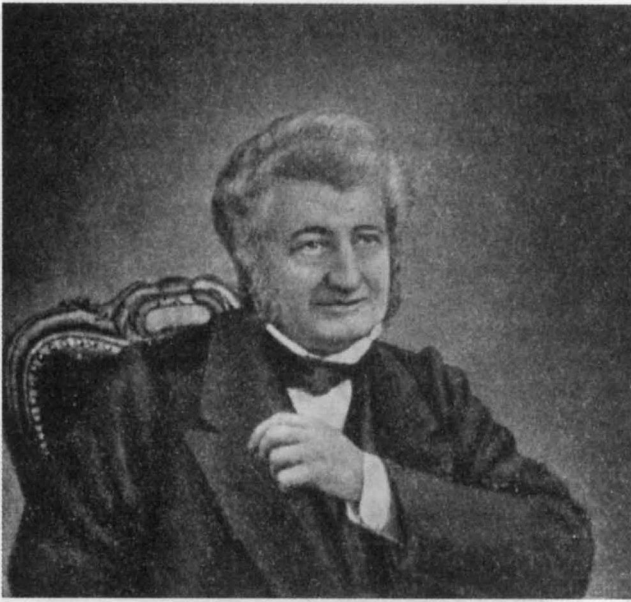
Ж. Кювье в своих рассуждениях об изменениях органического мира использовал слово «революция» (лат. *revolutio* — переворот, перестройка), реже его эквивалент «катастрофа» (греч. *katastrophe* — переворот, поворот). Впоследствии его объяснение развития органического мира стали называть «теорией катастроф». 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.



Жорж Кювье (1769—1832)

Ж. Кювье был блестящим ученым, и его положительное научное наследие велико, особенно в области сравнительной анатомии. Он добыл и проработал огромное количество фактов, которые он «назвал, классифицировал и описал» согласно своему девизу, 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 (первый принцип Кювье), соответственно приспособленную к определенным условиям существования (второй 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.

Ж. Кювье является основоположником палеозологии позвоночных. Им описаны и реконструированы многочисленные ископаемые позвоночные, в том числе впервые установлены роды: *Semnopithecus* (обезьяны), *Lagomys* (зайцеобразные), *Allactaga* (тушканчиковые), *Eligmoodontia* (хомяковые), *Mephitis* (скупсы), *Mastodon* (хоботные) и т. д. Кювье сгруппировал ископаемых и со-



Адольф Броньяр (1801—1876)

ботаника *Адольфа Броньяра* (1801—1876), описавшего и предложившего первую единую систематику и историю развития ископаемых растений (1828—1838).

Ж.-Б.Ламарк, Ж.Кювье и А.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.

Палеонтология в России. В России в додарвиновский период первые научные работы по палеонтологии и стратиграфии принадлежат Х.Пандеру, П.М.Языкову, Г.И.Фишеру фон Вальдгейму. *Х.Пандер* разработал палеонтологически обоснованную стратиграфию кембрия и ордовика окрестностей Петербурга и привел 200 рисунков ископаемых (1830). Он открыл также новую группу ископаемых — конодонтов, которые имеют большое стратиграфическое значение в современных исследованиях палеозоя. *П.М.Языков* (1832) впервые палеонтологически обосновал стратиграфию юры и мела Поволжья и ввел русские эквиваленты иностранных терминов и латинских названий, такие, как ярус, брюхоногие и головоногие моллюски, плеченогие. *Г.И.Фишер фон Вальдгейм* (1771—1853) занимался биостратиграфией и фауной палеозоя и мезозоя Подмосковья (1837). Он впервые описал такие известные роды ископаемых, как фораминиферы — *Fusulina*, *Streblus*; кораллы — *Chaetetes*, *Halysites*; двустворки — *Amphidonta*; брахиоподы — *Choristites* и т.д. В 1805 г. Фишер фон Вальдгейм основал Московское общество испытателей природы (МОИП).

В начале XIX в. в России были изданы первые два учебника: по палеозологии беспозвоночных — «Конхиология...» (греч. *conche* — раковина) и палеоботанике — «Сокращенное руководство к систематическому определению ископаемых растений...», написанные *Я.Г.Зембницким* в 1831 и 1833 гг. соответственно. Зембницкий перевел многие латинские и латинизированные тер-

временных позвоночных в четыре фауны: 1) пресмыкающиеся, 2) палеотерии, анаплотерии, 3) млекопитающие: мастодонты, мамонты, мегатерии, 4) современные виды плюс человек. Сравнительно-анатомические и палеонтологические работы Ж.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

мины, а также названия родов и видов, приведя для них русские эквиваленты (например: *Lepidodendron* — чешуедрев, *Sphenopteris* — клинокрыл).

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

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, первого единого собрания ископаемых России, была развернута в Петербургском университете, где она хранится на кафедре исторической геологии и в настоящее время. Ценность коллекции была ясна уже его современникам, недаром миллионер Пибоди хотел приобрести ее для американского музея.

Дарвиновский этап палеонтологии

Теоретические и практические достижения палеонтологии как науки тесно связаны на этом этапе (середина — конец XIX в.) 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 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.

Чарльз Дарвин (1809—1882) приступил к планомерным работам по естествознанию с 1831 г., исполняя в течение пяти лет обязанности штатного натуралиста на научно-исследовательском корабле «Бигл». 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 неприменных условий: изменчивости, наследственности и естественного отбора. Эта триада условий является целостным движущим фактором эволюции. Так, если предположить, что изменчивость отсутствует, то естественный отбор проявляется альтернативно, или все уничтожая как неприспособленное к существованию, или все сохраняя, но до определенного времени, пока не изменятся условия. В любом случае развитие невозможно. 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 спус-

тя двадцать лет, в 1859 г., в книге «Происхождение видов». Для разработки эволюционного учения Дарвин привлек и палеонтологический материал. Выводы, к которым он пришел, 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 Ч. 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 незыблемым осталось основное содержание эволюционной теории, заложенной Дарвином: развитие органического мира осуществляется через триаду — изменчивость, наследственность, отбор.

Из современников Ч. Дарвина самым настойчивым пропагандистом и защитником его теории стал Т. Г. Хаксли (вторая транскрипция — Гексли), хотя до работ Дарвина он придерживался взглядов Линнея и Кювье о неизменяемости видов. К научным заслугам *Т. Г. Хаксли* (1825—1895) следует отнести установление родственных связей между медузами и полипами, доказательство происхождения птиц от пресмыкающихся, опровержение гипотезы о происхождении черепа позвоночных 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. трудилась блестящая плеяда естествоиспытателей: В. Вааген, М. Неймайр, В. О. Ковалевский, Л. Долло и др. Особое внимание было обращено на послойное изучение ископаемых, что позволило построить филогенетические ряды развития вымерших животных. Одно из таких исследований было проведено *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.

Общеизвестны 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, 1889. С. 6). Изменяемость видов показана М. Неймайром на раковинах брюхоногих моллюсков, последовательно собранных из неогеновых отложений Западной Славонии. 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. 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. 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 эволюционную 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, подтвердившие 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 млеко-

питающих: копытных (носороги, «индрикотериевая» фауна Казахстана, лошади, халикотерии), хоботных, пещерных медведей, моржей и других ископаемых 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 возглавлял Палеонтологический институт АН СССР (1930—1944) и кафедру палеонтологии Московского государственного 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. Более подробно история палеонтологии изложена в книге «Современная палеонтология» (1988, ч. I).

РАЗДЕЛЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

В настоящее время выделяют более 25 направлений, которые в палеонтологии принято называть *разделами*. Они составляют два основных блока. В первый блок входят палеозоология (палеонтология) беспозвоночных, палеозоология (палеонтология) позвоночных, палеоботаника, палеонтологические проблематики, микропалеонтология, протистология, докембрийская биота, палеоневрология, молекулярная палеонтология, палеоэкология и экогенез, эволюционная палеонтология, палеофаунистика, палеофлористика, палеобиогеография, геобиология, бактериальная палеонтология, тафономия, актуопалеонтология, палеоихнология, биоминерализация, фоссилизация, палеобиогеохимия. Эти разделы составляют основное содержание и фундамент палеонтологии.

Второй блок разделов связан с практическим применением палеонтологии в геологии. В него входят биостратиграфия, экостратиграфия, климатостратиграфия, событийная стратиграфия, секвентная стратиграфия. Более половины разделов оформилось во второй половине XX в., и разработка их продолжается до сих пор.

Основные разделы палеонтологии, *палеозоология* и *палеоботаника*, связаны с монографическими описаниями и систематизацией (систематикой) ископаемых организмов. Палеозоология и палеоботаника представляют собой тот фактологический базис, на который опираются другие разделы палеонтологии. По аналогии с пищевой пирамидой это разделы-«продуценты». Производными от этих двух разделов являются палеозоология беспозвоночных, палеозоология позвоночных, палеонтологические проблематики, микропалеонтология, протистология, докембрийская биота, палеоневрология, спорово-пыльцевой анализ. Эти разделы подробно охарактеризованы во многих учебниках и сводках, поэтому останавливаться на них мы не будем.

Молекулярная палеонтология изучает молекулярный состав различных структур вымерших организмов. Есть интересные результаты. Так, напри-

мер, изучение нуклеотидных последовательностей ДНК яиц динозавров показало их общность с беспозвоночными животными, высшими растениями и грибами.

Палеоэкология и экогенез — этот раздел занимается взаимоотношением древних организмов со средой обитания. Среда обитания состоит из двух составляющих — биотической (биологической) и абиотической. Биотическая среда обитания складывается из взаимоотношений организмов друг с другом. Основные взаимоотношения являются трофическими, т.е. определяются пищевыми связями (см. рис. 5). Абиотическая среда обитания характеризуется физико-географическими параметрами, в пределах которых существуют организмы. Для реконструкции древней абиотической среды обитания необходимо анализировать литологические, тафономические и физико-географические особенности местонахождений с ископаемыми организмами. Таким образом, палеоэкология использует наряду с палеонтологическими данными и результаты таких дисциплин и разделов, как литология, тафономия, палеогеография и палеоклиматология. Палеоэкология, как правило, изучает взаимоотношения со средой обитания групп организмов, а не отдельные организмы. Для реконструкции строения и общего вида ископаемого организма, а также его образа жизни и условий обитания в палеоэкологии (и не только!) используют *морфофункциональный анализ* (греч. *morphe* — образ, вид, форма; лат. *functio* — исполнение). Например, у простейших шаровидная форма раковинки с шипами указывает на планктонный образ жизни; у позвоночных торпедообразная форма тела с боковыми и хвостовым плавниками свидетельствует о нектонном образе жизни и т.д.

Разделы «Эволюционная палеонтология», «Палеофаунистика (и фауногенез)», «Палеофлористика (и флорогенез)», «Палеобиогеография», «Геобиология» представляют собой синтез палеонтологических данных более высокого масштаба, чем палеоэкология и экогенез. Масштаб обобщения в этих разделах постепенно становится глобальным (планетарным). *Эволюционная палеонтология* изучает процесс изменения органического мира во времени. Объектами изучения являются как отдельные организмы, так и определенные совокупности (популяции, виды, роды, вплоть до типов, царств и надцарств). *Палеофаунистика (палеофлористика)* изучает исторически сложившуюся совокупность животных (растений) определенного пространственно-временного интервала. Таким образом, основным объектом изучения в палеофаунистике и палеофлористике является биота и ее изменение во времени и пространстве (*Фауногенез, Флорогенез*).

Палеобиогеография тесно связана с палеофаунистикой и палеофлористикой. Палеобиогеография занимается закономерностями пространственного распределения ископаемых фаун и флор. Объектами изучения являются совокупности организмов разного систематического ранга (от вида до отряда) и объединяющие их биоты. По биотам выделяют палеозоогеографические (палеофитогеографические) надобласти (царства), области, провинции с привязкой их к палеоклиматическим поясам. Например, систематический состав палеофитной наземной флоры (карбон—пермь, ранний триас) позволяет выделить пять областей: Еврамерийскую, Катазиатскую, Ангарскую, Субангарскую и Гондванскую. Первые две области находятся в тропическом палеоклиматическом поясе, а последние три к северу и югу от нее — в умеренных палеоклиматических поясах — в бореальном и нотальном. Палео-

биогеография изучает также изменение ареала распространения той или иной группы организмов начиная с вида. Изменение пространственного распределения вида и некоторых надвидовых категорий во времени позволяет по их ареалам фиксировать неозэндемиков, регионалов, полирегионалов, провинциалов, полипровинциалов и постэндемиков.

Геобиология изучает эволюцию биосфер геологического прошлого планеты и взаимоотношения биосфер с геосферой, литосферой и атмосферой во времени и пространстве. Геобиология представляет собой завершающий синтез данных почти всех разделов палеонтологии и результатов исследований в других науках (химия и геохимия, физика и физхимия и т.д.).

Бактериальная палеонтология изучает ископаемые бактерии, цианобионты (цианобактерии) и подобные им нано- и микрофоссилии. Исследования сосредоточены на микробных сообществах и их жизнедеятельности, тесно связанных с нефтегазонакоплением, рудогенезом, палеобиогеохимией, процессами биоминерализации, фоссилизации и осадконакопления. Параллельно бактериальная палеонтология изучает морфологию и химический состав сохранившихся оболочек ископаемых и современных бактерий, цианобионтов и одноклеточных грибов, а также бактериоморфные микрофоссилии, обнаруженные в метеоритах. Некоторые метеориты имеют возраст более 4,6 млрд лет, что превышает возраст самых древних пород Земли. Задачи, проблемы и достижения данного раздела обобщены в сводке «Бактериальная палеонтология» (2002), включающей главы: современные бактерии и бактериальные сообщества; цианобактерии, цианобактериальные сообщества, маты, биопленки; цианобактериальные маты — аналоги ископаемых строматолитов (лабораторное моделирование); строматолиты; эксперименты по фоссилизации (фосфатизация, окремнение); ископаемые бактерии и бактериальные биопленки; некоторые ископаемые микробные сообщества (раннеархейские ископаемые бактерии, окремненные микрофоссилии, фосфориты, бокситы); ископаемые бактерии, осадкообразование и рудогенез; цианобактериальные маты — источник материнского вещества нефти; шунгиты — модельный объект для изучения глобулизации; минерализованные свидетели существования гидротермальной эндобиосферы; бактериальная палеонтология и астробиология (исследование внеземного вещества, жизнеспособные экосистемы криолитосферы, длительный анабиоз микроорганизмов в ледниках Центральной Антарктиды); развитие жизни на Земле. Из этого перечня видно, что бактериальная палеонтология находится на стыке многих наук и перспективы ее использования многогранны.

Один блок исследований объединяет разделы «Биоминерализация», «Фоссилизация» и «Палеобиогеохимия». **Биоминерализация** изучает процессы образования минеральных скелетов у организмов различного эволюционного уровня от бактерий до человека. **Фоссилизация** исследует физико-химические процессы, происходящие при переходе организма в ископаемое состояние, и конечный результат этих процессов (см. с. 68). **Палеобиогеохимия** обобщает результаты биоминерализации, фоссилизации и литогенеза.

Разделы «Тафономия», «Актуопалеонтология» и «Палеоихнология» входят в группу исследований, включающих некоторые направления предыдущего блока. **Тафономия** изучает стадии посмертного захоронения организмов вплоть до ископаемого состояния (подробнее см. с. 57). **Актуопалеонтология** является частью тафономии, изучающей посмертные изменения современ-

ных (но не ископаемых) организмов на поверхности субстрата до их погребения в осадок. В круг вопросов входят выяснение причин смерти, фиксация изменения положения и целостности умерших организмов в результате мышечных сокращений, работы падалецов и микроорганизмов, направление и скорость течения и т.д. *Палеоихнология* изучает норы, следы и продукты жизнедеятельности, оставленные древними животными.

Разделы «Биостратиграфия», «Экостратиграфия», «Климатостратиграфия», «Событийная стратиграфия» и «Секвентная стратиграфия» связаны с использованием ископаемых в практической геологии по расчленению и корреляции различных пород и отложений. Эти разделы используют разнообразные возможности палеонтологического метода. Конечным результатом является создание единой шкалы геологического времени для планеты Земля.

Биостратиграфия занимается расчленением и корреляцией отложений по ископаемым организмам. Основной биостратиграфических исследований является фундаментальный закон необратимости эволюции (потомки не возвращаются к морфофизиологической целостности предков). Уже на первых этапах развития геологии было замечено, что ископаемые от слоя к слою вверх по разрезу изменяются, и это позволило выделить определенные последовательные отрезки геологического времени, получившие собственные имена (кембрий, ордовик и др.). Палеобиологический, или палеонтологический, метод стал основным при построении международной геохронологической (стратиграфической) шкалы.

Экостратиграфия расширила диапазон биостратиграфических работ. Конечная цель экостратиграфии — реконструировать экологическую модель палеобассейна или наземного ареала и увязать в единую пространственно-временную конструкцию различные батиметрические, гипсометрические, ландшафтные и другие зоны.

Событийная стратиграфия обобщает биостратиграфические, экостратиграфические и другие палеонтологические и геологические исследования. Для создания единого геохронологического (и корреляционного) каркаса проводится изучение развития биосферы и составляющих ее биот в плане появления, вымирания и миграции. Событийная стратиграфия тесно связана с каузальной стратиграфией, восстанавливающей причины того или иного события. Причины, как правило, являются глобальными, но масштаб и характер их проявления зависят от региона. В фанерозойской истории наблюдаются пять глобальных массовых вымираний и соответственно смена пяти биосфер и т.д.

Климатостратиграфия проводит расчленение и корреляцию неоген-четвертичных отложений по изменению климата (похолодание—потепление) с помощью количественного анализа холодолюбивых и теплолюбивых форм. Основные объекты изучения представлены группами организмов, четко реагирующих на изменения температуры. Для морских отложений такими группами являются планктонные фораминиферы, кокколитофориды, диатомовые водоросли; для континентальных — спорово-пыльцевые комплексы и насекомые.

Секвентная стратиграфия занимается расчленением и корреляцией морских отложений на основе стратиграфических подразделений, ограниченных перерывами. Такие стратиграфические подразделения называют секвента-

ми. Выделяют секвенты первого, второго и более низких порядков. Перерывы связаны с трансгрессивно-регрессивными циклами и изменениями положения уровня моря, зависящими от тектонических процессов. Перерывы фиксируют по поверхности размыва, геологическим несогласиям, по литологии и данным сейсморазведки. Однако возраст и длительность перерывов в осадконакоплении устанавливают прежде всего по смене органических остатков, т.е. с помощью палеонтологического метода.

Таким образом, новые разделы палеонтологии, возникшие во второй половине XX в., связаны с синтезом, обобщающим результаты многих направлений палеонтологии и других дисциплин. Конечная цель палеонтологии — реконструкция биосфер прошлого и выяснение закономерностей их развития на планете Земля. В настоящее время эти вопросы приобретают все большее значение в связи с агрессивной деятельностью человека, приводящей к разрушению современной биосферы. Кроме того, при освоении планет человек столкнется с другими биосферами, а исходной моделью для сравнения являются биосферы Земли.

С этой точки зрения интересно открытие так называемой «эндобиосферы», представляющей собой сообщество микроорганизмов гидротермальных систем глубоких слоев литосферы. Жизнедеятельность эндобиосферы не зависит от солнечного света и атмосферы, она базируется на углеводородах, поступающих из недр Земли. Возможно, самая древняя биосфера была именно такой, а приповерхностные биосферы появились позже. Палеонтология обладает достаточным фактическим материалом, интересными теоретическими обобщениями и разнообразными методиками для реконструкции закономерностей развития биосфер Земли.

История становления различных разделов палеонтологии отражает обычный путь исследований от фактов к обобщению и снова к фактам на базе новых методик и методологий, а затем к новым обобщениям. Разделы палеонтологии тесно связаны друг с другом. Результаты и достижения одних разделов влияют на ход исследований и конечные результаты других разделов. В XXI в. возможен расцвет раздела «Космопалеонтология», для которого американцы в 1998 г. предложили термин «Астропалеобиология». Исследования Марса и других планет земной группы, а также астероидов и метеоритов указывают, что за космопалеонтологией большое будущее. Этот раздел тесно связан с разделом «Бактериальная палеонтология».

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Открытие большинства закономерностей развития органического мира связано с изучением современного живого мира. Многие закономерности находят подтверждение и на ископаемых объектах. Некоторые проблемы эволюции нашли свое решение сначала на ископаемом, а затем на современном материале. Палеонтология изучает развитие органического мира в огромном диапазоне времени, охватывающем около 4 млрд лет.

Триада Ч.Дарвина: изменчивость, наследственность, естественный отбор. Эволюция (лат. *evolutio* — развертывание) как процесс исторического развития органического мира может осуществляться только при совместном проявлении изменчивости, наследственности и естественного отбора (Ч.Дарвин,

1859). Каждый из этих факторов был известен и до Дарвина. Они входили составными частями в различные эволюционные учения. Так, Ж.-Б. Ламарк (1809) придавал первостепенное значение изменчивости (изменениям), наследственности и употреблению—неупотреблению (упражнению—неупражнению) органов. О естественном и искусственном отборе также было известно до Дарвина. Заслуга Дарвина заключается в доказательстве того, что триада «изменчивость — наследственность — естественный отбор» является целостным движущим фактором эволюции.

Компоненты триады взаимозависимы и взаимосвязаны. Выпадение любого из трех факторов приводит к остановке развития органического мира. Если представить, что отсутствует изменчивость, то «естественному отбору» выбирать нечего и наследуется что есть. И все-таки отбор происходит, но жестко альтернативно: либо на уничтожение организма как непригодного для существования, либо на выживание до тех пор, пока позволяют условия, а когда они становятся неприемлемыми, гибель неизбежна. При отсутствии наследственности не только не сохраняются появившиеся изменения, но и сам организм как единая сбалансированная система становится нереальным. При отсутствии отбора разнообразие, возникшее в результате изменчивости и закрепленное наследственностью, не будет лимитировано, развитие органического мира должно прекращаться. Тем не менее весь современный и ископаемый материал свидетельствует, что развитие органического мира идет непрерывно, но осуществляется с разной скоростью. В этом поступательном процессе имеются периоды расцвета и упадка. При этом сложность и разнообразие живых систем в целом увеличиваются как на организменном уровне, так и на уровне биоценозов, биот и биосферы. Достижения генетики, молекулярной биологии и популяционной биологии не опровергли триаду Ч.Дарвина, а еще более укрепили ее, но уже на другом уровне исследований, раскрыв многие механизмы взаимодействия изменчивости, наследственности и естественного отбора.

Изменчивость является общим свойством существующей материи, так как связана с анизотропией мира вообще (греч. *anisos* — неравный; *tropos* — свойство). Особенность изменчивости в биологических системах — это способность существовать в разных сочетаниях. Ни по одному признаку в системах нет абсолютного равенства, но всегда есть различия разного масштаба и происхождения, приводящие к появлению разнообразнейших комбинаций. Существует несколько подходов к классификации изменчивости биологических объектов, отдельные положения которых частично совпадают. По одной из классификаций изменчивость может быть индивидуальной, популяционной, географической. В целом ее иногда называют внутривидовой. Ч.Дарвин предлагал различать определенную и неопределенную изменчивость. По другой классификации им соответствует наследственная и ненаследственная (модификационная) изменчивость. Наследственная изменчивость связана с появлением новых генотипов, наиболее известными из которых являются мутации.

Противопоставление наследственной изменчивости модификационной оказалось несостоятельным. Модификационная изменчивость наследственно обусловлена, так как отражает генетически закрепленную норму реакции определенного вида на разные условия обитания. У одних видов норма реакции фенотипически разнообразна, у других нет. Модификационная измен-

чивость проявляется как экологическая, популяционная и географическая. Иногда говорят об онтогенетической изменчивости, подразумевая под ней различные возрастные стадии индивидуального развития. В данном случае лучше разграничить изменения, идущие во времени (онтогенез → филогенез, астогенез → филогенез), от тех, которые проявляются как конечный результат определенного состояния. На палеонтологическом материале наиболее убедительно расшифровываются индивидуальная и экологическая (модификационная) изменчивость.

Наследственность как свойство, где предыдущее состояние предопределяет последующее, столь же универсальна, как и изменчивость. В биологических системах наследственностью называют способность передачи информации от предка (-ов) к потомку (-ам) через генетический код (ДНК, РНК). Передача осуществляется при определенных внутренних состояниях и в конкретных условиях среды. Таким образом, передача изначально не застрахована от сбоев, способных вызвать изменения в генотипической информации. Изменения в генотипе провоцируют все варианты изменчивости; как правило, они отражаются и в фенотипе. При изучении ископаемых наследственность описывают через морфологические признаки, унаследованные потомками от предков.

Естественный отбор как фиксация и право существования (или несуществования) является наряду с изменчивостью и наследственностью таким же первичным условием бытия. Естественный отбор в биологических системах осуществляется разнообразно. Наиболее четко он проявляется при смене среды обитания. Смена внешних условий приводит к гибели одних организмов, приспособлению других и изменению третьих. Среда выступает и как «судья» (естественный отбор), и как «творец» новых качеств (изменчивость). В результате естественного отбора на основе изменчивости и наследственности закрепляется расхождение признаков. Чем меньше изменчивость и исходное разнообразие, тем жестче идет естественный отбор. В любом случае одни биологические состояния сохраняются и изменяются, а другие исчезают. Возникают определенные направления развития, ограниченные как предыдущим морфофизиологическим состоянием, так и изменившимися условиями среды. Таким образом, естественный отбор упорядочивает и направляет развитие органического мира. На палеонтологическом материале естественный отбор наиболее ярко проявляется при резком изменении среды, особенно если оно происходит планетарно.

Онтогенез, астогенез, филогенез. Онтогенез (онтогенез) — процесс развития одиночного организма, возникшего при слиянии половых клеток. В настоящее время принято говорить, что онтогенез — это определенная программа реализации генетического кода в определенных условиях. Соответственно различают генотип (сочетание генетических свойств на молекулярном уровне) и фенотип (реализация генетического кода в конкретных условиях на организменном уровне). Онтогенез изучают как индивидуальное развитие целого организма, так и развитие его отдельных структур, последовательно фиксируя все стадии.

Онтогенез на ископаемом материале можно восстановить только по скелетным остаткам, которые выступают как «регистрирующие структуры» истории индивидуального развития. Но и скелеты подтверждают общие закономерности онтогенеза: 1) строение предыдущей стадии отличается от последующей; 2) процесс идет в основном по пути усложнения, реже упро-

щения; 3) в индивидуальном развитии частично сохраняются особенности строения предков; 4) последовательность предковых состояний соответствует исторической последовательности развития группы.

К настоящему времени онтогенез исследован у многих ископаемых. Благодаря этому удалось доказать разное систематическое положение многих организмов, имеющих сходное строение скелета на взрослой стадии. Онтогенезы ископаемых описывают через разные особенности скелета. Например, у фораминифер учитывают тип навивания, число и строение камер, скульптуру; у археоциат — появление второй стенки, септ, днищ (см. рис. 126); у кораллов — заложение септ; у аммоноидей — усложнение лопастной линии, появление скульптуры.

Астогенез (астогения) — процесс развития колониального организма, возникшего за счет бесполого размножения. Астогенез как явление и его стадии развития изучены на скелетах мшанок, колониальных кораллов и граптолитов (см. рис. 147). Первый индивид колонии возникает за счет полового размножения, все остальные — за счет бесполого размножения первого индивида, а затем и самих себя. В астогенезе колониальных животных, как и в онтогенезе одиночных, выделяют детскую, юношескую, взрослую и старческую стадии развития.

Онтогенез и астогенез являются циклически направленными процессами. Направленность обусловлена последовательной сменой одного состояния другим, где последующая стадия принципиально отличается от предыдущей (например, эмбриональная от постэмбриональной, незрелая от зрелой и т.д.). Цикличность проявляется в том, что на взрослой (и старческой) стадии в определенные сезоны ритмично повторяются сходные морфологические признаки. Этот процесс назвали *цикломорфозом*. На ископаемом материале он описан у хететоидей, а также у одиночных и колониальных кораллов. По числу ритмов в цикломорфозе можно определить продолжительность их жизни. Цикломорфоз позволил установить время накопления 8-метровой толщи тарусских известняков одного из районов Подмосковья. Оно превысило 10 тысячелетий.

Филогенез (филогения) — процесс исторического развития группы организмов от предков к потомкам, связанных родственными отношениями. Как филогенез рассматривают историю развития видов одного рода, родов одного семейства и т.д., вплоть до развития царств и органического мира в целом.

Соотношение онтогенеза и филогенеза, проявляющееся в том, что «в онтогенезе повторяется филогенез», описывали многие ученые, особенно те, кто занимался эмбриологическими исследованиями. Уже в первой половине XIX в. наш соотечественник эмбриолог К.М.Бэр установил, что закладка признаков в процессе эмбриогенеза происходит в обратном порядке, т.е. от высших таксонов к низшим, поэтому чем признак древнее, тем раньше он появляется в онтогенезе. Ч.Дарвину принадлежит образное выражение, что зародыш представляет собой «смутный портрет предка».

В завершённом виде биогенетический закон был сформулирован двумя немецкими естествоиспытателями Ф.Мюллером (1864) и Э.Геккелем (1866). Суть его сводится к следующему: в индивидуальном развитии организма (онтогенез) сжато повторяются признаки предков (филогенез). Повторение признаков предков, или рекапитуляция, чаще всего прослеживается на ранних и средних стадиях, а появление новых признаков обычно приурочено к поздним стадиям развития (анаболия).

В действительности новые признаки могут появляться на средних (девиация) или даже ранних (архаллакис) стадиях, прежние признаки в таком случае исчезают раньше. Старые признаки, как правило, смещаются на более ранние, но иногда и на поздние стадии. Соответственно меняется весь ход онтогенеза, приводящий к изменению и филогенеза. В результате возникают новые группы организмов. Ярким примером служит возникновение насекомых в результате сдвига половозрелости и других особенностей на личиночные стадии многоножек, являющихся их предками.

Э.Геккель считал, что полноценный филогенез можно восстановить только методом тройного параллелизма, согласуя данные по палеонтологии, онтогенезу (эмбриология) и морфологии (сравнительная анатомия).

В наше время для восстановления филогенеза ископаемых и современных организмов В.Е.Руженцев (1960) предложил учитывать совокупность пяти критериев: хронологии, гомологии, онтогенеза, основного звена в развитии, хронологии.

Соотношение онтогенеза, астогенеза и филогенеза проявляется не только в том, что в первых двух в разной степени повторяются стадии третьего, но и в том, что филогенез складывается из онтогенезов (астогенезов) поколений, последовательно сменяющих друг друга. На любой стадии онтогенеза (астогенеза) могут и возникать новые признаки, и исчезать прежние. В результате изменяется прежний онтогенез, а отсюда и филогенез. Тесная взаимозависимость онтогенезов и филогенезов влияет на ход и содержание эволюции.

Онтогенезы, астогенезы и филогенезы ископаемых описывают через морфологические изменения скелетов. В палеонтологии для них широко используют термин *морфогенез*.

Параллелизм, гомологичные и аналогичные ряды развития. Под *параллелизмом* понимают процесс развития сходных структур у филогенетически близких групп, имеющих общего предка. Реализация сходства обусловлена генетической общностью. Потомки наследуют общий набор присущих предку генов. У потомков на фазе генетической общности, несмотря на расхождение признаков, параллельно возникают сходные особенности строения. Параллельные ряды наследственных изменений были названы Н.И.Вавиловым (1920) *гомологическими рядами наследственной изменчивости*. Гомологические, или гомологичные, ряды известны у всех групп организмов. Параллельное развитие видов одного рода или родов одного подсемейства Вавилов называл гомологичными рядами, а подсемейств, семейств и выше — *аналогичными рядами*.

Последователи Н.И.Вавилова, особенно палеонтологи, к гомологичным рядам относят параллельное развитие структур в близких подсемействах, семействах и отрядах. Знание последовательности развития структур в одном филогенетическом ряду дает возможность прогнозировать подобные появления в других. Закон гомологичных и аналогичных рядов позволяет в палеонтологии восстанавливать недостающие звенья развития, а также решать вопрос о степени генетического родства.

Радиация, дивергенция, конвергенция. Увеличение разнообразия органического мира идет по пути расхождения признаков. Этот процесс исходно связан с изменчивостью. Морфофизиологические различия приводят к разным возможностям жизни. Чем резче различия, тем существеннее будут от-

личаться способ жизни и условия обитания. Только часть различий жизнеспособна, что и закрепляется естественным отбором.

Процесс расхождения признаков у потомков, возникших от одного предка, называют *радиацией* (несколько направлений), или *дивергенцией* (два направления). Радиация и дивергенция являются общими закономерностями развития, проявляющимися в филогенезе всех групп организмов. Обычно, говоря о радиации, подчеркивают, что она является приспособительной, т.е. адаптивной (рис. 1). Эволюция органического мира показывает, что определенные возможности, связанные с различными морфофизиологическими состояниями, реализуются в соответствующих условиях жизни. В этом отношении не только радиация и дивергенция, но и эволюция в целом носит адаптивный характер, при этом чем больше обстановок обитания, тем разнообразнее эволюция.

Конвергенция — процесс схождения признаков у неродственных форм в результате приспособления к одинаковому образу жизни или наличия сходной структуры. Жизненные формы при конвергенции начинают совпадать. Среди ископаемых беспозвоночных ярким примером конвергенции являются организмы с конической формой тела, которые ведут неподвижный бентосный образ жизни, прикрепляясь к субстрату цементацией. Такую сходную конусовидную жизненную форму имеют археоциаты, кораллы, некоторые двустворки и брахиоподы. Другие примеры конвергенции у ископаемых беспозвоночных: а) клубковидные — червеобразные раковины фораминифер, кольчатых червей, гастропод, аммонойд; б) двустворчатые раковины гас-

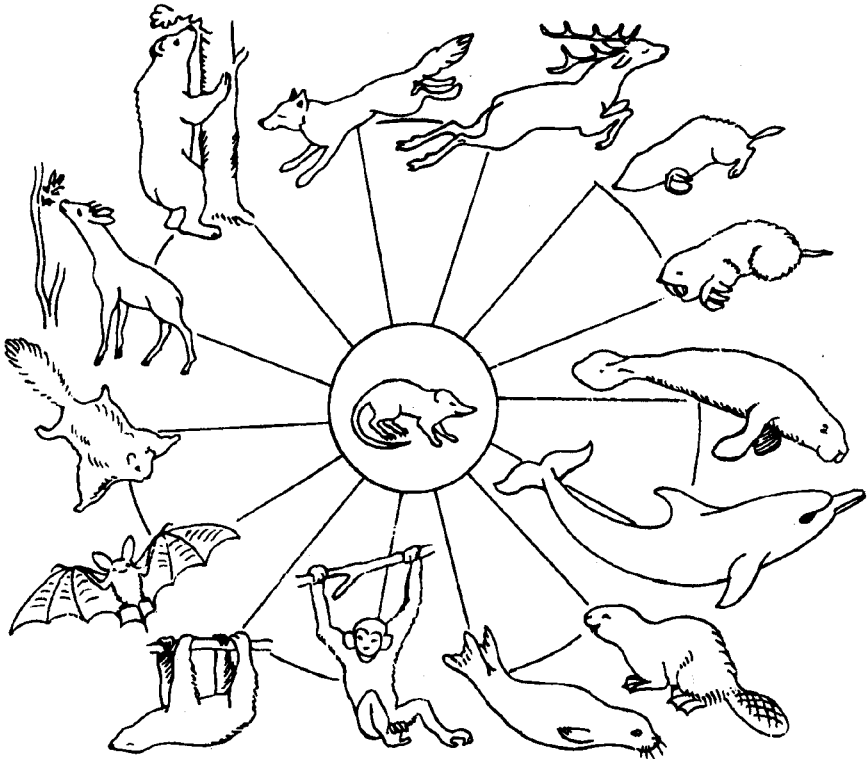


Рис. 1. Адаптивная радиация плацентарных млекопитающих, имеющих общего предка (*Биологический энциклопедический словарь, 1989*)

тропод, двустворок, брахиопод, ракообразных. Еще более яркий пример конвергенции — крылатые организмы, принадлежащие к таким далеким систематическим группам, как беспозвоночные (насекомые) и позвоночные (пресмыкающиеся, птицы, летучие мыши). Конвергенция широко распространена и среди растений.

У ряда форм наблюдается совмещение причин появления сходных структур: одновременно проявляются генетическая общность (гомология) и одинаковый образ жизни (аналогия). Такое сходство называют *гомеоморфией*. Границу между гомеоморфным и конвергентным сходством иногда провести очень трудно. Радиация, дивергенция, гомеоморфия и конвергенция тесно взаимосвязаны. Нередко формы, дивергентные относительно друг друга, по отношению к другим формам оказываются конвергентными. Летающие ящеры резко отличаются от других пресмыкающихся, но конвергентно сходны с летучими мышами, которые сильно отличаются от большинства сородичей по классу млекопитающих.

Парафилия, монофилия, полифилия. Понятия «парафилия», «монофилия» и «полифилия» связаны с проблемой числа и таксономического ранга групп предков, давших начало одной из групп потомков. В настоящее время предлагают следующую расшифровку этих понятий. *Парафилия* — происхождение данной группы от нескольких групп того же таксонометрического ранга, т.е. происхождение разных видов одного рода от разных видов другого рода, разных родов одного семейства от разных родов другого семейства и т.д. *Монофилия* — происхождение данной группы или нескольких групп от одной предковой группы более низкого ранга. Например, при монофилии последующий вид (виды) должен происходить от одного из подвидов (или популяций) предыдущего вида. *Полифилия* — происхождение данной группы от нескольких предковых групп того же ранга, т.е. данного вида от нескольких видов, данного рода от разных родов и т.д.

Палеонтологические, сравнительно-морфологические и эмбриологические исследования показывают, что новые особенности строения параллельно возникают в нескольких группах, связанных друг с другом филогенетической общностью. Так, признаки, характерные для земноводных, развивались у нескольких групп кистеперых рыб, признаки млекопитающих — у разных групп пресмыкающихся, признаки цветковых растений — у ряда групп проангиосперм. Результаты палеонтологических исследований показывают, что в начале возникновения новой группы преобладает парафилия. Дальнейшее развитие новой группы постепенно ограничивается одной из таксономических групп, отчего создается впечатление о ее монофилетическом происхождении в целом. Парафилия известна у палеозойских вымерших кораллов гелиолитоидей и ругоз, у членистоногих, земноводных, млекопитающих и других животных, а также у высших растений. Полифилетическое происхождение имеют бактерии. Невозможно объединить в один филогенетический ряд такие разные бактерии, как, например, железистые и метановые, деятельность которых основана на совершенно разных биохимических реакциях.

Проблема парафилии, монофилии и полифилии тесно связана с проблемой систематики, в основу которой положен филогенетический принцип (предок — потомок). Монофилетическое происхождение, безусловно, соответствует филогенетической систематике, парафилетическое не противоречит ей, а полифилетическое требует пересмотра объема существующих систематических единиц, что и делается по мере поступления материала.

Монофилия тесно связана с дивергенцией и радиацией, парафилия — с параллелизмом в развитии, а полифилия отражает конвергенцию и гомеоморфию.

Необратимость эволюции. Необратимость эволюции как закон развития органического мира был сформулирован Л. Долло (1893). Его современное содержание сводится к тому, что потомки, оказавшись или существуя в прежней среде обитания предков, не возвращаются к морфофизиологической целостности предков. Другими словами, организм, состоящий из множественных характеристик и их комбинаций, не может повториться как прежнее целое. Отдельные морфологические черты и структуры, присущие предкам и исчезнувшие у потомков, могут появиться вновь, но они будут базироваться уже на других эволюционных уровнях. Такие повторы отражают конвергенцию, гомеоморфию и жизненные формы и поэтому не могут служить опровержением закона необратимости эволюции. Приведем один из примеров. У палеозойских предков аммоноидей раковина была прямая. В ходе эволюции она начала изгибаться, а затем сворачиваться в плоскую спираль. В мезозое несколько раз от плоскостепиральных форм вновь появлялись аммоноидеи с различно развернутыми раковинами, но в отличие от предков тип лопастной линии у потомков был иной (см. рис. 218). Кроме того, скульптура, как правило, была тоже другая. Таким образом, полное тождественное повторение организма даже на уровне строения скелета не состоялось. Та же картина наблюдается в эволюции и других групп.

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 организмов два состояния, которые он назвал биологическим прогрессом и биологическим регрессом.

Биологический прогресс характеризуется тремя признаками: 1) увеличением численности особей, 2) расширением ареала распространения, 3) усилением дифференциации 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 морфофизиологически деградирующие, например паразиты.

Биологический регресс как состояние, противоположное биологическому прогрессу, характеризуется теми же тремя признаками, но со знаком минус: 1) уменьшением численности особей, 2) сокращением ареала распространения, 3) уменьшением 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 многократно и на разных систематических уровнях, а не только на уровне видов. Биологический регресс, сопровождающийся специализацией, приводит в конце концов к вымиранию. Ярким примером служит исто-

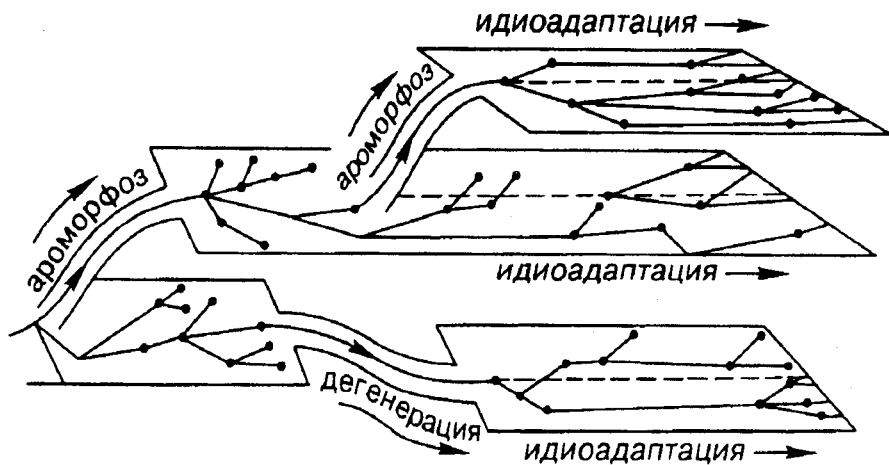


Рис. 2. Схема направлений эволюционного процесса (Северцов, 1939)

рия 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.

Ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация, ценогенез. Биологический прогресс, по А.Н.Северцову, достигается четырьмя различными способами, которые он назвал «ароморфоз», «идиоадаптация», «дегенерация» (рис. 2) и «ценогенез». Первые три способа (направления) эволюции являются морфофизиологическими, а ценогенез — эмбриональным и личиночным.

Ароморфоз характеризуется усложнением морфологии и функций, что поднимает общий эволюционный уровень и интенсивность жизнедеятельности организмов (греч. *airo* — поднимать; *morphe* — вид, 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. Например, происхождение эукариот, имеющих клеточное ядро, от безъядерных прокариот; возникновение многоклеточных животных от одноклеточных; появление типов членистоногих и моллюсков от кольчатых червей и т.д.

Идиоадаптация характеризуется дифференциацией морфологии и функций, что помогает потомкам лучше, чем их 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 различные отряды двустворок, слабо дифференцированные по морфологии, но характеризующиеся каким-нибудь преобладающим образом жизни. Так, двустворки отряда рядозубые относятся преимущественно к ползающему бентосу, отряда связкозубые — к зарывающемуся или сверлящему бентосу, а отряда толстозубые (рудисты) — к неподвижному бентосу, прикрепленному или свободнолежащему. Идиоадаптациям 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. *degenerare* — вырождаться). Дегенерация всегда связана с узкой специализацией и сопровождается упрощением строения. Следует, однако, 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 выражено у вирусов — внутриклеточных паразитов. Среди ископаемых животных дегенерацию испытывают некоторые сиринопориды (из табулятоидей), живущие в симбиозе с определенными видами и родами строматопорат.

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ГЕОХРОНОЛОГИЯ

Практическое применение палеонтологии в основном связано с геологией, преимущественно с биостратиграфическими работами. Благодаря геологии накоплен огромный палеонтологический материал, который теперь востребован и в других сферах человеческой деятельности, например в экологии и космобиологии.

Стратиграфическая шкала разработана прежде всего на основе палеонтологического метода. Уже на рубеже XVIII—XIX вв. обратили внимание, что породы, залегающие друг над другом, а значит, заведомо разновозрастные, содержат комплексы ископаемых, отличающиеся друг от друга. Расчленение и корреляция пород на основе ископаемых позволили построить *геологическую шкалу по принципу «древнее — моложе», т. е. по относительному признаку*. При этом были использованы два основных критерия стратификации: *расчленение и корреляция*. Слои конкретных разрезов, выделенные при расчленении, затем сопоставляли (коррелировали) со слоями уже известных разрезов по сходству ископаемых организмов (*метод руководящих ископаемых*). Каждая группа слоев с характерным комплексом руководящих ископаемых получила свое собственное название (кембрийская система и т. д.). Конкретное летоисчисление в цифрах появилось только в XX в. с развитием изотопного метода. Следует подчеркнуть, что при построении стратиграфической шкалы надо учитывать взаимоотношения литостратиграфических, биостратиграфических и хроностратиграфических подразделений. В течение длительного времени считали, что их границы совпадают. С середины XX в. стало ясно, что границы и объем этих подразделений, как правило, отличаются друг от друга (подробнее см.: Степанов, 1958; Халфин, 1960; Леонов, 1974). В хроностратиграфической шкале аналогом системы является период (подробнее см. ниже).

Успешное использование палеонтологического метода для определения относительного возраста пород связано с *законом необратимости эволюции*. Суть закона сводится к тому, что потомки при возвращении в среду обитания предков не возвращаются к их морфофизиологической целостности. Другими словами, организм, состоящий из множественных характеристик и их комбинаций, неповторим как целое. Правда, отдельные черты и структу-

ры могут появиться вновь. Так, у вторично-водных животных могут появиться аналоги (не гомологи!) жабр. Впервые на необратимость эволюции как на закономерность развития живого указал Ч. Дарвин в «Происхождении видов» (1859). Окончательно обосновал и сформулировал закон необратимости эволюции бельгийский ученый Л. Долло (1893).

Интенсивное изучение осадочных толщ в течение XVIII в. привело к тому, что расчленение и корреляцию пород стали проводить, учитывая по-слойное распределение ископаемых животных и растений, а не только литологические и другие критерии (см. рис. 22, 23 на с. 75). На рубеже XVIII—XIX вв. палеонтологический метод активно использовали В. Смит в Англии, а вскоре Ж. Кювье и А. Броньяр — во Франции. Особое место занимают работы *Вильяма Смита* (1769—1839), которого многие воспринимают как основоположника палеонтологического метода. Долгие годы исследования В. Смита были связаны с угледобывающей промышленностью Англии, особенно с районом Сомерсета. Для этого района он в 1799 г. составил стратиграфическую колонку и геологическую карту, исходя из вывода, что «одинаковые слои всегда встречаются в одинаковой последовательности и всегда заключают одних и тех же характерных ископаемых» (Леонов, 1973. С. 163). В 1815 г. В. Смит опубликовал геологическую карту Англии, Уэльса и части Шотландии, а в течение 1819—1824 гг. издал серию карт под названием «Новый геологический атлас Англии и Уэльса». На основании палеонтологического метода он разработал основной принцип построения геологических

карт: породы одного возраста на карте должны иметь единый определенный цвет. Этот принцип построения геологических карт является основным до сих пор.

В 1799 г. В. Смит предложил два постулата: 1) слои, содержащие одинаковые окаменелости, являются одновозрастными; 2) слои, содержащие разные окаменелости, являются разновозрастными (рис. 22, с. 75). Оба положения были столь просты и очевидны, что вскоре вызвали понимание современников. Принципы В. Смита при построении сводного разреза и геологической карты, ставшие классическими, уже на протяжении почти 200 лет сохраняются неизменными. Расчленение и корреляция отложений в биостратиграфии, основанные на двух постулатах Смита, также остаются классическими, но с



Вильям Смит (1769—1839)

Последовательность выделения систем фанерозоя

Год	Система	Страна, регион	Автор
1759	Третичная	Италия	П. Ардуино
1822	Меловая	Франция	Омалиус д'Аллау
1822	Каменноугольная	Великобритания	В. Конибир и В. Филлипс
1825—1829	Четвертичная	Франция	Ж. Денуайе
1834	Триасовая	Германия	Ф. фон Альберти
1835	Кембрийская	Великобритания	А. Седжвик
1839	Юрская	Альпы	Л. фон Бух
1839	Силурийская	Великобритания	Р. Мурчисон
1839	Девонская	Великобритания	Р. Мурчисон и А. Седжвик
1841	Пермская	Россия	Р. Мурчисон
1853	Неогеновая	Италия, Австрия	М. Гёрмес
1864	Палеогеновая	Зап. Европа	К. Науманн
1879	Ордовикская	Великобритания	Ч. Лапворс

Примечание. Третичная система во второй половине XIX в. была подразделена на палеогеновую и неогеновую системы. Термин «третичная система» широко используется в разном объеме в современной англоязычной литературе.

одной очень существенной оговоркой. Второй постулат, как оказалось впоследствии, не столь прост и однозначен, как первый. 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.

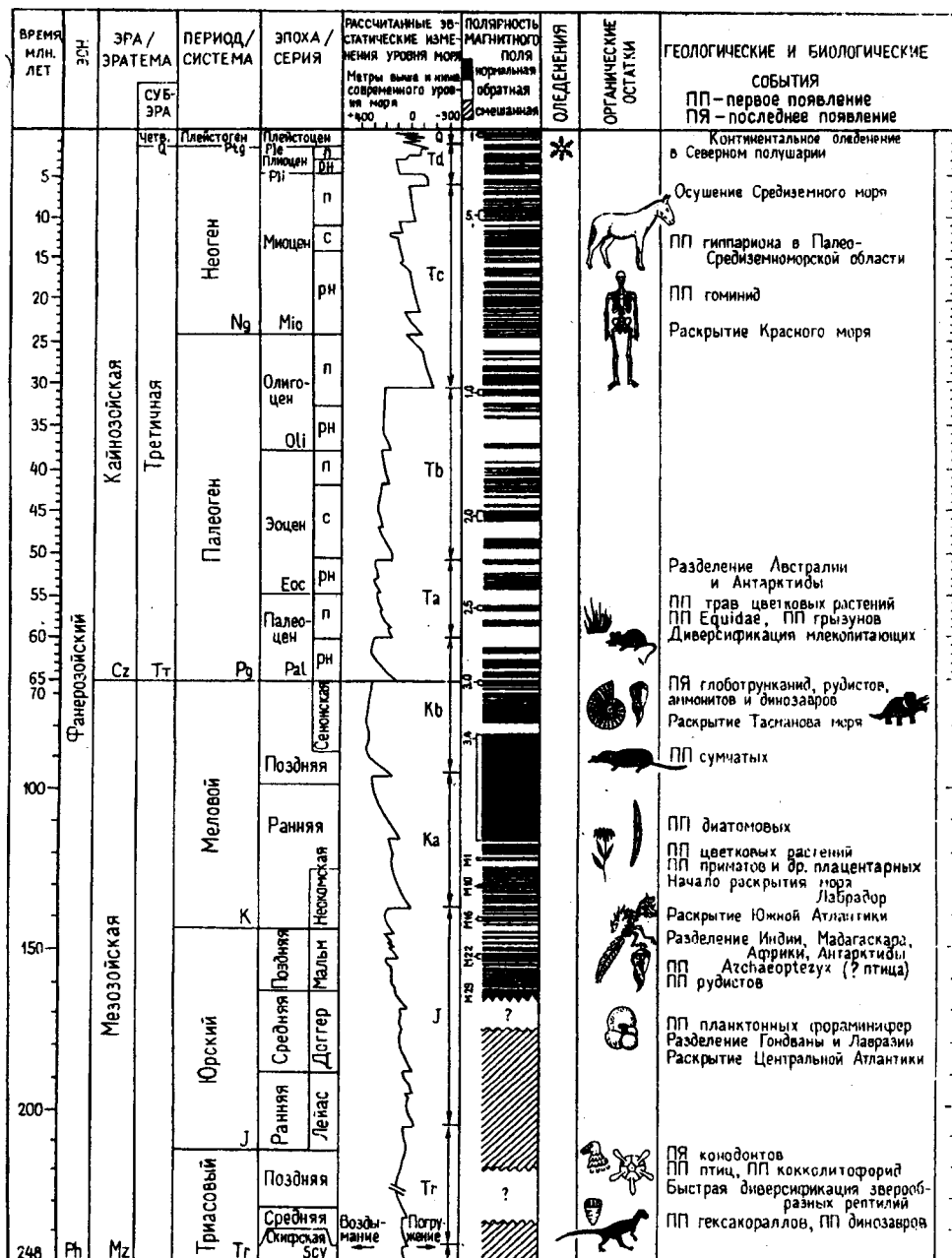
С помощью палеонтологического метода европейские геологи и палеонтологи установили 12 систем пород (табл. 1). Каждая система получила собственное название и специальный индекс в виде одной, реже двух латинских букв. На обоснование самостоятельности выделенных систем и разработку иерархии, номенклатуры, названий и индексов геологической шкалы понадобилось около 60 лет и еще десятки лет, чтобы утвердить их на II—VIII сессиях Международного геологического конгресса как *Международную стратиграфическую шкалу*. В 1960 г. на XXI сессии МГК была утверждена ордовикская система. Следует иметь в виду, что выделение каждой из систем проходило долгий и мучительный путь вплоть до дискуссий о приоритете того или иного ученого и страны. Нередко изучение системы начиналось в одном регионе (толщи, слои, формации), а установление стандарта происходило в другом.

В настоящее время иерархия и номенклатура подразделений международной шкалы выглядят следующим образом (сверху вниз по порядку понижения ранга):

Геохронологические подразделения Стратиграфические подразделения

Акрон	Акротема
Эон	Эонотема
Эра	Эратема (группа)
Период	Система
Эпоха	Отдел
Век	Ярус
Хрон (хронозона, зональный момент)	Зона

Глобальная геохронологическая шкала (с увеличенным масштабом для фанерозоя), показывающая основные биологические и геологические события, изменения уровня Мирового океана, полярности магнитного поля и время основных оледенений (Harland et al., 1982; Каменная книга, 1997)



Международная геохронологическая шкала с самого начала была построена как событийная история, где события разного масштаба и типа проявления (изменение фауны и флоры, литология, метаморфизм, тектонический

Время, млн. лет	ЗОН	ЭРА / ЭРАТЕМА	ПЕРИОД / СИСТЕМА	ЭПОХА / СЕРИЯ	РАССЧИТАННЫЕ ЭВСТАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ МОРЯ (Метры выше и ниже совр. уровня моря) * - возм. - погуживание	ПОЛЯРНОСТЬ МАГНИТНОГО ПОЛЯ * нормальная * обратная * смешанная	ОЛЕДЕНЕНИЯ	ОРГАНИЧЕСКИЕ ОСТАТКИ	ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ ПП - первое появление ПЯ - последнее появление				
										СУБ-ЭРА			
250	Фанерозойский	Палеозойская	Пермский	п	Р	Циклы 2-го порядка (суперциклы) * к морю	*		ПЯ трилобитов, табулатоидов, рогов, брахиопод - ортид				
300				рн					Р	Окончательное закрытие Герцинского Аппалачского океана			
350			Каменноугольный	Рен	и			pp	D-M	*		ПП крылатых насекомых	
					рп			Р				ПП пеликозавров	
					с			Р				ПП ктлтикозавров	
400			Девонский	Д	п			D-M	?	*		ПЯ граптолитов	
					рп							Р	ПП амфибий (лабиринтодонт)
450			Силурийский	С	п			D-M	?	*		ПП голосемянных	
					рп							Р	ПП бескрылых насекомых
500			Ордовикский	О	п			D-M	?	*		ПП амmonoидей	
					рп							Р	ПП челюстноротых (рыбы)
					с							Р	ПП наземных высших растений
550			Кембрийский	К	п			D-M	?	*		ПП мшанок, рогов, морских ежей	
					рп							Р	ПП бесчлостных позвоночных
590			Рн	Рз	п			D-M	?	*		ПП хордовых	
	рп	Р			ПП граптолитов								
600	Рн	Рз	п	D-M	?	*		ПП большинства беспозвоночных					
			рп					Р	ПП минеральных смелтов				
1000	Протерозойский	Р	п	D-M	?	*		ПП многоклеточных					
			рп					Р	ПП эукариот				
			с					Р	ПП обычных красцветов				
2000	Архейский	А	п	D-M	?	*		ПЯ полосчатых железистых кварцитов					
			рп					Р	ПП строматолитов, первые прокариоты				
3000	Архейский	А	п	D-M	?	*		Древнейшие осадочные породы					
			рп					Р	Древнейшие датированные породы				
4000	Архейский	А	п	D-M	?	*		Древнейшие осадочные породы					
			рп					Р	Древнейшие датированные породы				
5000	Присойский	Р	п	D-M	?	*		Древнейшие осадочные породы					
			рп					Р	Древнейшие датированные породы				

п — поздняя; рп — ранняя; с — средняя

режим, климатическая зональность и т.д.) легли в основу выделения подразделений различного ранга — от эр до веков. Таблица 2 представляет геохронологическую шкалу, в которой обобщены разнообразные события геологического и биологического прошлого планетарного масштаба. Историческая последовательность событий, неповторимость и необратимость эволюции органического мира придали Международной геохронологической шкале ту

стабильность, которая в настоящее время подвергается изменениям только в отношении границ, объемов, а также детализации. Последовательность событий позволяет установить относительный возраст. Продолжительность событий до XX в. пытались вычислить косвенно, например по мощности отложений, сравнивая скорость накопления древних толщ со скоростью накопления современных осадков.

С появлением изотопных методов удалось установить продолжительность эр, периодов, эпох и веков в годах. Изотопный метод в начале исследований казался столь безупречным, что его стали называть методом определения абсолютного возраста пород. Но оказалось, что коэффициент ошибки изотопных методов 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 об *изотопном возрасте*, когда дают временные рубежи и объемы, и об *относительном возрасте*, когда время называют собственным именем — силурийский период, юрский период и т.д.

В последнее время предлагали разделить Международную геохронологическую шкалу на равные отрезки времени и выделять соответственно подразделения, равные 1000, 100 и 10 млн лет, а от подразделений кембрий, ордовик, силур и др. отказаться. При таком подходе теряется основной смысл геологической истории, состоящей, как и всякая история, из серии последовательных и параллельных событий — материальных и векторных отражений времени от прошлого к настоящему. В противном случае время «безлико» и никакой информации не несет. Тем не менее сейчас принято показывать в шкале время в десятичной системе (см. табл. 2).

В стратиграфической (геохронологической) шкале разные исследователи различают два или три эры и от пяти до восьми эр. В фанерозойском эоне выделяют три или четыре эры, 12 или 13 периодов, 32—34 эпохи, от 90 до 130 веков и более чем 500 хронозон. Все подразделения получили специальные названия (табл. 3 — фанерозой; табл. 4 — докембрий).

Расчленение и корреляция геохронологических и стратиграфических подразделений, их объемы и границы являются предметом дискуссий. Фанерозой, как правило, делят на три эры: палеозой, мезозой, кайнозой. Некоторые считают, что фанерозой состоит из четырех эр: палеозоя, метазоя, мезозоя и кайнозоя. Другой пример: границу между протерозоем и палеозоем одни исследователи проводят в основании венда, другие — в основании кембрия. Обычно всю совокупность докембрийских подразделений обозначают общим термином «Докембрий» с индексом РС (от Precambrian).

Шкалы четвертичного периода и докембрия наиболее спорные. Сравнение четвертичного периода с другими периодами фанерозоя показывает, что по содержанию, объему и продолжительности он отвечает одному хрону, т.е. части века, а не периоду (рис. 3). Следующая проблема: куда относить этот хрон — к концу неогена или началу нового периода? Время, связанное с производственной деятельностью человека, предлагают называть *техноценом*, или *техногеом*.

Докембрий более продолжителен по времени, чем фанерозой; он составляет 85% времени всей геологической истории Земли. Докембрий подразделяют на две, три или четыре эры. Деление докембрия на четыре эры наибо-

лее убедительно, если исходить из последовательного уменьшения продолжительности эр во времени. Сокращение во времени длительности эр известно давно. Изменение продолжительности геохронологических подразделений объясняют различными причинами, в том числе закономерностями вращения Земли, тектоническими перестройками и циклически направленным ходом эволюции органического мира.

Разработка первой геологической шкалы проходила в XIX—XX вв. в Европе как наиболее промышленно развитом регионе. После Второй мировой войны с середины XX в. началось интенсивное изучение геологии других континентов. Корреляция (параллелизация) европейского стандарта со шкалами других регионов показала, что объем и границы их подразделений обычно не совпадают. Различия связаны не только со степенью изученности, но и с биогеографическим распределением животных и растений, а также с разными темпами развития органического мира в акваториях и на территориях геологического прошлого. Кроме того, границы изменения систематического состава растений и животных обычно не совпадают. Некоторые исследователи предлагают выделять по растениям такие подразделения, как палеофит и мезофит.

Следует отметить, что палеонтологический метод по сравнению с изотопным во многих случаях позволяет более дробно стратифицировать поро-

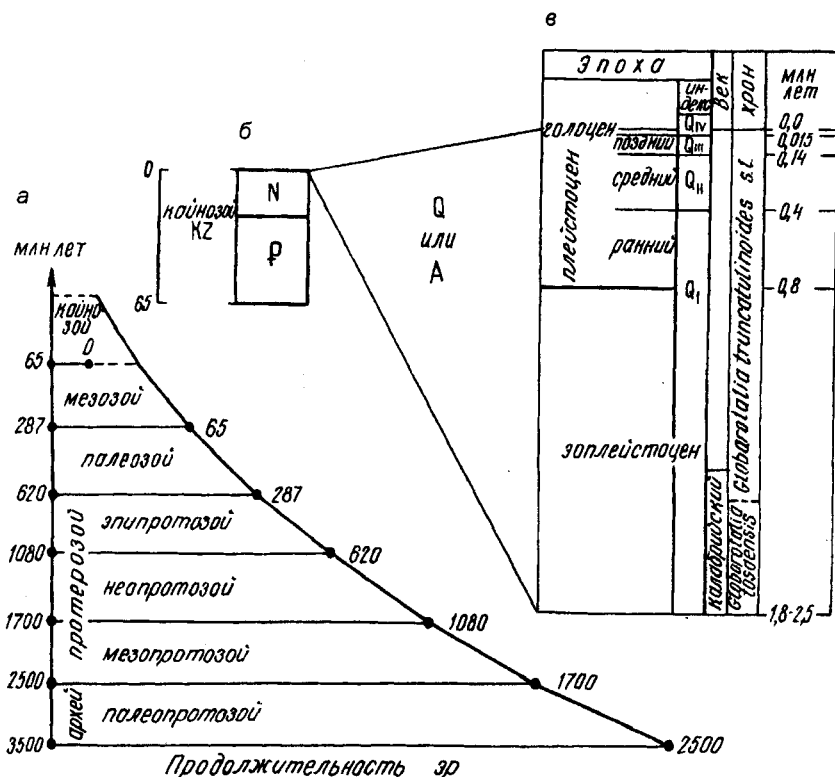


Рис. 3. Соотношение геохронологических подразделений разного ранга (Салон, 1970; Долицкий, 1980).

а — соотношение эр; б — соотношение периодов в кайнозойской эре; в — соотношение эпох, веков и хронов в четвертичном периоде

Общая стратиграфическая шкала фанерозоя
(Стратиграфический кодекс, 1992)

Эратема	Система	Отдел и подотделы		Ярус						
Кайнозойская KZ	Четвертичная Q (Антропогеновая A)									
	Неогеновая N	Плиоцен N ₂	Верхний N ₂ ²	Средиземноморье	Пьяченцкий N ₂ pia		Восточный Парагетис	Акчагыльский N ₂ a		
			Нижний N ₂ ¹		Занкльский N ₂ zan			Киммерийский N ₂ k		
		Миоцен N ₁	Верхний N ₁ ³		Мессинский N ₁ mes Тортонский N ₁ tor			Понтский N ₁ -p		
			Средний N ₁ ²		Серавалльский N ₁ srv Ланггийский N ₁ lan				Мэотический N ₁ m Сарматский N ₁ sr Конкский N ₁ kn Караганский N ₁ kr Чокракский N ₁ ch	
			Нижний N ₁ ¹		Бурдигальский N ₁ bur Аквитанский N ₁ aqt				Тарханский N ₁ t Кодахурский N ₁ kc Сакараульский N ₁ s Кавказский N ₁ k	
		Палеогеновая P	Олигоцен P ₃		Верхний P ₃ ²	Хатский P ₃ h				
					Нижний P ₃ ¹	Рюпельский P ₃ r				
	Эоцен P ₂		Верхний P ₂ ³	Приабонский P ₂ p						
			Средний P ₂ ²	Бартонский P ₂ b Лютетский P ₂ l						
			Нижний P ₂ ¹	Ипрский P ₂ i						
	Палеоцен P ₁		Верхний P ₁ ²	Танетский P ₁ t						
			Нижний P ₁ ¹	Монтский P ₁ m Датский P ₁ d						
	65 млн лет	Меловая K	Верхний K ₂	Маастрихтский K ₂ m Кампанский K ₂ km (K ₂ cp) Сантонский K ₂ st Коньякский K ₂ k (K ₂ cn) Туронский K ₂ t Сеноманский K ₂ s (K ₂ cm)						
Нижний K ₁			Альбский K ₁ al Аптский K ₁ a Барремский K ₁ br Готеривский K ₁ g(K ₁ h) Валанжинский K ₁ v Берриасский K ₁ b							
Юрская J		Верхний J ₃	Титонский J ₃ tt (Волжский J ₃ v) Кимериджский J ₃ km Оксфордский J ₃ o							
		Средний J ₂	Келловейский J ₂ k (J ₂ c) Батский J ₂ bt Байосский J ₂ b Ааленский J ₂ a							
		Нижний J ₁	Тоарский J ₁ t Плинсбахский J ₁ p Синемюрский J ₁ s Геттангский J ₁ g (J ₁ h)							
Мезозойская MZ										

Эратема	Система	Отдел и подотделы	Ярус			
Мезозойская MZ	Триасовая T	Верхний T ₃	Рэтский T _{3r} Норийский T _{3n} Карнийский T _{3k}			
		Средний T ₂	Ладинский T _{2l} Анизийский T _{2a}			
		Нижний T ₁	Оленекский T _{1o} Индский T _{1i}			
250 млн лет	Пермская P	Верхний P ₂	Татарский P _{2t} Казанский P _{2kz} Уфимский P _{2u}	Восточный Паратетис (ожженные районы)	Дорашамский P _{2dr} Джюльфинский P _{2d} Мидийский P _{2md} Мургабский P _{2m} Кубергандинский P _{2kb}	
		Нижний P ₁			Кунгурский P _{1k} Артинский P _{1ar} Сакмарский P _{1s} Ассельский P _{1a}	Болорский P _{1b} Яхташский P _{1ja} Сакмарский P _{1s} Ассельский P _{1a}
	Каменноугольная C	Верхний C ₃	Гжельский C _{3g} Касимовский C _{3k}			
		Средний C ₂	Московский C _{2m} Башкирский C _{2b}			
		Нижний C ₁	Серпуховский C _{1s} Визейский C _{1v} Турнейский C _{1t}			
	Девонская D	Верхний D ₃	Фаменский D _{3fm} Франский D _{3f}			
		Средний D ₂	Живетский D _{2zv} (D _{2g}) Эйфельский D _{2ef}			
		Нижний D ₁	Эмский D _{1e} Пражский D _{1p} Лохковский D _{1l}			
	Силурийская S	Верхний S ₂	Пржидольский S _{2p} Лудловский S _{2ld}			
		Нижний S ₁	Венлокский S _{1v} (S _{1w}) Лландоверийский S _{1l}			
	Ордовикская O	Верхний O ₃	Ашгиллский O _{3aš} (O _{3a})			
		Средний O ₂	Карадокский O _{2k} (O _{2c}) Лландейловский O _{2ld} Лланвирнский O _{2l}			
		Нижний O ₁	Аренигский O _{1a} Тремадокский O _{1t}			
	Кембрийская E	Верхний E ₃	Батырбайский E _{3b} Аксайский E _{3ak} Сакский E _{3s} Аюсокканский E _{3as}			
		Средний E ₂	Майский E _{2m} Амгинский E _{2am}			
		Нижний E ₁	Ленский надьярус E _{1l}	Тойонский E _{1tn} Ботомский E _{1b}		
	Алданский надьярус E _{1a}		Атдабанский E _{1at} Томмотский E _{1t}			
	570 (530) млн лет					

Примечание. 1. Помещенные в таблице индексы стратиграфических подразделений приняты Научно-редакционным советом по геологии. Индексы, заключенные в скобки, использовались на некоторых геологических картах, изданных до 1986 г.

Общая стратиграфическая шкала докембрия
(Стратиграфический кодекс, 1992)

Акротема	Эонотема		Эратема	Система			
	Фанерозой		Палеозой	Кембрий			
	Верхний протерозой PR ₂		570 (530) млн лет	Венд V	Верхний V ₂		
			650±50 млн лет		Нижний V ₁		
Протерозой PR				Рифей R	Верхний рифей (каратавий) R ₃		
					Средний рифей (юрматиний) R ₂		
					Нижний рифей (бурзяний) R ₁		
2500±50 млн лет	1650±50 млн лет	Нижний протерозой (карелий) PR ₁	Верхний карелий PR ₁ ²				
			Нижний карелий PR ₁ ¹				
Архей AR		Верхний архей AR ₂					
		Нижний архей AR ₁					

ды. Приведем один из примеров. Продолжительность альбского века составляет около 15 млн лет. По аммонитам в альбском веке выделяют 11 хронозон средней продолжительностью около 1,5 млн лет. По изотопному методу ошибка определения возраста альбских отложений равна ±5 млн лет, т.е. диапазон неопределенности (точности) соответствует нескольким хронозонам.

Еще один аспект палеонтологических исследований связан с планетологией. На скелетах современных и ископаемых организмов в процессе роста образуются струйки, линии, морщины и кольца роста (рис.4). По ним было подсчитано число суток в году в прошлые геологические периоды (Wells, 1963). Оказалось, что число суток за 540 млн лет существования планеты Земля уменьшилось от 420—425 (кембрийский период) до 365,25 суток (четвертичный период).

- Эратемы обозначаются двумя прописными буквами (PZ, MZ, KZ); индексы их подразделений дополняются арабскими цифрами снизу, справа от буквенного индекса эратемы (PZ₁, PZ₂, PZ₃).
- Системы обозначаются одной прописной буквой; индексы отделов дополняются арабскими цифрами снизу, справа от буквенного индекса системы (T₁, T₂, T₃, P₁, P₂).
- Ярусы обозначаются индексом соответствующего отдела и строчной начальной буквой названия яруса, помещаемой справа от индекса отдела. При наличии в отделе ярусов, названия которых начинаются с одной и той же буквы, в индекс одного из таких ярусов добавляется вторая или третья буква.
- Между аксайским и тремадокским ярусами выделено самостоятельное подразделение, названное «батырбайский ярус» (Аполонов М.К., Чугаева М.Н., Дубинина С.В., 1984) или позднее — «казахский ярус» (Ергалиев Г.Х., 1990).

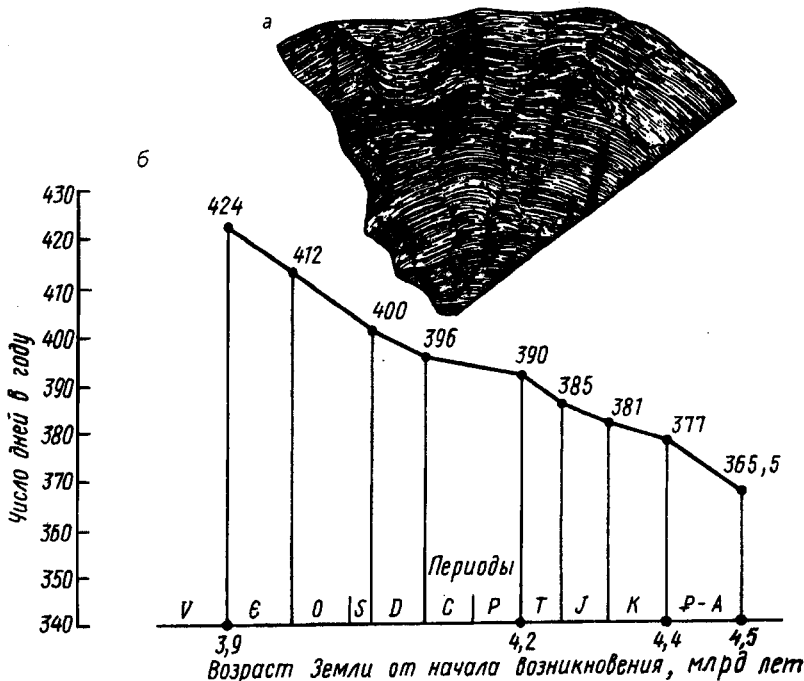


Рис. 4. График изменения числа суток в году за 600 млн лет (Wells, 1963; Николов, 1986).

а — колониальный коралл с линиями роста на эпитеке, Закавказье, Джульфа, поздняя пермь; б — график изменения числа суток в году, составленный по линиям роста эпитеки ископаемых кораллов

По годовым кольцам и поясам роста кораллов и хететоидей подсчитали, что восьмиметровая тарусская толща каменноугольных известняков Московской синеклизы сформировалась за 11 тыс. лет.

СРЕДА ОБИТАНИЯ, УСЛОВИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ

Понятия «среда обитания», «условия жизни» и «образ жизни» являются синонимами только частично. Под средой обитания следует понимать пространства планетарного масштаба, коррелятивно связанные с литосферой, гидросферой и атмосферой. Жизнь существует во всех трех пространствах: в литосфере до 3 км в глубину, в гидросфере — до 11,034 км, в атмосфере — до 25 км в высоту. По последним данным, возможно, и в космосе имеются жизнеспособные биомолекулы. Таким образом, среда обитания представлена тремя основными пространствами — наземным, водным и воздушным. Эти пространства взаимосвязаны и влияют друг на друга. Кроме того, являясь средой обитания разнообразных организмов, они входят как абиотический, а в некоторых случаях и как биотический факторы в состав биосферы. Каждая среда обитания состоит из совокупностей условий обитания. В водной среде условия обитания бывают морскими и пресноводными, мелководны-

ми и глубоководными, тропическими и арктическими. Разнообразными условиями обитания представлена и наземная среда.

Характеристика образа жизни организмов идет по двум основным критериям: 1) трофические связи, 2) среда и условия обитания.

Трофические связи

Трофические, или пищевые, связи (греч. *trophe* — пища, питание) являются главными в жизни организмов. Эти связи образуют определенные цепи, сети и пирамиды. *Трофическая пирамида* состоит из продуцентов, консументов и редуцентов. *Продуценты* (лат. *producens* — производящий, создающий) слагают базис пирамиды. Они самостоятельно и независимо от других организмов производят первичную биопroduкцию, за что получили название «*автотрофы*» (греч. *autos* — сам). Продуценты образуют органические вещества из неорганических с помощью хемосинтеза или фотосинтеза. К продуцентам относятся растения, цианобионты и многие бактерии.

Консументы (лат. *consumo* — потребляю) — это организмы, потребляющие органические вещества, созданные другими организмами, т.е. все консументы являются гетеротрофами (греч. *heteros* — другой). Консументы в пирамиде образуют следующие трофические уровни после продуцентов. В соответствии с этим выделяют консументы первого, второго и т.д. порядков, но обычно не больше четырех-пяти. Например: растения являются продуцентами; гусеницы, поедающие растения, — это консументы 1-го порядка; взрослые насекомые, питающиеся гусеницами, — консументы 2-го порядка; насекомоядные млекопитающие — консументы 3-го порядка и т.д. В наибольшем выигрыше оказываются всеядные консументы, как, например, человек.

Редуценты, или деструкторы (лат. *reducens* — возвращающий; *de* — приставка, означающая удаление; *structure* — строение), — это организмы, питающиеся мертвыми органическими веществами, разлагающие и превращающие их в неорганические соединения. К редуцентам относятся бактерии, грибы, некоторые животные и растения. Почвенные редуценты перерабатывают до 80% первичной продукции леса. Иногда трудно провести грань между консументами и редуцентами.

Внутри базовых трофических групп (продуценты, консументы, редуценты) выделяют более мелкие категории, отличающиеся какой-нибудь спецификой. На рис. 5 показаны следующие группировки: детритофаги, грунтоеды, сестонофаги, плотоядные и растительноядные организмы. *Детритофаги* (лат. *detritus* — истертый; греч. *phagos* — пожиратель) питаются остатками отмерших растений, животных и грибов, содержащих бактерии и другие микроорганизмы, участвующие в их разложении. Детритофаги занимают пограничное положение между консументами и редуцентами. К детритофагам относятся грунтоеды и частично сестонофаги, их пищевые ресурсы находятся в грунте, отчего и приходится пропускать его целиком через кишечник, чтобы извлечь нужную органику. У *сестонофагов* (греч. *sestos* — просеянный) в отличие от *грунтоедов* пищевые ресурсы находятся не в грунте, а в воде в виде взвеси детрита и мелких планктонных животных и растений. Многие сестонофаги являются фильтраторами. Иногда сестонофагов называют пассивными хищниками. Характеристика растительноядных и плотоядных организмов ясна из их названий.

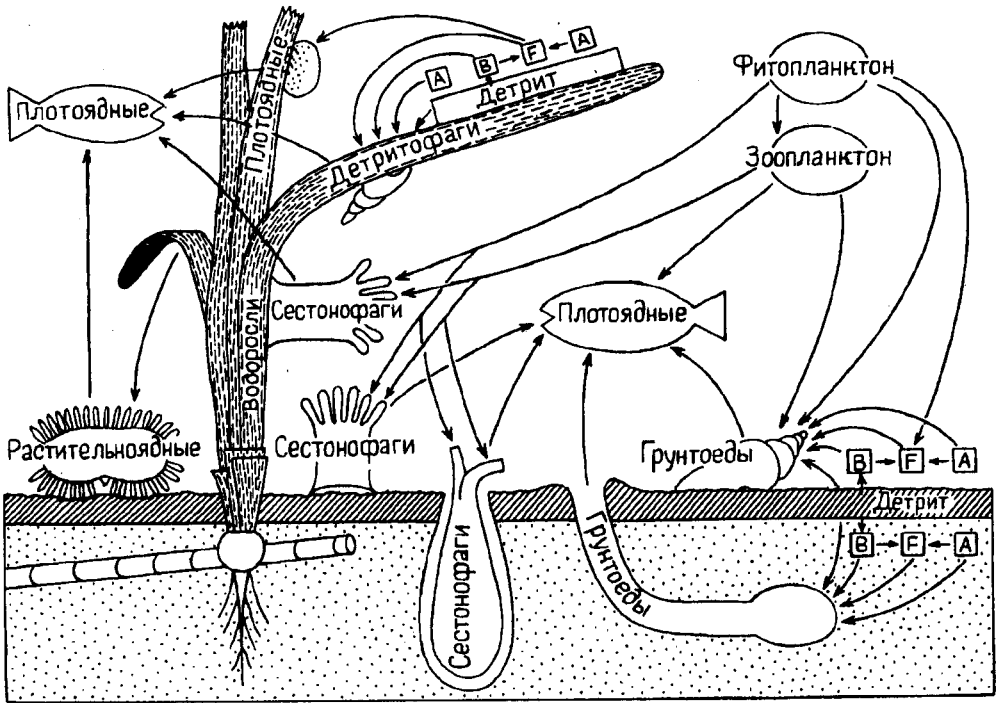


Рис. 5. Схема трофических связей различных организмов в зоне морских водорослей (Brasier, 1975):

А — микроскопические водоросли; В — бактерии; F — фораминиферы и другие микроскопические организмы

В настоящее время многие палеонтологические исследования сконцентрированы на реконструкциях биотопов, биоценозов, биот и биосфер геологического прошлого. Знание современных пищевых связей позволяет восстанавливать ископаемые биоценозы, даже если не все ее звенья сохранились. Следует также отметить, что вышеперечисленные трофические группы и группировки встречаются как в водной, так и в наземной среде.

Водная среда обитания

Водная среда обитания составляет около 71% поверхности Земли. Вода (H_2O) является наиболее распространенным химическим соединением на нашей планете. Основная часть воды находится в гидросфере, преимущественно в Мировом океане (96%), частично в литосфере, атмосфере и биосфере (внутри живых организмов). Более того, считают, что без воды не может быть жизни. Не исключено, что наличие водной среды и масштабы ее распространения являются уникальными свойствами нашей планеты в Солнечной системе.

Водные пространства на протяжении почти 4 млрд лет были основной средой обитания организмов. Только 600—400 млн лет тому назад органический мир стал осваивать наземную среду обитания. В настоящее время около 60 классов животных существуют в морских условиях, 10 — в морских, пресноводных и около 5 классов — на суше.

Условия обитания. Знание условий обитания в водной среде современных организмов является необходимой предпосылкой для реконструкции эволюции органического мира в прошлое геологическое время. Водные бассейны состоят из «емкости», в которой выделяют дно (*бенталь*) и толщу воды (*пелагиаль*). По отношению к этим двум составляющим обособляют две группы организмов: одни ведут *донный*, другие — *пелагический* образ жизни. На личиночной стадии большинство организмов являются пелагическими, на взрослой стадии образ жизни может резко измениться вплоть до прикрепленного донного.

Образ жизни. Организмы, ведущие донный образ жизни, называют *бентическими*, или *бентосом* (греч. *benthos* — придонный). Бентос, существующий на поверхности дна, относят к эпифауне (греч. *epi* — на, над), а бентос внутри донного грунта — к *инфауне* (лат. *in* — в, внутри). *Эпифауна* представлена тремя группами бентоса: *подвижным, прикрепленным и свободнолежащим*. Первые две группы составляют основную часть эпифауны. К подвижному бентосу относятся ползающие черви, двустворки, улитки-гастроподы, морские ежи, морские звезды и многие другие беспозвоночные. Некоторые гастроподы, двустворки и восьмилучевые кораллы могут передвигаться по дну прыжками. Для большинства подвижных животных характерны двусторонняя симметрия, наличие брюшной и спинной стороны, а также переднего и заднего конца. Прикрепленный образ жизни ведут водоросли, губки, археоциаты, кораллы, мшанки, брахиоподы, некоторые черви, двустворки, иглокожие, редкие гастроподы и оболочники из хордовых. Большинство прикрепляется к дну с помощью базальных выростов тела в виде корневидных образований, каблучка прирастания, ножки или стебля. Другие прикрепляются цементацией, как, например, устрицы, рудисты и брахиоподы. Прикрепление с помощью клейких (*биссусных*) нитей характерно для двустворчатых моллюсков отряда беззубых. Прикрепленные донные животные имеют разнообразную симметрию, но радиальная характерна только для них и пелагических планктонных форм.

Инфауна представлена организмами, ведущими зарывающийся и сверлящий образ жизни. Зарывающиеся формы приурочены к мягким песчано-илистым грунтам, сверлящие — к плотным твердым субстратам. Среди сверлящих известны *камнеточцы* и *древоточцы*. Сверлящие беспозвоночные внедряются не только в каменные грунты дна, но и в известковые скелеты других организмов. Большинство зарывающихся и сверлящих форм обладают двусторонней симметрией.

Некоторые бентосные животные могут вести смешанный образ жизни — от ползающего к зарывающемуся, от прикрепленного и свободнолежащего до плавающего в придонной толще воды. Бентос обитает на всех глубинах вплоть до глубоководных желобов (11 034 м), но наиболее разнообразен и многочислен он на шельфе на глубинах от 5 до 200 м. В ископаемом состоянии инфауна, а также прикрепленный бентос из эпифауны нередко сохраняются в прижизненном положении.

Среди пелагических форм выделяют две основные группы: планктон и нектон. К *планктону* (греч. *planktos* — блуждающий, дрейфующий) относят организмы, свободно парящие в толще воды и не прилагающие для этого дополнительных усилий. Удельный вес планктонных организмов почти совпадает или меньше удельного веса воды, что позволяет им находиться в пела-

гиали во взвешенном состоянии. Некоторые из них имеют приспособления для движения. Медузы передвигаются, выталкивая воду, морские лилии — интенсивно изгибая руки. Причем скорость передвижения планктонных морских лилий, например, больше скорости донных морских ежей, передвигающихся по дну с помощью амбулакральных ножек и игл.

Планктонные организмы образуют несколько группировок. По систематическому составу выделяют три основные группы: фитопланктон, зоопланктон и бактериальный планктон. *Фитопланктон* представлен растениями, преимущественно одноклеточными водорослями микроскопических размеров. Наиболее многочисленны диатомовые, кремневые жгутиковые, кокколитофориды и динофитовые водоросли. Фитопланктон не встречается глубже 200 м, что связано с ограниченной возможностью проникновения света в толщу пелагиали.

Зоопланктон представлен преимущественно беспозвоночными животными и их личинками, в меньшей степени — личинками низших хордовых животных. К зоопланктону относятся радиолярии, фораминиферы-глобигериниды, медузы, крылоногие гастроподы, граптолиты, некоторые морские лилии и многощетинковые черви, многие низшие ракообразные и т.д. *Бактериальный планктон* представлен микробными сообществами преимущественно бактериального происхождения. Распространение зоопланктона и бактериопланктона (кроме цианобионтов) в отличие от фитопланктона не зависит от солнечного света: обе группы существуют по всей толще пелагиали.

По размерности планктон подразделяется на несколько групп. *Микропланктон* — одноклеточные растения (водоросли), животные (простейшие) и многочисленные личинки животных. Организмы большего размера (до 1 см) относятся к *мезопланктону* (в основном это разнообразные многочисленные рачки). От *макропланктона* (медузы, креветки и др.) наиболее крупные формы обособляются в *мегапланктон*. Организмы микроскопических размеров относят к *нанопланктону* (греч. *nannos* — карлик). Они обычно имеют шаровидную форму и полупрозрачное тело. В состав нанопланктона входят бактерии, радиолярии, одноклеточные водоросли (диатомовые, кокколитофориды и др.).

Для планктонных организмов характерны вертикальные суточные и сезонные перемещения в воде. Вертикальное погружение или всплытие зависит от изменения удельного веса планктонного организма. Удельный вес зависит прежде всего от степени «сытости» организма. Отдельно выделяют группу *псевдопланктона*, которую образуют сидячие организмы, прикрепляющиеся к свободноплавающим предметам или к другим планктонным формам и вместе с ними парящие в воде.

Нектон (греч. *nektos* — плавающий) — вторая после планктона группа пелагиали. В эволюции биосферы он появился позже планктона. К нектону относятся организмы, активно двигающиеся в воде, но неспособные к парению без дополнительных усилий. Определения терминов «планктон» и «нектон» в данном и предыдущем учебниках авторов (Михайлова, Бондаренко, 1997) отличаются от общепринятых. На наш взгляд, прежнее определение нектона как совокупности «активно плавающих пелагических животных, способных противостоять течению и преодолевать значительные расстояния», устарело (Биологический энциклопедический словарь, 1989. С. 400). Значительные расстояния преодолевает и планктон благодаря планетарным

течениям. Противостоять сильному течению большинство нектонных организмов не может. Для его преодоления они используют различные дополнительные факторы. Некоторые передвигаются по периферии течения или погружаются в тот горизонт воды, где скорость течения меньше. Удельный вес нектонных организмов больше, чем удельный вес воды. Вот почему нектону, чтобы удержаться в плавучем состоянии в толще воды, необходимы дополнительные усилия. Приведем следующий пример: живая рыба является нектоном, а мертвая рыба сначала погружается на дно под действием силы тяжести, а через некоторое время из-за газообразных продуктов разложения разбухает, всплывает и свободно парит в толще воды обычно брюхом вверх; с этого момента она становится планктоном, а точнее, *некропланктоном* (греч. *nekros* — мертвый).

Нектонный образ жизни ведут преимущественно позвоночные животные, как первично-водные (рыбы), так и вторично-водные (некоторые млекопитающие и рептилии). Из беспозвоночных к нектону относятся только головоногие (кальмары, наutilusы, аммониты, белемниты).

Следует отметить, что водные организмы, обитающие в верхней пленке пелагиали на границе с воздушной средой, составляют особую совокупность, так называемый *плейстон* (греч. *plein* — плавать на корабле).

Наземная среда обитания

Наземная среда обитания составляет около 29% поверхности Земли, что в два с лишним раза меньше, чем водная среда обитания. Наземная среда обитания подвержена солнечной радиации на всем протяжении в отличие от водной. В толще воды уровень солнечной радиации с глубиной резко сокращается, и при значении менее 1% фотосинтез фактически прекращается.

Условия обитания. Для наземной среды характерны резкие колебания физико-географических факторов. Особенно резко изменяется температурный режим. Освоение растениями наземной среды обитания началось в середине силура, за ними, как за кормовой базой, потянулись сначала беспозвоночные, а затем и позвоночные животные. К девону приурочено освоение суши ракоскорпионами и некоторыми кистеперыми и двоякодышащими рыбами. В каменноугольное время наземные пространства освоили насекомые и гастроподы. Возможно, что прибрежную часть суши некоторые растения, как, например, лишайники, освоили уже в вендское время, а некоторые беспозвоночные животные — в позднем кембрии. Таким образом, наземная среда стала пространством обитания эукариот почти на 4 млрд лет позже, чем водная среда. Следует отметить, что и в настоящее время наблюдается выход в наземные условия обитания некоторых ракообразных и лучеперых рыбков.

подавляющее большинство наземных видов обитают на поверхности земли и в почве, меньшая часть — в наземных пресноводных водоемах, таких, как реки, озера, болота. Тем не менее число чисто наземных классов животных — около 5, а существующих в пресноводных и морских условиях — около 10, что в целом в четыре раза меньше тех 60 классов животных, которые обитают только в морях и океанах. Если учесть, что некоторые виды уходят размножаться в воду, как, например, земноводные, то преобладание водных организмов над наземными становится еще более очевидным.

На распределение наземной фауны и флоры в основном влияют следующие факторы: а) совокупность физико-географических условий, определяющих возможность существования данных организмов; б) биологическая обстановка, т.е. соотношение между группами организмов по характеру пищевых связей, конкуренции и приспособлений (даже при наличии подходящих условий животные или растения не могут овладеть площадью, если для их конкурентов жизненный цикл оказывается более благоприятным); в) наличие или отсутствие 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) изменения в распределении континентов и морей прошлых геологических эпох, которые определяют происхождение и историческое развитие органической жизни данной области.

На распространение высших растений влияют многие физико-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, хвойные леса, лиственные леса, степи, пустыни, 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.

Для наземных растительных сообществ характерна последовательная смена в пространстве, названная «катеной» (лат. *catena* — цепь, оковы, непрерывный ряд). Примерами катены являются смена растительности от поймы реки к ее склонам и водоразделу, а также вертикальная поясность растительности в горах от трав, кустарников и лесов к альпийским лугам. Последовательную смену растительности от тропического к арктическому поясу также можно рассматривать как катену. Закономерная смена сообществ донных растений и животных в зависимости от глубины и субстрата тоже подчиняется законам катены.

Образ жизни организмов в наземной среде обитания, включая и воздушное пространство, не менее разнообразен, чем в морской среде. Среди наземных организмов по образу жизни можно выделить прежде всего неподвижные и подвижные формы. Грибы и растения относятся к группе неподвижных организмов (аналогия с прикрепленным бентосом). Наземные животные ведут подвижный образ жизни. Одни из них активно передвигаются по поверхности земли (аналогия с подвижным бентосом), другие зарываются в почву (инфауна, аналогия с зарывающимся бентосом). Среди наземных растений и животных известны и вторично-водные формы, заселившие континентальные водоемы: озера, пруды, реки.

Воздушная среда является только временной средой обитания организмов. Одни из них, как насекомые, птицы, летучие мыши и древние ящеры, способны активно перемещаться в воздушном пространстве (аналогия с nekтоном). Другие — споры, пыльца и семена растений — пассивно переносятся воздушными потоками на различные расстояния (аналогия с планктоном).

Физико-географические факторы водной среды обитания

Условия обитания организмов определяются физико-географическими факторами среды. К физическим факторам относятся солёность, глубина (высота), давление, температура, освещенность, кислородный режим, гидродинамика вод, в том числе течения, особенность субстрата. К географическим факторам относят климатическую зональность и пространство обитания (суша или море). Многие физические и географические факторы взаимосвязаны.

Из физических факторов для водной среды преимущественное значение имеют солёность, глубина и температура. В зависимости от состава и количества химических соединений, растворенных в воде (в основном NaCl), выделяют следующие категории бассейнов: гиперсолёные (>40%), нормально-солёные (34—40%), солоноватые (<34‰) и пресноводные. От глубины бассейна зависят освещенность, давление, температура, кислородный режим, интенсивность течений и состав субстрата. С глубиной увеличивается давление, но уменьшаются освещенность, количество кислорода, скорость течения и температура (до -2°C). Есть и исключения: в зоне денсали, например, несмотря на большую глубину (до 6000 м), благодаря интенсивным гидротермальным проявлениям («курильщики») температура воды достигает 370°C .

Из географических факторов для водной среды обитания имеют значение климатическая зональность и степень удаленности—близости суши. С климатической зональностью связаны температурный режим, освещенность, а в некоторых случаях и солёность. Следует иметь в виду, что в тропических и субтропических бассейнах температура с глубиной понижается, приближаясь к температуре бореальных и арктических бассейнов. Близость к суше влияет на степень освещенности воды вследствие ее замутнения речными стоками. Кислородный режим и гидродинамика вод также меняются в зависимости от близости или удаленности суши.

По отношению к условиям обитания выделяют две группы организмов: 1) приспособленные к широкому диапазону колебаний факторов среды — *эврибионты* (греч. *eury* — широкий) и 2) приспособленные к очень узкому диапазону колебаний — *стенобионты* (греч. *stenos* — узкий). В водных бассейнах можно выделить следующие группы организмов по отношению к разным факторам среды:

Фактор среды	Стенобионтные организмы	Эврибионтные организмы
Солёность (греч. <i>halos</i> — солёный)	<i>Стеногалинные</i>	<i>Эвригалинные</i>
Температура (греч. <i>termos</i> — тепло)	<i>Стенотермные</i>	<i>Эвритермные</i>
Глубина (греч. <i>bathos</i> — глубина)	<i>Стенобатные</i>	<i>Эврибатные</i>

Географическое и биогеографическое районирование водной и наземной среды обитания

Районирование наземного и водного пространства Мирового океана стараются проводить по одним и тем же критериям. Географическое райониро-

вание по климатическим зонам (поясам) более или менее совпадает для обоих пространств. В настоящее время выделяют до восьми широтных климатических зон: тропическую (плюс приэкваториальную), две субтропические (северную и южную), две умеренные (северная — бореальная, южная — нотальная), две полярные (северная — арктическая, южная — антарктическая). Климатическая зональность существовала и в прошлое геологическое время, но степень резкости ее проявления менялась.

Принадлежность прежних акваторий и территорий к той или иной климатической зоне хорошо устанавливается по систематическому составу и биоразнообразию растений и животных, а также по распространению литологических типов пород. Конечные результаты определения зональности по палеонтологическим и литологическим методам, как правило, совпадают. Оказалось, что в фанерозое положение экватора и полюсов по сравнению с настоящим временем было иным. Так, в ордовикский период около 500 млн лет назад акватории, занимавшие территорию современной Сибири, находились в тропической и субтропической зонах. Характеризуя температурный режим бассейнов геологического прошлого, иногда отмечают лишь то, что они тепловодные или холодноводные.

Кроме климатического проводят и биогеографическое районирование по распространению характерных ассоциаций животных (зоогеография) и растений (фитогеография). При биогеографическом районировании выделяют фито- (по флоре) или зоогеографические (по фауне) царства, области, провинции и т.д. В настоящее время по распространению позвоночных на суше выделяют три или четыре фаунистические царства: Нотогею, Неогею, Арктогею и Палеогею (подробнее см. с. 501). По флоре на суше различают шесть флористических царств: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Капское, Австралийское и Голантарктическое. Трудности палеобиогеографии заключаются в том, что положение, объем и структура биогеографических подразделений меняются во времени (см. рис. 79).

Палеобиогеографическое районирование Земли стало возможным только во второй половине XX в. благодаря достижениям палеонтологии в сборе фактического материала по палеобиоразнообразию. Современное биологическое разнообразие отражено в существовании 30—150 млн видов (Hammond, 1992; Примак, 2002). Только 1,5 млн из них монографически описаны.

Все животные и растения (как наземные, так и морские) занимают определенные ареалы распространения. Виды, обитающие повсеместно на большой территории, охватывающей несколько биогеографических 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.

При описании органического мира часто используют понятия «фауна» и «флора». *Фауной* называют исторически сложившуюся совокупность видов животных, а *флорой* — растения, занимающие определенные местообитания либо приуроченные к определенной 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 относительно свободного пользования, особенно если

учесть, что некоторые исследователи применяют их к отдельным систематическим группам, говоря о фауне рыб, фауне верблюдов и т.д.

Последовательное изменение сообществ во времени называется *сукцессией* (лат. *successio* — преемственность, наследование). Сукцессия бывает первичной и вторичной. Причина первичной сукцессии состоит в том, что некоторые сообщества постепенно так изменяют свою среду обитания, что она становится пригодной для существования других биоценозов. Например, жизнедеятельность растений на бедных субстратах приводит к образованию почвы, которая последовательно осваивается уже другими растительными сообществами. Вторичная сукцессия связана с восстановлением (реанимацией) прежнего сообщества. Одним из примеров вторичной сукцессии является восстановление рифового биоценоза после резкого разрушения в результате землетрясений и вулканической деятельности либо резкого опреснения и т.д. Прежде чем восстановится рифовое сообщество, сменится около 3—5 биоценозов, что занимает 7—12 лет.

Биосфера как биологический фактор среды

Биосфера (греч. *bios* — жизнь; *sphaera* — шар) — это «оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов» (Биологический энциклопедический словарь, 1989). Первые размышления о биосфере принадлежат Ж.-Б.Ламарку (начало XIX в.). Термин «биосфера» ввел в науку австрийский ученый Э.Зюсс (1875), он же первым дал ее характеристику. Целостное учение о биосфере и ее взаимоотношениях с лито-, гидро- и атмосферой разработал русский ученый В.И.Вернадский в середине XX в. В биосфере выделяют две зоны: верхнюю — фотобиосферу (греч. *phos, photos* — свет) и нижнюю — меланобиосферу (греч. *melas, melanos* — черный). Исходным энергетическим фактором существования фотобиосферы является солнечная энергия, обеспечивающая фотосинтез. Для *фотобиосферы* характерны фототрофные и гетеротрофные организмы. Исходным энергетическим фактором существования меланобиосферы служат недра Земли, обеспечивающие хемосинтез. Для *меланобиосферы* характерны хемотрофные и гетеротрофные организмы. В настоящее время к автотрофным относятся не только фотосинтезирующие, но и хемосинтезирующие организмы, которые возникли в истории Земли, вероятно, почти одновременно.

Таким образом, и в нижней и в верхней зонах биосферы на равных правах существуют автотрофы и гетеротрофы, но автотрофы нижней зоны — хемотрофы, а верхней — фототрофы.

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 (денсаль), области скопления плавучих бурых и красных водорослей (Саргассово море, Черное море), континентальные стоячие водоемы, поймы и т.д.

В биосфере основным биотическим фактором среды являются трофические связи, образующие определенные совокупности в виде звеньев, цепей и пирамид. Как биологический фактор среды выступает и разум человека, стремящийся изменить все сферы Земли для своих разнообразных потребностей и желаний. Основная часть потребностей связана со стремлением поднять качество человеческой жизни начиная с пищевых ресурсов. Другая часть потребностей и желаний связана с любопытством («хочу все знать»). Многие исследователи считают, что разум, т.е. психическая деятельность человека, составляет еще одну сферу, названную французскими естествоиспытателями Э. Леруа и П.Тейяром де Шарденом (1927) «*ноосферой*» (греч. *noos* — разум, *sphaira* — шар). В России учение о ноосфере и ее месте в биосфере развивал В.И.Вернадский. Влияние ноосферы на биосферу, по мнению некоторых ученых, может привести к разнообразным экологическим сбоям, вплоть до катастроф.

БИОНОМИЧЕСКИЕ ЗОНЫ МИРОВОГО ОКЕАНА

Мировой океан представляет собой совокупность морей и океанов, образующих единую систему сообщающихся бассейнов. Водные бассейны, как было сказано выше, это «емкости», ограниченные дном и заполненные водой. Такое строение имеет не только Мировой океан, но и озеро, пруд и даже лужа. Разница между ними — в масштабе водных масс и структуре дна. Самую сложную структуру дна имеют океаны и моря.

Геоморфологические элементы дна. По структурным особенностям дно Мирового океана, или *бенталь*, подразделяют на пять основных составляющих, обычно называемых геоморфологическими элементами дна: шельф (континентальная отмель), континентальный склон, континентальное подножие, ложе Мирового океана, глубоководные желоба (рис. 6). *Шельф* является подводным продолжением материка, поэтому его называют также *континентальной отмелью*. Поверхность шельфа пологая. Глубина толщи воды над шельфом различная, но обычно не превышает 200—500 м. *Континентальный склон* — это следующий после шельфа структурный элемент дна, характеризующийся крутой поверхностью, четко отличающийся углами падения от пологой поверхности шельфа. Граница между континентальной отмелью и склоном фиксируется довольно резким перегибом. Глубина толщи воды над континентальным склоном доходит до 2000—3000 м. У основания континентального склона на глубинах ниже 2000—3000 м расположено континентальное подножие, имеющее более пологую поверхность, чем континентальный склон. *Континентальное подножие* выделили в самостоятельный элемент дна сравнительно недавно, во второй половине XX в., когда благодаря океанографическим исследованиям выяснили, что оно занимает до 25% поверхности дна. Континентальное подножие сменяется *ложем Мирового океана*, осложненным подводными хребтами и *глубоководными желобами* с максимальными глубинами до 11 034 (? 12 000) м.

Биономические зоны моря тесно связаны со структурными элементами дна, т.е. с бенталью, но выделяют их по другим критериям, а именно по особенностям распространения донных водорослей и животных (греч. *bios* — жизнь, *nomos* — закон). Границы биономических зон и структурных элемен-

тов дна, как правило, совпадают. В настоящее время известно восемь биомических зон бентали: супралитораль, литораль, sublитораль, эпибатияль, батияль, абиссаль, ультраабиссаль и денсаль. Кроме того, в Мировом океане, учитывая удаленность от материка и распространение пелагических и бентических водорослей и животных, выделяют две провинции: неритическую и океаническую. Иногда, характеризуя морской бассейн, говорят о зоне прибрежного мелководья, противопоставляя ее зоне открытого моря.

Супралитораль (лат. *super* — сверху, над; плюс литораль) представляет собой зону постоянного заплеска морской воды в виде брызг прилива. Только во время штормов супралитораль покрывается водой целиком. Для супралиторали характерны водорослевые валы, состоящие из выбросов хаотично переплетенных донных водорослей. Внутри выбросов находятся не только погибшие, но и живые мелкие и микроскопические организмы.

Литораль (лат. *litoralis, litus, litoris* — берег) — прибрежная зона морского дна, которая в течение суток периодически то заливается водой (прилив), то осушается (отлив). Верхняя граница литорали принята за нулевую поверхность Мирового океана. Приливы и отливы связаны с воздействием гравитационных сил Луны на водные массы. Литораль возникла в глубоком геологическом прошлом, около 4—4,5 млрд лет тому назад, когда появились гидросфера и спутник Земли — Луна. Значение литорали как переходной

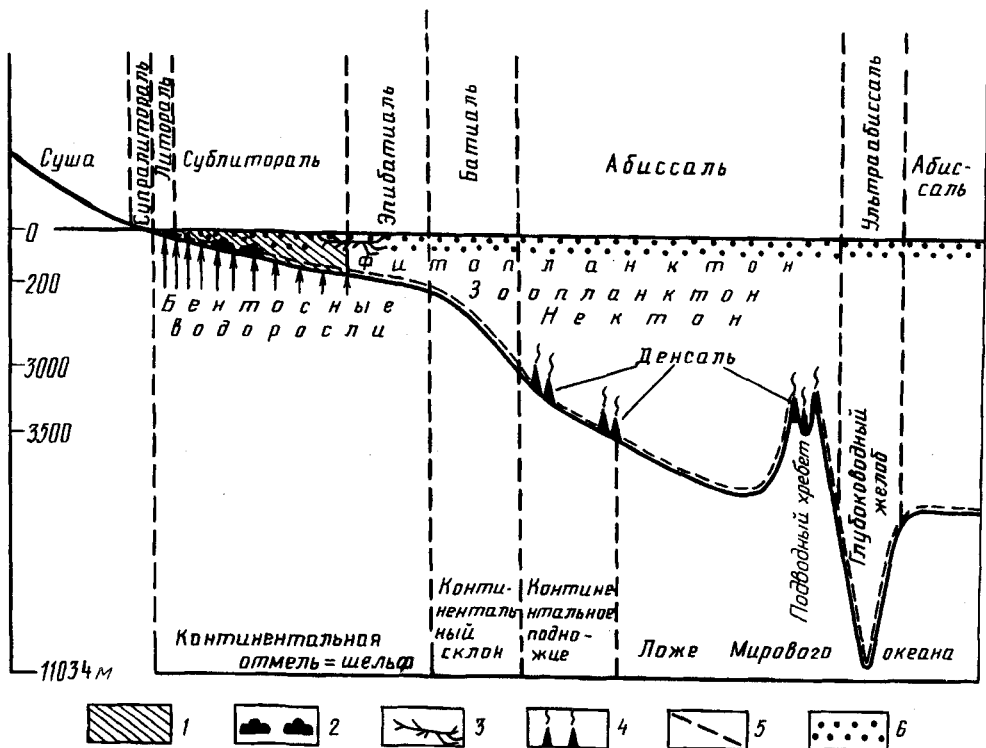


Рис. 6. Основные геоморфологические элементы дна Мирового океана и биомические зоны.

1—4 — сгущения жизни (1 — нижняя литораль и sublитораль, 2 — рифы, 3 — скопления водорослей типа «Саргассово море», 4 — денсаль); 5, 6 — пленки жизни (5 — бентосная, 6 — планктонная с фитопланктоном, зоопланктоном и нектоном)

зоны между водными и наземными пространствами для эволюции органического мира огромно.

Сублитораль (лат. *sub* — под, после; плюс литораль) — первая зона морского дна, постоянно находящаяся под водой. Ее верхняя граница совпадает с литоралью во время отлива, а нижняя — с границей исчезновения донных водорослей. Произрастание водорослей зависит от освещенности воды. Она максимальная в тропическом и субтропическом климатических поясах и в прозрачной воде. Глубина проникновения солнечного света в разных морях и океанах колеблется от 60 до 200 м (см. также с. 99), но обычно не превышает 130 м. Органический мир сублиторали отличается наибольшим разнообразием и многочисленностью по сравнению с другими биономическими зонами. Трофическая пирамида сублиторали самая полноценная, с огромной биомассой продуцентов, образующей базис для использования последующими консументами.

Сублитораль занимает основную часть шельфа. В большинстве случаев нижняя граница шельфа (перегиб) совпадает с нижней границей сублиторали, т.е. с границей исчезновения донных водорослей. В том случае, когда шельф продолжается, а зона сублиторали с водорослями закончилась, выделяют еще одну биономическую зону — *эпибатиаль*, или *псевдоабиссаль*. В обоих названиях подчеркивается, что условия обитания, трофический состав и облик фауны совпадают с батиалью и абиссалью. Условия обитания характеризуются отсутствием солнечного света (темнота), большими глубинами, значительным давлением водных масс и обедненным кислородным режимом. Трофические группы представлены грунтоедомы, сестонофагами, падальщиками и хищниками, т.е. консументами. Донные растения отсутствуют. Продуцентами являются только некоторые бактерии и одноклеточные грибы. Термин «эпибатиаль» (греч. *epi* — над, при; плюс батиаль) предпочтительнее термина «псевдоабиссаль» (греч. *pseudos* — ложь; плюс абиссаль), так как в нем закодировано и положение этой зоны, находящейся выше батиали. Верхняя граница эпибатиали совпадает с границей исчезновения донных водорослей, а нижняя — с перегибом, отделяющим шельф от континентального склона. Максимальная глубина эпибатиали совпадает с таковой шельфа, т.е. с 200—500 м.

Таким образом, к континентальной отмели (шельфу) относятся три или четыре биономические зоны: супралитораль, литораль, сублитораль и эпибатиаль (иногда отсутствует).

Батиаль (греч. *bathys* — глубокий) совпадает с площадью распространения континентального склона и частично континентального подножия. Ее верхняя граница проходит по перегибу шельфа (200—500 м), нижняя граница неотчетлива, так как батиаль постепенно переходит в абиссаль на глубине ниже 2000—3000 м. Для батиали и абиссали характерны илы, состоящие преимущественно из микроскопических раковинок планктонных водорослей и беспозвоночных (фораминиферы, радиолярии, птероподы и др.).

Абиссаль (греч. *abyssos* — бездонный, бездна) совпадает с площадью распространения ложа Мирового океана. Верхняя граница захватывает часть континентального подножия, а нижняя проходит вдоль глубоководных желобов, начинающих с отметки 6000—6500 м.

Ультраабиссаль, или *хадаль* (лат. *ultra* — далее; плюс абиссаль; *hadal* — пучинный), занимает глубоководные желоба, достигающие глубин 11 034 м и более (? 12 000).

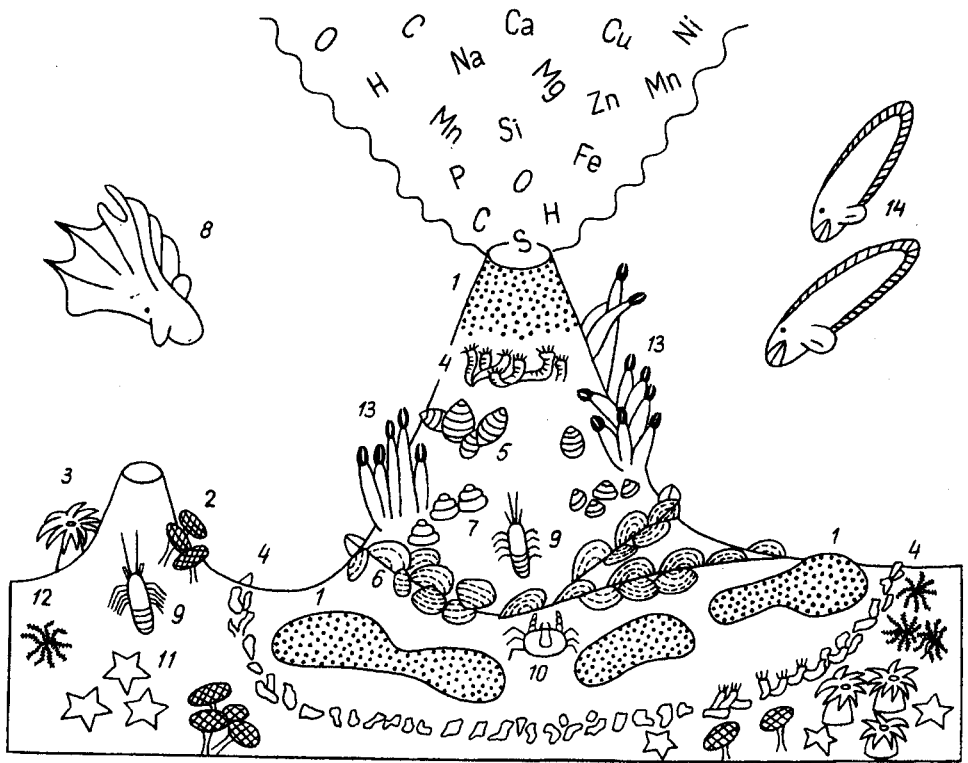


Рис. 7. Денсаль: пригидротермальная биота (составлено В.В. Мироновой).

1 — бактериальные покровы — маты; 2 — губки; 3 — книдарии — актинии; 4 — кольчатые черви; 5, 6 — двустворки, роды *Bathymodiolus* (5) и *Calyptogena* (6); 7 — гастроподы; 8 — осьминоги; 9, 10 — членистоногие; 11, 12 — иглокожие: морские звезды и офиуры; 13 — погонофораты, подтип *Vestimentifera*, род *Riftia* и др.; 14 — рыбы

Денсаль, или денсоабиссаль (лат. *densum* — плотный, компактный, густой; плюс абиссаль), — зона интенсивной жизни среди практически безжизненных абиссальных пространств и частично батимальных; она расположена вокруг гидротерм и других газообразных и жидких источников вещества недр. Денсаль была открыта во второй половине XX в. при проведении океанографических исследований Советским Союзом и США. Термины «денсаль» и «денсоабиссаль» были предложены в 1997 г. И.А. Михайловой и О.Б. Бондаренко вместо названий «абиссальные оазисы жизни», «рифтовые оазисы жизни» и «сгущения жизни». Денсаль обнаружена на глубинах до 6000 м, но преимущественно она распространена на глубинах 1500—3300 м, где находятся действующие конусовидные гидротермы рифтовых зон (англ. *rift* — ущелье).

Денсаль имеет пятнисто-линейное распределение среди монотонного поля абиссали и батиаля. Пятнистое расположение денсали связано с кольцевым расселением ее биоты вокруг морских гидротерм (рис. 7). Линейное расположение «пятен» денсали отражает приуроченность гидротерм к тектоническим трещинам и разломам. Поперечник «пятен» достигает 250—300 м. Они образуют цепочки в виде прерывистых линейных зон различной протяженности. Общая меридиональная протяженность денсали в Тихом океане — около 8000 км.

Биота денсали по биомассе (продуктивности) сопоставима с таковой сублиторали. Большая биомасса денсали образуется благодаря гигантизму и значительной плотности поселения ее обитателей.

Химический состав и температура воды денсали и остального глубоководья резко различаются. Химический состав обогащен за счет выбросов гидротермальных источников, имеющих повышенное содержание почти всех элементов Периодической системы Менделеева (С, Н, О, Р, Fe, Mn, S, Cu, Ni, Mg, Ca, Si, Zn, Na и др.). Струи выбросов по цвету отличаются от остальной массы воды. В зависимости от температуры и химического состава элементов они светлее или темнее окружающей воды, вот почему гидротермы денсали получили названия «*белые курильщики*» и «*черные курильщики*». Температура воды вокруг гидротерм на несколько порядков выше температуры остальной массы воды глубоководья. В непосредственной близости от жерла гидротерм она равна 320—370°С, но к периферии постепенно уменьшается до 14°. Давление воды в денсали достигает 200 атм и более.

Основу биоты денсали составляют разнообразные *хемосинтезирующие* (хемотрофные) *бактерии*: сероводородные, метановые, метиловые, азотные, тионовые и др. Они создают органические вещества за счет неорганических уже при температуре около 250°С. Хемосинтезирующие бактерии являются базисом трофической пирамиды жизни денсали. Для бактерий денсали характерен гигантизм. Размеры бактерий доходят до 0,11 мм по сравнению с обычными размерами около 1 мкм. Внешняя форма бактерий разнообразна: округлая, трубчатая, нитчатая, разветвленная. Одни бактерии образуют корковидные покровы, обогащенные различными минералами, другие находятся в морской воде, образуя «питательный бульон», третьи — в тканях различных животных. Для бактерий денсали характерен симбиоз почти со всеми обитателями гидротерм.

Систематический состав биоты денсали может отличаться от «курильщика» к «курильщику», что связано с химическим составом и температурой выбросов гидротерм. Тем не менее во всех биотах имеются доминирующие группы организмов: хемосинтезирующие бактерии, кольчатые черви, погонофораты подтипа Vestimentifera, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Кроме них в различных сочетаниях встречаются разнообразные членистоногие (раки, крабы, морские уточки, морские пауки), черви-нематоды, губки, кишечнополостные, морские лилии, офиуры, морские звезды, иногда осьминоги и редкие глубоководные хрящевые рыбы.

Для биоты денсали характерно кольцевое расположение организмов вокруг «курильщиков», что связано с кольцевой дифференциацией условий обитания. Вокруг жерла «курильщика» располагаются покровы — маты (голл., англ. *mat* — циновка, половик) хемосинтезирующих бактерий. Затем начинаются заросли кольчатых червей серпулид и погонофор-вестиментифер. Между зарослями могут поселиться двустворки, гастроподы и ракообразные. Следующее кольцо в основном состоит из скоплений двустворок. В биоте периферической части денсали имеются группы, внедрившиеся из абиссали и батии, такие, как, например, стеклянные губки, актинии, офиуры, осьминоги, глубоководные рыбы. В активных зонах гидротерм они отсутствуют. Бактериальные покровы, трубки червей и погонофорат встречаются во всей денсали.

Для многих групп денсали характерен гигантизм: бактерии размером до 0,11 мм, актинии, достигающие в поперечнике 1,5 м, кольчатые черви до 20 см

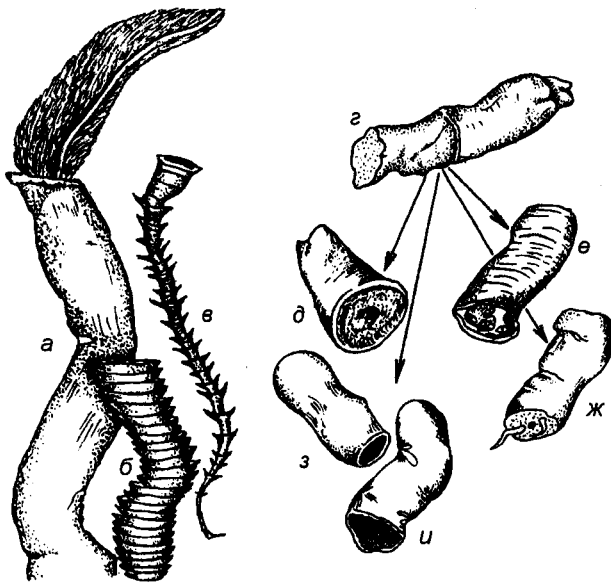


Рис. 8. Современные (а—в) и ископаемые (з—и) вестиментиферы денсали.

а — *Riftia*; б — *Tevnia*; в — *Oasisia* (длина трубок до 3 м); з—и — схема заполнения трубок во время захоронения и фоссилизации (длина фрагментов трубок до 50 см): з — трубка, сохранившая «тело»; д — начальная фоссилизация трубки и мягкого «тела»; е, ж — переработка мягкого «тела» бактериями и мелкими червеобразными организмами; з, и — пустые минерализованные трубки (Шпанская, Масленников, Литтл, 1999)

в длину и с 80—190 сегментами тела, двустворки длиной 18—25 см, вестиментиферы длиной до 3 м при диаметре до 5 см. Кольчатые черви, вестиментиферы, двустворки, гастроподы образуют плотные поселения. Биота денсали представлена только тремя царствами (Бактерии, Грибы, Животные), 9 типами, 16—18 классами и более чем 200 видами. Около половины видов являются новыми. Некоторые из них имеют строение, сходное с ископаемыми, а не с современными формами, за что их называют «живыми ископаемыми».

Таким образом, комплекс характерных признаков денсали, отличающих ее от других биономических зон, следующий: 1) присутствие многочисленных и разнообразных хемосинтезирующих бактерий; 2) симбиоз бактерий почти со всеми животными; 3) кольцевое распределение жизни; 4) очень большая биомасса, сопоставимая с такими сгущениями жизни сублиторали, как рифовая биота; 5) гигантизм; 6) специфичность систематического состава для каждого «курильщика»; 7) древний облик биоты.

После открытия современной денсали были обнаружены ископаемые аналоги. В последнее время появились доказательства, что многие полиметаллические руды имеют бактериальное происхождение. В рудных зонах встречено большое количество минерализованных образований в виде пленок, различных трубочек и желваков (рис. 8). Такие образования обнаружены в нижнесилурийских и среднедевонских медноколчеданных и сульфидных месторождениях Южного Урала; в карбоне и перми других районов Урала; в нижнекаменноугольных цинковых и сульфидных месторождениях Ирландии; в меловых сульфидных массивах Кипра и Аравийского полуострова (Оман). Есть сведения, что подобные трубочки и желваки обнаружены на Дальнем Востоке и Камчатке, а также в Альпах. Большинство находок относят к погонофорам-вестиментиферам, но не исключена принадлежность некоторых из них к кольчатым червям и двустворчатым моллюскам. Доказательствами принадлежности ископаемых трубочек к биотам древней денсали служат:

1) общность физико-химических характеристик ископаемой и современной гидротермальной и пригидротермальной среды;

2) сходные процессы минерализации ископаемых трубочек и трубчатых оболочек червей и погонофор современной денсали;

3) совпадение их морфологий;

4) широкое развитие бактериальных обрастаний вокруг современных и ископаемых трубок и наличие бактерий внутри них.

Следует учитывать, что гидротермальные источники кроме глубоководья встречаются в мелководье и в наземных условиях. Общим для них является большое количество хемосинтезирующих бактерий. В отличие от денсали в мелководных и наземных биоценозах гидротерм всегда присутствуют цианобионты и различные растения.

СТАДИИ ЗАХОРОНЕНИЯ И ФОРМЫ СОХРАННОСТИ

Стадии захоронения, т.е. посмертные переходы организма в ископаемое состояние, изучает *тафономия*. Теоретические и практические основы этого раздела палеонтологии обосновал И.А.Ефремов (1940), обобщив исследования предшественников и собственные работы. Он ввел также термины «тафономия» и «ориктоценоз». Основой анализа тафономии являются общности (комплексы) организмов, или ценозы (греч. *koinos* — общий), последовательно сменяющие друг друга при захоронении: биоценоз — танатоценоз — тафоценоз — ориктоценоз. *Биоценоз* (греч. *bios* — жизнь) представляет собой комплекс живых организмов, объединенных в единую систему трофическими (пищевыми) и экологическими связями. *Танатоценоз* (греч. *thanatos* — смерть) — комплекс умерших организмов до стадии захоронения. *Тафоценоз* (греч. *taphos* — могила, погребение) является комплексом захороненных организмов и их остатков до стадии фоссилизации. *Ориктоценоз* (греч. *oryktos* — ископаемый) — это комплекс окаменелых остатков ископаемых организмов какого-нибудь местонахождения или слоя, прошедших фос-

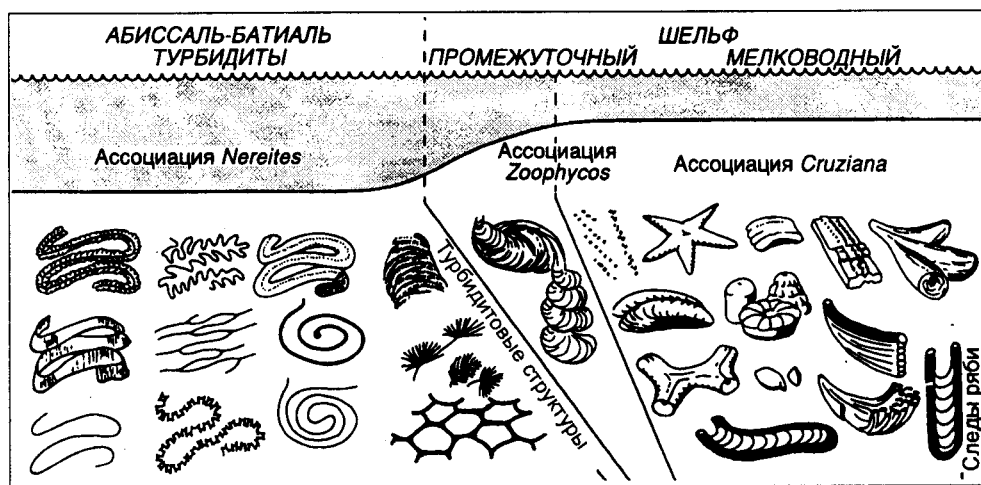


Рис. 9. Ассоциации ископаемых следов жизнедеятельности, обычно встречающиеся совместно, и их значение для реконструкций условий обитания (Seilacher, 1978; Каменная книга, 1997, с изменением)

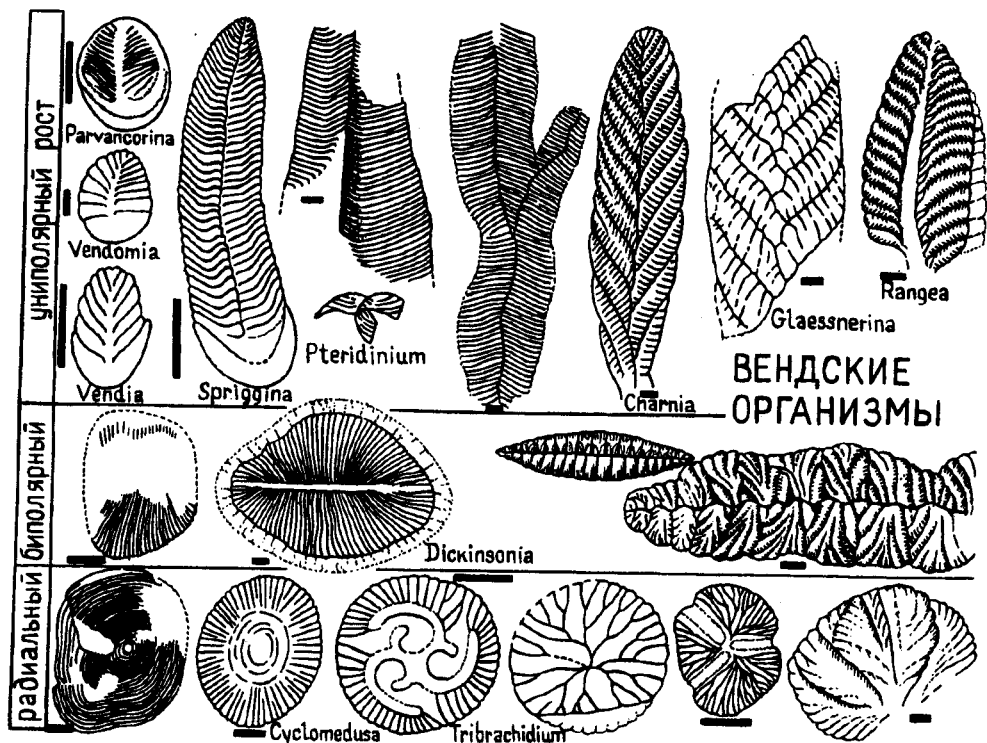


Рис. 10. Отпечатки вендских бесскелетных организмов: варианты симметрии и роста, масштабная линейка соответствует 1 см (Seilacher, 1989)

силлизацию. Термин «биоценоз» предложил С.А.Зернов (1913), а термины «танатоценоз» и «тафоценоз» — Е.Васмунд (Wasmund, 1926).

Процессы захоронения зависят от двух основных факторов: биотического и абиотического. Под биотическим, или биологическим, фактором по-

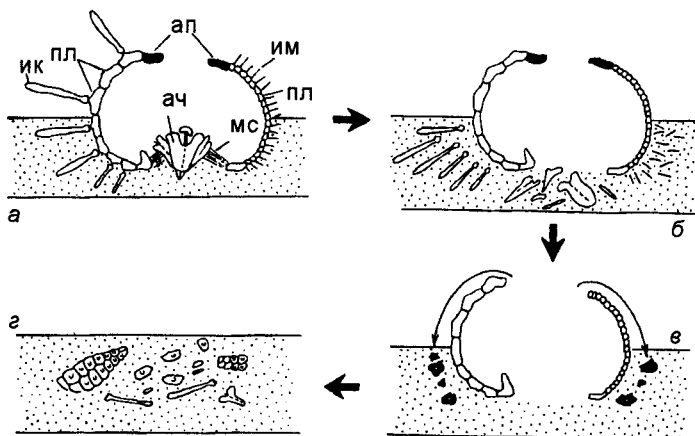
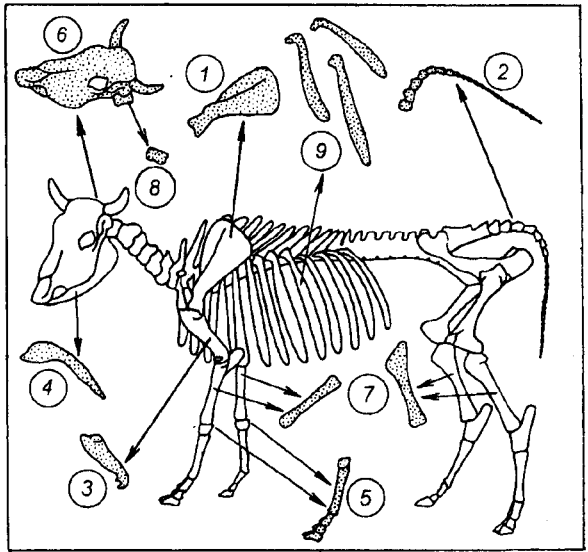


Рис. 11. Последовательные стадии (а–г) разрушения скелета правильного морского ежа при захоронении и фоссилизации (Соловьев, 1999).

Обозначения: ап — анальное поле с вершинным щитком; ач — челюстной аппарат; ик — иглы крупные; им — иглы мелкие; мс — мышцы и связки, скрепляющие челюстной аппарат с панцирем ежа; пл — пластинки панциря

Рис. 12. Начальные стадии разрушения скелета млекопитающих при захоронении (Hill, 1979; Очев и др., 1994).

1—9 — последовательность разрушения скелета: 1 — лопатка; 2 — хвост; 3 — плечевая кость; 4 — нижняя челюсть; 5 — нижняя часть передней конечности; 6 — череп без нижней челюсти, но с первым шейным позвонком (атлантом); 7 — средняя часть передней и задней конечностей; 8 — первый шейный позвонок (атлант); 9 — ребра



нимают первичную структуру умершего организма, имеющего определенное строение и соотношение мягкого тела и скелета. Деструкция мягких

тканей (и скелета) за счет хищников, падалеедов, бактериального, грибкового и другого биогенного вмешательства также входит в биологический фактор. Сохранение организма или его частей в ископаемом состоянии в случае отсутствия скелета довольно проблематично. Тем не менее от мягкотелых бесскелетных форм сохраняются многочисленные отпечатки, ядра, полости и следы жизнедеятельности, несущие достаточно разнообразную информацию (рис. 9). Самые знаменитые отпечатки встречены в юрских золенгофенских сланцах Германии, среднекембрийских сланцах Бёрджесс Канады, верхнепротерозойских терригенных породах эдиакары Австралии, венда России, синия Китая (рис. 10).

Среди скелетных форм наилучшими перспективами захоронения обладают те, которые имеют сплошной скелет в виде раковины, единого панциря, различных трубок. Изолированные скелетные элементы, такие, как склериты, зубы, чешуи, таблички и т.д., обычно сохраняются как разрозненные фрагменты. Скелеты, представленные сложными конструкциями, как, например, панцири ежей и скелеты позвоночных, при захоронении проходят определенные стадии разрушения (рис. 11, 12).

Под абиотическим фактором захоронения понимают в основном процессы осадконакопления и фоссилизации, поэтому его обычно называют геологическим фактором. Важным абиотическим фактором захоронения является геологическое время (геохронологический интервал), прошедшее

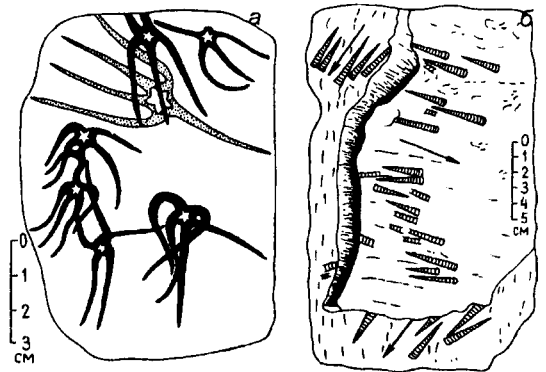


Рис. 13. Влияние течений на расположение окаменелостей (Янин, 1983).

а — отпечатки офиур на одном уровне напластования; б — раковинки тентакулитов на соседних уровнях напластования, стрелки показывают направление течений

от стадии танатоценоза до ориктоценоза. Большое значение имеют химические и физические свойства консерванта (осадка в широком понимании), в котором оказывается тафоценоз. К абиотическому фактору следует относить и такие физические свойства среды, как направление и скорость течения, солёность воды, влияние минерализованных источников и т.д. (рис. 13). (Подробно о процессах и стадиях захоронения изложено в работах Б.Т.Янина (1990), а также В.Г.Очева и др. (1994).)

Формы сохранности. Разнообразные биотические и абиотические факторы разрушения и захоронения организмов и их жизнедеятельности приводят к разным формам сохранности. Общим термином для них служат словосочетание «органические остатки» и его синонимы «окаменелости», «ископаемые» и «фоссилии» (лат. *fossilis* — погребенный, ископаемый). Словосочетание «органические остатки» широко использовали в геологической и палеонтологической литературе XX в. В настоящее время его почти не употребляют. Наиболее популярным стал термин «фоссилии». В русскоязычной литературе этот термин впервые появился в 1784 г., когда А.Нартов перевел для внуков Екатерины II немецкую книгу по палеонтологии.

По степени полноты и специфики сохранности существует следующая классификация ископаемых: субфоссилии, эуфоссилии, ихнофоссилии, копрофоссилии, хемофоссилии и гастролиты. Наиболее полную сохранность имеют субфоссилии. Среди форм сохранности микробионтов докембрия выделяются: микрофоссилии (окаменевшие или мумифицированные), минеральные продукты жизнедеятельности, хемофоссилии, или молекулярные ископаемые (Бурзин, 2003).

Субфоссилиями (лат. *sub* — под, почти) называют ископаемых, которые кроме скелета сохраняют мягкое тело (животные) или слабоизмененное органическое вещество с клеточной структурой (растения). Некоторые субфоссилии сохраняют молекулы генетического кода. Среди животных наиболее известными субфоссилиями являются мамонты, носороги и птицы. Сохранению мягкого тела вплоть до внутренних органов, волосяного покрова и перьев способствует специфический состав «осадков», выполняющих роль консервантов. Кроме того, имеет значение и геологически маленький отрезок времени (около 2 млн), во время которого процессы фоссилизации полностью не успели проявиться. Консервантами для субфоссилий служат вечная мерзлота, различные битумы (асфальт, озокерит и др.), золотые пески, вулканический пепел, реже торфяники и лава. Процессы фоссилизации большинства субфоссилий весьма специфические. Для субфоссилий, находящихся в вечной мерзлоте, характерно замораживание, для тех, кто оказался в золотых песках или в пещерах пустынь и полупустынь, — высушивание. К субфоссилиям иногда относят и насекомых, находящихся в янтаре. Оказалось, что янтарь, сохраняя объем и отпечаток насекомого вплоть до мельчайших особенностей строения, превращает «мягкое тело» в пыль. Растения из группы субфоссилий, называемые «мумификатами», распространены достаточно широко в палеозойских и мезозойских породах. Субфоссилии животного происхождения известны из четвертичных, реже — неогеновых отложений.

К эуфоссилиям, или эвфоссилиям (греч. *eu* — хорошо, настоящий), относят ископаемые организмы, представленные скелетами, фрагментами и дис-

кретными элементами скелетов, а также отпечатками и ядрами скелетов мягкого тела и его составляющих. Таким образом, у эуфоссилий в отличие от субфоссилий мягкое тело разрушено и уничтожено, но его отпечаток или ядро может сохраниться. В палеонтологической летописи эуфоссилии являются и наиболее многочисленными свидетелями органического мира прошлого. Они представлены двумя основными группами. К первой группе относят скелеты, раковины, панцири, чешуи, зубы и т.д. животных; органические и минерализованные оболочки клеток бактерий, цианобионтов и грибов; листья, плоды, споры, пыльцу и другие части растений. Ко второй группе эуфоссилий относят отпечатки и ядра. Если на поверхности осадка имеется уплощенный оттиск от организма или его фрагментов, то это *отпечаток*. Если осадок сохраняет объемную полость от организма или объем его составных частей, то это *ядро*.

Среди ядер различают внутренние и внешние. *Внутренние ядра* возникают за счет заполнения породой внутренних полостей раковин двустворок, остракод, гастропод, брахиопод, аммонитов, а также черепных коробок позвоночных животных. Ядра растений чаще всего представляют отливы сердцевины стволов. Процесс возникновения внешних ядер сложнее, чем внутренних. Сначала скелет, заключенный в породе, растворяется. Затем начинается заполнение вновь возникшей полости породой. Внутренние и внешние ядра наиболее четко отличаются друг от друга у скульптурированных двустворок и брахиопод. На внутреннем ядре имеются отпечатки различных внутренних структур, а наружное ядро отражает особенности скульптуры раковины. *Внешние ядра* ребристые, шероховатые, грубые, а внутренние — гладкие, с отпечатками мускулов, связок и других элементов внутреннего строения.

Промежуточные формы сохранности между отпечатком и ядром являются *слепками* (рис. 14). Слепки особенно характерны для многоклеточных животных вендского периода, имеющих небольшую толщину тела. Слепки в кровле слоя называют *позитивными*, в подошве вышележащего слоя — *негативными*.

Ихнофоссилии (греч. *ichnos* — след) представлены не остатками организмов, а следами их жизнедеятельности в виде отпечатков или объемных образований. К ихнофоссилиям относят следы отдыха, передвижения по субстрату (ползание, хождение, бег), движения в субстрате (зарывание, сверление), следы пастбищ в виде поверхностей выедания, следы повреждений разных частей растений насекомыми и т.д. Классификацию жизнедеятельности проводят относительно легко. Определение систематического положения организма, оставившего след, вызывает трудности, так как одинако-

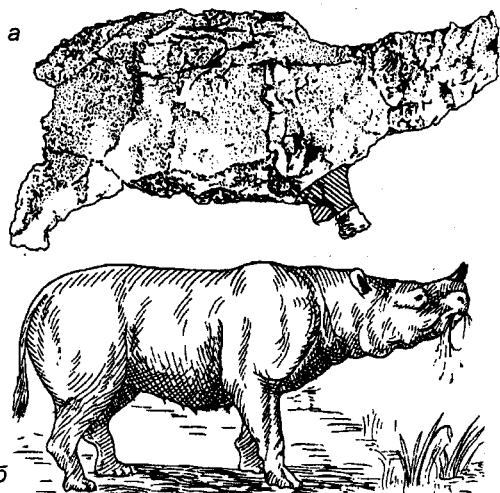


Рис. 14. Объемный слепок полости, оставшейся от носорога (а), и его реконструкция (б) в естественных условиях обитания (Каменная книга, 1997)

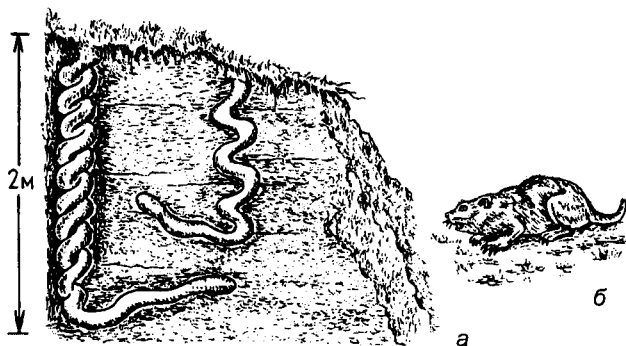


Рис. 15. Ископаемые ходы и норы, названные *Daimonelix* (а), и реконструкция (б) создавшего их грызуна рода *Stenofiber*. Миоцен, штат Небраска (Ager, 1963; Каменная книга, 1997)

вые следы могут оставлять разные представители фауны. Обычно принадлежность следов удается опре-

делить только в пределах групп крупной систематической категории (беспозвоночные, позвоночные, трилобиты и т.д.).

Известны следы передвижения земноводных, рептилий, птиц и млекопитающих (например, слонов и людей каменного века). От некоторых ископаемых грызунов сохранились ходы и норы (рис. 15). Ископаемые следы беспозвоночных более разнообразны и многочисленны, чем те, которые оставили позвоночные. От беспозвоночных остались следы прикрепления, ползания, зарывания, сверления, ходы и норы. Морфология следов хорошо фиксирует уровень сложности поведенческих реакций. Сравнительный анализ передвижения донных ископаемых беспозвоночных свидетельствует, что их уровень поведения в течение геологического времени все время усложнялся.

Копрофоссилии (греч. *kopros* — помет, навоз) формируются за счет конечных продуктов жизнедеятельности организмов. Типичными копрофоссилиями являются окаменевшие экскременты позвоночных животных, которые обычно называют «копролитами». В ископаемом состоянии известны копролиты акул, земноводных, динозавров и млекопитающих, вплоть до копролитов человека, обнаруженных в некоторых пещерах. Для фекалий современных беспозвоночных, а часто и для ископаемых используют название «пеллеты» (англ. *pellet* — катышек, пилюля). Форма пеллет — от округлой до вытянутой трубчатой, наружная поверхность гладкая, реже скульптурированная, размеры около 1 мм. Большинство пеллет принадлежат грунтоедцам, детритофагам и биофильтраторам, представленным преимущественно червями, моллюсками и иглокожими. В результате деятельности грунтоедов первичный субстрат в значительной степени превращается в пеллетовые отложения. Осадок, пройдя через кишечник, обогащается кальцием, железом, магнием, калием, фосфором и органическими веществами. Процесс биологической переработки осадка называют биотурбацией. Окраска копрофоссилий четко отличается от окружающей породы. Некоторые копрофоссилии содержат остатки других животных и растений, по которым можно восстановить пищевые связи прежнего биоценоза.

Продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов в виде биогенных известняков, фосфоритов, железистых соединений в кварцитах, органического вещества в шунгитах, пластов и конкреций различного минерального состава можно рассматривать как копрофоссилии с большой долей условности.

Хемофоссилии (греч. *chemie* — химия) представлены органическими молекулами и их фрагментами различного биогенного происхождения. Наибольшее количество хемофоссилий обнаружено в горючих ископаемых,

особенно в нефти. Состав биомолекул позволяет определить систематическую принадлежность исходного организма (но не морфологию) на уровне царств, реже типов. В настоящее время обнаружены ископаемые органические биомолекулы растений, животных, грибов и цианобионтов. Изучение хемофоссилий имеет важное значение для решения проблемы возникновения жизни и происхождения горючих ископаемых.

Гастролиты, или **желудочные камни** (греч. *gaster, gastros* — желудок; *lithos* — камень), представлены камушками, которые использовали ископаемые птицы и динозавры для дробления заглатываемой пищи. Для гастролитов характерны округлые края и гладкая поверхность. Но такими признаками обладает также галька, поэтому гастролиты долго не привлекали внимания. Доказательством в пользу реальности гастролитов является то, что их находят вместе с костями и скелетами позвоночных, нередко там, где находился желудок. Следует отметить, что по гастролитам можно оценить расстояние, которое животное могло преодолевать при жизни. По гастролитам из розового кварцита, найденным вместе со скелетом морского ящера мезозавра, определили, что он проплыл более 650 км. Именно такое расстояние отделяет место гибели мезозавра от уникального местонахождения специфических розовых кварцитов.

Псевдофоссилиями, или **ложными ископаемыми** (греч. *pseudos* — ложь), называют минералогические и литологические образования, имеющие с ископаемыми организмами сходный внешний облик. Трещины усыхания описывали как пищеварительную систему медуз, округлые желваки осадочного происхождения — как тело медуз, пучки кристаллов — как колониальные кораллы, марганцевые и железистые дендриты — как растения.

При классификации ископаемых учитывают не только степень полноты и специфику сохранности, но также их размеры. По размерности выделяют три группы: **макрофоссилии** (более 1—2 мм), **микрофоссилии** (десятые и сотые доли миллиметра) и **нанофоссилии** (сотые доли миллиметра и менее). Микро- и нанофоссилии имеют большое практическое и теоретическое значение для различных научных дисциплин, особенно такие группы, как радиоларии, фораминиферы, конодонты, кокколитофориды, кремневые жгутиковые, споры, пыльца, акритархи и микробные сообщества (бактерии, цианобионты и др.).

БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ И ФОССИЛИЗАЦИЯ

Объектами изучения в палеонтологии являются все варианты ископаемых: субфоссилии, эуфоссилии, ихнофоссилии, копрофоссилии, хемофоссилии. Наибольшую роль играют эуфоссилии, представленные скелетами животных и различными остатками растений и насекомых.

Скелет. В широком понимании **скелетом** (греч. *skeletos* — высохший) называют комплекс сильно уплотненных твердых тканей различного состава — от органического до минерального. Происхождение скелета связано с конечным результатом определенных биохимических процессов. Особенно наглядно это проявляется в формировании известкового скелета на ранних уровнях эволюции, например у губок и кораллов. Считают, что кальций связывает углекислый газ (один из конечных продуктов процессов метаболизма) в по-

чти нерастворимую соль CaCO_3 . В итоге «шлаки» обмена веществ переводятся в инертное состояние.

Функция скелета зависит от его строения и места формирования. Наружные скелеты выполняют роль защиты клетки или мягкого тела и его частей от внешних воздействий физического и биологического свойства (механические повреждения, нападения хищников, турнирные бои и т.д.). Внутренние скелеты (иногда и наружные) являются опорой для мягких тканей и органов или выполняют и другие функции, как, например, челюстной аппарат, статолиты медуз, отолиты рыб и т.д.

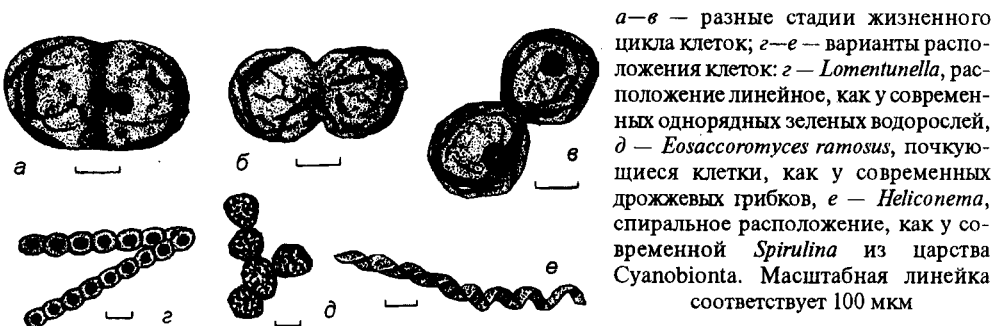
У многоклеточных животных кроме положения скелета следует учитывать и его происхождение от того или иного зародышевого листка. У большинства животных скелет эктодермального происхождения, у меньшинства — мезодермального или смешанного типа.

Скелеты по химическому составу делят на две основные группы — органические и минеральные. Обе группы скелетов являются *секреторными*, так как образуются за счет обособления клеточных и тканевых выделений, возникающих в процессе метаболизма (лат. *secretio* — отделение).

Кроме секреторных существуют еще *агглютинированные скелеты*, образованные не за счет секреции, а благодаря склеиванию посторонних минеральных частиц секреторным органическим цементом (лат. *agglutinare* — приклеивать). В качестве цемента выступают протеины, хитин, слизь и другие органические образования. Состав и размеры минеральных частиц скелета совпадают с теми, что образуют субстрат. Чаще всего склеиваются любые частицы субстрата — кварцевые, песчано-илистые, известковые, вплоть до микроскопических раковин, редко — только гранатовые зерна или кремневые спикулы. Агглютинированные скелеты характерны для бентосных беспозвоночных. Они широко распространены среди фораминифер, иногда встречаются у губок, кишечнополостных и червей, изредка у членистоногих (например, агглютинированные домики ручейников).

Органические скелеты. Прежде чем переходить к характеристике биоминерализации, следует остановиться на органических скелетах. Они появились на первых стадиях эволюции, вероятно, раньше минеральных, на что указывают палеонтологические данные. Различные органикостенные микрофоссилии обнаружены уже на уровне 3,5 млрд лет назад, а с уровня 2,5 млрд лет назад они становятся массовыми (рис. 16). На первичность органических скелетов указывает и то, что они являются матрицей для минеральных скелетов.

Рис. 16. Органикостенные микрофоссилии позднего рифея Сибири (Герман, 1990).



Органические скелеты образуют три основные группы: *протеиновую*, *хитиновую* и *целлюлозную*. В состав *протеиновых скелетов* входят простые белки, состоящие из остатков аминокислот, содержащих, как правило, одну или две аминогруппы (NH_2). Протеиновые скелеты в геологическом прошлом, вероятно, появились первыми. Они характерны для фораминифер отряда *Allogromiida*, ископаемых граптолитов и современных птеробранхий. У фораминифер аллогромиид протеиновая капсула образуется эндоплазмой, а эктоплазма находится снаружи. Одно время некоторые протеиновые скелеты называли *псевдохитиновыми*.

К протеиновой группе скелетов близки хрящевые капсулы головоногих моллюсков, защищающие мозг и глаза, а также хрящевые скелеты круглоротых и хрящевых рыб, состоящие в основном из коллагена. Коллагеновые (белковые) волокна входят в состав костей и хрящей позвоночных, а также различных скелетов беспозвоночных. Как скелетное образование рассматривают и хорду, клетки которой имеют органический эластичный чехол. Хорда хорошо развита у низших хордовых (бесчерепных) и некоторых рыб (цельноголовые, осетровые, двоякодышащие). К группе протеиновых скелетов относятся также шелкоподобные волокна губок (спонгин), роговые образования позвоночных, роговые скелеты кораллов.

Хитиновые скелеты образованы полисахаридом, линейным полимером, состоящим из остатков N-ацетил—D-глюкозамина, объединенных гликозидными связями. Хитин является основным компонентом наружных скелетов большинства членистоногих, хитиной, некоторых червей, кишечнополостных (кониуляты, актинии, гидроидные), брахиопод, мшанок и акритарх. Хитин входит также в состав клеточных стенок грибов и зеленых водорослей. Хитиновые скелеты беспозвоночных обычно «пропитаны» кальцием в виде различных минералов карбонатной и фосфатной групп. В эволюции некоторых ископаемых отчетливо прослеживается увеличение содержания минеральной составляющей по сравнению с органической. У конулят, например, скелет образован микроскопическими хитиновыми, хитиново-фосфатными и фосфатно-кальциевыми тонкими пластиночками. На протяжении ордовика—перми в течение 220 млн лет содержание фосфата кальция у конулят увеличилось от 66—74 до 96%.

Целлюлоза, или *клетчатка*, является основным компонентом клеточной оболочки большинства растений. У животных целлюлоза отсутствует, если не считать асцидий. Целлюлоза, как и хитин, относится к группе полисахаридов. Она обладает большой прочностью и нерастворима в воде. Благодаря целлюлозе ископаемые растения широко представлены в геологической летописи. В древесине содержание целлюлозы достигает 50%, в волосках семян хлопчатника — 98%. Клеточная оболочка растений содержит и другие органические соединения, из них наиболее распространены лигнин и кутин. *Лигнин* относится к группе веществ ароматической структуры. Его содержание у высших растений может достигать 30% от их сухого веса, у низших растений он отсутствует. Лигнин вместе с целлюлозой составляет основу гумусовых углей. *Кутин* представляет собой воскоподобное вещество, покрывающее клеточную оболочку снаружи. Его содержание в углях может быть весьма значительным.

Минеральные скелеты. В строении минеральных скелетов принимают участие более 40 минералов, в состав которых входят почти все элементы Пе-

Группы минералов, образующиеся при биосинтезе у прокариот и эукариот
(Лоуэнстам, 1984, с упрощением и дополнением)

Прокариоты и эукариоты			Карбонаты	Фосфаты	Галюиды	Оксалаты	Нитраты	Сульфаты	Кремний	Оксиды железа	Оксиды марганца	Сульфиды	
Бактерии			×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
Цианобионты			×	×					×	?			
Грибы			?	×		×				×			
Растения	Одноклеточные	Диатомовые водоросли							×				
		Золотистые водоросли	×						×				
		Динофитовые водоросли	×						×				
	Многоклеточные	Красные водоросли	×										
		Зеленые водоросли	×			?		×			?		
		Харовые водоросли	×			?		×					
		Бурые водоросли	×										
		Моховидные	×			×		?		×			
		Высшие растения	×	?		×		×	×	×			
	Животные	Одноклеточные	Саркодовые	×	?				×	×			
Ресничные			×	×									
Акантарии								×					
Многоклеточные		Пориферы (Губковые)	×						×	×			
		Книдарии	×	×				×		×			
		Черви	×	×					×	×			
		Моллюски	×	×	×	×			×	×			
		Членистоногие	×	×	×	×	×		×	×			
		Мшанки	×	×									
		Брахиоподы	×	×									
		Иглокожные	×	×		×			×	×			
Хордовые	×	×	×	×				×					

риодической системы Менделеева. В основном минеральные скелеты представлены карбонатами и фосфатами кальция, водным кремнеземом и различными соединениями железа (табл. 5).

Известковые (карбонатизированные) *скелеты* встречаются во всех пяти царствах: у бактерий, цианобионтов (строматолиты), грибов, животных и растений (харовые водоросли, красные водоросли, зеленые водоросли, кокколитофориды и др.). Известковые скелеты представлены чаще всего кальцитом и арагонитом.

Кремневые (силицитизированные) *скелеты* встречаются у примитивных животных (солнечники, радиолярии, губки) и низших растений (диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые — динофлагелляты). Кремневые скелеты представлены обычно опалом.

Фосфатные (фосфатизированные) *скелеты* преимущественно состоят из апатита, даллита и их производных. Фосфатная составляющая как основной компонент или как примесь встречается у бактерий, грибов, а также животных — фосфаты встречаются у медуз (статолиды), конулярий, червей, членистоногих, моллюсков, брахиопод, мшанок, иглокожих и хордовых, особенно у позвоночных. Фосфатные минералы иногда пропитывают органические скелеты, придавая им темно-бурый или почти черный цвет, как, например, у конулят и беззамковых брахиопод. Кроме первичной фосфатизации встречается и вторичная диагенетическая, возникающая в процессе фоссилизации.

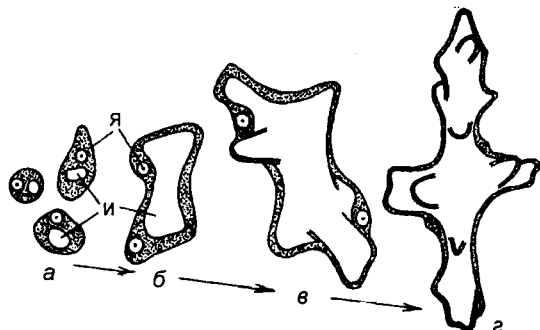
Бактерии способны осаждать и концентрировать снаружи (и внутри) оболочек кроме минералов из группы карбонатов и фосфатов также соединения железа, оксиды и гидроксиды марганца, соединения серы, цинка, свинца, меди, а по последним данным, золота. Экзотический скелет из сернокислого стронция имеют одноклеточные животные типа Акантарии.

Биоминерализация. Под биоминерализацией понимают процесс образования минералов за счет биосинтеза. Процессы биоминерализации происходят двумя основными путями, получившими названия «индуцируемый» и «матрицируемый». При *индуцируемом* варианте концентрация биоминералов происходит без участия органической матрицы (рис. 17). Такой вариант характерен для прокариот, но встречается также у эукариот — растений и животных, особенно у одноклеточных. При *матрицируемом* варианте концентрация биоминералов осуществляется на матрице. Этот способ характерен для эукариот, но встречается и у прокариот. Оба варианта могут присутствовать у одного и того же организма. Индуцируемый вариант более примитивный, чем матрицируемый, тем не менее уже на ранних стадиях развития органического мира существовали оба варианта.

Образование минеральных скелетов идет с различной скоростью. Лабораторное моделирование показало, что цианобионты образуют одну пару слоев (органическую + известковую) за время от нескольких часов до нескольких суток, а желваковые и столбчатые постройки, аналогичные строматолитам, — от нескольких недель до нескольких месяцев. У рифостроящих корал-

Рис. 17. Стадии (а—г) внутриклеточного образования известковой спикулы у восьмилучевых кораллов (Woodland, 1906).

и - известковые биоинералы; я - ядро клетки



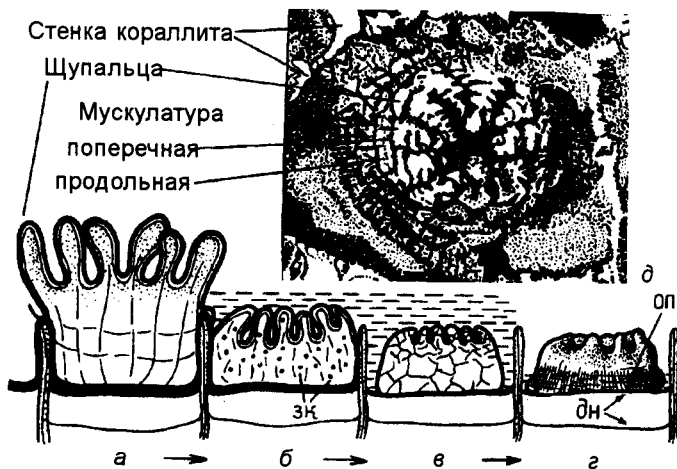


Рис. 18. Стадии fossilизации полипов у кораллов рода *Favosites* (силур, Канада).

а — живой полип с расправленными щупальцами; *б* — полип, после смерти перекрытый известковым илом (начальная стадия известкования); *в* — замещение тканей полипа кристаллами кальцита разной величины; *г, д* — внешний вид fossilизированного полипа: *г* — сбоку, *д* — сверху (Copper, 1985; Copper, Plusquellec, 1993). Обозначения: дн — днища; зк — зернышки кальцита (? бактериального происхождения); оп — основание полипа, выделяющее днище

лов образование скелета начинается с первых минут прикрепления планулы к субстрату и идет довольно быстро. Уже через 6 часов формируется базальная пластинка, а через 21 день кораллит имеет два цикла септ и другие особенности строения шестилучевых кораллов (см. рис. 144 на с. 238). За год рифостроящие кораллы вырастают в высоту на 8—32 см, но по мере старения линейная скорость уменьшается. Формирование скелета на личиночной стадии известно у иглокожих, моллюсков, брахиопод, мшанок.

Fossilизация. Под fossilизацией (лат. *fossilis* — извлеченный из земли) понимают физико-химические процессы перехода организма, а также следов и продуктов его жизнедеятельности в ископаемое состояние. Основные процессы fossilизации начинаются при попадании умершего организма в осадок, т.е. начиная со стадии тафоценоза, и продолжают до тех пор, пока ископаемое не будет извлечено из породы или вместе с ней. Таким образом, fossilизация тесно связана с тафономией и литогенезом. На старческих стадиях онтогенеза биоминерализация иногда столь интенсивная, что можно говорить уже о начале fossilизации. При fossilизации основными процессами являются перекристаллизация и минерализация.

Перекристаллизацией называют процесс изменения кристаллографической решетки и морфологии кристалла при сохранении его химического состава. Благодаря перекристаллизации образуются более устойчивые по отношению к внешней среде модификации минералов. Биогенный арагонит (CaCO_3), например, модифицируется в кальцит, а таблички опала ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) структурируются в бипирамидальный кристалл (см. рис. 19).

Под *минерализацией* (окаменением) понимают увеличение доли минеральной составляющей по отношению к органической. Особенно парадоксально выглядит минерализация «мягкотелых» животных, не имеющих скелета. Медузы после смерти попадают на поверхность субстрата и, постепенно разлагаясь, оставляют отпечатки. На отпечатках сохраняется строение щупалец,

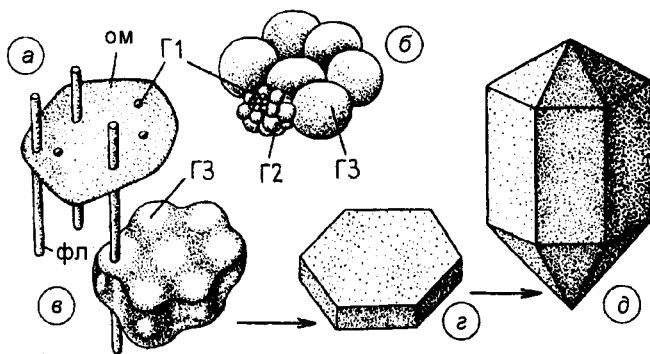


Рис. 19. Предполагаемая модель биоминерализации (а, б) и фоссилизации (в—д) кремневых скелетов радиолярий.

а — появление первых шариков (глобул) кремнезема на пластинчатой органической матрице; б — последовательные стадии образования кремневых глобул 1, 2 и 3-го порядков (Г1 — 0,01—0,15 мкм, Г2 — 0,2—0,3 мкм, Г3 — 0,4—1 мкм); в — табличка кремнезема из агрегации

глобул 3-го порядка с остаточным органическим веществом матрицы (стадия диагенеза); з — табличка преобразованного биогенного кремнезема (стадия раннего катагенеза); д — дипирамидально-призматический кристалл кварца (стадия позднего катагенеза) (Голубев, 1987; Афанасьева, 2000).

Обозначения: ом — пластинчатая органическая матрица; фл — фибриллы белка

пищеварительной системы, гонад и других компонентов мягкого тела. Минеральная составляющая отпечатка представлена поверхностью осадка, который в процессе диагенеза и катагенеза превращается в породу. Аналогичным образом идет минерализация следов ползания, зарывания, отдыха и т.д.

Частными случаями минерализации являются обызвествление, фосфатизация, окремнение, ожелезнение, пиритизация, заполнение, замещение, псевдоморфозы. При *обызвествлении* увеличивается доля карбонатной составляющей. Мягкие ткани, скелет и различные пустоты, их сопровождающие, «пропитываются» известью. Цианобионты способны из воды осаждать известь, которая обволакивает их оболочки и заполняет пространство между ними. Обызвествление идет более интенсивно в растворах, обогащенных кальцием, и в известково-илистых отложениях (рис. 18).

При *фосфатизации* увеличивается доля фосфатов за счет минералов биогенного и хемогенного происхождения. Фосфаты «пропитывают» не только скелеты, но и мягкие ткани. Так произошло с кембрийскими брахиоподами и личинками позднекембрийских членистоногих. Вероятно, уже при жизни у них было какое-то количество биогенных фосфатов, сыгравших роль своеобразных «центров» концентрации после смерти. В процессах фосфатизации большую роль играют бактерии и повышенное содержание неорганического фосфора в воде.

При *окремнении* увеличивается доля водного кремнезема, т.е. доля гидрата окиси кремния (опала и др.). Окремнение может быть биогенным и хемогенным. Процесс биоокремнения хорошо изучен на примере кремневых скелетов радиолярий. Органическая матрица сначала покрывается и «пропитывается» мелкими шариками (глобулами) кремнезема. Мелкие шарики постепенно растут и образуют агрегаты, которые полностью замещают органическую матрицу, образуя кремневую пластиночку. На этой стадии биоминерализация сменяется фоссилизацией. В дальнейшем биогенный кремнезем преобразуется в кристалл кварца, почти неотличимый от хемогенного кристалла (рис. 19). Процесс увеличения числа и размеров фосфатных и кремневых глобул, обогащающих и заменяющих органические матрицы, пленки,

скелеты, а также внутриклеточные и межклеточные пространства, называют *глобулизацией* (не путать с глобализацией — процессами объединения человечества).

При фоссилизации широко распространены процессы заполнения минералами первичных полостей организмов. У многоклеточных такие полости образуются после разрушения мягкого тела, заключенного в наружный скелет, у одноклеточных — после разрушения внутриклеточного содержимого, у высших растений — после исчезновения сердцевины и т.д. Полости постепенно заполняются осадком и минералами обычно в виде друз и щеток.

При фоссилизации от растений чаще всего остаются обугленные остатки листьев, листоподобных 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, кутин, лигнин, целлюлоза) сохраняются в ископаемом состоянии, почти не меняясь по вещественному составу. Целлюлоза, лигнин и кутин — основные компоненты углей. Благодаря кутину и целлюлозе нередко сохраняется строение растительных клеток и тканей («мумификаты»). Минеральные компоненты растений встречаются довольно часто: это кремневые раковинки диатомовых водорослей, известковые «плодовые шарики» харовых водорослей, известковые пленки и желваки красных водорослей и т.д.

РОЛЬ ОРГАНИЗМОВ В ОСАДКОНАКОПЛЕНИИ И ПОРОДООБРАЗОВАНИИ

Организмы участвуют в биогенном осадконакоплении с самого начала эволюции органического мира. Осадки превращаются в породу благодаря разнообразным геологическим процессам, таким, как дегидратация, минерализация, диагенез и катагенез. Например, известковые и известково-глинистые илы превращаются в такие породы, как известняки, мергели и писчий мел. Основная деятельность организмов в сфере осадконакопления осуществляется по трем направлениям: накопление, обогащение и разрушение. Все три процесса взаимосвязаны и нередко идут почти одновременно. За счет накопления минеральных и органических скелетов животных и растений образуются органогенные породы. Благодаря жизнедеятельности бактерий, цианобионтов и животных (грунтоедов и биофилтраторов) осадок (порода) обогащается различными элементами и минералами. Разрушительная деятельность зарывающихся и сверлящих организмов изменяет механический и химический состав осадков и пород.

Органогенными называют те породы, которые на 30—40% и более состоят из минеральных скелетов (или их фрагментов) либо образованы за счет биоминеральной деятельности бактерий и цианобионтов. Ископаемые в органогенных породах представлены разными категориями сохранности: эуфоссилиями, копрофоссилиями и хемофоссилиями. Породы, состоящие из двух последних категорий, иногда называют биолитами.

Необходимой предпосылкой для образования биогенных отложений (пород) кроме интенсивного органического и минерального биосинтеза является скученное существование организмов в виде различных скоплений, таких, как покровы, пленки, маты, желваки сообществ бактерий, цианобионтов и грибов; «стаи» планктонных организмов; заросли, банки, рифы бентосных организмов; леса, джунгли, заросли и торфяники наземных растений; стада наземных животных. Органогенные породы образуются также за счет вторичных скоплений в результате массового переноса остатков в пониженные участки рельефа.

Среди органогенных биогенных пород наиболее распространены известковые, кремневые, фосфатные и железистые. Для названия биогенной породы принято использовать латинское или латинизированное название той группы организмов, которая является доминантной в породе (например, диатомит, спонголит, фузулиновый известняк).

Известковые (карбонатизированные) биогенные породы преимущественно представлены известняком, мергелем, писчим мелом, доломитом и их мраморизованными разновидностями. Микробные сообщества бактерий и цианобионтов формируют строматолитовые, онколитовые и «фигурные» известняки. Одноклеточные животные строят фораминиферовые (милиолидовые, милиолиновые, билокулиновые, глобигериновые, фузулиновые, швагерининовые, нуммулитовые и тинтиннидовые) известняки и мергели. Многоклеточные беспозвоночные животные образуют строматопоровые, губковые, рецептакулитовые, археоциатовые, коралловые, серпулитовые, рудистовые, гастроподовые (туррителловые, птероподовые, спирателловые и др.), устричные, цефалоподовые, тентакулитовые, остракодовые, мшанковые, брахиоподовые, криноидные, больбопоритовые известняки, мергели и доломиты. Скопления, состоящие из известковых раковин двустворчатых моллюсков, обычно называют ракушняками, или ракушечником. Скопления скелетов и костей позвоночных образуют так называемые «костеносные слои». Одноклеточные и некоторые многоклеточные растения из группы золотистых, красных, зеленых и харовых водорослей формируют кокколлитовые, харовые, литотамниевые и просто водорослевые известняки, мергели, писчий мел. Название «органогенный детрит» относится к скоплениям известковых фрагментов разных групп организмов, сильно разрушенных и измельченных.

Особо следует остановиться на рифогенных карбонатных породах. Рифы представляют собой органогенные постройки, возвышающиеся над морским дном от метра до нескольких сотен метров в виде банок, гряд и холмов. Среди ископаемых рифов обычно выделяют биостромы и биогермы. Биостромы имеют вид уплощенных линз и пластов, слабо выступающих над синхронными отложениями, но четко отделяющихся от них своим органогенно-массивным строением. Биогермы имеют вид вздутых линз и холмов, значительно превышающих мощность синхронных отложений. Превышение некоторых биогермов столь велико, что их образно называют «цитадель», или «средневековый замок». Рифовые постройки в докембрии — строматолито-водорослевые; в кембрии — археоциато-водорослевые; в ордовике, силуре, девоне — рецептакулитовые, коралловые, мшанковые, водорослевые и т.д. В настоящее время основными рифостроителями являются шестилучевые кораллы, в меньшей степени гидрокораллы (*Millepora*) и восьмилучевые кораллы. Кроме мелководных коралловых рифов, приурочен-

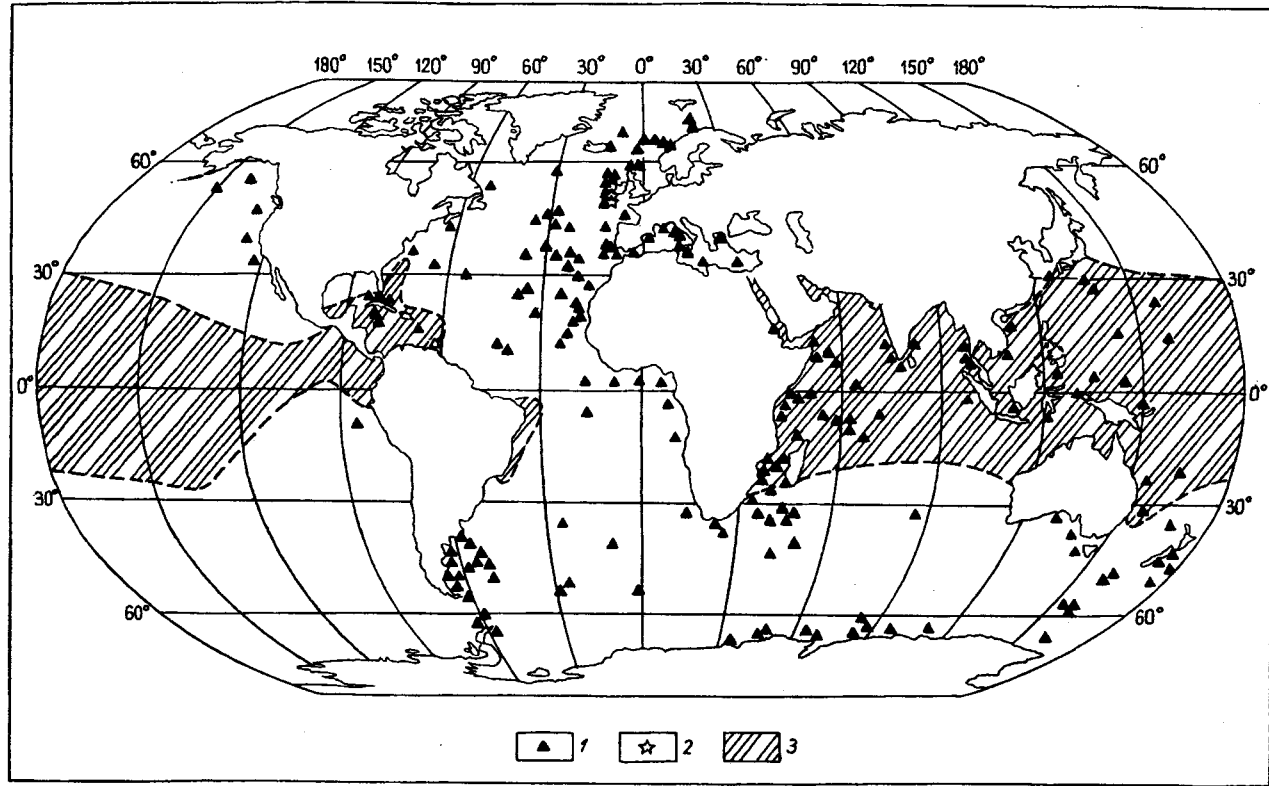


Рис. 20. Распространение современных глубоководных и мелководных шестилучевых кораллов
(составлено Е.В.Грачевой).

1 — местонахождения глубоководных кораллов *Caryophyllia*, *Lophelia*, *Madrepora*, *Deltocyathus*; 2 — глубоководная коралловая банка плато Поркьюпайн вблизи Ирландии; 3 — область существования мелководных рифостроящих кораллов

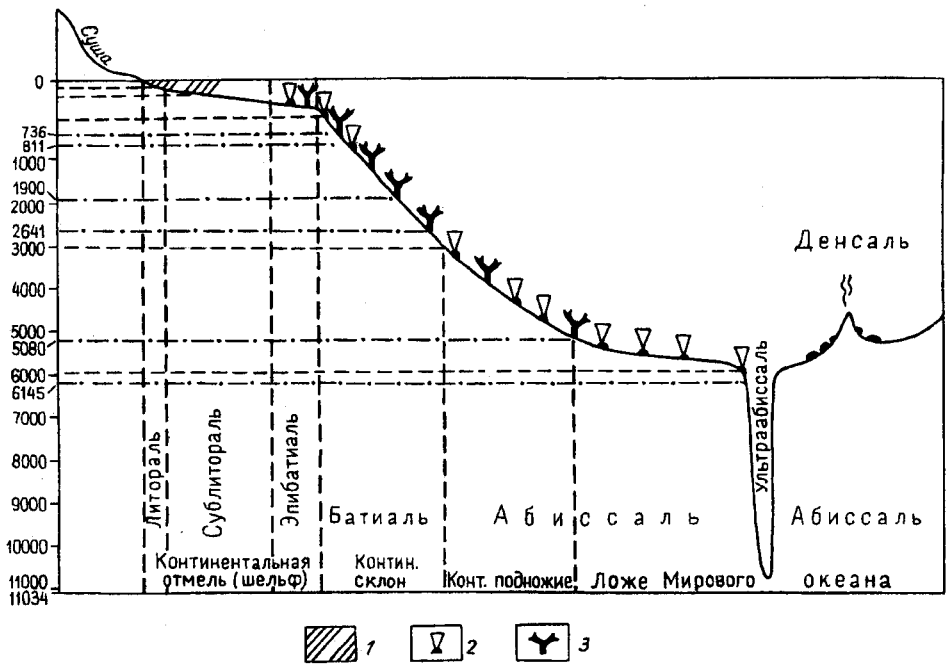


Рис. 21. Распределение современных шестилучевых кораллов по глубинам и бионическим зонам (составлено Е.В.Грачевой).

1 — мелководные рифостроящие кораллы; 2, 3 — глубоководные одиночные (2) и колониальные (3) кораллы

ных к тропическим и субтропическим климатическим зонам, известны и глубоководные, распространенные всесветно (рис. 20, 21). У глубоководных коралловых рифов, в отличие от мелководных, отсутствуют водоросли и волновая эрозия. Эти отличия следует иметь в виду, чтобы не создавать ложные тектонические и палеоэкологические реконструкции.

Кремневые биогенные породы состоят из опаловых и (реже) других водных окислов кремния. Такие породы иногда называют *силицитами*. Среди биогенных силицитов наиболее распространены *диатомиты*, *радиоляриты* и *спонголиты*. Диатомиты состоят из кремневых раковин диатомовых водорослей, радиоляриты — из кремневых скелетиков радиолярий, спонголиты — из кремневых иголочек-спикул губок. Роль солнечников и кремневых жгутиков в пороодообразовании ничтожная или второстепенная. Породы смешанного известково-кремневого состава формируются бактериями, цианобионтами и одноклеточными эукариотами (протисты). Смешанный состав имеют породы трепел и опока, где наряду с различными хемогенными образованиями присутствуют в больших количествах кремневые скелетики диатомей, радиолярий и кремневые спикулы губок.

Фосфатные биогенные породы в основном состоят из апатита и его производных. Фосфаты обнаружены у бактерий, цианобионтов, грибов, беспозвоночных и позвоночных животных; у растений они практически отсутствуют. Основными накопителями биогенного фосфата являются микробные сообщества бактерий и цианобионтов, в меньшей степени — скелеты беспозвоночных животных. Жизнедеятельность микробных сообществ прово-

цирует интенсивное осаждение из воды фосфатсодержащих соединений. Внутри своих клеток и в клеточных оболочках бактерии и цианобактерии также могут накапливать фосфатные соединения, которые после их гибели частично возвращаются в воду и осадок. Кроме того, бактерии участвуют в прижизненной и посмертной фосфатизации других групп организмов.

Фосфаты кальция у животных встречаются в виде примеси, реже — как основной компонент. У хордовых фосфаты кальция содержат фтор, как, например, зубные аппараты конодонтфорат и позвоночных. Конуляты и беззамковые брахиоподы строят фосфатно-хитиновые раковины. В некоторых случаях кварцевые песчаники, обогащенные раковинками рода *Obolus*, разрабатывают на фосфатное удобрение, как, например, в Эстонии. Породы, обогащенные фосфатной группой минералов, называют фосфоритами. Они имеют вид оолитов, желваков, конкреций, образующих линзовидные прослои и пластовые тела нередко промышленного значения. Центральная часть некоторых мезозойских конкреций заполнена скоплениями раковин двустворчаток и аммонитов, которые посмертно стали центрами концентрации фосфатов благодаря бактериальной деятельности.

Железистые биогенные породы обязаны своим происхождением микробным сообществам, бактериям и (?) цианобактериям, как, например, докембрийские железистые кварциты (джеспилиты) Кривого Рога. В настоящее время исследователи считают, что микробные сообщества играют основополагающую роль в формировании таких полезных ископаемых, как сера, марганец, полиметаллы и даже золото. Огромную роль играют микробные сообщества в формировании нефти, газа и других скоплений углеводородов.

Высшие растения являются основой разнообразных углей, горючих сланцев и торфа (*каустобиолиты*). Подсчитано, что современные высшие растения за год превращают в органические соединения около 30 млрд т углерода (угли на треть состоят из целлюлозы, т.е. из клетчатки). В палеозое массовое глобальное накопление остатков высших растений приурочено к карбону, благодаря чему этот отрезок геологического времени получил название «каменноугольный период», или «карбон» (лат. *carbo, carbonis* — уголь). Пермское угленакпление также было значительным, но все же меньшим по масштабу. Основными поставщиками углерода в палеозое были плауновидные, членистостебельные и голосеменные растения. В мезозое масштабное накопление углерода, сравнимое с карбоном и пермью, произошло в юрский период, когда главенствующую роль играли папоротники и голосеменные растения. Угленакпление в поздне триасовое и меловое время было менее значительным. В кайнозое основными поставщиками углерода были моховидные и покрытосеменные растения. Растения являются также источником таких органических соединений, как лигнин, воск и смола (янтарь). Ордовикские горючие сланцы кукерситы состоят из скоплений целлюлозных оболочек зеленых водорослей *Gloeocapsomorpha*. Неопределимые обугленные остатки растений образуют растительный детрит.

Геологические процессы приводят к концентрации газообразных и жидких (нефть) углеводородных соединений в различных ловушках, к которым относятся, в частности, ископаемые рифы группы стратиформных месторождений. Ископаемые рифы могут также быть коллекторами пресной и минерализованной воды.

→ Основные положения палеонтологии в упражнениях и задачах

Палеонтология и геохронология

Задание 1. На рис. 22, а показаны два разреза — А и Б. Оба разреза расчленены на слои и сопоставлены (расчленение и корреляция). Перечислите признаки, по которым расчленены разрез А и Б. На основании каких данных скоррелированы эти два разреза? Укажите, какие слои отсутствуют в разрезе А по сравнению с разрезом Б и наоборот. Проанализируйте состав фауны в обоих разрезах и укажите общие формы и те, которые отсутствуют в том или другом разрезе. Определите состав фауны для каждого слоя и укажите возраст слоев последовательно снизу вверх, назвав период (или периоды). Определите границы эр в каждом разрезе. Укажите для разреза А продолжительность перерыва, когда осадконакопление отсутствовало.

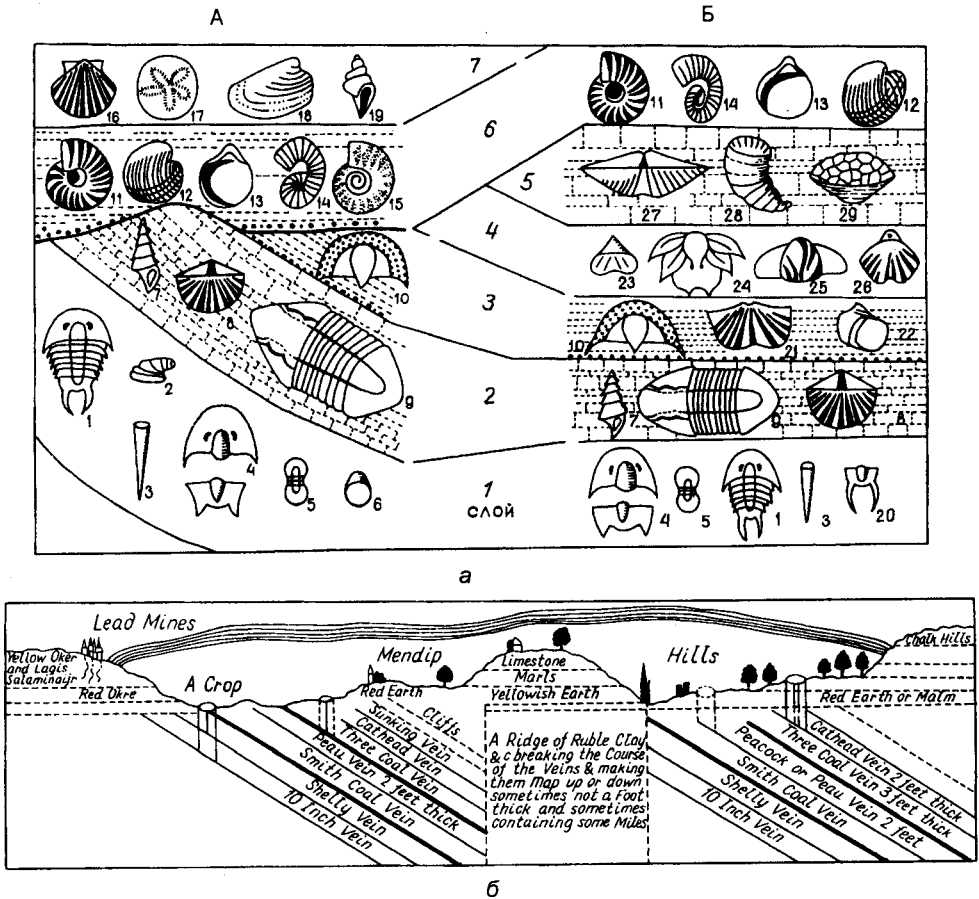


Рис. 22. Расчленение и корреляция отложений по ископаемым животным и растениям.

а — схема сопоставления двух разрезов (А, Б) по ископаемым (1—29) животным (Moore et al., 1952); б — старинный профиль участка Сомерсетского каменноугольного бассейна, отражающий вещественный состав слоев и комплексов ископаемых растений и животных (J. Strachey, 1725)

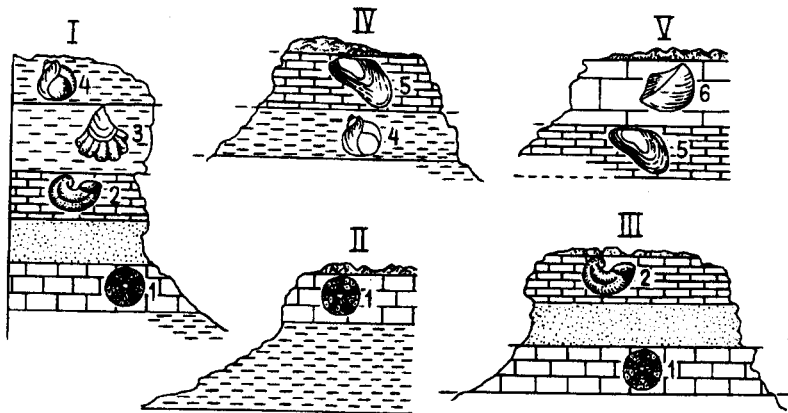


Рис. 23. Изолированные обнажения (I—V), содержащие руководящие ископаемые (1—6)

Задание 2. Изучено пять разрезов с фауной (рис. 23). Проведите их корреляцию и составьте сводную колонку отложений.

Задание 3. В отложениях конечной морены ледника собран комплекс ископаемых. 1. Определите их родовую принадлежность, сопровождая каждый экземпляр этикеткой с названием рода. Для определения использовать собственную тетрадь по практикуму. 2. Дайте список родов в систематическом порядке (царство, подцарство, тип, род). Укажите для каждой систематической единицы геологическое время, используя учебник или методическое пособие. Обобщите список родов, указав, сколько всего родов встречено в каждом типе, классе, отряде. 3. Определите возраст коренных пород, по которым двигался ледник, проведя анализ геологического времени родов, встреченных в комплексе. 4. Выделите комплекс характерных родов, типов, классов, подклассов и надотрядов для PZ, MZ, KZ, т.е. встречающихся только в данном интервале.

Задание 4. Постройте график родового разнообразия палеозойских и мезозойских брахиопод или любой другой группы. На оси ординат дайте шкалу числа родов, на оси абсцисс — продолжительность периодов и веков (в млн лет), как показано на рис. 24. Определите максимумы и минимумы биологического разнообразия и сопоставьте их с трансгрессивными и регрессивными эпохами развития Земли.

Задание 5. Составьте сводную геохронологическую таблицу вымерших типов, классов, отрядов. Проанализируйте ее и охарактеризуйте ранний, средний и поздний палеозой, а также мезозой и кайнозой.

Задание 6. Перечислите таксоны в ранге классов, которые могут быть встречены совместно в различных периодах палеозойской, мезозойской и кайнозойской эр. Для этого исполь-



Рис. 24. График изменения таксономического разнообразия мшанок в течение ордовика—триаса (Горюнова и др., 1994)

зуйте результаты предыдущего упражнения.

Задание 7. Охарактеризуйте периоды палеозоя и мезозоя подклассами и отрядами головоногих моллюсков в сочетании с эволюцией отдельных признаков: форма раковины, тип лопастной линии, положение и строение сифона и т.д.

Задание 8. Определите возраст отложений по комплексу ископаемых, встреченных совместно: *Taxodonta*, *Holectypoida*, *Spiriferida*, *Terebratulida*, *Ammonitida*. Для каждого из приведенных таксонов выясните геологическое распространение, а затем определите интервал совместного существования. Укажите, кто из данного комплекса относится к группе характерных, транзитных, доживающих и появляющихся форм.

Задание 9. Составьте самостоятельно варианты, подобные заданию 8: а) по комплексам микроорганизмов (фораминиферы, радиолярии, остракоды); б) по комплексам колониальных макроорганизмов; в) по комплексам одиночных макроорганизмов.

Среда обитания, условия и образ жизни

Задание 10. На рис. 25 изображены некоторые морские беспозвоночные, ведущие тот или иной образ жизни. Определите его для каждого из изображенных организмов. Укажите тип, класс и т.д., к которым они принадлежат. Перечислите других беспозвоночных, ведущих аналогичный образ жизни.

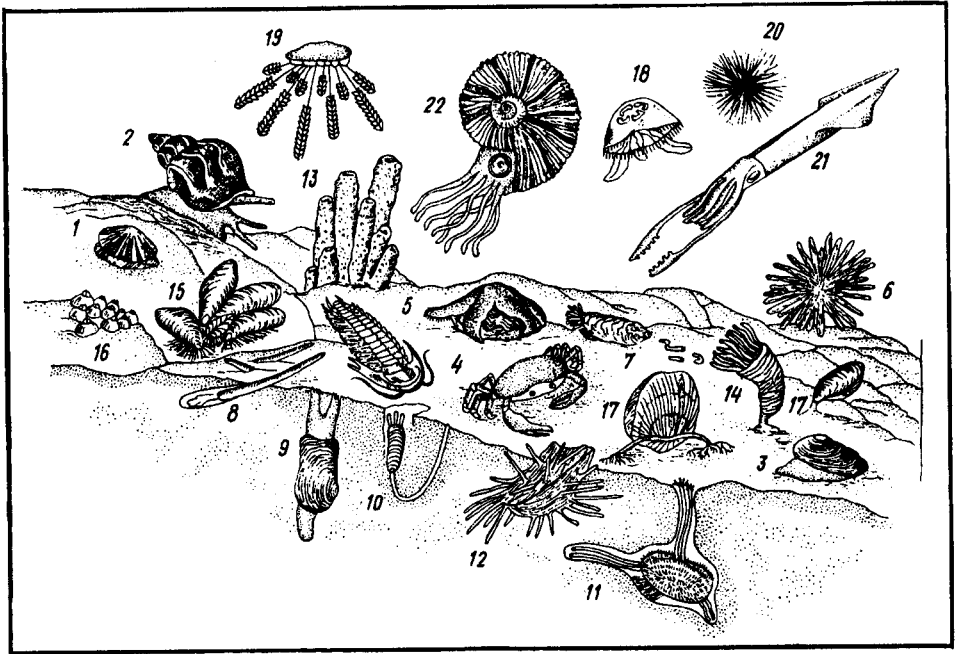
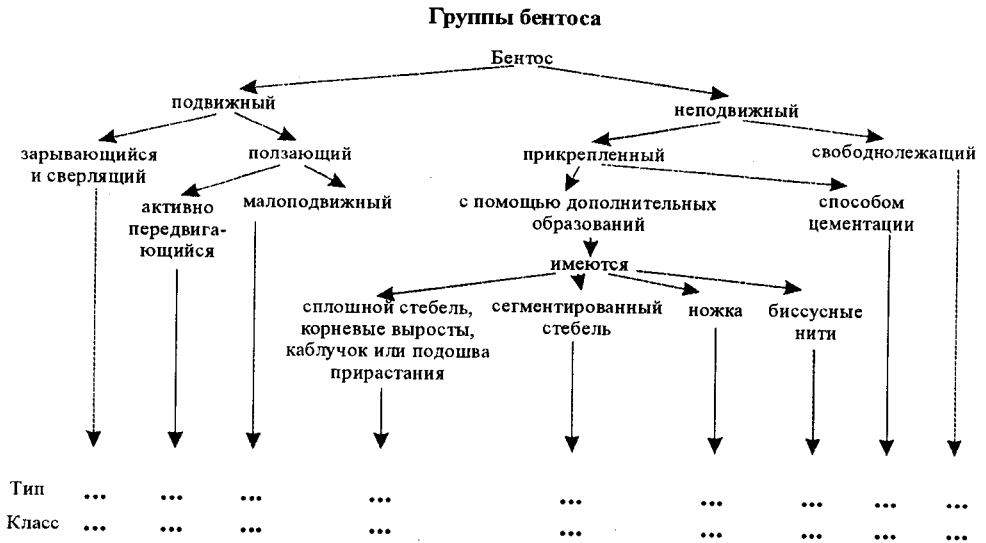


Рис. 25. Схема образа жизни морских беспозвоночных (соотношения размеров различных организмов не соблюдены).

1, 2 — гастроподы; 3 — двустворки; 4 — членистоногие; 5 — морские звезды; 6 — морские ежи; 7 — голотурии; 8 — скафоподы; 9 — двустворки; 10 — брахиоподы; 11 — морские ежи; 12 — брахиоподы; 13 — губки; 14 — кораллы; 15 — двустворки; 16 — членистоногие: усконогие рачки; 17 — брахиоподы; 18 — медузы; 19 — граптолиты; 20 — фораминиферы; 21 — кальмары; 22 — аммониты



Задание 11. Перечислите nekтонные организмы, указав тип, класс и т.д. Укажите те морфофункциональные особенности, которые обеспечивают активное движение в толще воды.

Задание 12. Перечислите планктонные организмы, указав тип, класс и т.д. Укажите те морфофункциональные особенности, которые обеспечивают парение в воде.

Задание 13. Составьте таблицу бентосных беспозвоночных животных согласно схеме 1.

Задание 14. Составьте сводную таблицу образа жизни водных беспозвоночных и позвоночных.

Задание 15. Перечислите стеногалинных беспозвоночных и укажите современные моря с нормальной солёностью, где они могли бы встречаться.

Задание 16. Перечислите стенотермных представителей животного царства и укажите климатические пояса, где они могли бы встречаться.

Задание 17. Перечислите стенобатные организмы, выделив среди них пелагические и бентосные формы.

Задание 18. Обобщите результаты заданий 10—12 в сводной таблице.

Стадии захоронения и формы сохранности

Задание 19. Проанализируйте рис. 11 и опишите стадии разрушения скелета морского ежа. Укажите, какие фрагменты и элементы скелета сохранились на стадии «г».

Задание 20. Составьте сводную таблицу, в которой отразите возможные формы сохранности изученных животных и растений. Для этого последовательно проанализируйте типы царства животных и отделы царства растений. Приведите для них перечень возможных форм сохранности.

Задание 21. В бентосном биоценозе живых организмов встречаются: бурые водоросли, черви ползающие и зарывающиеся, различные двусторонки ползающие и зарывающиеся, гастроподы, морские ежи, морские звезды, острако-

ды, остракоды, фораминиферы, мшанки, десятиногие рачки. Укажите возможные формы сохранности и предполагаемый состав ориктоценоза.

Задание 22. На рис. 26 показана поверхность с различными ориентированными раковинами гастропод. Определите ориентировку раковин, используя метод «розы». Укажите основную ориентировку раковин, соответствующую направлению главного течения.



Рис. 26. Раковины гастропод *Torquesia* на поверхности породы

Задание 23. Составьте схему образования отпечатка, а также внешнего и внутреннего ядра скульптурированной раковины аммонита, руководствуясь рис. 27.

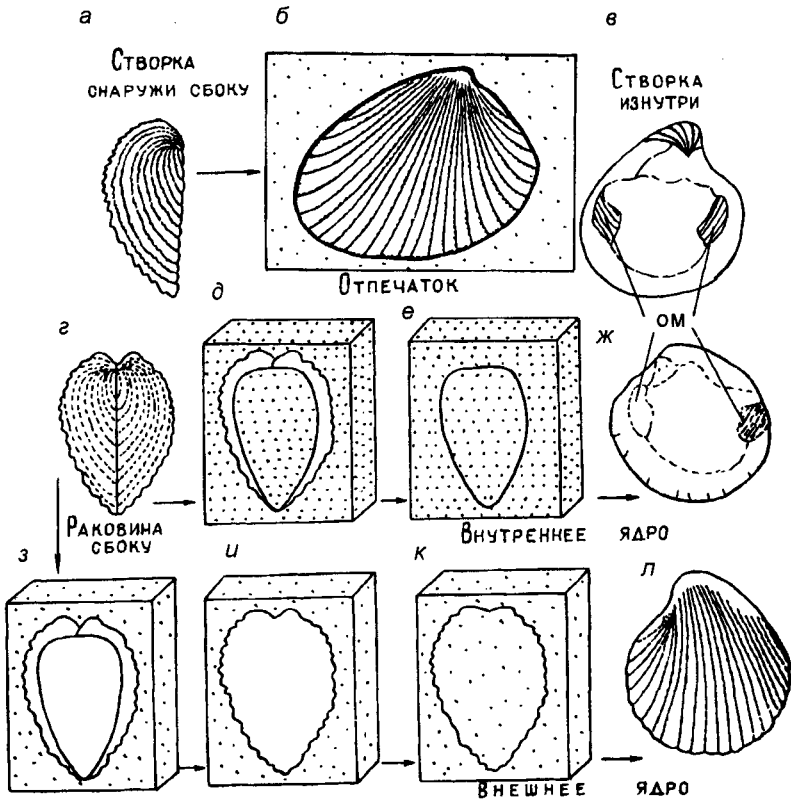


Рис. 27. Схема образования отпечатка (а, б), внутреннего ядра (в—ж) и внешнего ядра (з—л) на примере ребристой раковины двустворчатого моллюска. Обозначения: ом — отпечатки мускулов

? **Контрольная работа по тафономии** (составлена В.М.Назаровой)

Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

- I. Сообщество организмов в нуммулитовом известняке — это:
1. Биоценоз. 2. Танатоценоз. 3. Тафоценоз. 4. Ориктоценоз.
- II. Мамонт в вечной мерзлоте — это:
1. Субфоссилия. 2. Эуфоссилия. 3. Ихнофоссилия. 4. Копрофоссилия.
- III. Ископаемая нора грызуна — это:
1. Субфоссилия. 2. Эуфоссилия. 3. Ихнофоссилия. 4. Копрофоссилия.
- IV. Коготь динозавра — это:
1. Субфоссилия. 2. Эуфоссилия. 3. Ихнофоссилия. 4. Копрофоссилия.
- V. Отпечаток листа — это:
1. Субфоссилия. 2. Эуфоссилия. 3. Ихнофоссилия. 4. Копрофоссилия.
- VI. Окаменевшая волновая рябь — это:
1. Эуфоссилия. 2. Ихнофоссилия. 3. Хемофоссилия. 4. Среди перечисленных нет.
- VII. Ископаемые какого периода обладают обычно наиболее полной сохранностью?
1. Q. 2. K. 3. C. 4. R.
- VIII. В конусе выноса временного потока образуется:
1. Биоценоз. 2. Танатоценоз. 3. Тафоценоз. 4. Ориктоценоз.
- IX. Если органические молекулы в метеоритах образованы живыми организмами других планет, то они являются:
1. Субфоссилиями. 2. Ихнофоссилиями. 3. Копрофоссилиями. 4. Хемофоссилиями.
- X. Железомарганцевая конкреция — это:
1. Субфоссилия. 2. Ихнофоссилия. 3. Копрофоссилия. 4. Хемофоссилия.

СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Для построения любой биологической системы необходимо провести четыре операции, т.е. выполнить четыре задачи, связанные со структурированием (лат. *structura* — взаиморасположение и связь составных частей чего-либо; строение).

Первая операция — разделение множества на подмножества. В данном случае необходимо разделить органический мир на составные части по принципу «сходство—различие». Разделение множества проводят до тех пор, пока дальнейшее деление становится невозможным или нецелесообразным, так как поставленная задача выполнена. Последующие процедуры уже относятся к другим областям науки.

Вторая операция — расположение (градация) выделенных подмножеств (групп) в определенном соподчиненном порядке, по-прежнему с учетом принципа «сходство—различие». Обычный порядок соподчинения соответствует так называемой *иерархической лестнице* (греч. *hieros* — священный, плюс *arche* — власть: последовательное расположение чинов от низших к высшим в порядке их подчинения).

Третья операция — оценка эволюционных уровней и кодировка их через таксономические единицы (Северцов, 1912, 1914, 1925, 1939; Палеонтология. Т. 1, 1997. С. 64—66; 86—88).

Четвертая операция — выяснение родственных отношений (прежде всего отношений предок — потомок).

Построение естественной системы органического мира является непрерывным процессом. В настоящее время с учетом ископаемого и современного материалов выделяют от 4 до 26 царств, от 33 до 132 типов, от 100 до 200 классов, а общее число видов оценивается в несколько миллионов (от 2 до 80). Естественно, что системы органического мира, построенные в разное время, существенно отличаются друг от друга. Заранее подчеркнем, что о некоторых, даже крупных и крупнейших таксонах живой природы, особенно ископаемых, будет сказано кратко или они не будут упомянуты вовсе.

Классификации современных групп органического мира в своем большинстве построены на основе *кладистического метода*, или *кладистики* (греч. *klados* — ветвь). Кладистика — один из подходов к построению родословных

древ организмов, базирующийся на степени их сходства. Воссозданные таким методом родословные основаны на анализе молекулярно-генетических, эмбриологических, цитологических и других данных. В целом они достаточно объективно отражают уровни эволюции и степень родства различных групп, однако без учета палеонтологических данных, т.е. геохронологии, генеалогических связей и т.д., построение относительно стабильной филогенетической системы органического мира невозможно.

Теория и практика классификации органических объектов получили название *таксономии* (греч. *taxis* — расположение, порядок). Необходимо различать два понятия: *таксоны* (имена собственные) и *таксономические категории*, т.е. ранги таксонов. Например, тип Mollusca, класс Bivalvia, отряд Dysodonta, род *Mytilus*, вид *Mytilus edulis* — это названия конкретных групп, занимающих определенное место в царстве животных. Это таксоны, имеющие характерные, свойственные только названному типу, классу, отряду, семейству, роду и виду признаки. Число таксонов как биологических объектов по мере познания органического мира неуклонно возрастает. Противоположный пример (таксономические категории) — тип, класс, отряд, семейство, род, вид отражают иерархическую соподчиненность абстрактных группировок, т.е. их таксономический ранг. В этом отношении таксономические категории представляют собой аналогию системы мер и весов. Как образно говорили в XIX в., «систематика — это математика биологии».

Систематика (греч. *systematikos* — упорядоченный) представляет собой раздел биологии, в задачи которого входят, с одной стороны, описание всего многообразия как современных, так и вымерших организмов, а с другой — упорядоченное иерархическое расположение таксономических категорий по отношению друг к другу. (Иногда термины «систематика», «таксономия» и «классификация» считают синонимами, поэтому наряду с понятием «таксономическая категория» нередко используют понятие «систематическая категория».) Таким образом, систематика представляет собой прежде всего процесс исследований, конечным результатом которого является построение системы.

Этапы построения системы органического мира. При построении системы органического мира используют разнообразные критерии. Их выбор зависит от мировоззрения ученого и его осведомленности о фактах, накопленных к данному времени научным сообществом. Построение системы органического мира насчитывает пять основных этапов. Следует подчеркнуть, что каждый последующий этап использует достижения (идеи, факты и методики) предыдущих этапов. Вот почему временные границы между этапами размыты. Тем не менее этапы принципиально отличаются друг от друга господствующей идеей и массовым применением новых методик.

- *Первый этап* длился более 2000 лет, начиная от VI в. до н.э. (Ксенофан, VI в. до н.э., Аристотель, IV в. до н.э.) и до конца XVII в. Органический мир делили по принципу «сходство—различие», выделяли группы разного ранга и устанавливали взаимоотношение и соподчинение между ними. В этот период вслед за Аристотелем считали, что органический мир представлен тремя или двумя группами (царствами) — растениями (Phyta), животными (Zoa) и промежуточной группой, куда включали медуз, актиний, губок, морских звезд (Zoorphyta). К концу XVII в. царство Zoorphyta упразднили. Аристотель первый предложил «лестницу природы живых существ», т.е. расположил их

Систематика Аристотеля
(по Карпову, 1937, 1940, 1996)

Основные подразделения	Высшие роды	Низшие роды
А. Животные с кровью	1. Живородящие четвероногие с волосами (75) /Млекопитающие/	
	2. Яйцеродящие четвероногие, иногда безногие с щитками на коже (20) /Рептилии и парарептилии/	Ящерицы, змеи, черепахи, крокодилы...
	3. Яйцеродящие двуногие с перьями; летают (160) /Птицы/	Дятлы, страусы, лебеди...
	4. Живородящие безногие, живут в воде; дышат легкими /Киты/	Дельфины, тюлени, фалены...
	5. Яйцеродящие, иногда живородящие, безногие с чешуей или гладкой кожей; живут в воде; дышат жабрами (117) /Рыбы/	Селахии (хрящевые рыбы без чешуи), костистые рыбы (с чешуей и скелетом из аканта), угорь, мурина...
Б. Животные без крови	6. Мягкотелые, тело мягкое, среднее по консистенции между мясом и сухожилием, образует мешок; ноги на голове (7) /Головоногие/	Восьминоги, сепии, теутиды, кальмары...
	7. Мягкоскорлупные, покров рогового характера облекает мягкое тело; большое количество ног (15) /Ракообразные/	Крабы (лангусты), астики (десятиногие раки), каркины, кариды (креветки, сквилла и др.)...
	8. Черепокожие, мягкое тело, без ног, покрыто твердой ломкой раковиной (27) /Моллюски/	Двустворчатые, одностворчатые с извитой раковиной...

Примечание. В круглых скобках указано число видов, упомянутых в работах Аристотеля, в косых скобках — названия, употребляемые в настоящее время.

друг над другом по степени сложности; он систематизировал около 550 видов животных (табл. 6).

• *Второй этап* длился около 150 лет, начиная с конца XVII в. и почти до середины XIX в. (А.Левенгук, 1685; Д.Рей, 1685; К.Линней, 1735, 1758; Ж.Бюффон, 1749, 1788; Ж.-Б.Ламарк, 1815—1822; Ж.Сент-Илер, 1820—1842; Ж.Кювье, 1801—1806, 1817, 1829—1832; А.Броньяр, 1828—1837). Принципы построения системы органического мира были те же, что и на первом этапе. Основные усилия в первой половине второго этапа были направлены на ин-

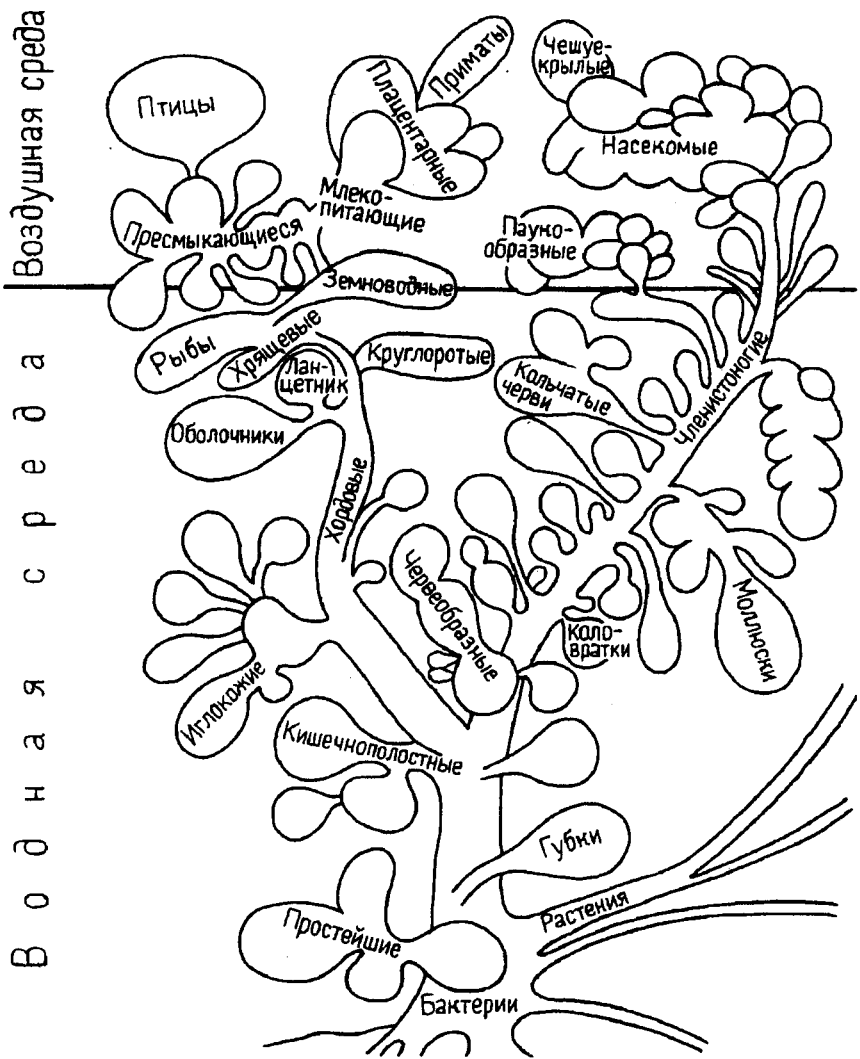


Рис. 28. Древо жизни (Кено из книги Тейяра де Шардена, 2001)

тенсивное изучение биоразнообразия мира, что потребовало срочной разработки правил по выделению таксономических категорий и соответствующих им таксонов (Палеонтология, 1, 1997. С. 80—83). Во второй половине этапа проводятся многочисленные исследования по эмбриологии и родственным связям в мире животных и растений. Появляются первые предложения представлять систему органического мира в виде генеалогического дерева, а не как иерархическую лестницу (Й.Рюлинг, 1766; П.С.Паллас, 1766; см. Н.Н.Воронцов, 2001). Органический мир, как и на первом этапе, подразделяют только на два царства: животных и растений.

- *Третий этап* длился около 100 лет, начиная от середины XIX в. и до середины XX в. (Ч.Дарвин, 1859; А.Р.Уоллес, 1858; Э.Геккель, 1866, 1894—1895, 1905; и др.). Этот этап характеризуется построением монофилогенетических схем с учетом данных по эмбриологии, сравнительной анатомии и палеон-

тологии (метод тройного параллелизма Геккеля, 1866). Во время третьего этапа обсуждаются пути развития органического мира: монофилия или полифилия (рис. 28).

Ч. Дарвин, который строил монофилитические древа («всякая истинная классификация есть генеалогическая»), под влиянием новых фактов склонялся к мысли, что животные и растения могли происходить от четырех или пяти предков. С середины третьего этапа появляются первые работы по генетике (Г. Мендель, 1865, 1866; Де Фриз, 1900). Кроме того, высказываются первые гипотезы о симбиогенезе и эндосимбиозе, утверждающие, что сложные организмы могут формироваться из нескольких простых за счет симбиоза (лишайники — А. С. Филицын, 1867; хроматофоры растений — К. С. Мержковский, 1905, 1909; клеточные структуры животных — Б. М. Козо-Полянский, 1921, 1924). В течение третьего этапа при построении системы органического мира выделяли от двух до четырех царств. В начале третьего этапа большинство признавало двухцарственное деление — растения и животные. Э. Геккель считал возможным выделять три царства — протисты, растения и животные (и группу Молега, представляющую собой безъядерные комочки протоплазмы). Некоторые в четвертое царство обособляли грибы.

- *Четвертый этап* продолжался около 50 лет, охватывая вторую половину XX в. Он характеризуется постепенным замещением монофилитических схем парафилитическими. В последних подчеркнуто, что данный таксон определенного таксономического ранга произошел от нескольких групп древнего таксона того же ранга (Палеонтология, 1, 1997. С. 61—62). Например, класс земноводных произошел от нескольких групп класса кистеперых рыб. Многие ученые стали соглашаться с тем, что современные эукариотные клетки возникли в далеком геологическом прошлом благодаря многократным эндосимбиозам. Например, хлоропласты современных растений представляют собой результат эндосимбиоза древних первичных эукариот с прокариотами — цианобионтами (цианобактериями). Реснички, жгутики и другие образования клеток животных являются итогом эндосимбиоза древних первичных эукариот со спирохетоподобной бактерией. Митохондрии эукариот возникли за счет симбиоза аэробной бактерии с каким-то анаэробным прокариотным организмом и т.д. Достижения микробиологии, генетики и других разделов биологии с одновременным использованием электронного микроскопа и других новых технических средств заставили срочно пересмотреть «царственный» состав органического мира. Число предлагаемых царств увеличилось от двух (в начале этапа) до шести—тринадцати (в конце этапа). Наименьшие нарекания вызывает система, состоящая из пяти царств — Бактерии, Цианобионты, Грибы, Растения, Животные.

- *Пятый, современный этап* начался в конце XX в., его продолжение можно ожидать на протяжении всего XXI в. (Кусакин, Дроздов, 1994). Для пятого этапа характерны следующие рассуждения (пролегомены): 1 — развитие органического мира идет преимущественно по пути парафилии, но не полифилии (Палеонтология, 1, 1997. С. 61—62); 2 — симбиогенез скорее всего универсальное явление; 3 — развитие органического мира шло (идет) радиально, что подтверждается геномными исследованиями. В начале этого этапа были предложены многоцарственные системы органического мира, состоящие из 21—32 царств (рис. 29). Следует иметь в виду, что система органического мира строится прежде всего, даже в настоящее время, по биоразнообразию организмов — фенотипических носителей определенных геномов.

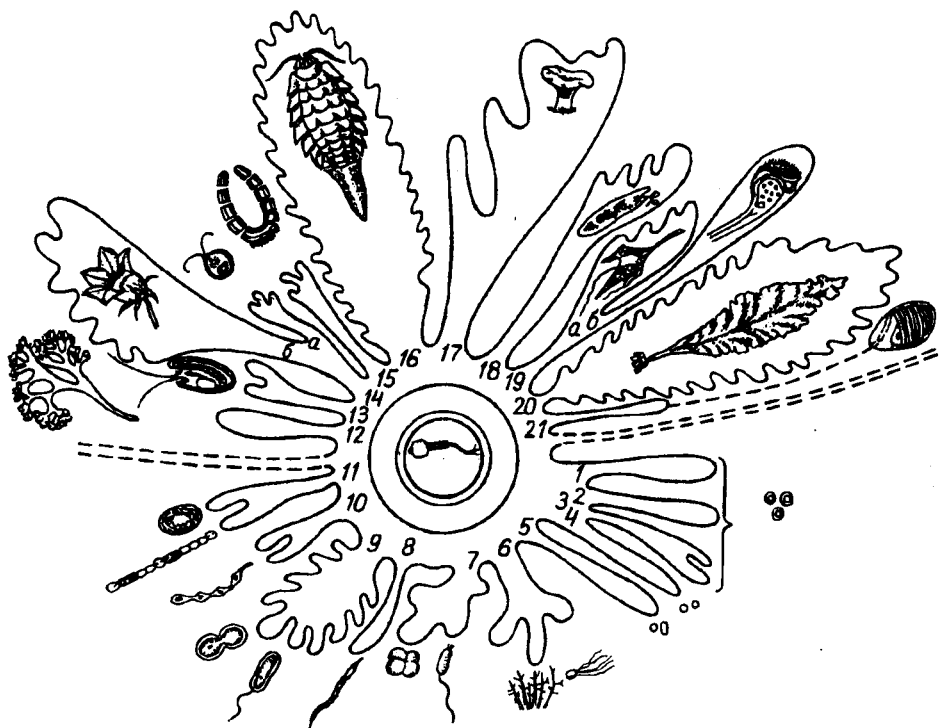
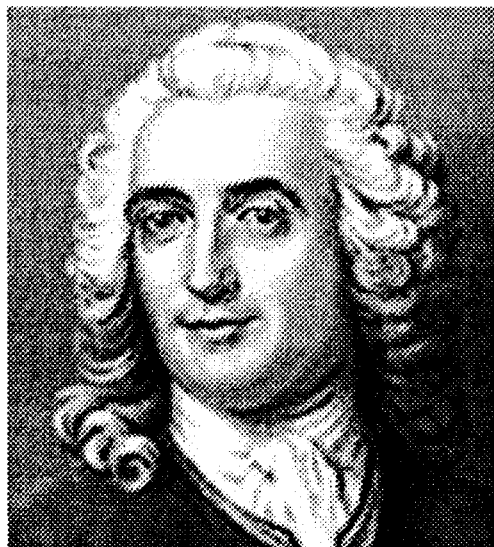


Рис. 29. Многоцарственная система органического мира (Кусакин, Дроздов, 1994).

1 — Methanobacteriobionta; 2 — Halobacteriobionta; 3 — Thermoacidobacteriobionta; 4 — Archaeotenericotobacteriobionta; 5 — Spirochaetobionta; 6 — Oxyphotobacteriobionta; 7 — Anoxyphotobacteriobionta; 8 — Scotobacteriobionta; 9 — Eufirmicuto bacteriobionta; 10 — Actinobacteriobionta; 11 — Tenericotobacteriobionta; 12 — Rhodobionta; 13 — Cryptobionta; 14 — Chlorobionta (а — Thallophyta, б — Embryophyta); 15 — Inferiobionta; 16 — Metazoa; 17 — Mycobionta; 18 — Euglenobionta; 19 — Dinobionta (а — Dinoflagellata, б — Ciliaturata); 20 — Chromobionta; 21 — Microsporobionta. Предполагается также царство Virae

Таксономия и систематика. Особое место среди таксономических категорий занимает вид, который представляет собой основную таксономическую категорию. В противоположность более высоким таксономическим категориям для обозначения вида используется двойное наименование, или *бинарное название* (биномиальное название; биномен — сочетание двух слов). В соответствии с бинарной номенклатурой (лат. *binarius* — состоящий из двух частей и *nomenclatura* — перечень имен) латинское наименование вида состоит из двух слов: первое слово — название рода, а второе слово — название вида, например *Betula alba* (береза белая).

Двойное написание для видов впервые предложил в середине XVI в. швейцарский натуралист Конрад Геснер (1516—1565), а первым использовал его для названий растений в 1620 г. соотечественник Геснера ботаник Каспар Баугин (1560—1624). Широкое применение бинарной номенклатуры началось после работ английского священнослужителя, ботаника-систематика, зоолога и путешественника Джона Рэя (1628—1705). Он ввел понятия «вид» (*species*) и «род» (*genus*) и дал следующее определение вида: «Видовое тождество быка и коровы, мужчины и женщины вытекает из того, что они происходят от одинаковых родителей, часто от одной и той же матери; у растений точно так же самый верный признак принадлежности к одному виду



Карл Линней (1707—1778)

с лишним лет вышло в свет 10-е издание книги «Система природы» (1758—1759) — капитальный двухтомный труд объемом свыше 1500 страниц. С его работами с середины XVIII в. окончательно утвердилось применение бинарной номенклатуры. К.Линней ввел еще три категории и при построении системы использовал пять таксономических единиц: разновидность, вид, род, класс и царство. Категория «тип» была введена позднее французским натуралистом Ж.Кювье (1769—1832).

К настоящему времени число таксономических категорий возросло до двенадцати: вид, род, триба, семейство, отряд, когорта, класс, тип, раздел, царство, доминион, империя, а с учетом возможных промежуточных таксонов (при использовании приставок под-, над-, инфра-) приближается к 100. В ботанике таксонам в ранге отряда и типа соответствуют порядок и отдел, хотя некоторые авторы считают, что типу в царстве животных соответствует подотдел в царстве растений.

Систематика позволяет представить разнообразие жизни не как хаотическое нагромождение организмов, а как определенным образом упорядоченную систему. Естественно стремление построить такую систему, которая отражала бы филогенетическую преемственность. Исходным может быть постулат, что более простые организмы соответствуют предковым состояниям, а более сложные — последующим уровням развития.

Основу живых организмов составляет клетка, которая может функционировать как самостоятельный организм (разнообразные одноклеточные) либо являться составной частью многоклеточного организма (рис. 30). Основное содержимое клетки — цитоплазма; она включает одно или несколько ядер, вакуоли, митохондрии и т.д. Наличие ядра, содержащего генетичес-

есть происхождение от одного и того же растения. Формы, принадлежащие различным видам, сохраняют неизменный характер своего вида, и никогда один вид не возникает из семян другого, и наоборот» (по: Алтухов, 1999. С. 39). Рэй подразделил растения на две большие группы, соответствующие однодольным и двудольным.

Создателем научной таксономии и систематики по праву является шведский натуралист *Карл Линней* (1707—1778). Он разработал правила и процедурные приемы для классификации разнообразия известных в то время современных и ископаемых животных и растений. Первая работа К.Линнея «Система природы» (1735) насчитывала всего 13 страниц, а спустя двадцать

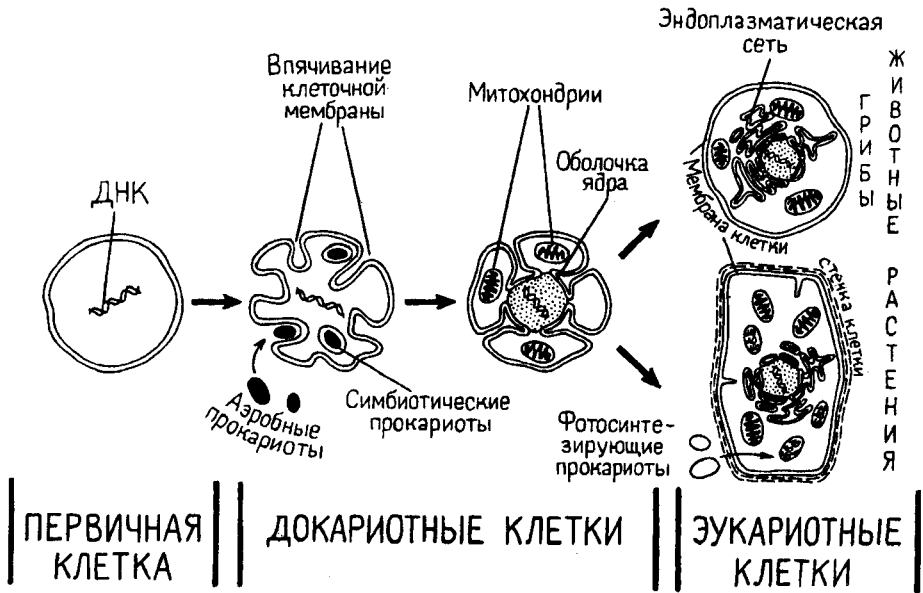


Рис. 30. Стадии формирования эукариотных клеток по теории эндосимбиоза — симбиогенеза (Fossils Procarvotcs... 1993)

кий аппарат, или отсутствие оформленного ядра является морфологическим признаком для разграничения надцарств Прокариоты (доядерные) и Эукариоты (ядерные).

Как говорилось выше, на первых этапах эволюции органического мира, видимо, неоднократно проявлялся процесс возникновения более сложных организмов за счет слияния нескольких простых (эндосимбиоз, симбиогенез). Современная эукариотная клетка возникла в результате длительных и многократных эндосимбиозов. Возможно, что такие клеточные структуры, как реснички, жгутики, центриоли, появились за счет серии внедрений различных бактерий и цианобионтов (рис. 31).

Систему органического мира изображают в трех основных вариантах: 1) в виде родословного древа, ветви которого связаны родственными отношениями предок—потомок и соответствуют определенным таксонам; 2) как перечень названий таксонов в иерархической последовательности; 3) в виде схемы радиального развития. Все перечисленные варианты являются плоскостными, наиболее близок к реальному — объемному — древу жизни символический рисунок (рис. 28).

Излагаемая в данном учебнике система включает два надцарства и пять царств.

Империя Жизнь. Imperium Vita

Надцарство Прокариоты, или Доядерные организмы. Superregnum Procarvota

Царство Бактерии. Regnum Bacteria

Царство Цианобионты. Regnum Cyanobionta

Надцарство Ядерные организмы. Superregnum Eucaryota

Царство Растения. Regnum Phyta

Царство Грибы. Regnum Fungi

Царство Животные. Regnum Zoa (Animalia)

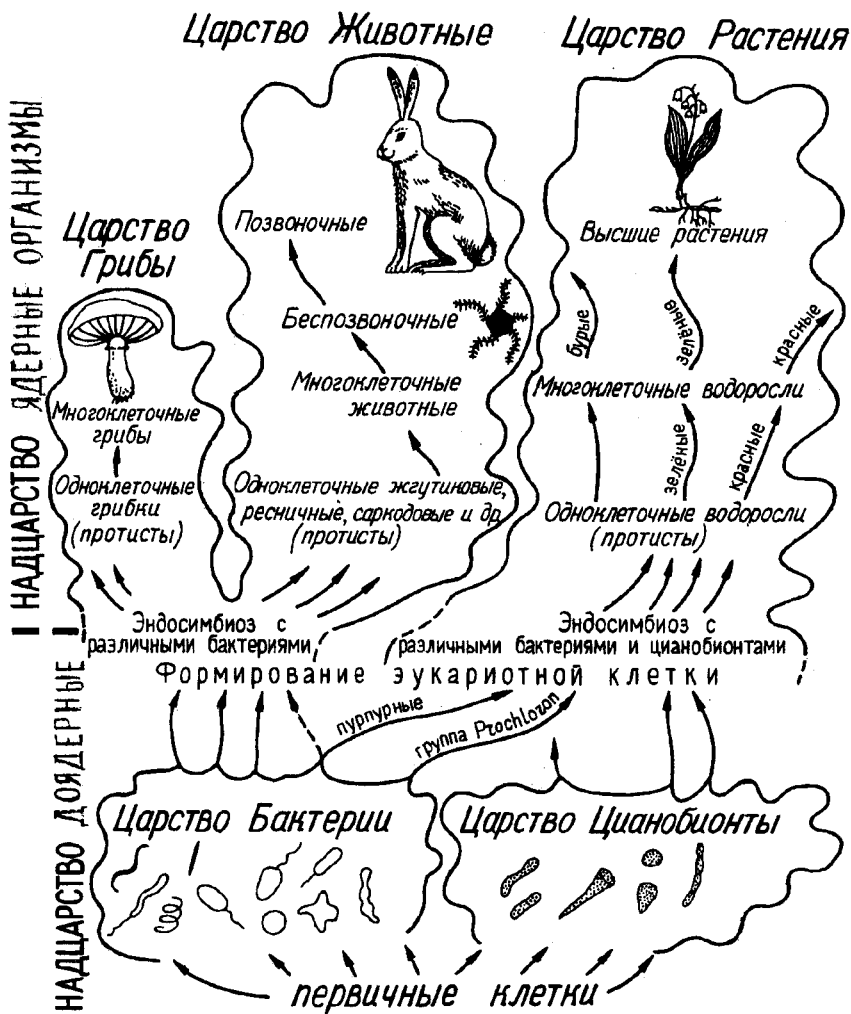


Рис. 31. Схема эволюции органического мира согласно теории симбиогенеза

Для двух наиболее крупных царств — Растения и Животные — принята следующая иерархия высших таксонов:

Царство Растения.
Regnum Phyta

Подцарство Низшие растения, или
Таллофиты.

Subregnum Thallophyta

Подцарство Высшие растения, или
Теломафиты.

Subregnum Telomophyta

Надотдел Споровые растения.

Superdivisio Sporophyta

Надотдел Семенные растения.

Superdivisio Spermatophyta

Надотделы подразделяются на отделы

Царство Животные.
Regnum Zoa

Подцарство Простейшие, или
Одноклеточные.

Subregnum Protozoa

Подцарство Многоклеточные.

Subregnum Metazoa

Надраздел Прimitивные

многоклеточные. Superdivisio Parazoa

Надраздел Настоящие многоклеточные.

Superdivisio Eumetazoa

Надразделы подразделяются на разделы,
подразделы и типы

НАДЦАРСТВО ПРОКАРИОТЫ, ИЛИ ДОЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. SUPERREGNUM PROCARYOTA

Надцарство Procaryota Прокариоты — одноклеточные одиночные и колониальные организмы без обособленного ядра. Их клетки имеют стенку, а генетическая информация сосредоточена в единственной хромосоме. Размеры прокариот варьируют от 0,015 мкм до 20 см (колониальные формы). Эти организмы появились 3,8—3,1 млрд лет назад. Они разделяются на два царства: Бактерии и Цианобионты. Обмен веществ осуществляется в процессах хемо- и фотосинтеза (рис. 32).

Царство Bacteria

Царство Cyanobionta

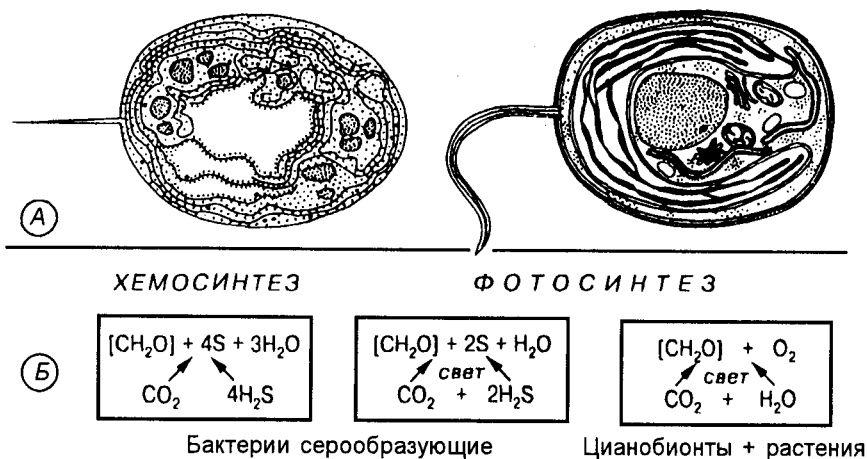


Рис. 32. Строение прокариотной и эукариотной клеток (А) (Lipps, 1995) и схемы фото- и хемосинтеза (Б)

ЦАРСТВО БАКТЕРИИ. REGNUM BACTERIA

К царству Bacteria (греч. *bacterion* — палочка) относятся микроскопические организмы, обычно имеющие размеры около 1—5 мкм. Они могут почковаться, образовывать нити, цепи и скопления различного облика. Гигантские бактерии размером более 10 мкм обнаружены в денсали — биоте вокруг черных и белых «курильщиков» (см. с. 54, рис. 7).

Бактерии представлены преимущественно автотрофными, реже гетеротрофными формами. *Автотрофы* создают органические вещества из неорганических, а *гетеротрофы* используют готовые органические соединения. Процесс обмена веществ у автотрофных бактерий может происходить путем *хемосинтеза* (*хемотрофы*), т.е. без использования света, либо путем *фотосинтеза* (*фототрофы*), т.е. только на свету. Тип обмена веществ у бактерий чрезвычайно разнообразен. Среди них имеются железисто-марганцевые, серообразующие, азотные, ацетатные, метано-, углеорообразующие и другие группы. С их деятельностью связано образование различных полезных ис-

копаемых: железных руд (железистых конкреций, джеспилитов), пирита, серы, графитов, карбонатов, фосфоритов, нефти, газа и др.

Бактерии появились раньше других царств и, вероятно, независимо в различных средах обитания. Проблематичные бактерии указываются с уровня порядка 3,8 млрд лет назад, а достоверные находки известны из кремнистых пород, имеющих возраст около 3,5 млрд лет (рис. 33). В настоящее время они обитают в воздухе и внутри других организмов, в почве и горных породах, населяют все водные бассейны от литорали до абиссали и т.д. (табл. 7). Бактерии живут в зоне гидротерм, в солёных водах с повышенной концентрацией солей и при экстремальных температурах, превышающих 100°C; могут образовывать различные элементы и соединения.

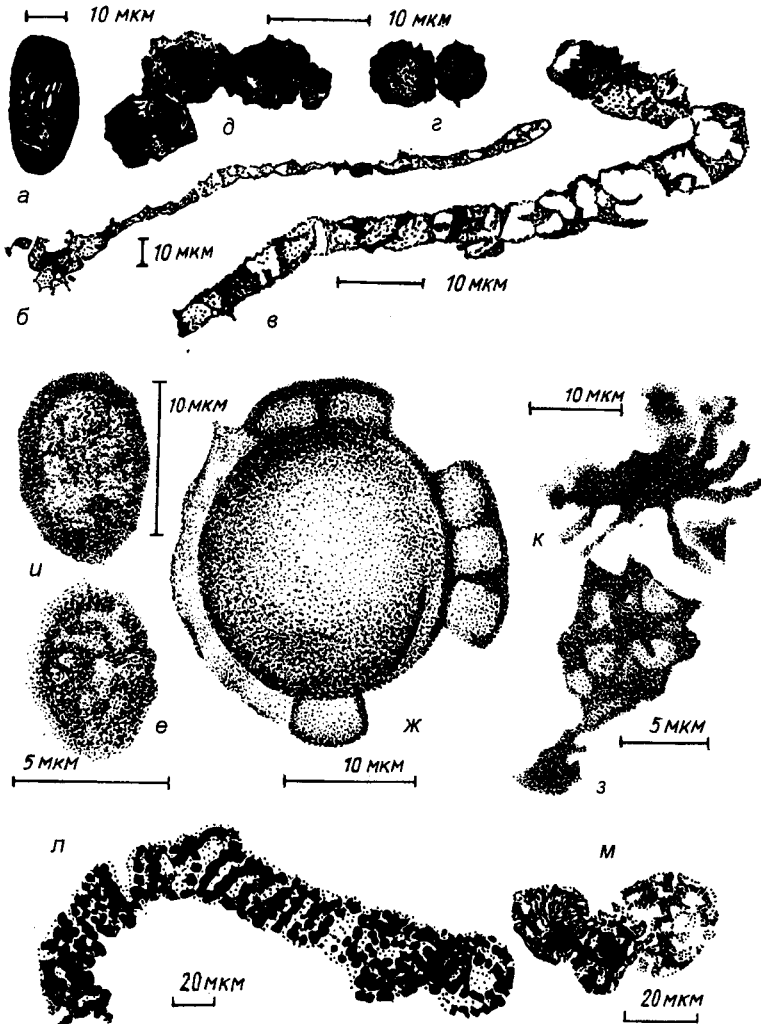


Рис. 33. Ископаемые прокариоты и эукариоты (?) археозоя и протерозоя.

a — древнейший (?) организм (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); *л* — *Spirillopsis*, вероятно, нитчатые серные бактерии; *м* — плотные оболочки неясного систематического положения (*л, м* — венд) (*a–д* — *Earth's...*, 1983; *е–к* — *Крылов, 1968*; *л, м* — *Burzin, 1995*)

Различные группы зубактерий, архебактерий и актиномицет
(Бактериальная палеонтология, 2002. Цит. по 9-му изданию Берджи, с упрощением)

Группа	Подгруппа	Место обитания	Размеры (мкм)
Зубактерии			
I	Спирохеты	паразиты и свободно живущие повсюду	0,2—0,75×5—500
II	Спириллы	разнообразные паразиты, водные	0,2—1,7 × 0,5—60
III	Микроциклусы	водные, планктон	
IV	Грамотрицат. аэробные	водные (пресные, морские, гидротермы), почва	0,5—5
V	Энтеробактерии	почва, вода	1×6
	Вибрионы		0,5—2×1—10
VI	Бактероиды	кишечный тракт, осадки	
VII	Сульфат-, сероредуцирующие	осадки водные (пресные, морские), осадочные породы	0,8—2
VIII	Анаэробные кокки		до 5
IX	Рикетсии. Хламидии	паразиты высших организмов	0,3—0,6×0,8—2
X	Пурпурные серные	воды анаэробно- (пресные, соленые, щелочные, гидротермы)	<1— >3
	Пурпурные несерные		
	Серобактерии зеленые		
	Нитчатые зеленые		
	Гелиобактерии	озера, почва	
	Эритробактерии	озера, почва	
XII	Аэробные хемолитотрофы:		
	Нитрификаторы I	почва, море	1—3
	Нитрификаторы II	почва, море	1—3
	Тионовые	вода, осадочные породы, море	0,8—5
	Железобактерии	вода, осадочные породы	до 2
	Металлогениум	вода, осадочные породы	до 2
	Сидерокапсы	вода, осадочные породы	0,2—2
	Магнитотактические	вода, осадочные породы	
XIII	Почкующиеся	почва, вода	<2
	Простекобактерии	почва, вода	
	Планктомицеты	вода	
XIV	Нитчатые с чехлом	вода, ил	
XV	Скользющие: цитофаги	разрушают полимеры, ил	0,3×50
	нитчатые серные		1—3×4—20
XVI	Миксобактерии	бактериолитические хищники	<1,5

Группа	Подгруппа	Место обитания	Размеры (мкм)
XVII	Кокки	органотрофы с богатым органическим веществом, в том числе паразиты	0,5—3,5
	Стрептококки		<2
	Стафилококки		0,5—1,5
XVIII	Бациллы и клостридии	осадки, почва	0,3—0,6
XIX	Лактобациллы палочки	молоко, сточные воды, навоз, компост	до 3
XX	Коринеформы (пропионовые, молочнокислые, маслянокислые)	почвы	0,2×2—10
XXI	Микобактерии	почва	0,2—10
XXII	Нокардиеформы	почва, органика	0,4—3
Актиномицеты			
XXIII	Актиномицеты, не образующие мицелий	почва	0,5—2 до 5
XXIV— XXVIII	Актиномицеты, образующие мицелий	вода	чаще <1
	Стрептомицеты (наст. актиномицеты)	в почве, повсюду	>1
	Олигоспоровые		>1
	Термофильные		>1
XXX	Микоплазмы		до 0,2
Архебактерии			
XXXI	Метаногены	донные отложения, гидротермы	0,5—2,5
XXXII	Сульфидогены	гидротермы	0,5—3,5
XXXIII	Экстремальные галофилы	соляные лагуны	0,5—3,5
XXXIV	Термоплазмы	моря, озера, почва, гидротермы	0,5—3,5
XXXV	Экстремальные термофилы		0,5—3,5

Современная классификация бактерий основана в первую очередь на строении стенки. Особую группу представляют архебактерии, которые по физиологическим и биохимическим свойствам отличаются от групп истинных бактерий, или эубактерий. Для архебактерий характерны разнообразный обмен веществ, особый состав клеточной стенки, некоторым из них свойствен своеобразный тип фотосинтеза: свет поглощается мембранным белком бактериородопсином, а не хлорофиллом. Поэтому архебактерий выделяют в ранг подцарства, а в последнее время, особенно на основании сравнительного изучения нуклеотидных последовательностей ДНК, эубактерий и архебактерий возводят в ранг самостоятельных царств.

Иногда с бактериями объединяют вирусы, полагая, что упрощение их строения обусловлено специфическим способом существования — внутриклеточным паразитизмом. Некоторые исследователи рассматривают их как доклеточную форму жизни, обособляя в самостоятельное царство *Vira* (лат. *virus* — яд). В ходе столетнего изучения болезнетворных вирусов произошло становление и развитие науки вирусологии как одного из разделов микробиологии. Вирусы устроены просто, их размеры изменяются от 20 до 400 нм, но они имеют генетический аппарат и, подобно другим живым организмам, обладают способностью к размножению, но только в клетках других живых организмов. Их значение в современной биоте очень велико. Вирусы как возбудители болезней были открыты в конце XIX в. Установлена вирусная природа многих заболеваний человека и других теплокровных позвоночных животных (их вызывают около 500 вирусов). Свыше 300 вирусов живут в клетках растений. Многочисленны бактериофаги, так называют вирусы собственно бактерий. Наиболее вероятно, что вирусы появились на ранних этапах развития биосферы, но их находки в ископаемом состоянии неизвестны.

ЦАРСТВО ЦИАНОБИОНТЫ. REGNUM CYANOBIONTA

К царству *Cyanobionta* (греч. *kyanos* — синий; *bios, biontos* — живущий) относятся организмы одиночные и колониальные без обособленного ядра, но имеющие постоянную форму клеток. Одиночные формы имеют микроскопические размеры порядка 10 мкм. Колониальные формы гораздо крупнее, они покрыты общей слизистой оболочкой. В самом организме и на его поверхности, а также в слизистой оболочке могло происходить накопление карбонатов, приводящее в дальнейшем к формированию известняков. Эти слоистые образования получили название *строматолитов*, они являются продуктами жизнедеятельности цианобионтов и могут достигать многих сотен метров (рис. 34).

Процесс накопления карбонатов и образование строматолитов можно представить следующим образом. На мелкие неровности субстрата нарастает колония цианобионтов вместе с бактериями, образующими основу. В слизистой оболочке выделяется кальций, извлеченный из воды. Одновременно в пространстве между индивидами накапливаются осадки. После гибели живых организмов остается карбонатная корочка, которая в промежутке между сезонами роста засыпается осадками. Повторные циклы роста цианобионтов (и бактерий), связанные с колебаниями климата, приводят к формированию сложных биогенно-седиментационных карбонатных толщ суммарной мощностью до 100—1000 м. Исследования формирования современных строматолитов показывают, что они являются результатом взаимодействия цианобионтов и бактерий на уровне симбиоза, а возможно, и симбиогенеза.

Выделяют несколько групп построек. При линейном росте формируются собственно строматолиты, имеющие пластовую, желваковую или столбчатую форму. Сферический рост приводит к образованию небольших неправильно-округлых образований размером от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Имеется смешанный узорчатый тип — *катаграфии*.

Цианобионты наряду с фикоцианином (синий пигмент, имеющийся также у красных водорослей), фикоэритрином, каротином имеют и хлорофилл.

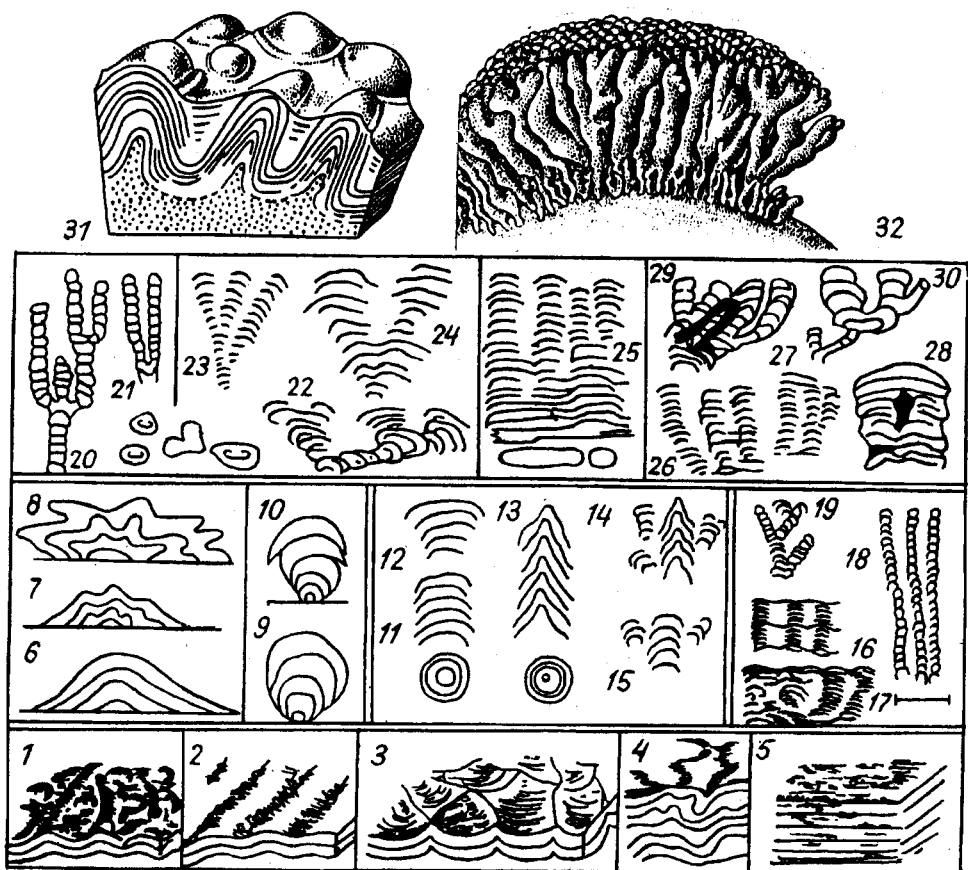


Рис. 34. Строматолиты (AR-Q).

1–30 — морфологические типы докембрийских строматолитов: 1–5 — пластовые; 6–8 — куполообразные; 9–10 — желваковые; 11–15 — столбчатые неветвящиеся; 16–19 — микростроматиты (длина масштабной линейки 1 см); 20–30 — столбчатые ветвящиеся (Semikhatov, Raaben, 2000; Бурзин, 2003); 31, 32 — реконструкции строматолитовых построек (Друщиц, Якубовская, 1961)

Названные пигменты определяют розоватую, желтоватую, сине-зеленую, а иногда почти черную окраску. Цианобионты появились около 3,5 млрд лет назад. Благодаря наличию хлорофилла они являются первыми фотосинтезирующими организмами, продуцирующими биогенный молекулярный кислород. Многие для своей жизнедеятельности используют атмосферный азот, что делает их независимыми от среды обитания. Они переносят загрязнение и резкие колебания физико-химических условий, в том числе температур: от минусовой в ледниках и почти до точки кипения в горячих источниках. Среда обитания — пресные, солоноватоводные и нормально-солёные морские бассейны, в последних преимущественно на глубинах от 0 до 20 м, но не глубже 150 м, а также в бассейнах — засолённых, обогащенных нитратами и сульфатами. Некоторые цианобионты обитают в почве и на ее поверхности, на камнях, в пустынях и т.д.

Цианобионты сближает с бактериями отсутствие ядра, а с водорослями — наличие хлорофилла и способность синтезировать биогенный молекулярный кислород. Промежуточное положение этой группы между двумя царствами

заставляет нас рассматривать ее тоже в ранге царства, а поэтому использовать независимое название цианобионты. С одной стороны, ясно, что это «бывшие» сине-зеленые, а с другой — сохраняется этимологическая дистанция от бактерий. В иерархии живых организмов цианобионты находятся на более высокой ступени, чем бактерии (имеют более сложную структуру и пигменты), но ниже, чем водоросли (отсутствует ядро). Имеется и противоположная точка зрения, поддерживаемая многими биологами. В соответствии с ней обособление сине-зеленых от царства растений и перенос в надцарство прокариот привели к их включению в царство бактерий под названием цианобактерии.

Недавно была установлена небольшая группа ранее неизвестных прокариотных организмов (род *Prochloron*). По составу пигментов эти организмы ближе к зеленым водорослям, чем к цианобионтам. Вопрос о их месте в надцарстве прокариот еще ждет своего разрешения. Возможно, *Prochloron* следует причислить к цианобионтам, тем самым расширив объем и диагноз этого царства.

НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. SUPERREGNUM EUCARYOTA

Надцарство Eucaryota

Царство Phyta

Царство Fungi

Царство Zoa

Эукариоты имеют обособленное ядро и объединяют три царства одноклеточных и многоклеточных организмов: Растения, Животные и Грибы. Различие между ними сводится к способу питания (автотрофы, гетеротрофы), процессам ассимиляции и диссимиляции, строению клеток (наличие или отсутствие целлюлозы, хлорофилла), типам размножения. *Размножение* — создание себе подобных — присуще всем живым организмам. Оно может проходить как половым, так и бесполом путем. Оба способа разнообразны. При *половом* размножении потомство возникает в результате оплодотворения (*обоеполое*, слияние мужских и женских половых клеток) либо без него (*однополое*). К однополому типу относится партеногенез (греч. *parthenos* — девственница). Покрытосеменные растения, размножающиеся половым путем, развиваются из различных клеток зародышевого мешка (*двойное оплодотворение*, с. 145).

Бесполое размножение является результатом деления (организм разделяется на две или более части) или почкования. Размножение с помощью спор характерно для наземных растений. Многим растениям свойственно вегетативное размножение (лат. *vegetativus* — растительный), при этом новый организм появляется из какой-либо части материнского — побега, луковицы, клубня и др. Бесполое размножение, т.е. возникновение организма из «телесной» (а не половой) клетки, часто называют *клонированием* (греч. *klon* — отпрыск, ветвь). Клонирование в практических целях применялось для сохранения продуктивных сортов растений, а в последние годы интенсивно разрабатываются проблемы клонирования животных. Предпринимаются попытки использовать метод клонирования для воссоздания живых особей из палеонтологического материала (например, мамонта).

Мельчайшие одноклеточные эукариоты имеют размеры от 0,25 мкм, длина китообразных достигает 33 м, а высота некоторых гигантских хвойных приближается к 100 м. Эукариоты появились позднее прокариот, скорее всего в раннем протерозое, около 2 млрд лет назад, хотя не исключено и более раннее возникновение.

Разграничение одноклеточных растений и животных иногда сильно затруднено. Например, среди жгутиковых имеются формы автотрофные, относящиеся к царству растений (динофитовые водоросли), и гетеротрофные, которые причисляются к царству животных. В связи с этим не лишено основания выделение самостоятельного царства Protista.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ. REGNUM PHYTA

Царство Phyta
Подцарство Thallophyta
Подцарство Telomophyta

Общая характеристика. К царству Растения (греч. *phyton* — растение) относятся одноклеточные и многоклеточные автотрофные организмы, преимущественно неподвижные, имеющие верхушечный рост. Размеры растений изменяются от микроскопических (0,25 мкм) до гигантских (порядка 100 м — эвкалипты). В растениях происходит процесс фотосинтеза: при помощи энергии света, поглощаемой хлорофиллом (и реже другими пигментами), они создают органические вещества из неорганических соединений и выделяют молекулярный кислород. У небольшой группы растений хроматофоры отсутствуют (вторично?), и по типу питания они относятся к гетеротрофам. Это сапрофиты (греч. *sapros* — гнилой; *phyton* — растение) — немногочисленные водоросли и высшие цветковые растения.

Клетки растений имеют плотную целлюлозную оболочку, которая пронизана порами и нередко пропитывается солями и минерализуется. Основное содержимое клетки — цитоплазма, внутри нее находятся ядро, полости (вакуоли) и органоиды (разнообразные пластиды). Органоиды ограничены мембранами. Это самостоятельные внутриклеточные образования, различающиеся между собой формой, размерами, окраской и функцией. Накопительным питательным веществом растений является крахмал.

Сохранность ископаемых растений. От растения в ископаемом состоянии сохраняются, как правило, только отдельные его части: у водорослей — органические оболочки, минеральные скелетики, отпечатки слоевищ, 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 ископаемых растений встречаются разрозненно, и не всегда удается объединить их в единое растение. В настоящее время основное внимание при изучении ископаемых растений обращено на эпидермально-кутикулярные исследования, диатомовый и спорово-пыльцевой анализы.

Изучение растений геологического прошлого сталкивается еще с одним негативным явлением — отсутствием ископаемых растений многих *фитоценозов*. Так, неизвестна ископаемая растительность высокогорий. Наиболее часто встречается растительность побережий морских и пресноводных бас-

сейнов, речных долин. Обычно растения захороняются на месте произрастания, реже сносятся течениями в устья рек. Неполнота сведений по листовой растительности компенсируется массовыми находками спор и пыльцы, которые не только захороняются 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.

Принципы классификации и систематика. В составе царства растений выделяют два подцарства: *Низшие растения* (Thallophyta) и *Высшие растения* (Telomorphyta), которые различаются как уровнем организации, так и средой обитания. Низшие растения обитают в разнообразных водных бассейнах, и для них используется собирательное название «водоросли» — растущие в воде. Высшие растения произрастают в наземных условиях, встречаются почти на всех широтах, немногие вторично перешли к водному образу жизни. Хотя достоверные находки растений известны со времен позднего венда, несомненно, что они возникли раньше. Видимо, они появились одновременно с грибами — около 2 млрд лет назад. Ранний протерозой — современность.

ПОДЦАРСТВО НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ. SUBREGNUM THALLOPHYTA

Подцарство Thallophyta

Отдел Rhodophyta

Отдел Diatomeae

Отдел Chrysophyta

Отдел Dinophyta

Отдел Phaeophyta

Отдел Chlorophyta

Отдел Charophyta

Общая характеристика. Низшие растения (греч. *thallos* — зеленая ветвь) включают одноклеточные и многоклеточные организмы, имеющие следующие особенности:

- Тело (*таллом, слоевище*) единое, корень, стебель и листья отсутствуют.

- Углекислый газ, минеральные соли и свет поглощаются всей поверхностью таллома.

Размеры изменяются от микроскопических (0,25—30 мкм) до гигантских (до 60 м — бурые водоросли).

- Размножение осуществляется половым и бесполом путем.

- Среда обитания: разнообразные водные бассейны (около 30 000 видов); изредка — почва (примерно 2000 видов).

Могут распространяться на глубину проникновения света (обычно до 200 м); среди них имеются донные — бентосные формы и пелагические — планктонные.

Многие группы водорослей имеют различные минерализованные покровные образования (покровные клетки, чехлы, оболочки). Проблематичные и в различной степени достоверные находки известны в рифее (см. ниже «Бурые водоросли» и «Зеленые водоросли»).

Принципы классификации и систематика. Выделение отделов водорослей, число которых превышает 10, основано на числе клеток (одноклеточные и многоклеточные), присутствии, помимо хлорофиллов (*a, b, c, d*), различного набора других окрашивающих пигментов (хроматофоры), особенностях физиологических процессов и составе минерального скелета. Некоторые авторы обособляют отдел красных водорослей в самостоятельное царство. Ранний протерозой — современность.

Отдел Красные, или Багряные, водоросли. Divisio Rhodophyta

К отделу Rhodophyta (греч. *rhodon* — роза; *phyton* — растение) относятся многоклеточные, редко одноклеточные водоросли, которые в противоположность большинству других водорослей не имеют жгутиков и планктонных форм. Клетки слоевища располагаются определенным образом, образуя на соответствующих сечениях продольные и концентрические структуры (рис. 35). Формы преимущественно морские (95%), реже пресноводные. Насчитывается свыше 600 родов и около 4000 видов. Наибольшее разнообразие наблюдается в тепловодных бассейнах. Цвет от красного и желтого до голубовато-зеленого, на глубине более темный, чем у поверхности. Цвет определяется сочетанием пигментов хлорофиллов, каротиноидов (фукоксантин, каротин и ксантофилл) и фикобилинов. К последней группе относится фикоцианин, встречающийся у цианобионтов и обеспечивающий фотосинтез в синих лучах.

У некоторых красных водорослей слоевища могут обызвествляться карбонатом Са и Mg, создавая корки, желваки, кустики (иногда членистые), напоминающие кораллы. Красные водоросли — одна из наиболее древних групп растений. Не исключено, что к ним следует относить некоторые протерозойские одноклеточные образования. С кембрия и поныне прослеживается несколько различных семейств, среди которых наиболее известны литотамниевые водоросли (род *Lithothamnium*). Подобные водоросли, так называемые каменные, являются наряду с кораллами рифообразователями. Они встречаются в ископаемом состоянии начиная с мела, образуя литотамниевые известняки. Красные водоросли иногда рассматривают в качестве возможных предков высших растений.

Красные водоросли, как установлено в недавнее время, обнаружены на глубине 268 м, куда проникает только 0,0005% солнечной радиации (Реймерс, 1991). Ранее считалось, что рубеж в распространении на глубину фотосинтезирующих водорослей возможен только до показателя 1% солнечной радиации. В соответствии с этими данными существенно понижается граница между фотобиосферой и меланобиосферой. Протерозой?, кембрий — современность.

Отдел Rhodophyta

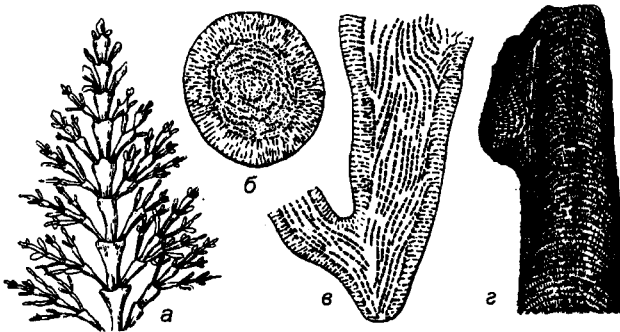


Рис. 35. Отдел Rhodophyta (PR[?], E—Q).

a — *Corallina*, общий вид (K—Q); б, в — *Petchoria*, поперечный и продольный разрезы (C₁); з — *Archaeolithothamnium*, продольный разрез (P₁)

Отдел Диатомовые водоросли, или Бацилляриофиты. Divisio Diatomeae, или Bacillariophyta

К отделу Diatomeae (греч. *diatome* — рассечение надвое) относятся одноклеточные, преимущественно одиночные, реже колониальные микроскопические (4 мкм — 2 мм) водоросли бурого цвета (пигменты фукоксантин из группы каротиноидов преобладают над хлорофиллами). Жгутики отсутствуют. Клетка защищена наружным кремневым панцирем, состав которого ближе всего к опалу. Панцирь имеет форму коробки, состоящей из двух пористых створок (рис. 36). Поры составляют от 10 до 75% от общей поверхности панциря. Одна створка (*эпитека*) всегда крупнее другой (*гипотека*) и несколько ее перекрывает. В створке различают основание — *диск* и боковые стороны — *поясок*.

Со стороны пояска все диатомовые имеют палочковидную форму, что определило второе название — Bacillariophyta (лат. *bacillum* — палочка). Тип симметрии положен в основу выделения двух классов: пеннатные и центрические. Пеннатные диатомеи имеют удлиненно-овальную либо игловидную

Отдел Diatomeae

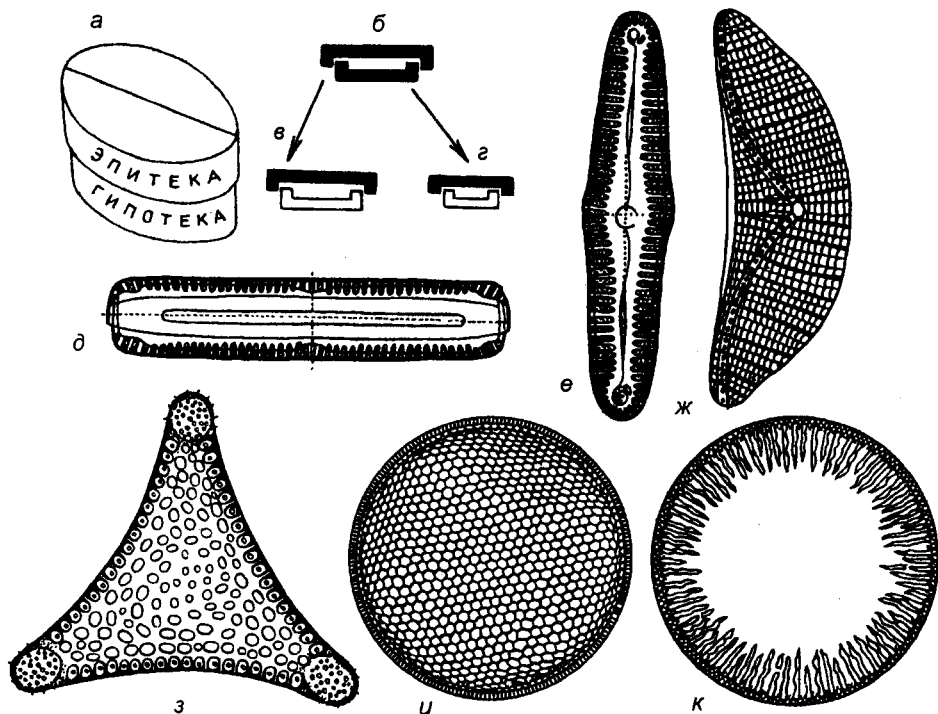


Рис. 36. Отдел Diatomeae (К—Q).

а—ж — класс пеннатные диатомеи (P—Q); *а* — схема строения двухстворчатого панциря; *б—г* — схема бесполого размножения, приводящая к уменьшению размеров панциря (черные створки материнские); *д, е* — *Pennularia* (P₃—Q) со стороны смыкания створок (*д*) и сверху-снизу створки (*е*); *ж* — *Epithemia* (N—Q); *з—к* — класс центрические диатомеи (K—Q); *з* — *Trinacria* (K—N); *и* — *Coscinodiscus* (K—Q); *к* — *Melosira* (K—Q)

форму диска и обладают двусторонней симметрией; центрические диатомеи округлые, треугольные или звездчатые, обладают радиальной симметрией. У первых обычно присутствует срединное щелевидное отверстие (*шов*).

Форма створок, характер многочисленных крупных и мелких пор с гладкими или скульптурированными ободками, а также детали скульптуры обусловили большое разнообразие диатомовых, среди которых насчитывается около 300 родов и свыше 12 тыс. современных и ископаемых видов.

Диатомовые размножаются половым и бесполом путем. При бесполом размножении створки с содержимым клетки разделяются (до 8 раз в сутки) и расходятся в стороны. После расхождения достраивается меньшая створка-гипотека; процесс неоднократно повторяется, и от поколения к поколению размеры диатомей уменьшаются почти в три раза. Первоначальные размеры восстанавливаются при половом размножении.

Диатомовые обитают в континентальных и морских водоемах, могут жить в увлажненной почве. Современные формы широко распространены в бореальных и арктических бассейнах; широко представлены в планктоне, реже ведут бентосный образ жизни. Конечные продукты метаболизма — крахмал и масло. Они являются преимущественной пищей для некоторых одноклеточных (фораминиферы) и многоклеточных (двустворки, мшанки, рыбы). Окисление масла приводит к образованию рыбьего жира. Во многих случаях именно диатомовые слагают основание трофической (пищевой) пирамиды (например: диатомовые — низшие рачки — рыбы).

Современные диатомовые извлекают из окружающей среды и накапливают в год от 70 до $150 \cdot 10^9$ т кремнезема. Они являются порообразующими организмами. После гибели водорослей их панцири дают начало кремневым илам, из которых образуются диатомиты, трепела, опоки и т.д. В названных породах совместно с диатомовыми, но в подчиненном количестве встречаются кремневые жгутиковые водоросли, радиолярии и спикулы кремневых губок.

Центрические диатомовые появились в мелу, в палеогене возникли пеннатные; проблематичные находки относят к юрским отложениям. Первоначально диатомовые существовали в морях, в среднем палеогене они освоили и пресноводные бассейны. Начиная с неогена диатомовые приобретают важное значение для стратиграфического расчленения отложений. Они используются также в качестве показателей тепловодных и холодноводных условий и для характеристики озерных, речных и морских ассоциаций (*диатомовый анализ*). Мел — современность.

Отдел Золотистые водоросли. Divisio Chrysophyta

К отделу Chrysophyta (греч. *chryson* — золото; *phyton* — растение) относятся одноклеточные, колониальные, редко многоклеточные организмы желто-зеленой или золотисто-бурой окраски, которая обусловлена преобладанием каротиноидов (пигмент фукоксантин) над хлорофиллами. Формы пресноводные, реже морские, обычно планктонные (фитопланктон), иногда прикрепленные бентосные. Движение обычно осуществляется при помощи двух жгутиков и псевдоподий (ризоподий), подобно многим простейшим царства животных. Массовое развитие приводит к желто-бурому цветению

Отдел Chrysophyta

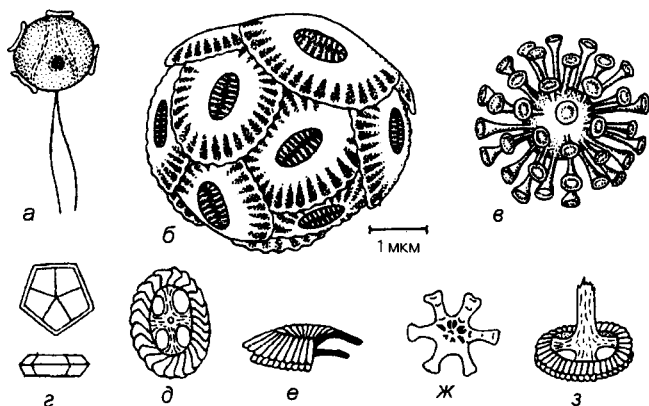


Рис. 37. Отдел Chrysophyta (PZ?; T—Q) (Кокколитофориды, T—Q).

а—в — современные коккосферы, покрытые снаружи известковыми пластиночками — кокколитами: а — *Protosphaera*, б — *Gephyrocapsa*, в — *Discosphaera*; г—з — форма современных и ископаемых изолированных кокколитов (Жизнь растений. Т.3, 1977; Мейен, 1987; Рейвни др., 1990)

воды. Например, в 1 мм² поверхностной пленки содержится 23 000 особей пресноводной *Chromuena rosanoffii*, что приводит к окрашиванию воды в золотистый цвет (Протисты, 2000). В ископаемом состоянии сохраняются известковые кокколитофориды и кремневые жгутиковые, последние могут образовывать окремненные цисты. Палеозой?, триас — современность.

Кокколитофориды — микроскопические одноклеточные водоросли размером не свыше 30 мкм, живущие преимущественно в морских условиях (рис. 37). Это обитатели планктона тепловодных, реже умеренных бассейнов на глубинах до 150 м, входящие в состав нанопланктона. У многих кокколитофорид в жизненном цикле чередуются две стадии: подвижная, имеющая два жгутика, и неподвижная, на которой жгутики отсутствуют. На неподвижной стадии клетку окружает внешний известковый покров (коккосфера), состоящий из большого числа элементов — кокколитов (греч. *kokkos* — зерно), покрывающих органические чешуйки. На поверхности чешуек формируются ромбовидные кристаллы и гексагональные призмы кальцита или арагонита. После гибели водоросли коккосферы оседают на дно и обычно распадаются на отдельные элементы; до глубин 4000 м они слагают карбонатные илы, на больших глубинах карбонаты растворяются. Кокколитофориды появились в триасе, а как породообразователи приобрели значение с мелового периода, слагая до 90% пещего мела. Указания на находки девонских и пер-

Отдел Chrysophyta

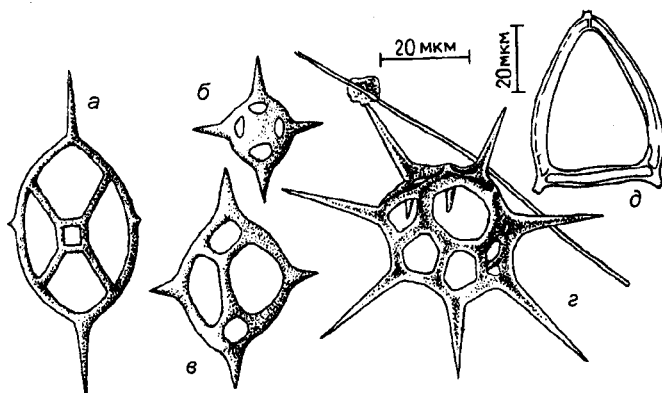


Рис. 38. Отдел Chrysophyta (PZ?, T—Q) (Силикофлагелляты, K—Q).

а—в — основные варианты строения каркасов: а — с отверстием в центре, *Distephanus*; б — сплошной в центре; в — с перекладиной в центре, *Dictyocha*; г — современный холодноводный *Distephanus speculum*; д — ископаемая *Mesocena articulata*, палеоген Австрии (Друщиц, Якубовская, 1961; Мейен, 1987; Рейвн и др., 1990)

мских кокколитофорид недостоверны, и совсем сомнительны сведения о кембрийских формах. Кокколитофориды используют для зонального расчленения юрских, меловых и более молодых отложений. Они являются организмами теплолюбивыми, поэтому количественное распределение по разрезу позволяет судить об интервалах потепления и похолодания. Палеозой?, триас — современность.

Кремневые жгутиковые, или силикофлагелляты, — небольшая по объему группа золотистых водорослей с одним жгутиком и псевдоподиями. Это одноклеточные морские эвритермные планктонные формы. Скелет внутренний кремневый, его основу образует каркас, состоящий из базального кольца и перекладин (рис. 38). Кремневые жгутиковые существуют с мела по настоящее время, их максимальное разнообразие приурочено к миоцену.

Предполагают, что золотистые, бурые и диатомовые водоросли имели общего предка.

Отдел Динофитовые водоросли. Divisio Dinophyta

Отдел Dinophyta (греч. *deinos* — страшный, странный; *phyton* — растение), или перидинеи, — одноклеточные (размером до 2 мм), изредка многоклеточные водоросли бурой, желтоватой, красноватой или зеленоватой окраски. Наличие ксантофиллов (пигмент пиррофилл) обусловило и другое название этого

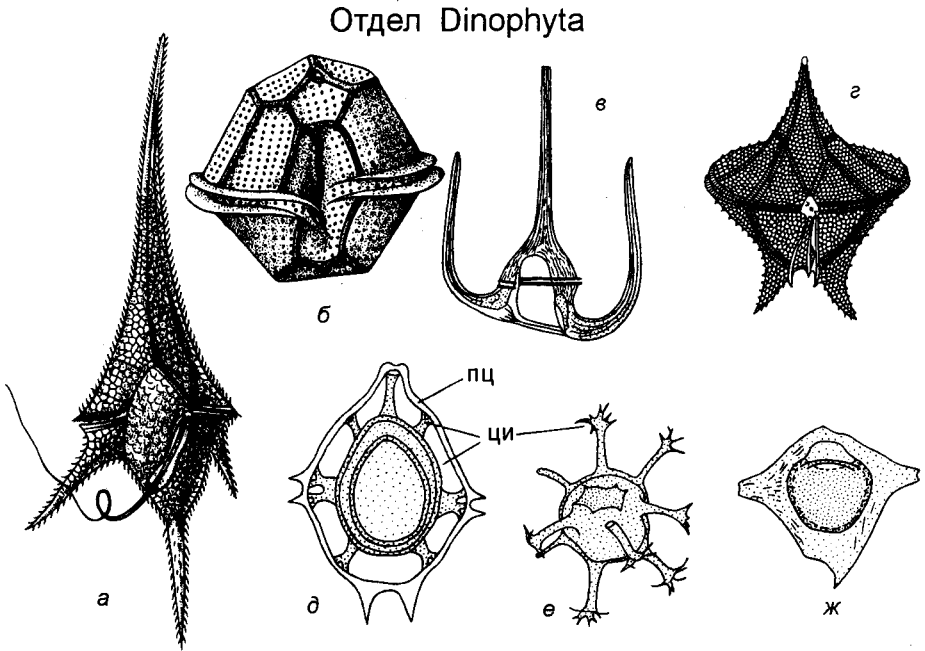


Рис. 39. Отдел Dinophyta (S—D₁?, P—Q).

a—z — панцири пресноводных (*a, б*) и морских (*в, з*) современных динофитовых (*a* — *Ceratium macroceras*, *б* — *Goniodonia acuminata*, *в* — *Ceratium tripos*, *з* — *Peridinium divergens*); *д* — соотношение панциря (пц) и оболочки диноцисты (ци); *е* — диноциста с радиальными выростами; *ж* — гладкая диноциста, палеоген (*Жизнь растений. Т. 3, 1977; Meyen, 1987; Мейен, 1987*)

отдела — «*пирофитовые водоросли*». Это и автотрофные и гетеротрофные организмы; вторая группа занимает промежуточное положение между растениями и животными.

Целлюлозный панцирь динофитовых водорослей состоит из клетчатки. Он сформирован двумя-тремя или множеством покровных пластинок (рис. 39). На панцире обычно выделяются поперечная (горизонтальная) и продольная (вертикальная) борозды, в которых располагались жгутики; иногда борозды ориентированы спирально. При неблагоприятных условиях формируются толстые органические оболочки — *диноцисты*, внутри которых заключено клеточное содержимое водоросли. Пластинки панциря при этом разрушаются.

Динофитовые водоросли обычно обитают в морях, значительно реже в пресных или солоноватых водах. Они ведут планктонный образ жизни, совершая с помощью одного жгутика поступательное, а с помощью второго — вращательное движение. Массовое скопление диноцист вызывает цветение воды (красные приливы). На разных стадиях развития динофитовые водоросли часто образуют симбиоз с кишечнополостными, способствуя интенсивному росту как современных, так, видимо, и ископаемых рифостроящих кораллов. Известнейшая группа симбионтов — *зооксантеллы*, или желтые клетки, сосуществуют как с многоклеточными (коралловые полипы, сифонофоры, иглокожие), так и с одноклеточными организмами (инфузории, фораминиферы, радиолярии).

В ископаемом состоянии сохраняются преимущественно диноцисты. Проблематичные остатки известны в силуре и раннем девоне, а с перми по настоящее время встречаются непрерывно; наиболее важны для стратификации мезокайнозоя (по диноцистам разработаны зональные шкалы). Панцири динофитов встречаются реже, в ископаемом состоянии они известны начиная с перми. Силур — ранний девон?, пермь — современность.

Отдел Бурые водоросли. Divisio Phaeophyta

К отделу Phaeophyta (греч. *phaios, phaeos* — темный; *phyton* — растение) относятся многоклеточные сложно устроенные водоросли с длинным слоевищем и, как правило, *воздушными пузырями*, которые поддерживают растения в вертикальном положении (рис. 40). Каротиноиды (желто-бурый пигмент фукоксантин) преобладают над хлорофиллами. Бурые водоросли обитают в морских, очень редко в пресных бассей-

Отдел Phaeophyta

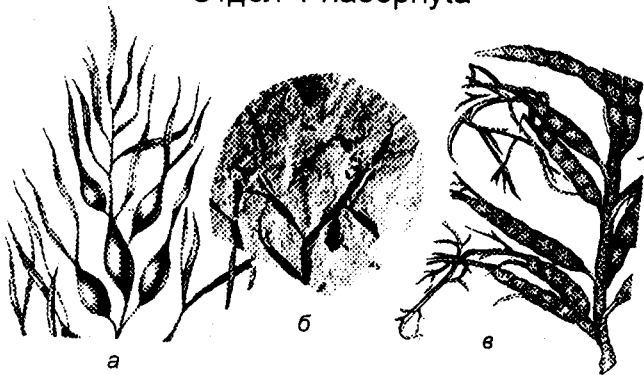


Рис. 40. Отдел Phaeophyta (P-Q).

a--в — *Cystoseira*: *a* — современная; *б, в* — ископаемые: *б* — Молдавия (N), *в* — Румыния (N₁)

нах. Наиболее крупные из них достигают в длину 40—60 м (морская капуста: *Laminaria*, *Alaria*, южноамериканский *Macrocystis* вырастает за один летний сезон до 60 м). Многие бурые водоросли отрываются от дна и образуют огромные плавающие скопления, например водоросль *Sargassum* (исп. *sargasso* — мелкий виноград), давшая название «Саргассово море».

Отдельные участки таллома (слоевища) специализированы. Внешне они напоминают «корни», «стебель» и «листовые пластинки». Центральная часть слоевища сложена клетками, приспособленными для выполнения проводящих функций подобно проводящим тканям высших растений. Для бурых водорослей характерно ритмичное чередование полового и бесполого поколений, что также свойственно высшим растениям. На основании этих признаков бурые водоросли нередко рассматривали в качестве предков высших растений. Но отпечатки и, реже, слоевища бурых водорослей достоверно известны начиная с палеогена, а высшие растения появились значительно раньше — в силуре. Палеоген — современность.

Стоит упомянуть, что имеются высказывания о проблематичных находках бурых водорослей в среднем протерозое на уровне 1,1—1,4 млрд лет. Указания на находки из верхов докембрия (например, *Vendotaenida*) в большинстве случаев недостоверны и скорее всего представляют собой следы ползания червей или других донных животных. Как с бурыми, так и с красными водорослями сближают некоторые проблематичные, преимущественно силурийско-девонские формы, так называемые нематофиты. От них сохраняются кожистые *фитолеймы* (род *Nematophyton* и др.) и части цилиндрических слоевищ — «стволов» (род *Prototaxites*) диаметром до 1 м. Это были достаточно крупные растения с элементами проводящей системы: сохранились тонкие двойные окаймленные поры, подобные порам у голосеменных. Не исключено, что нематофиты могли существовать на суше.

Отдел Зеленые водоросли. Divisio Chlorophyta

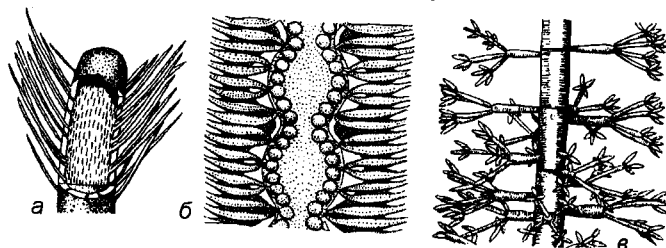
К отделу Chlorophyta (греч. *chloros* — зеленый; *phyton* — растение) относятся одноклеточные и многоклеточные организмы, имеющие простое или разветвленное, обычно многослойное слоевище. Их размеры изменяются от 1—2 мкм до 0,5—1 м в длину. В состав клеток некоторых зеленых водорослей входит хитин. Правильное чередование полового и бесполого поколений, строение слоевища и набор пигментов (преобладание хлорофиллов *a* и *b* над каротиноидами) свидетельствуют о том, что, видимо, именно зеленые водоросли дали начало высшим растениям.

Современные зеленые водоросли обитают в пресных, реже морских водоемах; некоторые приспособились к жизни в почвах или на стволах деревьев либо стали симбионтами животных. Интенсивное развитие зеленых водорослей, например *хламидомонад*, приводит к «цветению» воды. Зеленые водоросли — это преуспевающий отдел среди современных водорослей. В нем выделяют 5 классов, насчитывается 400 родов и около 20 000 видов.

Своеобразен порядок *мутовчатых сифоней* (*дазикладовые*), состоящих из многоядерного неклеточного слоевища и многочисленных мутовчато расположенных простых или разделенных ветвей. Слоевище без перегородок; его высота до 0,5 м. Центральная ось и боковые ветви обызвествляются в различные по форме известковые панцири с многочисленными отверстиями

Отдел Chlorophyta

Рис. 41. Отдел Chlorophyta (Є—Q).



а—в — реконструкции дактилоидных: а — *Sibiella* (Є₂); б — *Diplopora* (Т₂); в — *Primocollina* (O)

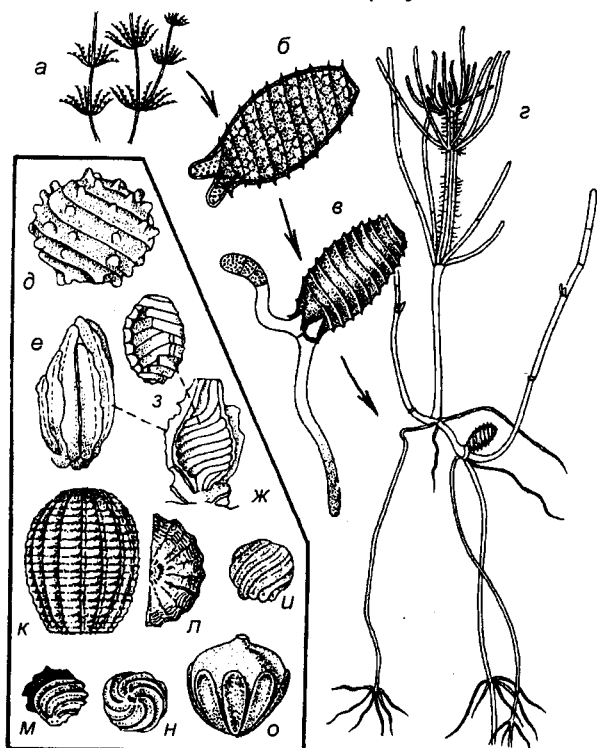
(рис. 41). Современные формы растут на глубинах до 50—60 м, предпо-

читая теплые водоёмы. Муточчатые сифонии известны начиная с кембрия. Наибольшее разнообразие установлено в триасовых отложениях Альп: в этот период они были рифостроителями.

Зеленые водоросли, несомненно, существовали с кембрия, указания на более ранние находки в значительной мере условны, как, например, отнесение к этому отделу докембрийских шарообразных *Eosphaera*, чаще причисляемых к прокариотам. Интересен ордовикский род *Gloeocapsomorpha*, скопления которого дали начало горючим сланцам Эстонии — *кукерситам*. Систематическое положение названного рода спорно, некоторые исследователи относят его к прокариотам (цианобионтам). Кембрий — современность.

Отдел Харовые водоросли. Divisio Charophyta

Отдел Charophyta



К отделу Charophyta (греч. *chara* — дикая капуста, полевой тмин; *phyton* — растение) относятся многоклеточные организмы, близкие к зеленым водорослям, с которыми

Рис. 42. Отдел Charophyta (S₂—Q).

а—г — схема прорастания ооспор современных харовых: а — фрагменты зрелого растения, б, в — растрескивающая оболочка ооспоры и начало роста слоевища и корнеподобного отростка, г — молодое растение; д—о — «скорлупки» ископаемых харовых размером 1—2 мм и меньше: д — *Maedleriella mangenotii* (P₂), е—з — *Clavator reidii* (J), и — *Karpinskya laticostata* (C), к, л — *Sycidium melo* сбоку и снизу (D), м, н — *Trochiliscus* (*al. Moellerima*) *bulbiformis* (D), о — *Chovanella maslovii* (D) (Жизнь растений. Т. 3, 1977; Meulen, 1987; Meijen, 1987; Биологический энциклопедический словарь, 1989)

их иногда объединяют. Прямостоящие слоевища харовых водорослей имеют признаки сходства с высшими растениями: членистые слоевища и мутовчатые ответвления («листья») напоминают собой хвости (рис. 42). Не исключено, что у высших растений и харовых, имеющих сходную структуру нуклеиновых кислот, был общий предок. Размножение бесполое (вегетативное) или половое. Харовые водоросли обитают в пресных водоемах либо опресненных лагунах, нередко образуя обширные заросли. Известно 6 родов и около 300 видов. Размеры от 20—30 см до 1—2 м.

Харовые водоросли появились в позднем силуре и существуют поныне. В ископаемом состоянии нередко сохраняются вместилища яйцеклеток — *оогонии*. Массовые скопления обызвествленных «скорлупок» оогоний создают породы, называемые «харовый туф», или «хароцит». Поздний силур — современность.

ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ. SUBREGNUM TELOMOPHYTA

Подцарство Telomophyta
Надотдел Sporophyta
Надотдел Spermatophyta

Общая характеристика. Растения, относящиеся к подцарству Telomophyta (греч. *telos* — конец), в отличие от растений подцарства Thallophyta имеют следующие особенности.

- Тело расчленено на побег (стебель с листьями), корень и органы размножения.
- Клетки специализированы; формируются ткани, осуществляющие проводящую, защитную, механическую и другие функции.
- В жизненном цикле всех высших растений (исключая мохообразных) спорофит резко преобладает над гаметофитом, особенно у древесных форм (рис. 43).
- Среда обитания наземная, имеются относительно немногочисленные вторичноводные формы.
- Формы неподвижные; 90% биомассы на суше создают наземные растения; размеры древесных форм до 100 м.

Выход растений на сушу и освоение наземной среды обитания обусловили усложнение общего плана строения и совершенствование проводящей системы. Наиболее ранние и примитивные высшие растения имели подобно низшим растениям единую осевую часть, т.е. таллом, или слоевище, и просто устроенные органы размножения; в дальнейшем появились листья и корни. Основным звеном в эволюции высших растений считают преобразование и усложнение органов размножения с сокращением и последующей редукцией гаметофита как самостоятельного растения.

Строение и функции основных частей растения в общем плане достаточно известны. Стебель выполняет две основные функции: опорную и проводящую, а также несет придаточные побеги. В листьях происходят фотосинтез, газообмен и испарение воды. *Корень* — противоположная побегу подземная часть растения, закрепляет его на субстрате, снабжает водой и мине-

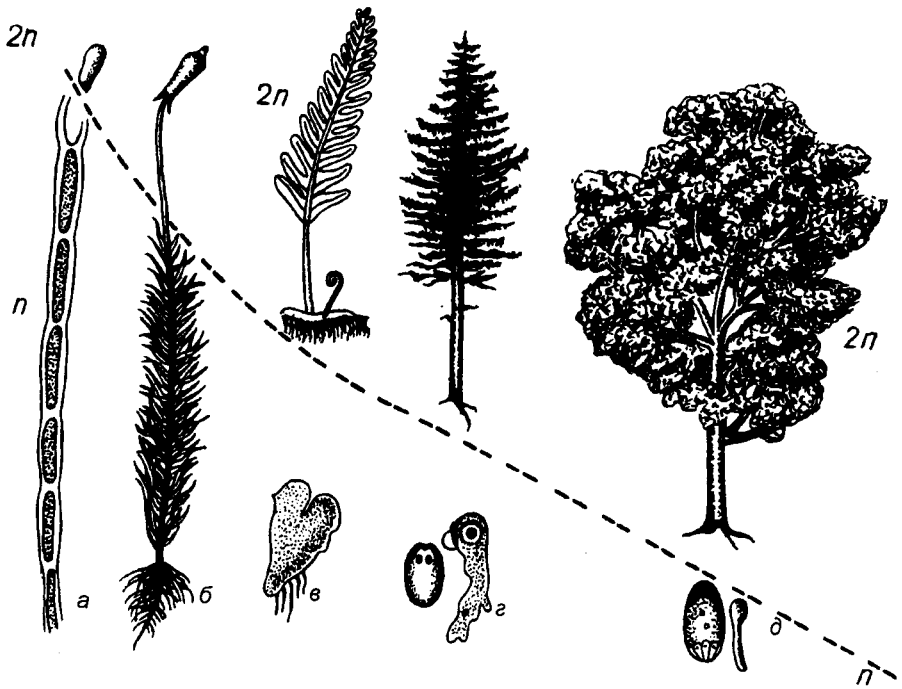


Рис. 43. Изменение размеров полового (n) и бесполого ($2n$) поколений в эволюции растений (Мамонтов, 1995).

a — водоросли; b — мхи; $в$ — папоротники; $г$ — голосеменные; $д$ — покрытосеменные

ральными солями. Корень имеет *корневые волоски* — выросты поверхностных клеток.

Ткани растений подразделяются на 5 типов: *покровные, механические, проводящие, основные* и *образовательные*. Первые три типа тканей четко обособлены. Пространство между ними в побеге и корне заполняет *основная ткань*. Она состоит из клеток, которые по всем направлениям имеют равные размеры и способны изменять свои функции. Главное свойство основной ткани — способность синтезировать и запасать органические вещества.

Образовательная ткань — *меристема* (греч. *meristos* — делимый) сложена клетками, способными делиться и производить другие типы тканей. Увеличение стебля в высоту и удлинение корня происходит за счет верхушечных конусов нарастания (верхушечные меристемы). Возрастание в ширину (утолщение, вторичный рост) осуществляется при помощи *камбия*. Он представляет собой обычно один ряд живых клеток (боковая, цилиндрическая меристема), при делении которых формируется вторичная проводящая ткань. Образовательную ткань иногда рассматривают как разновидность основной ткани.

Покровная ткань (*эпидермис, эпидерма, кожица*) защищает растение от механических повреждений, а также от излишнего испарения и перегревания. Воскоподобное вещество *кутин* обволакивает клетки эпидермиса снаружи, а образуемая им пленка называется *кутикулой*. Газообмен и испарение влаги осуществляются через отверстия в эпидермисе — *устьица*, ограниченные с обеих сторон двумя клетками дуговидной формы (см. рис. 48).

Механические ткани состоят из вытянутых, иногда волокнистых клеток, которые обеспечивают сопротивление механическим воздействиям (например, изгибание ствола дерева) и способствуют прочности растения в целом. Именно из них изготавливаются нити и ткани, веревки и канаты.

Проводящие ткани обеспечивают встречную транспортировку снизу вверх от корней к листьям и сверху вниз от листьев к корням. Функцию перемещения вверх воды с минеральными солями осуществляет группировка клеток — *ксилема*, или *древесина* (греч. *xilon* — древесина, срубленное дерево). Это *трахеиды* — удлинённые клетки, имеющие скошенные концы. Их длина колеблется от 1 до 5 мм. Чередование утолщённых и неутолщённых участков стенки трахеид создает разнообразную скульптуру: кольчатую, спиральную, лестничную, сетчатую. Только неутолщённые участки стенки могут пропускать воду. Ксилема у покрытосеменных растений представлена *сосудами*, возникшими в результате срастания серии клеток трахеид и исчезновения перегородок между ними. Сосуды в десятки и сотни раз длиннее трахеид. Трахеиды и сосуды теряют цитоплазму, поэтому утрачивают способность к делению.

Движение сверху вниз, т.е. перемещение органических продуктов фотосинтеза от листьев к корням, осуществляет *флоэма* (греч. *floios* — кора, лыко), или *луб*. Это удлинённые ситовидные трубки со скошенными концами.

Ксилема и флоэма соседствуют друг с другом или разделены камбием. Проводящие ткани в сочетании с механической тканью формируют проводящие пучки, которые по аналогии с животными можно рассматривать как «артерии и вены» растений, соединяющие все органы живого организма.

Проводящие пучки осевой части стебля и корня, ограниченные первичной корой (эпидермой), образуют *стелу* (греч. *stela* — столб). Различные комбинации в расположении ксилемы и флоэмы в проводящих пучках позволяют выделить несколько типов стел (рис. 44).

У древних высших растений имеется единый центральный проводящий пучок — *протостела* (греч. *protos* — первый). В осевой части пучка находится цилиндр ксилемы, которую окружает кольцо флоэмы. Протостелический тип стелы характерен для проптеридофитов, некоторых папоротников и для корней всех высших растений.

От протостелы возникли актиностела и сифоностела — эктофлойная и амфифлойная. У *актиностелы* (греч. *aktis, aktinos* — луч, плюс стела) ксилема характеризуется звездчатой формой в поперечном сечении. Такой тип стелы известен у некоторых плауновидных. *Сифоностела* в отличие от протостелы имеет в осевой части стебля основную ткань с рыхлым расположением клеток. Так устроена стела лепидодендроновых и некоторых папоротников. Из-за рыхлой структуры основная ткань может подвергаться быстрому разрушению, и центральная часть стебля иногда становится полой (например, некоторые злаки). У *эктофлойной* сифоностелы (греч. *ektos* — вне, снаружи + флоэма) кольцо ксилемы окружено кольцом флоэмы снаружи, у *амфифлойной* сифоностелы (греч. *amphi* — двойной, с обеих сторон) кольцо ксилемы окружено двумя кольцами флоэмы: наружным и внутренним.

В результате преобразования единого осевого цилиндра сифоностелы возникло несколько типов стел с изолированными проводящими пучками (диктиостела, эвстела, артростела, атактостела).

Диктиостела — результат распада амфифлойной сифоностелы. В каждом отдельном пучке (*меристелы*) повторяется исходный тип протостелы.

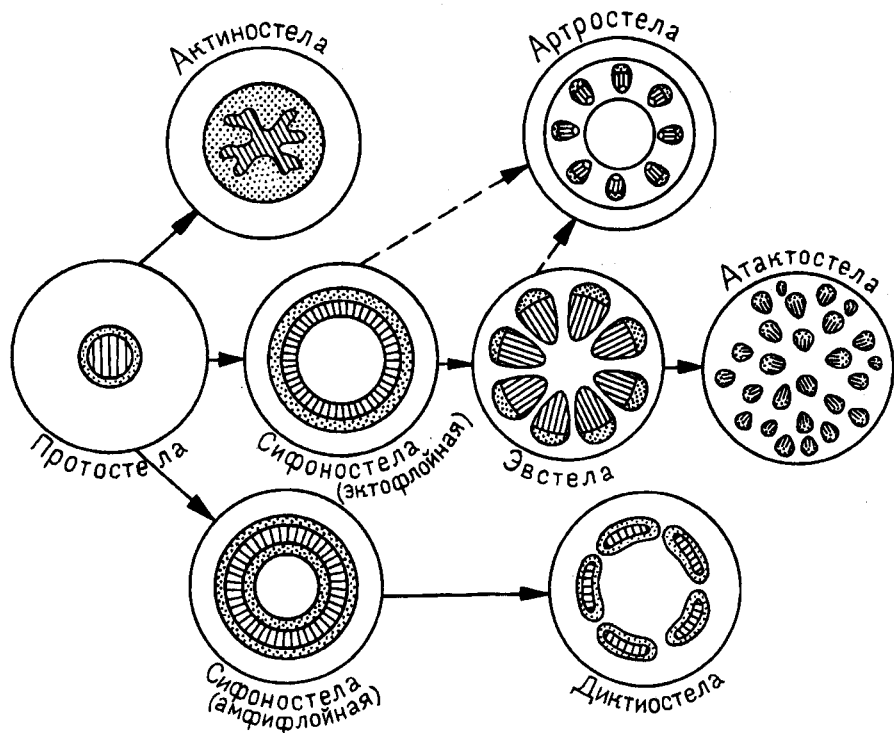


Рис. 44. Основные типы стел (Тахтаджян, 1954, с упрощением).

Ксилема показана линейной штриховкой; флоэма — точками

лы: флоэма окружает ксилему. В результате формируется закрытый проводящий пучок, лишенный возможности роста в толщину. Диктиостела встречается преимущественно у папоротников.

Процесс расчленения эктофлойной сифоностелы на отдельные пучки привел к возникновению *эвстелы* (греч. *eu* — хорошо, настоящий + *стела*). Однако в отличие от диктиостелы проводящие пучки *эвстелы*, разделенные радиальными лучами основной ткани, являются открытыми; камбий между ксилемой и флоэмой обеспечивает вторичный рост стебля в толщину. *Эвстела* встречается у некоторых птеридофитов (папоротниковидных), у большинства голосеменных и у двудольных покрытосеменных растений.

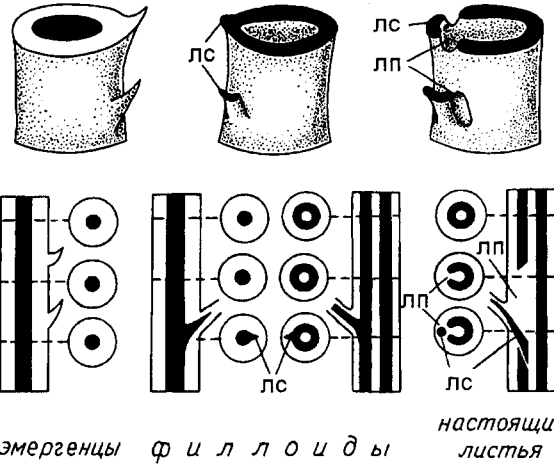
От эктофлойной сифоностелы, а возможно, от *эвстелы* возникла характерная для класса хвощовых *артростела* (греч. *arthron* — сустав + *стела*), представляющая собой изолированные проводящие пучки. Вокруг пучков *артростелы* находится внутренняя кора.

Рассеянные изолированные проводящие пучки закрытого типа характерны для *атактостелы* (греч. *ataktos* — беспорядочный + *стела*), которая, видимо, является производной *эвстелы*. *Атактостела* присуща однодольным покрытосеменным растениям. Многие однодольные имеют полую сердцевину; в этом случае проводящие пучки располагаются только по периферии.

Листья высших растений в широком (бытовом) понимании — чаще всего это плоские боковые выросты, идущие от стебля, но происхождение и анатомическое строение листьев и листоподобных образований различно (рис. 45). Выделяют четыре группы: эмергенцы, филлидные, филлоидные

Рис. 45. Схема строения листьев и листоподобных образований.

Верхний ряд — объемные реконструкции; нижний ряд — продольные и поперечные сечения. Обозначения: лп — листовая прорыв; лс — листовая след; проводящая система зачерчена



(греч. *phyllon* — лист, пластинка) и настоящие листья. У проттеридофитов эпидермис стебля имеет шиповидные выросты без проводящих пучков; их называют *эмергенцы* (лат. *emergens* — выбивающийся). Листовидные выросты мхов назвали *филлоидными листьями*, или *филлидами*.

Филлоидные листья, или *филлоиды*, являются выростами только поверхностных тканей. В такие листья заходит проводящий пучок, имеется *листовой след*, но отсутствует листовая прорыв. Филлоиды характерны для класса плауновидных.

У *настоящих листьев* проводящие пучки отходят от осей стелы, прорывая ее в виде щелевидно оконтоуренного пространства (*листовой прорыв*), и проходят в лист, оставляя листовая след. Настоящие листья имеются у класса хвощовых (членистостебельных), папоротников, голосеменных, покрытосеменных и, возможно, у некоторых плауновидных.

Чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений при явном преобладании одного из них является одной из основных особенностей высших растений. Гаметофит обладает одинарным (гаплоидным), а спорофит — двойным (диплоидным) набором хромосом.

Наглядная иллюстрация — жизненный цикл папоротника (рис. 46). Обычное, знакомое всем растение, с крупными сложно рассеченными листьями, представляет собой бесполое поколение — *спорофит*. На нижней стороне листьев нередко можно наблюдать группы *спорангиев* (органы бесполого размножения). Спорангии иногда группируются в *сорусы* или срастаются вместе, давая *синангии*. Спорангии могут быть защищены особым покровом (*индузий*).

В спорангиях созревают споры. Каждая *спора* представляет собой специализированную клетку с гаплоидным набором хромосом. Гаплоидные споры дают начало новому половому поколению — гаметофиту, производящему половые продукты.

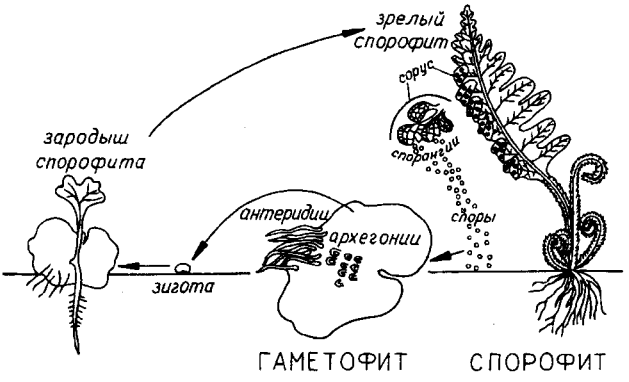


Рис. 46. Чередование поколений у современного папоротника

Споры в большинстве случаев покрыты плотной защитной оболочкой, которая нередко несет разнообразную скульптуру. Форма спор различна, их размеры изменяются от 3—5 до 25—50 мкм. Споры высших растений в отличие от низших не имеют жгутиков. После созревания и до попадания в почву они могут быть перенесены ветром или водой иногда на значительные расстояния. Высшие растения продуцируют как однотипные споры, так и разнотипные — *макро-* и *микроспоры*, в соответствии с чем выделяются *равноспоровые (изоспоровые)* и *разноспоровые (гетероспоровые)* растения. Споры развиваются в спорангиях: микроспоры — в *микроспорангиях*, а макроспоры — в *макроспорангиях*. Спорангии группируются различным образом. У папоротников это сорусы или синангии, нередко находящиеся на неизменных листьях. У многих других высших растений микроспорангии располагаются на *микроспорофиллах*, а макроспорангии — на *макроспорофиллах*. У семенных растений (голосеменных и покрытосеменных) микро- и макроспорофиллы — это шишки, колоски, сложные соцветия; они резко отличаются от листьев.

Гаметофит обычного папоротника представляет собой маленькую, иногда микроскопическую, листовидную пластинку сердцевидной формы (*заросток*) размером от долей миллиметра до 3 см. Заросток представляет собой уплощенный таллом. На нижней стороне заростка формируются *архегонии* — женские половые органы, в которых развиваются яйцеклетки, и *антеридии* — мужские половые органы, в которых созревают сперматозоиды. Такой заросток является обоеполым, но встречаются и разнополые заростки.

Оплодотворенная яйцеклетка преобразуется в диплоидную *зиготу* (греч. *zygote* — соединенная в пару), давая начало будущему диплоидному спорофиту. Так как зигота развивается в многоклеточный зародыш, то высшие растения можно называть зародышевыми. Эволюция растений сопровождалась усложнением процесса полового размножения. Микроспоры со временем преобразовались в *пыльцу*, а мегаспорангии с мегаспорами — в *семязачатки (семяпочки)*. После оплодотворения семяпочки пыльцой возникает *семя*.

Три основных компонента: углерод (С), кислород (О) и водород (Н) — необходимы для жизнедеятельности растений. Первые два поступают из воздуха, а третий за счет окислительного фотосинтеза из воды. Дополнительно вместе с водой растения получают К, Са, Na, Si, Mg, Fe, Р и в микроколичествах Mn, Sr, Cu, Li, I, Br, N, Zn, Mb.

Принципы систематики высших растений. В предыдущих изданиях учебника излагалась система высших растений, в основном соответствующая принятой в «*Основах палеонтологии*» (1963. Т. 14, 15). В дальнейшем С.В.Мейен (1987) всесторонне пересмотрел как имевшиеся данные, так и новые палеоботанические материалы. Особое внимание он уделил детальному изучению органов размножения и существенно ревизовал систему высших наземных растений. В 1987 г. одновременно вышли в свет два издания: русское («*Основы палеоботаники*») и английское («*Fundamentals of Palaeobotany*»). Для многих высших таксонов (отделов, классов, порядков) были пересмотрены объем и состав, предложены новые либо видоизмененные названия. Выделение отделов, классов и порядков основано на строении листьев, стеблей и органов размножения, для которых используют термин *фруктификация*. К.Линней писал, что «плодоношение (*fructificacio*) — временная часть растения, предназначенная для зарождения, завершающая старое, начинающая новое» (Линней, 1989. С. 55). В 1751 г. он распространял этот термин

только на женские органы размножения. Сейчас понятие «фруктификация» расширено и включает как женские, так и мужские органы размножения.

Способ размножения положен в основу разделения подцарства Высшие растения на два надотдела: Споровые (*Sporophyta*) и Семенные (*Spermatophyta*).

Надотдел Споровые растения. *Superdivisio Sporophyta*

Надотдел Sporophyta
Отдел Bryophyta
Отдел Propteridophyta
Отдел Pteridophyta

Споровые растения характеризуются следующими признаками:

- Размножение осуществляется с помощью спор.
- Гаметофит — свободноживущее растение.

• Ксилема состоит из трахеид — удлиненных клеток с толстой оболочкой, несущей разнообразную скульптуру и поры.

В состав споровых растений входят три отдела: *Bryophyta* (моховидные), *Propteridophyta* (проптеридофиты) и *Pteridophyta* (птеридофиты), включающие несколько классов. Три класса — плауновидные, хвощовые и папоротники — являются основными в отделе птеридофитов. Иногда названные классы рассматриваются в ранге отделов, и тогда общее число отделов достигает пяти. У моховидных спорофит не существует как самостоятельное растение, у всех остальных он не только самостоятелен, но и преобладает над гаметофитом.

Достоверные споровые растения появились в середине силура. Они существуют и поныне, хотя в современной флоре резко уступают по разнообразию и численности семенным растениям. Эволюция споровых связана с выходом растений на сушу и формированием ствола, листьев и корня. Силур — современность.

Отдел Моховидные. *Divisio Bryophyta*

Общая характеристика. Моховидные, или мхи (греч. *bryon* — мох; *phyton* — растение), сочетают признаки низших и высших растений, и в этом проявляется их специфичность. Насчитывается 25—32 тыс. видов, свыше 1000 родов, принадлежащих трем классам. Наиболее известны отряды листостебельных (700 родов) и печеночных (300 родов) мхов. Это преимущественно наземные, реже пресноводные, многолетние формы небольшой высоты — от 1 мм до 20 см, редко 20—60 см и более. Печеночные мхи, сходные с низшими растениями, представлены *слоевищами* с неразветвленными одноклеточными *ризоидами*. Печеночные мхи, сходные с высшими растениями, имеют облиственный стебель и разветвленные многоклеточные ризоиды. Ризоиды представляют собой выросты эпидермы в виде корнеподобных образований, которые выполняют функцию поглощения воды с минеральными компонентами из субстрата и закрепления на нем. Ризоиды мхов не гомологичны корням высших растений.

Слоевища представлены пластинами, лентами или розетками. Листья листостебельных мхов имеют разнообразные анатомическое строение и распо-

Отдел Bryophyta

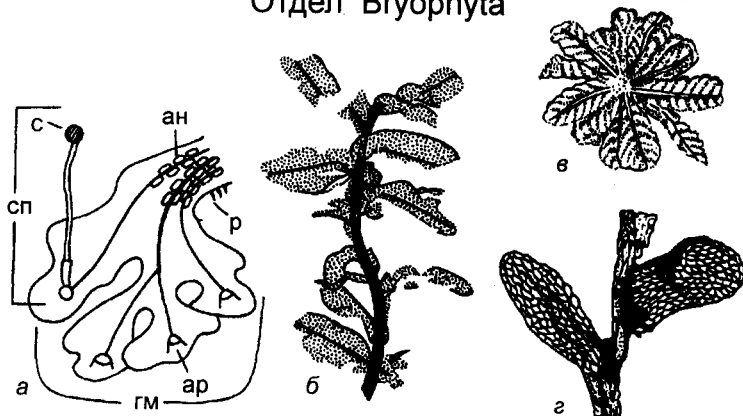


Рис. 47. Отдел Bryophyta (PR—PZ₁?, D—Q).

а — схема строения слоевищного (печеночного) мха; *б—г* — ископаемые листостебельные мхи европейской части России: *б* — *Protosphagnum* (P), *в* — *Vortcutannularia* (P), *г* — *Cheirorhiza* (J₃), клеточное строение (*б—г* — Мейен, 1987). Обозначения: ан — антеридий; ар — архегоний; гм — гаметофит; р — ризоиды; с — коробочка-спорогон; сп — спорофит

ложение (рис. 47). Листья развиты только у гаметофитов мхов. В отличие от листьев спорофитов высших растений они имеют иное анатомическое строение, поэтому их принято называть филлидами, или листовидными лопастями. Для мхов характерно примитивное строение проводящей системы, сходное с таковым у низших растений, без трахеид и сосудов (иногда они развиваются у некоторых листостебельных мхов).

Слоевища и облиственные стебли с ризоидами являются основной жизненной формой мхов, относящейся к половому поколению — гаметофиту. Гаметофит продуцирует архегонии с яйцеклетками и антеридии с подвижными (имеют два жгутика) сперматозоидами. После оплодотворения яйцеклетки возникает зигота. Зиготы не покидают гаметофит, а образуют на нем спорофиты в виде тонкого «стебелечка-ножки», оканчивающейся коробочкой (*спорогон*) разнообразной формы: от щетинковидной до округлой и эллиптической. В коробочках находятся споры и специфические удлинённые клетки со спиральными утолщениями (*элатеры*), встречающиеся только у мхов. Споры мхов разнообразны по строению, величине (6—200 мкм) и скульптуре. После попадания спор на субстрат из них возникает «росток» с многочисленными почками. Из почек произрастают новые гаметофиты. У некоторых современных форм спорофиты не обнаружены. Таким образом, гаметофит и спорофит — единое растение, а не два, и в этом варианте спорофит как бы паразитирует на гаметофите.

Мхи представляют одну из самых специфических групп современной флоры. Они развиваются независимо от низших и высших растений, но имеют с ними ряд общих черт. Видимо, целесообразно выделять моховидные в более высокую категорию, чем отдел. Некоторые данные указывают на то, что мхи были широко распространены уже в протерозое и раннем палеозое. Возможно, именно они были первыми наземными растениями влажоемких пространств. Мхи скорее всего произошли от зеленых водорослей. Распро-

странена и другая точка зрения, согласно которой мхи являются потомками проптеридофитов или имеют с ними общего предка.

Геологическая история. Впервые ископаемые мхи были описаны А. Броньяром (1828) из третичных отложений Франции. Позднее разнообразные мхи были обнаружены в янтаре палеогена Прибалтики, а затем и в различных породах палеозоя. Наиболее древние достоверные печеночные мхи известны из девона, листостебельные — из карбона; безусловно достоверные остатки листостебельных мхов широко распространены в перми Ангариды. В настоящее время мхи, особенно листостебельные (сфагнум — *Sphagnum* и др.), образуют огромные, почти сплошные покровы на болотах в умеренном поясе Северного полушария (Евразия, Сев. Америка). Они являются основными растениями, создающими современные торфяные залежи. Протерозой — ранний палеозой?, девон — современность.

Отдел Проптеридофиты. *Divisio Propteridophyta*

Общая характеристика. К отделу *Propteridophyta* относятся первые наиболее примитивные высшие наземные растения травянистого облика высотой 20—70 см, редко до 3 м (рис. 48). Побег разнообразно, преимущественно дихотомически ветвился. Для проптеридофитов характерна протостела, т.е. флоэма кольцом окружает ксилему, образуя единый центральный цилиндр. В нижней части побега иногда возникала сифоностела. Ксилема состояла из трахеид с кольчатыми или спиральными утолщениями. Настоящие листья и корни отсутствовали. Роль корней выполняла разветвленная подземная часть побега с тонкими отростками — *ризоидами*. Функцию фотосинтеза осуществлял побег, на котором могли развиваться только эмергенцы — шиповидные выросты эпидермиса (рис. 49).

Размножение происходило при помощи спор, имевших равную величину. Споры округлые, с трехлучевой щелью. Они, как и у других высших растений, находились в спорангиях и группировались в тетрады (по четыре). Спорангии занимали терминальное положение, располагаясь на концах побегов или сбоку на ответвлениях, иногда образуя определенные группировки — *фертильные зоны*. Реже спорангии были рассредоточены вдоль побега.

Спорофит и гаметофит скорее всего существовали в виде самостоятельных растений, однако было ли так на самом деле, мы не знаем. Не исключено, что жизненный цикл мог быть таким же, как у мхов, т.е. спорофит рос на гаметофите и они представляли собой единое растение. Если это действительно было так, то чередование поколений, при котором спорофит и гаметофит существуют у современных плаунов, хвощей и папоротников в виде двух самостоятельных растений, представляет собой вторичное явление.

Фрагментарные остатки проптеридофитов представлены отпечатками побегов, значительно реже сохраняются органы спороношения и участки стебля с элементами стелы. Изредка скопления кутинизированных побегов образуют горючие сланцы и прослойки углей (девонские отложения Кузбасса).

Названные растения длительное время называли *псилофитами*. Когда установили, что под родовым названием *Psilophyton* описаны растения, эволю-

Отдел Propteridophyta

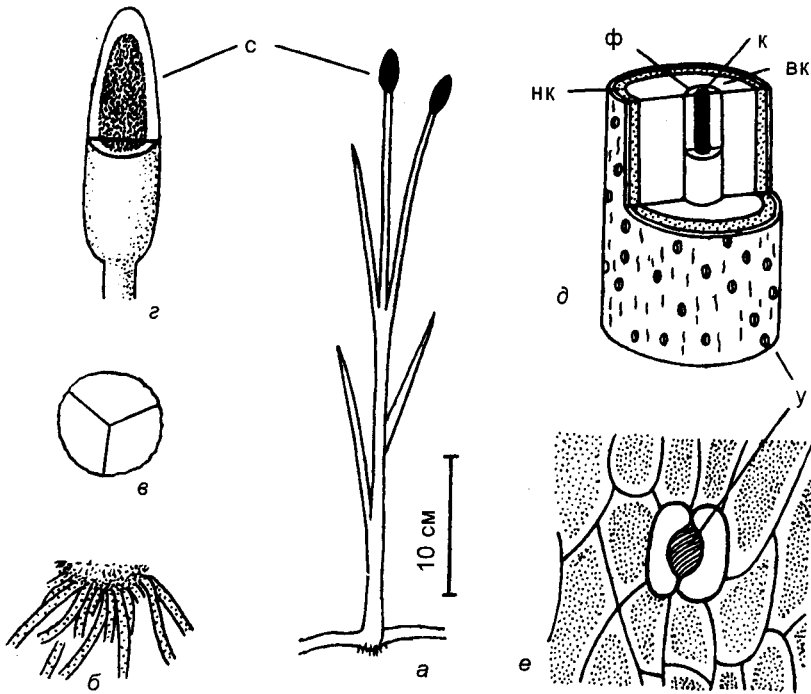


Рис. 48. Морфология отдела Propteridophyta (S—D).

a—d — *Rhynia major* Kingst. et Lang (D₁): *a* — внешний вид спорофита, *б* — ризоиды, *в* — спора, *г* — спорангий (*с*), *д* — схема строения стебля, ксилема зачернена; *e* — внешняя поверхность стебля (Криштофович, 1957; Мейен, 1987). Обозначения: вк — внутренняя кора; к — ксилема; нк — наружная кора; у — устьице; ф — флоэма

ционно приближающиеся к отделу птеридофитов, было предложено название *риниофиты*. Оно тоже оказалось не совсем удачным, так как объем и систематическое положение рода *Rhynia* не являются точно определенными. Поэтому принято название Propteridophyta (допапоротники); оно отражает примитивность этих растений: отсутствуют корни и настоящие листья; есть только эмергенцы, не имеющие проводящих пучков, органы спороношения располагаются на концах побегов.

Геологическая история. Происхождение и эволюция проптеридофитов недостаточно ясны. Они скорее всего произошли от зеленых водорослей (см. с. 105). Не исключено, что проптеридофиты и моховидные имели общего предка. Однако последние оказались специфической обособленной тупиковой ветвью; проптеридофиты дали начало птеридофитам, хотя далеко не всегда возможно проследить конкретные филогенетические связи между ними.

Проптеридофиты возникли в первой половине силура и вымерли в конце девона, их расцвет пришелся на ранний и средний девон, т.е. по сравнению с другими отделами водных и наземных растений они были очень недолговечны. Проптеридофиты росли в прибрежных участках водоемов, частично располагаясь в воде. По своей значимости появление проптеридо-

Отдел Propteridophyta

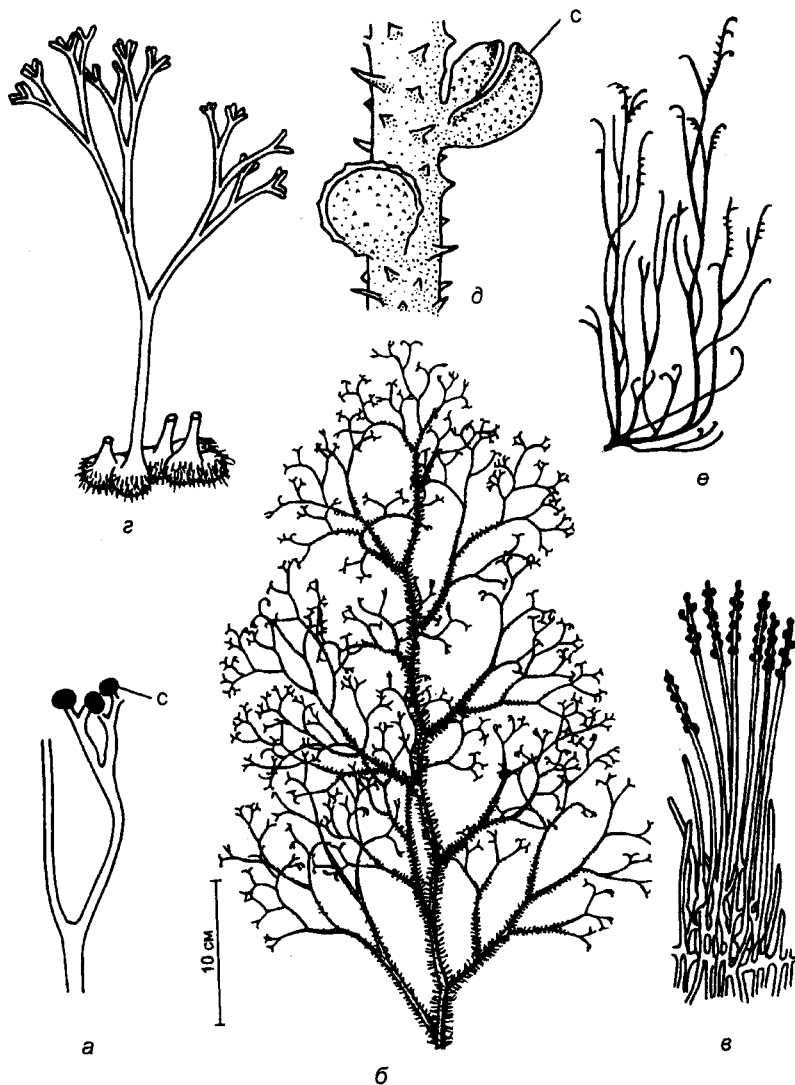


Рис. 49. Отдел Propteridophyta (S—D). Реконструкция.

a — *Cooksonia* (S—D₁); *б* — *Psilophyton* (D_{1,2}); *в* — *Zosterophyllum* (D₁); *г* — *Horneophyton* (D₁); *д*, *е* — *Sawdonia* (D), фрагмент и общий вид (*а*, *в*—*е* — Мейен, 1987; *б* — Scheitzer, 1984, Каменная книга, 1997). Обозначения: *с* — спорангии

фитов — это один из важнейших эволюционных этапов в жизни растений, хотя до полного освоения суши было еще далеко. Удивительное однообразие и бедность наземной растительности характеризуют силурийско-девонский этап развития высших растений.

Отдел Птеридофиты. Divisio Pteridophyta

Отдел Pteridophyta
Класс Lycopodiopsida
Класс Equisetopsida
Класс Filicopsida

В жизненном цикле птеридофитов преобладает спорофит, гаметофит обособлен, но имеет сугубо подчиненное значение. Присутствуют стебель, эмергенцы и корни или корнеподобные образования, листья или филлоиды. К этому отделу относится несколько классов. Ниже будут рассмотрены классы: Lycopodiopsida, Equisetopsida и Filicopsida. Силур?, девон — современность.

Класс Плауновидные. Classis Lycopodiopsida

Класс Lycopodiopsida
Порядок Drepanophycales
Порядок Protolpidodendrales
Порядок Lepidodendrales

Общая характеристика. Плауновидные (*Lycopodium* — родовое название плауна) — наземные растения, имеющие стебель, филлоидные листья и корнеподобные образования, или ризофоры. Некогда процветавшая группа представлена в современной флоре только травянистыми формами, к которым относится род *Lycopodium* — собственно плаун. Чередование поколений подобно таковому у папоротников (см. рис. 46, 50). Споры плауна попадают в почву, прорастают на 3—8-й год и дают начало гаметофиту. Очень маленький гаметофит современного плауна (2—3 мм) представляет собой самостоятельное подземное растение, которое получает питание от симбиотических грибков. Гаметофит существует до 12 лет, а затем отмирает. В его верхней части возникают архегонии и антеридии с половыми продуктами, и начинает расти зародыш спорофита.

Плауновидные произошли в позднем силуре (?) от проптеридофитов. Самые древние, как и современные, формы были небольшими травянистыми растениями. Крупные древовидные растения появляются в позднем палеозое (рис. 51). Возникновение

деревьев стало возможным благодаря появлению камбия, что определило вторичный рост растений. У древесных форм, как правило, резко преобладает кора, составляющая до 80—90% ствола (порядок *Lepidodendrales*). Кора многослойная, её периферическая часть называется *перидерма* (см. далее рис. 55).

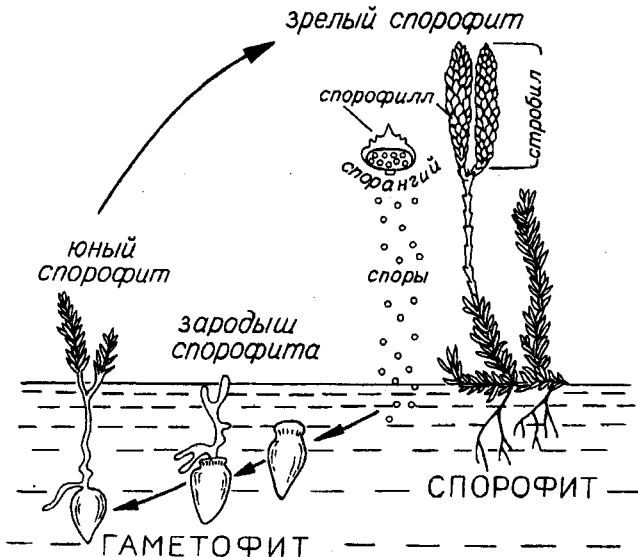


Рис. 50. Чередование поколений у современного плауна

Рис. 51. Порядок *Lepidodendrales*
($D_3?$, C—T).

Реконструкции древесных форм: а, в — *Sigillaria elegans* Brongn.; б — *Ulogendron majus* Lindley et Hutton. Стволы заканчиваются пучками удлиненных узких листьев. Ниже расположены стробилы (*Палеоботанический атлас*, 1961)

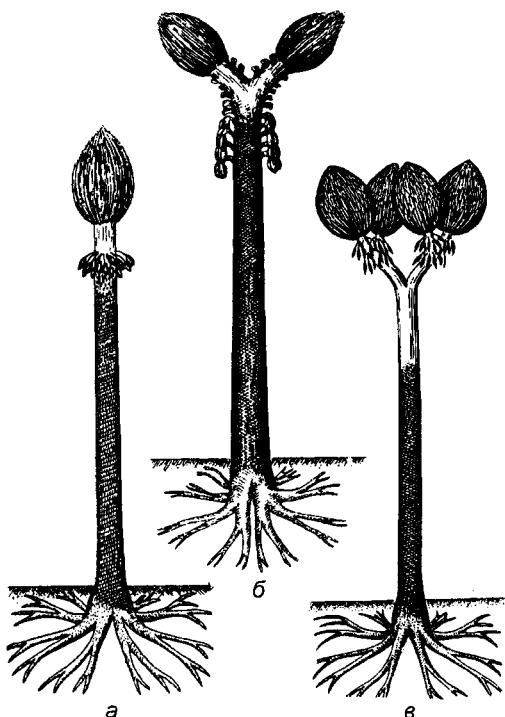
Нижняя часть ствола обычно многократно дихотомически ветвилась, образуя *ризофор*, или *стигмариум*. Ризофор (греч. *rhiza* — корень; *phoros* — несущий) по положению и функциям соответствует корням, хотя, возможно, он мог быть погружен в субстрат не полностью. От ризофора отходили *аппендиксы*, и в местах их отпадания оставался небольшой округлый отпечаток — «*глазок*», или *стигма*, с выходом в центре. Анатомическое строение ризофора и аппендиксов отличается от такового у настоящих корней и корневых волосков.

Примитивность плауновидных проявляется в строении листоподобных образований — филлоидов. У наиболее простых форм имелись эмергенцы. У большинства были развиты узкие, удлиненные филлоиды, имевшие лиственный след, но без лиственных проулов. По морфологии они иногда с трудом отличаются от подобных образований хвойных (сходство конвергентное). Проводящая система построена по варианту актиностелы либо сифоностелы. Споры образуются в спорангиях, которые располагаются на верхней стороне или в пазухах видоизмененных филлоидов — спорофиллов. Последние нередко группируются в *стробилы* (греч. *strobilos* — сосновая или еловая шишка). В одном стробиле могли находиться и макро- и микроспорангии с макро- и микроспорами (рис. 52).

Принципы классификации и систематика. Разделение плауновидных на порядки основано прежде всего на двух признаках: 1) равно- или разноспоровости; 2) наличии или отсутствии *лигулы* (лат. *ligula* — язычок) — особого образования при основании филлоида или в его пазухе (см. далее, рис. 54). Лигула характерна для разноспоровых и крайне редка у равноспоровых. Функция лигулы недостаточно ясна. Ниже рассмотрены только три порядка: *Drepanophycales* ($S_2?$, D), *Protolopodendrales* (D_{1-2}) и *Lepidodendrales* ($D_3?$, C—T).

Порядок *Drepanophycales* — наиболее древние плауновидные. Видимо, они возникли от проптеридофитов в позднем силуре. Это небольшие кустарниковые растения, не превышающие в высоту 1 м (рис. 53). Стела устроена просто: звездчатая актиностела, в нижней части ствола иногда образуется сифоностела. Дихотомически ветвящийся стебель с мелкими игольчатыми филлоидами или эмергенцами, которые располагались по спирали. Лигула отсутствовала. У рода *Asteroxylon* проводящий пучок доходил только до ос-

Порядок *Lepidodendrales*



Порядок *Lepidodendrales*

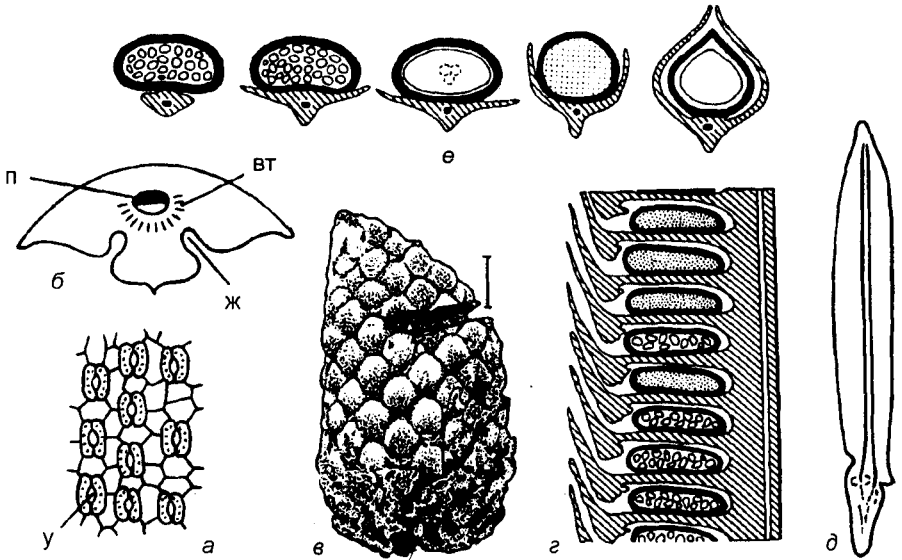


Рис. 52. Порядок *Lepidodendrales* ($D_3?$, С—Т).

a, б — *Lepidodendron* (С—Р): *a* — устьица в желобках филлоида, *б* — поперечное сечение филлоида; *в* — *Flemingites*, стробил; *г* — расположение микро- и мегаспорангиев *Flemingites*; *д* — *Lepidostrobophyllum* (C_2), спорофилл; *е* — разная степень разрастания спорофиллов у *Flemingites*, *Lepidostrobopsis*, *Lepidocarpopsis*, *Lepidocarpon*, отражающая процесс перехода к интегументоподобному органу (Мейен, 1987). Обозначения: вт — воздухоносная ткань; ж — желобок с устьицами; п — проводящий пучок; у — устьице

нования эмергенца, у рода *Drepanophycus* заходил в филлоидный лист. Округлые или удлинённые спорангии находились на верхней поверхности спорофиллов либо были углублены в их пазухах, а иногда прикреплялись к стеблю. Споры равных размеров. Подземная стелющаяся часть стебля ориентирована горизонтально.

В настоящее время начинают оспаривать силурийские находки дрепанофиковых. Как сказано выше, дрепанофиковые, видимо, появились в позднем силуре и достоверно известны из отложений девона. Иногда с ними сближают кембрийский род *Aldanophyton*. Его находки происходят из битуминозных известняков, образование которых могло происходить в море вдали от берега, и поэтому весьма мало вероятно, что *Aldanophyton* мог принадлежать к высшим растениям.

Порядок *Protolepidodendrales* (греч. *protos* — первый + *Lepidodendrales* — название одного из порядков плауновидных) включает небольшую группу ранне-среднедевонских травянистых растений высотой до 20—30 см (рис. 53, ж). От подземного горизонтального корневища отходили вертикальные дихотомически ветвящиеся побеги. Вильчатые или пятилопастные филлоиды имели преимущественно спиральное расположение. При их отпадении оставались возвышения — зачаточные листовые подушки, у большинства была лигула. Спорангии располагались на верхней поверхности спорофиллов. Они занимали на побеге конечное положение и могли группироваться вместе. Споры равных размеров.

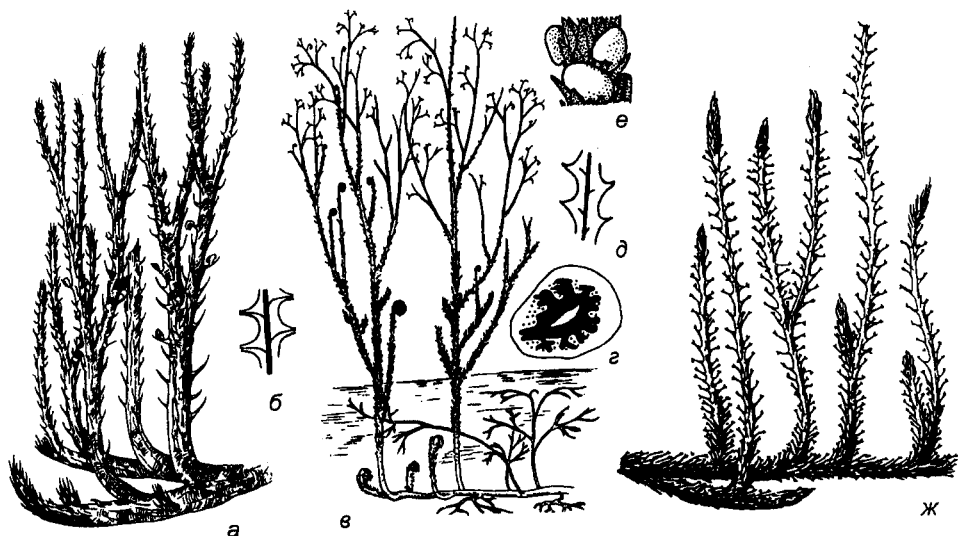


Рис. 53. Порядки Drepanophycales ($S_2?, D$) и Protolipidodendroidales (D_{1-2}).

a, б — *Drepanophycus* (D): *a* — реконструкция, *б* — продольный разрез стебля с филлоидами; *в* — *Asteroxylon* (D_2): *в* — реконструкция, *г* — поперечный разрез стебля, *д* — продольный разрез стебля с выступами — эмергенциями, *е* — реконструкция побега со спорангиями; *ж* — *Protolipidodendron* (D_{1-2}), реконструкция

Порядок *Lepidodendrales* (греч. *lepis, lepidos* — чешуя; *dendron* — дерево) произошел от протолепидодендроновых. Он представлен крупными вымершими древесными растениями, достигавшими в высоту 30 м и в диаметре 2 м. Стволы лепидодендроновых нередко дихотомически ветвились, создавая широкую крону. Филлоиды удлиненные, обычно линейные, расположенные по спирали и иногда имевшие длину до 1 м. По мере роста дерева и опадания филлоидов на коре обнаженного ствола проступали приподнятые участки, получившие название *листовых подушек*.

Рельефная листовая подушка рода *Lepidodendron* имеет форму ромба, вытянутого в высоту (рис. 54). В ее верхней трети от опавших филлоидов (листьев) обособлялся *листовой рубец*. По форме он был почти квадратным либо имел форму ромба, но был вытянут по горизонтали. В листовом рубце выделяются три элемента: средний — *листовой след*, представляющий отпечаток *проводящего пучка*, а боковые — *выходы двух воздухоносных тяжей*. Два подобных тяжа располагались ниже листового рубца за его пределами. Воздухоносные тяжи способствовали газообмену. В верхней части листовой подушки находилась лигула. По мере роста растения листовые подушки разрастались и увеличивались, поэтому в нижней части дерева подушки в 20—30 раз крупнее, чем в верхней его части.

У рода *Sigillaria* (рис. 54, *e*) обычно листовые подушки отсутствовали и листовые рубцы располагались на гладкой или ребристой коре. Однако у некоторых форм имелись изометричные листовые подушки, основную часть которых занимал листовый рубец.

Сохранность коры различна; в связи с этим форма и строение листовых подушек существенно различаются, что схематически показано на рис. 55. Это отражено и в самостоятельных латинских названиях (роды *Bergeria*, *Knorria*, *Helenia*).

Порядок
Lepidodendrales

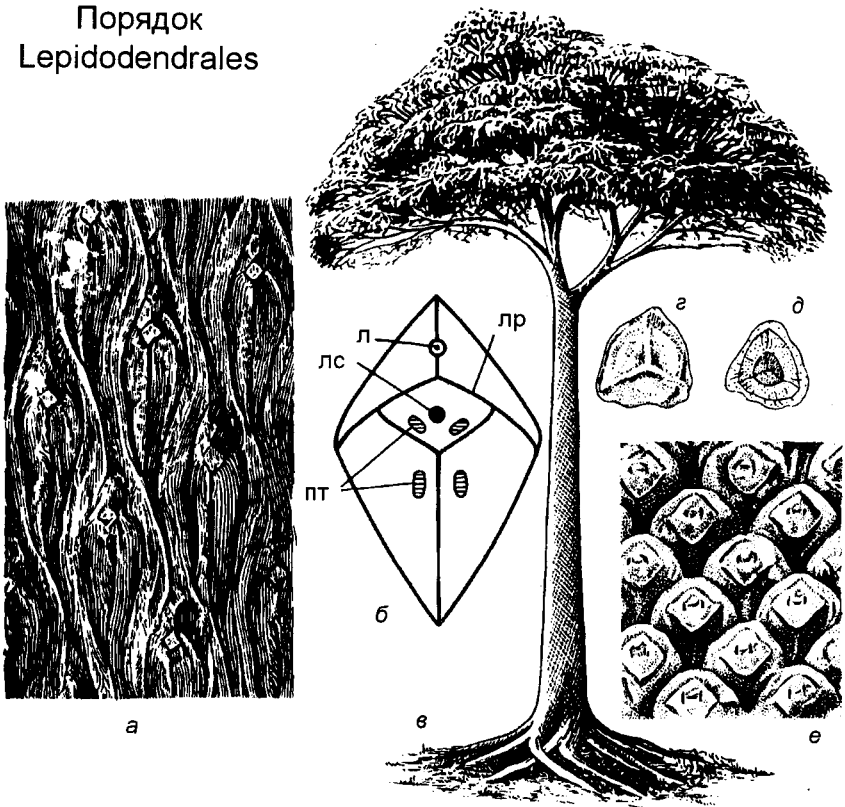


Рис. 54. Порядок Lepidodendrales (D₃?, C—T).

a—в — *Lepidodendron* (C—P): *a* — отпечаток коры с листовыми подушками, *б* — схема строения листовой подушки, *в* — реконструкция дерева; *г, д* — споры ископаемых плауновидных; *е* — *Sigillaria* (C—P), кора с листовыми подушками. Обозначения: л — лигула; лр — листовый рубец; лс — листовый след (рубчик) = выход проводящего пучка; пт — паренхимные тяжи

Ризофор обычно состоит из четырех главных ветвей, которые многократно дихотомически разделялись и неглубоко погружались в землю (рис. 56). Диаметр ризофора и занятая им площадь у высоких древесных растений могла превышать 20 м. У триасового рода *Pleuromeia* подземная часть растения имеет форму расширенного клубня с четырьмя якореподобными отростками.

Лепидодендроновые были разноспоровыми растениями, мегаспоры и микроспоры имели *трехлучевую щель разверзания* (см. рис. 54, *г, д*). Спорофиллы были собраны в стробилы, которые могли содержать как *микро*-, так и *мегаспорангии* (см. рис. 52). У некоторых плевромей спорангии группировались в фертильные зоны, но не были собраны в стробилы.

Ствол лепидодендроновых имел тонкий проводящий пучок (прото- или сифоностела) и толстую кору (см. рис. 55, *б*). Такое соотношение коры и проводящего пучка характерно для стволов *маноксилического тупа* (греч. *manos* — редкий, неплотный; *xylon* — древесина, срубленное дерево). Этот тип ствола можно называть *малодревесинным*. Растения с маноксилическим стволом произрастали в условиях безморозного климата. Присутствие помимо толстой коры хорошо развитых воздухоносных тканей заставляет думать, что такие формы росли в тропических и субтропических условиях. Не исключено, что нижняя часть растений периодически затоплялась.

Порядок Lepidodendrales

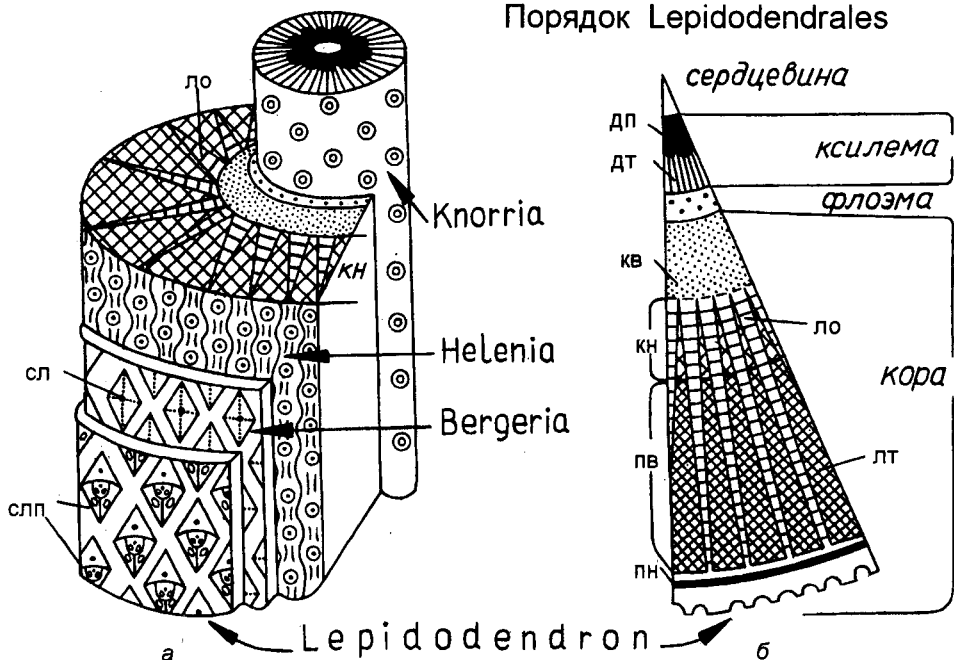


Рис. 55. Порядок Lepidodendrales ($D_3?$, C—T).

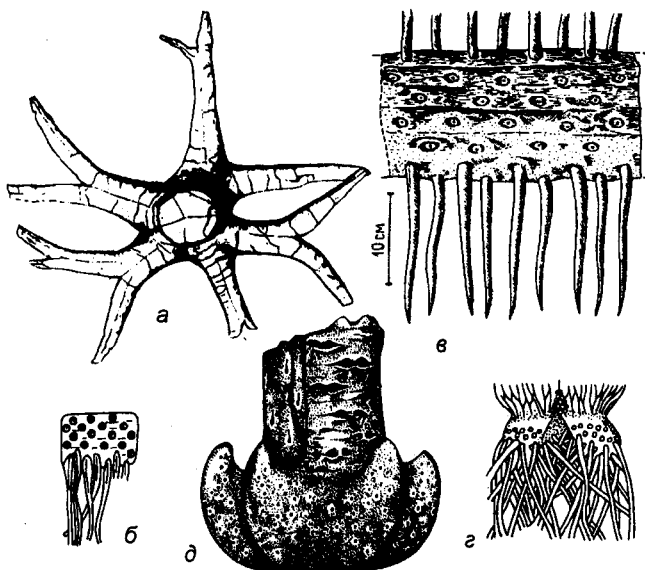
Схема строения коры и стебля: *a* — блок-диаграмма, показывающая различные формы сохранности коры и древесины; *b* — схема расположения тканей на поперечном срезе стебля. *Обозначения:* дп, дт — древесина (ксилема) первичная и вторичная; кв, кн — первичная кора внутренняя и наружная; ло, лт — лучи основной и механической тканей; пв, пн — перидерма внутренняя и наружная; сл — листовые следы; слп — листовые подушки

Находки лепидодендроновых в ископаемом состоянии, как правило, бывают разрозненны (отпечатки коры, листьев, стволы, изредка органы спороношения) и получают самостоятельные латинские родовые названия. Например, *Lepidostrobus* — шишка лепидодендроновых

Порядок Lepidodendrales

Рис. 56. Порядок Lepidodendrales ($D_3?$, C—T): подземные части стебля.

a — *Stigmaria* (C—P): *a* — дихотомически ветвящийся ризофор, *b, в* — фрагменты ризофора с аппендиксами; *г* — *Protostigmaria* (C_1), клубневидный ризофор с аппендиксами; *д* — *Pleuromeia* (T), нижняя часть ствола с клубневидным ризофором, видны рубцы листьев-филлоидов и аппендиксов (*e* — *S.V. Наугольных*; экземпляр из нижнего карбона Кизелевского угольного бассейна, Урал)



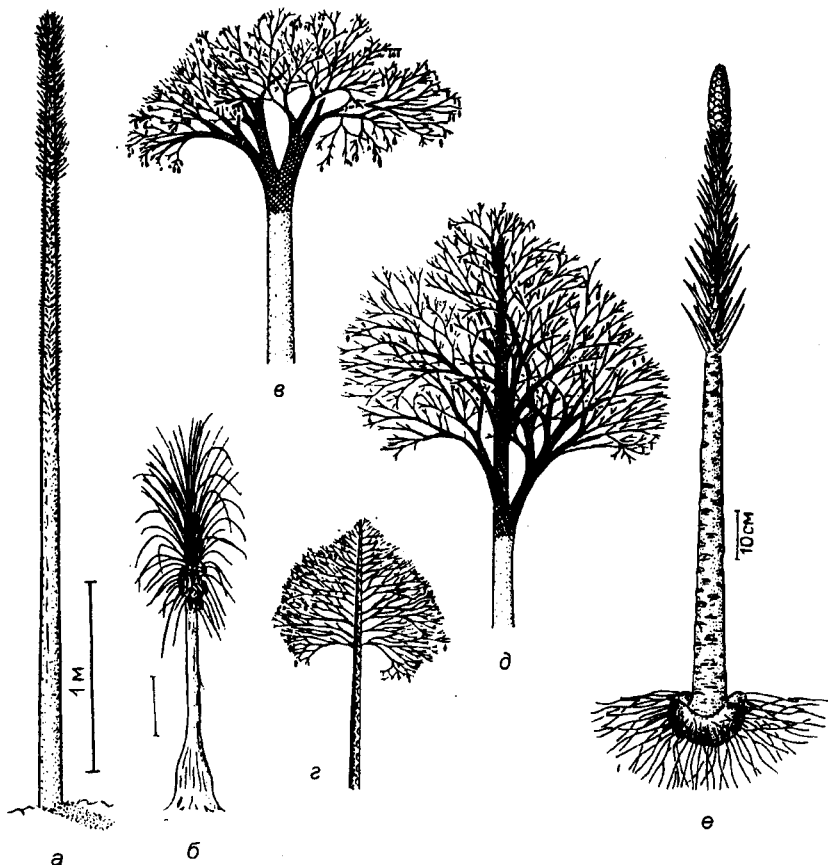


Рис. 57. Реконструкции древесных форм порядка Lepidodendrales ($D_3?$, C—T).

a — *Tomiodendron*; *б* — *Sigillaria*; *в* — *Lepidodendron scleroticum* Pann.; *г* — *L. vasicularia* Binn.; *д* — *L. dicentricum* C.Felix; *е* — *Pleuromeia sternbergii* (Münst.) Corda (Meißen, 1987)

вых, а *Stigmaria* — подземная часть стебля (ризофор). Далеко не всегда представляется возможность доказать, что собранные фрагменты в действительности принадлежали одному растению, и поэтому предлагаемые реконструкции зачастую спорны (см. рис. 51 и 57).

Лепидодендроновые, вероятно, возникли в позднем девоне, их расцвет приурочен к карбону, в триасе они вымерли. Они составляют значительную часть углей карбона и перми.

Класс Хвощовые, или Членистостебельные. Classis Equisetopsida, или Articulata

Класс Equisetopsida
Порядок Bowmaniales
Порядок Calamostachyales
Порядок Equisetales

Общая характеристика. К классу Equisetopsida (*Equisetum* — родовое название хвоща), или Хвощовые, относятся растения, которые в современной флоре представлены травянистыми формами, лианами и де-

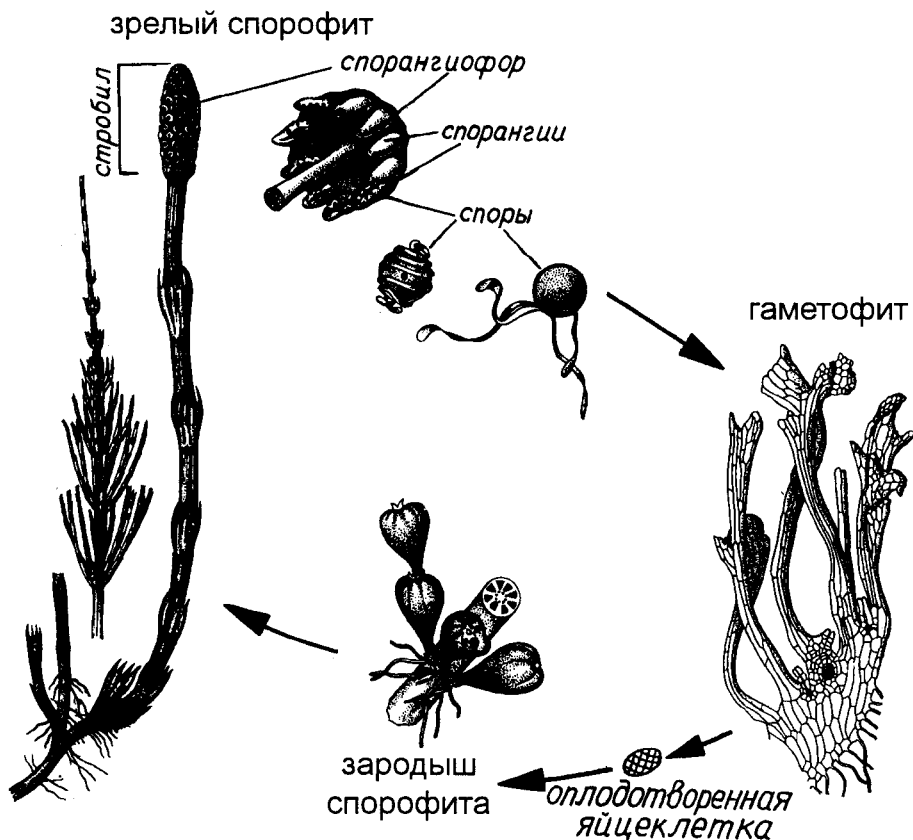


Рис. 58. Чередование поколений у современного хвоща

ревьями. На рис. 58 показано чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений у хвоща. Спорофит имеет членистый стебель, состоящий из междоузлий и узлов. От узлов отходят группы листьев — *мутовки*, а также боковые членистые побеги. Гаметофит существует как маленькое самостоятельное растение (около 2 мм), на котором формируются архегонии и антеридии. Листья — от узких, почти нитевидных до удлиненных ланцетовидных и укороченных клиновидных. Они сформировались в результате срастания конечных веточек — *теломов*; число листьев нередко кратно трем. Стробилы обычно имеют колосковидную форму и занимают на побегах конечное положение. Не только стебель, но и подземное корневище, и стробилы характеризуются членистым строением (лат. *articulata* — соединенный сочленением); последнее подчеркивается мутовчатым расположением *спорангиофоров*.

Стволы древесных и стебли травянистых форм имеют сердцевину. В связи с ее разрушением стебли нередко становятся полыми. Проводящая система (артростела) состоит из множества самостоятельных радиально расположенных пучков, либо стебель построен по типу сифоностелы, актиностелы, реже протостелы (см. рис. 44). Значительная часть ствола образована корой.

В ископаемом состоянии от членистостебельных сохраняются отпечатки стебля, стволы и листьев, слепки внутренней полости стволы, изредка органы спороношения.

Порядок Bowmaniales

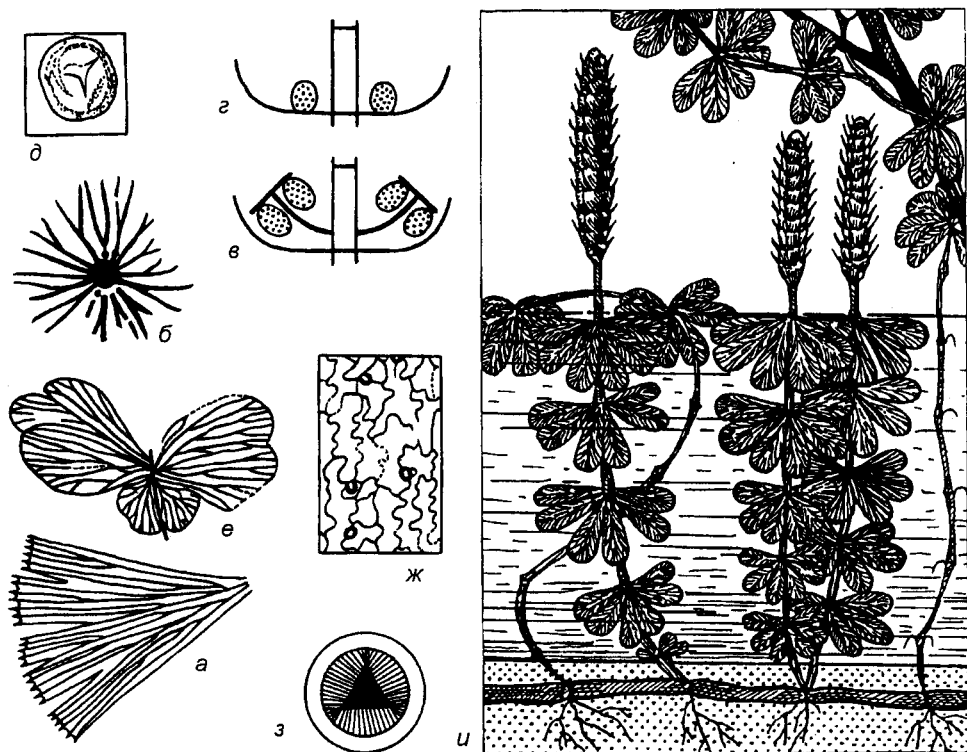


Рис. 59. Порядок Bowmaniales (D_3-T_1).

a-d — *Sphenophyllum* (D_3-P): *a* — листья *S. saxonicum* (C_2), *б* — листья *S. tenerrimum* (C_1), *в*, *г* — схема расположения спорангиев в стробилах у *S. trichotomum* и *S. majus*, *д* — спора, *S. tenerrimum*; *e-z* — *Trizygia* (C_3-T_1): *e* — мутовка листьев, *ж* — эпидерма, *з* — схема строения стебля (протосте́ла); *u* — в отложениях нижней перми в Среднем Приуралье встречены облиственные побеги *S. biarmicum* Zalesky, сохранившиеся в прижизненном положении с корневыми придатками; это растение произрастало в увлажненных экотопах (рис. С.В.Наугольных)

Принципы классификации и систематика. Строение стебля (стволов), листьев и органов спороношения положено в основу разделения членистостебельных на два подкласса и несколько порядков. Ниже охарактеризованы три порядка: Bowmaniales (D_3-T_1), Calamostachyales (D_3-P) и Equisetales ($C-Q$).

Порядок Bowmaniales — бовманитовые, или *Sphenophyllales* (греч. *sphen* — клин; *phyllon* — пластинка, лист) — *клинолистниковые*, включает вымершие травянистые растения (рис. 59). Видимо, это были лианоподобные растения с членистым ветвящимся продольно-ребристым стеблем. Листья клиновидной формы, иногда сильно рассечены, их число в мутовке кратно трем. Фертильные ветви заканчивались колосковидными стробилами. Ранее считалось, что эти растения существовали с позднего девона до перми, сейчас имеются данные о их находках в раннем триасе Катазиатской области (см. рис. 79).

Порядок Calamostachyales (Calamitales) (лат. *calamus* — тростник) — *каламостахиевые (каламитовые)* — включает вымершие древесные растения, до-

Порядок Calamostachyales

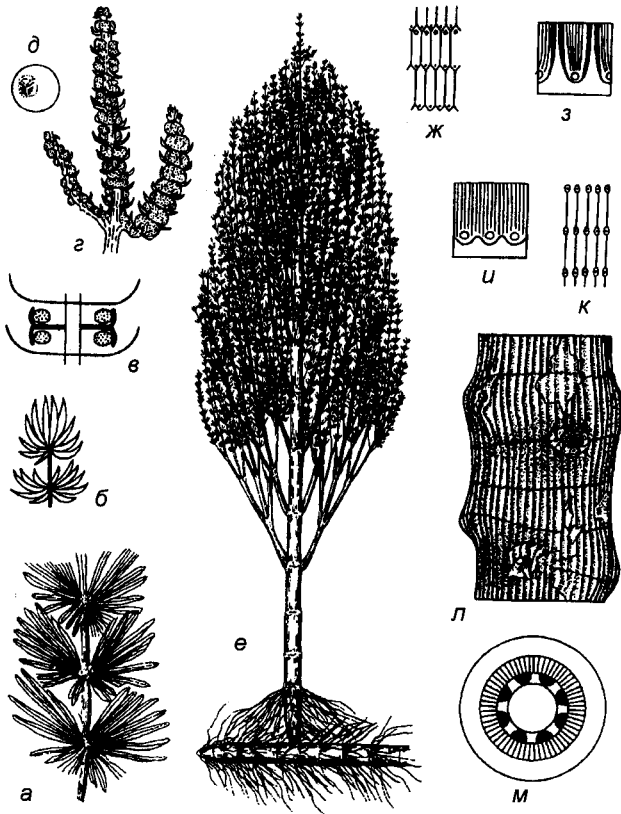


Рис. 60. Порядок Calamostachyales (D_3-P).

a — *Annularia* (C—P); *б* — *Lobatannularia* (P₂); *в*—*д* — *Calamostachys* (C—P): *в* — схема расположения спорангиев в стробиле, *з* — побег со стробилами, *д* — спора; *е*, *ж* — *Calamites* (C—P): *е* — реконструкция древесной формы, *ж* — схема расположения ребер и проводящих пучков на стволе; *з* — схема поперечного сечения стелы *Calamodendron* (C); *и*—*л* — *Archaeocalamites* (D_3-C_1): *и* — схема поперечного сечения стелы, *к* — схема расположения ребер и проводящих пучков на стволе, *л* — внешний вид ствола; *м* — обобщенная схема строения стебля каламитовых (артростела)

стигавшие в высоту 20 м. Внешний облик растений (членистое строение ствола, мутовчатое расположение ветвей и листьев) напоминает огромные хвощи (рис. 60). Ребра в узлах соседних междоузлий либо чередовались, либо были противопоставлены. Узкие ланцетовидные листья собраны в мутовки, их число обычно кратно трем и превышает 20. Наиболее древние каламитовые имели листья в виде много-

Порядок Equisetales

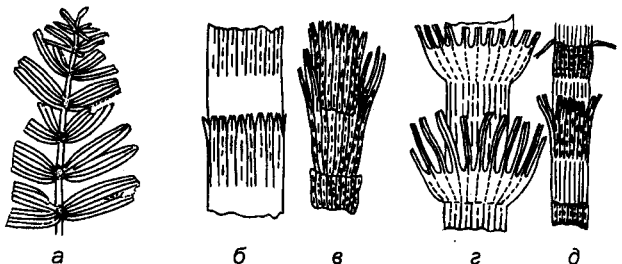


Рис. 61. Порядок Equisetales (C—Q).

a — *Schizoneura* (P—T); *б*—*д* — *Phyllothea* (C—P): *б*, *в* — формы ангарские, *г*, *д* — формы гондванские (С.В.Мейен, 1981)

кратно ветвящихся нитевидных элементов. Спорангии (равно- и разноспоровые) обычно собраны в компактные конечные стробилы, имеющие вид колоска. В ископаемом состоянии наиболее часто встречаются ядра сердцевины с продольной ребристостью, поверхности и отпечатки стволов и листьев. Каламитовые появились в позднем девоне и вымерли в перми.

Порядок Equisetales (лат. *equis* — лошадь; *seta* — щетинка) — *хвощевые* — в современной флоре встречается в виде многолетних травянистых растений, типичным представителем которых является хвощ. Для них характерны мутовки листьев, иногда сросшиеся в основании. Подобные мутовки первоначально получили родовое название *Phyllotheca* (рис. 61). Впоследствии было доказано, что они относятся к различным систематическим категориям и встречаются в различных палеофитогеографических областях. Порядок хвощевые существует с карбона до настоящего времени; ископаемые формы имеют большое значение для стратиграфии перми и триаса.

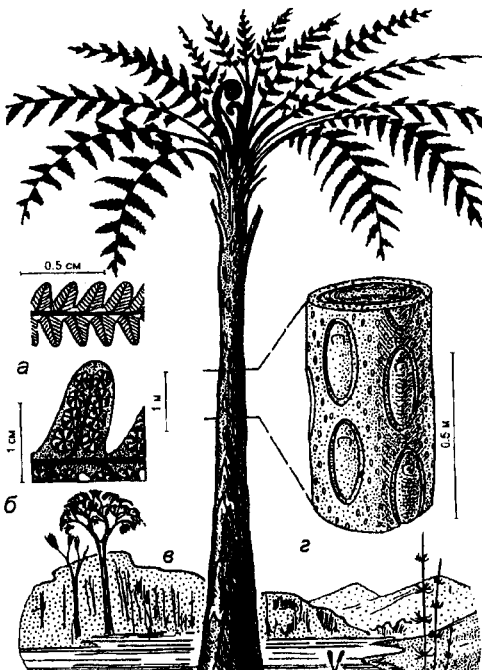
Геологическое значение и породообразующая роль. Среди членистостебельных для расчленения континентальных отложений верхнего палеозоя особенно важны каламитовые и бовманитовые (клинолистниковые). В карбоне и перми они наряду с лепидодендроновыми являлись углеобразователями. Подобно последним, древовидные членистостебельные (каламитовые), видимо, были индикаторами тропиков и субтропиков и росли в непосредственной близости от водоемов. Возможно, нижняя часть растения находилась на затопляемых участках. Травянистые формы (видимо, лианоподобные) были многочисленны в ангарской флоре. Поздний девон — современность.

Класс Папоротники. Classis Filicopsida

Общая характеристика. К классу Filicopsida (лат. *filicis* — папоротник) относятся высшие растения, у которых спорофит, так же как у членистостебельных и плауновидных, резко преобладает над редуцированным гаметофитом. Они, видимо, произошли от проптеридофитов. По внешнему виду папоротники, включая крупные древовидные (рис. 62), лианоподобные и травянистые формы, чрезвычайно разнообразны. Самые крупные формы достигали в высоту 20—30 м, а самые мелкие — не более нескольких миллиметров.

Рис. 62. Древовидный каменноугольный папоротник *Psaronius*.

а — отдельное стерильное перо (*Pecopteris*); *б* — фертильное (спороносное) перо (*Ptychocarpus*); *в* — реконструкция древовидной формы; *г* — ствол (*Caulopteris*) (Mägdefrau, 1956, с изменением; *г* — С.В.Наугольных, 1997)



Класс Filicopsida

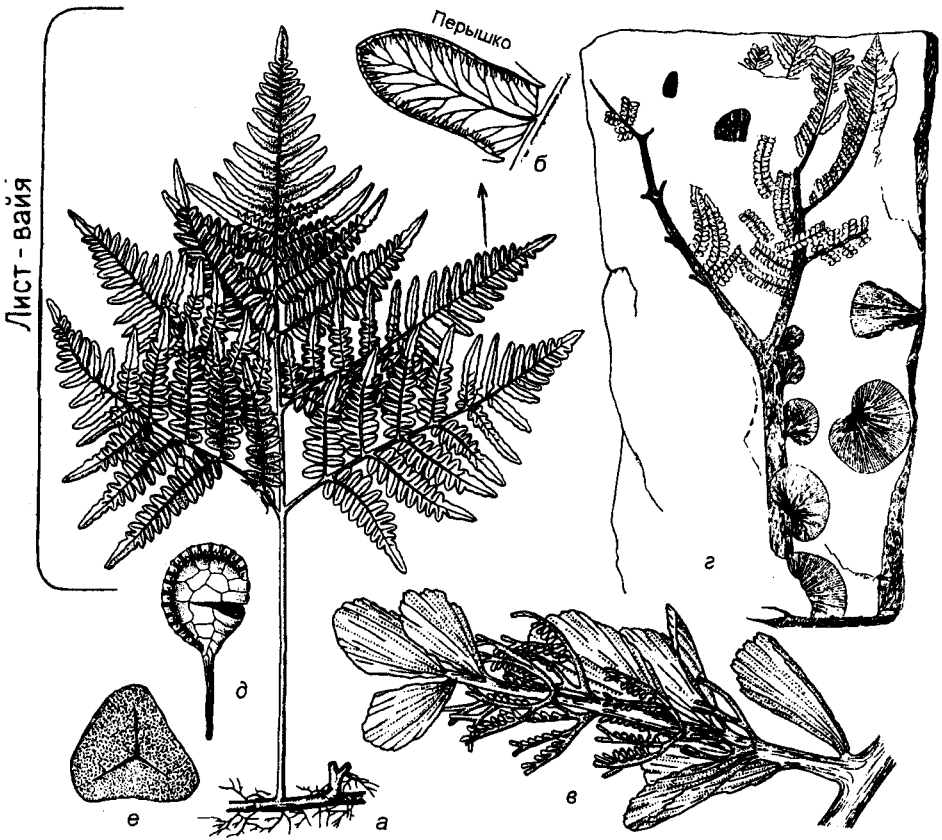


Рис. 63. Класс Filicopsida (D_2 —Q).

a — общий вид многоперистого современного папоротника; *б* — перышко; *в* — *Archaeopteris* (D_3 — C_1), перо со спорадиями (Daber, 1983); *г* — часть вайи *Neuropteris heterophylla* Brongn. с афлебиями — округлыми сегментами с веерным жилкованием на рахисе (C); *д* — спорангий (Криштофович, 1957); *е* — спора с трехлучевой шелью

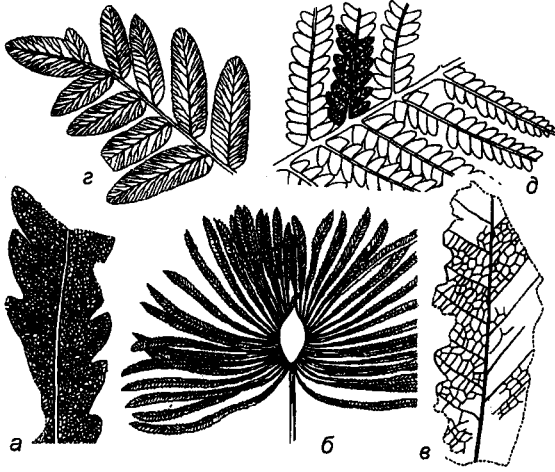
Стебель прямой или изгибающийся, простой или разветвленный. Часто нижняя часть стебля образует под поверхностью почвы горизонтальное корневище. У древних палеозойских форм стебель нередко ветвился и в верхней части растения. Стела современных папоротников состоит из отдельных закрытых пучков, у которых ксилема окружена флоэмой (диктиостела); реже наблюдается протостела и сифоностела.

Листья, как правило, сложнорассеченные, редко цельнокрайние, преимущественно крупные (рис. 63). Их длина колеблется от 2 мм до 50 м. Рассеченный лист, или *вайя*, имеет основную ось — *рахис*, от которого отходят *перья*; каждое из них в свою очередь подразделяется на *перышки*, или *сегменты*. Вайи могут быть не только простыми — одноперистыми, но и сложными — многоперистыми. Многоперистые вайи состоят из перьев нескольких порядков. Расположение перьев и перышек, а также форма и жилкование последних чрезвычайно разнообразны (рис. 64).

Класс Filicopsida

Рис. 64. Класс Filicopsida (D_2-Q).

a, б — *Dictyophyllum* (T—J); *в* — *Clathropteris* (T—K); *г* — *Osmunda* (J—P); *д* — *Cladophlebis* (P—Q)



Спорангии папоротников обычно располагаются на нижней стороне листа или по его краю; они имеют различную форму, чаще всего группируются в сорусы или срастаются в синангии. Для большинства папоротников характерна равноспоровость, только у водных форм наблюдается разноспоровость. Споры с трех- или однолучевой щелью разверзания. У современного папоротника из них разви-

вается гаметофит сердцевидной формы, существующий как самостоятельное, но очень маленькое растение длиной до 1 см.

Сейчас произрастают преимущественно травянистые папоротники, лишь в тропиках и субтропиках встречаются лианоподобные и древовидные растения высотой до 12 м и более (так, на Таити высота древовидного папоротника достигает 18 м). Число современных родов достигает 300, а число видов — 12 000.

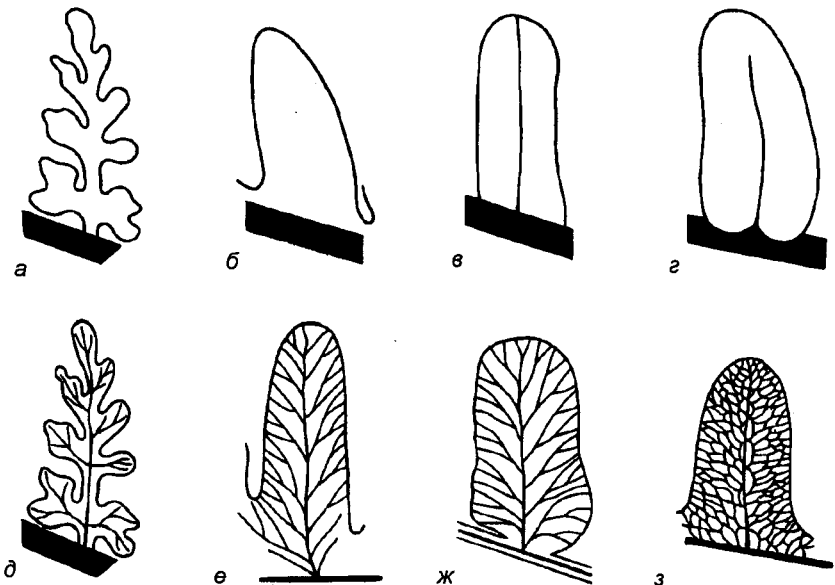


Рис. 65. Строение перышек настоящих папоротников и птеридоспермов.

a-г — формы перышек и типы их крепления: *a* — сфеноптероидный (D_2-Q), *б* — алетоптероидный (C—Q), *в* — пекоптероидный (C—Q), *г* — невроптероидный (C—Q); *д-з* — типы жилкования: *д-ж* — перистое, *з* — сетчатое

В ископаемом состоянии встречаются преимущественно изолированные элементы листьев, реже целые вайи и органы спороношения. Это крайне затрудняет естественную систематику папоротников. Дополнительную трудность создает то, что некоторые голосеменные (класс *Sucadopsida*) имеют листья такой же формы, что и папоротниковидные, поэтому не всегда можно уверенно определить принадлежность стерильных листьев даже к отделам (см. с. 138). В связи с этим основатель палеоботаники А. Броньяр для стерильных листьев папоротниковидных и некоторых голосеменных предложил искусственную классификацию, в основу которой положены тип прикрепления, а также рассеченность и жилкование перышек (рис. 65).

Геологическая история. В отложениях верхнего девона был найден стебель с простыми и спороносными листьями (род *Archaeopteris*), а позднее ствол (род *Callixylon*). Вероятно, листья (род *Archaeopteris*) и ствол (род *Callixylon*) были частями одного растения. У археоптериса клиновидные перышки с веерным жилкованием (см. рис. 63). Спороносные листья представляли собой тонкие усикоподобные образования со спорангиями на тонких ножках, несущих в одних случаях крупные, а в других — мелкие споры (разноспоровые). Археоптериевые были высокими деревьями (диаметр ствола до 1 м). В отложениях верхнего девона листья *Archaeopteris* очень многочисленны, поэтому нередко говорят о позднедевонской археоптерисовой флоре. Разноспоровый род *Archaeopteris* обладал признаками как птеридофитов, так и голосеменных растений.

Высокоорганизованные разноспоровые папоротники, приближающиеся по уровню к голосеменным растениям и являющиеся их предками, нередко выделяются в самостоятельный класс — *Progymnospermopsida* (прогимноспермы, предголосеменные). Это вымершие растения, произраставшие со среднего девона до перми.

Папоротники известны со среднего девона, в современной флоре они занимают значительное место, уступая покрытосеменным и хвойным.

Надотдел Семенные растения. *Superdivisio Spermatophyta*

Надотдел Spermatophyta
Отдел Gymnospermae
Отдел Angiospermae

Семенные растения (греч. *sperma* — семя; *phyton* — растение) характеризуются следующими признаками:

- Размножение осуществляется с помощью семян (семя — это зародыш нового спорофита).
- Спорофит резко преобладает над гаметофитом, который сильно редуцирован и не существует как самостоятельное растение.
- Появляется сосудистая система.

Семенные растения появились в позднем девоне, в современной флоре они резко преобладают над споровыми. К ним отнесены два отдела: голосеменные, или пинофиты, и покрытосеменные, или магнолиофиты. Их общий признак — наличие семени, но у голосеменных отсутствует завязь, поэтому семя считают голым. Поздний девон — современность.

Отдел Голосеменные, или Пинофиты. Divisio Gymnospermae, или Pinophyta

Отдел *Gymnospermae*

Класс *Ginkgoopsida*

Класс *Cycadopsida*

Класс *Pinopsida*

Общая характеристика. Отдел *Gymnospermae* (греч. *gymnos* — голый; *sperma* — семя), или *Pinophyta* (лат. *pinus* — сосна, хвойное дерево), объединяет обширную группу голосеменных растений, представленных деревьями (высотой до 110 м), кустарниками, иногда лианами и травянистыми формами. Эти разнообразные растения появились в позднем девоне и произрастают в настоящее время практически на всех широтах. Многие современные голосеменные имеют игольчатые листья, спиральное расположение семенных чешуй в шишках, смоляные ходы (*секреторные каналы*). Листья древних голосеменных более разнообразны: цельнокрайние (округлые, удлинённые, стреловидные и т.д.), лопастные, чешуевидные, игольчатые, редко сложноперистые, как у папоротников.

Процесс развития семени связан с длительным преобразованием мегаспорангия с мегаспорами в семязачаток. При этом в мегаспорангии обычно сохраняется только одна мегаспора. *Семязачаток* представляет собой многоклеточное образование, имеющее снаружи одну или две оболочки (*интегумент*). Семязачаток является важнейшей ступенью к образованию семени. Параллельно, но не одновременно с образованием семязачатка шло преобразование микроспор в пыльцу.

Прорастание мегаспоры и образование *женского гаметофита*, дающего одну яйцеклетку, происходит внутри семязачатка. Семязачатки могут располагаться на видоизменённых и невидоизменённых побегах, иногда они занимают конечное положение. Семязачатки группируются по-разному: в виде кисти, колоска, зонтика, шишки. Эти совокупности соответствуют собраниям мегастробилов; так, каждая плодущая чешуя сосны представляет собой преобразованный мегастробил. У современных голосеменных *женские стробилы* (*мегастробилы*) бывают деревянистыми (сосна и др.) или реже ягодообразными (можжевельник и др.). Деревянистые шишки хвойных состоят из семенных чешуй, прикрытых спирально расположенными кроющими чешуями.

Пыльца (*пыльцевые зерна*) имеет у голосеменных шарообразную или яйцевидную форму. Каждое пыльцевое зерно защищено внешней двух- или трехслойной оболочкой — *экиной* и внутренней — *интиной*. Внешняя поверхность экины обычно гладкая, реже скульптурированная. В исключительных случаях экина сохраняется в ископаемом состоянии. Пыльцевые зерна имеют один, чаще два, изредка до шести воздушных мешков, которые возникают за счет разрастания экины. Иногда воздушные мешки отсутствуют.

Пыльцевые зерна примитивных голосеменных имели трех- или однолучевую *щель разverzания* (*предпыльца*); в дальнейшем щель исчезла. У современных голосеменных пыльца имеет *борозду*, через которую она прорастает. Это новое образование, с щелью разverzания не связано и иначе ориентировано.

Пыльца развивается в особыхместилищах — *пыльниках*. Пыльники расположены на специализированных побегах; иногда они образуют совокупности, подобные *мужским стробилам* (*микростробилы*), которые группируются так же разнообразно, как и семязачатки, но преимущественно собраны в виде колоска или шишки.

У хвойных пыльца попадает на семязачаток, в верхней части которого имеется узкий пыльцевой вход, далее она прорастает в *пыльцевую трубку* — мужской гаметофит. Формирование семени начинается в семязачатке после оплодотворения яйцеклетки. Семена хвойных нередко обладают большим запасом питательных веществ.

Семена примитивных голосеменных представлены двумя основными морфологическими типами: двусторонне-симметричными (платиспермическими) и радиально-симметричными (радиоспермическими). *Двусторонне-симметричные семена* имели в интегументе (оболочке) два пучка проводящей системы, симметрично расположенных по обе стороны от семени. У таких семян один из внешних покровов (*купула*) отсутствовал. Двусторонне-симметричные семена характерны для многих ископаемых голосеменных.

Радиально-симметричные семена имели в интегументе несколько проводящих пучков, расположенных вокруг семени. Такие семена имели купулу — покров разной степени сложности. В купулах созревало от одного до нескольких десятков семян (см. рис. 69). Радиально-симметричные семена характерны для цикадовых, беннеттитовых и вымерших лагеностомовых и тригонокарповых (птеридоспермы). Размеры радиально-симметричных семян позднепалеозойских голосеменных могли достигать 11 см в длину и 6 см в ширину.

Дальнейшая эволюция радиально-симметричных семян сопровождалась редукцией проводящих пучков, а купула и интегумент сливались в единый покров. Предполагают, что так сформировались семена кордаитантовых и хвойных. Некоторые подобные семена приобрели конвергентное сходство с древними первично-двусторонне-симметричными семенами, но у первых в отличие от последних имелись купула или ее производные.

Принципы классификации и систематика. В отделе голосеменных выделяют до 5 классов и 20 порядков с общим числом видов около 600. Число и соотношение классов и порядков дискуссионны, это в большей степени касается вымерших форм.

С.В.Мейен (1987) считает фруктификацию основным признаком голосеменных и предлагает выделять 3 класса (*Ginkgoopsida*, *Sucadopsida* и *Pinopsida*) и 18 порядков. Ниже охарактеризованы 7 наиболее известных порядков и указана их принадлежность к соответствующим классам. Голосеменные существуют с позднего девона, в настоящее время преобладают хвойные.

Класс Гинкгоопсиды. Classis Ginkgoopsida

Класс Ginkgoopsida
Порядок Arberiales
Порядок Ginkgoales
Порядок Leptostroboles

К классу *Ginkgoopsida* (японск. *Ginkgo* — название растения) — гинкгоопсиды — относятся преимущественно кустарниковые и древесные растения, имеющие листья разнообразной формы. Для них характерно двусторонне-симметричное строение семян без купулы. Карбон — современность. Ниже описаны три порядка: *Arberiales* (С—Т), *Ginkgoales* (Р—Q) и *Leptostroboles* (Т₃—К).

Порядок Arberiales — *арбериевые*, или *Glossopteridales* (греч. *glossa* — язык; *pteron* — крыло) — *глоссоптериевые* — представлен невысокими вымершими

Порядок Arberiales

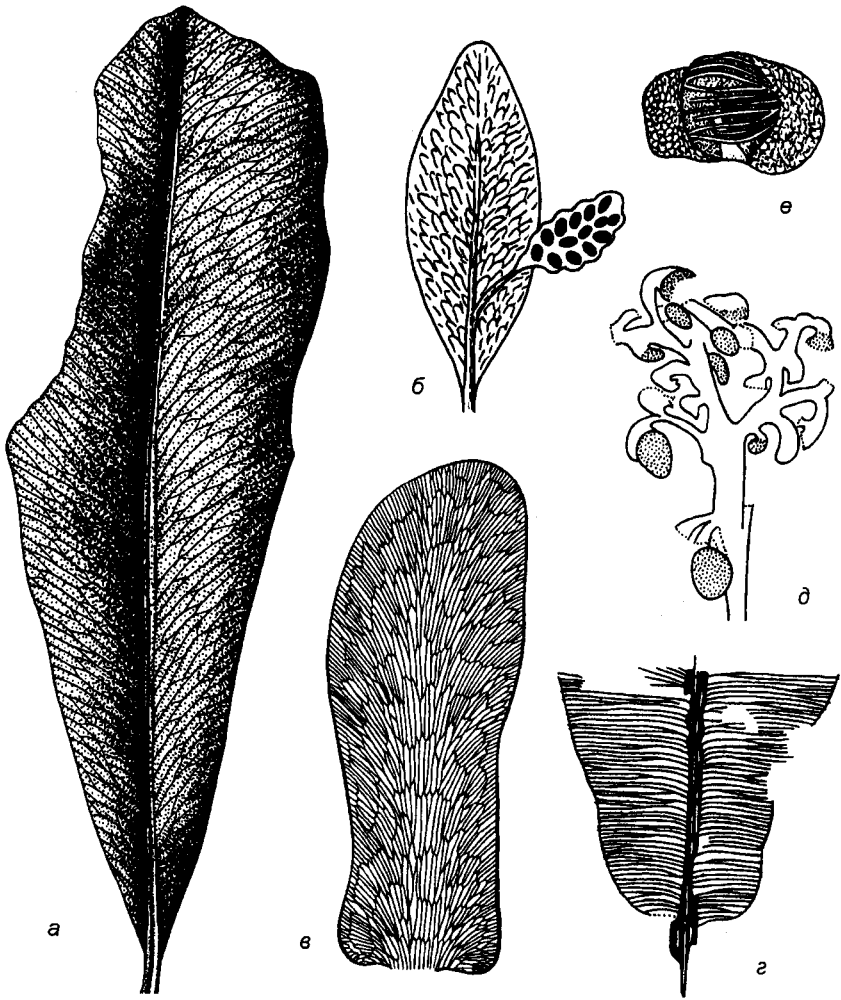


Рис. 66. Порядок Arberiales (С—Т).

a — *Glossopteris* (С—Т₁), лист; *б* — лист варианта *Glossopteris*, несущий отросток с семенами *Ottokaria* (P); *в* — *Gangamopteris* (С—P), лист; *г* — лист *Rhabdotaenia danaeoides* (Royle) Pant (PZ₂); *д* — *Arberia minasica* White (PZ₂); *е* — пыльца *Protohaploxylinus* из спорангия *Arberiella vulgaris* Pant et Naut. (PZ₂)

древовидными и кустарниковыми растениями. Для глоссоптериевых характерны крупные вытянутые языковидные листья с характерным сетчатым жилкованием (рис. 66). Одни формы имели среднюю жилку (род *Glossopteris*), а у других она отсутствовала (род *Gangamopteris*). Встречались также ланцетовидные, стреловидные, иглоподобные, реже перистые листья. Листья располагались на концах ветвей или на укороченном стволе. Семязачатки могли быть одиночными, но чаще группировались в разнообразные совокупности, в том числе в виде неправильно ветвящихся колосков.

Арбериевые (глоссоптериевые) образуют основной компонент позднепалеозойской глоссоптериевой флоры Гондваны. Эта специализированная группа, по-видимому, не дала потомков. Карбон—триас.

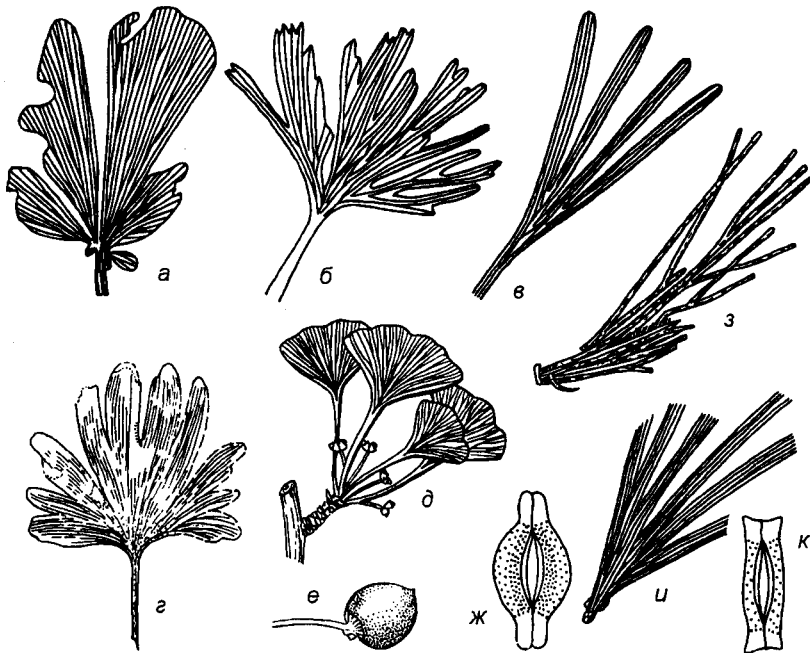


Рис. 67. Порядки Ginkgoales (P—Q) и Leptostrobales (T₃—K).

a—ж — порядок Ginkgoales: *a* — *Rhipidopsis* (P, T₁?); *б* — *Baiera* (P?, T—K); *в* — *Sphenobaiera* (P₂—K); *г—e* — *Ginkgo* (J—Q): *г* — лист из нижнемеловых отложений Восточной Сибири, *д* — побег с листьями и мегастробилами, *е* — семя; *ж* — устьице *Baiera* и *Ginkgo*; *з—к* — порядок Leptostrobales: *з* — *Czekanowskia* (T₃—K); *и* — *Phaenicopsis* (T₃—K); *к* — устьице *Czekanowskia* и *Phaenicopsis* (д — Наугольных, 1995; ж, к — Проблемы палеоботаники, 1986)

Порядок Ginkgoales — **гинкговые** — объединяет вымирающих голосеменных, представленных листопадными деревьями высотой до 40 м. До настоящего времени в Китае сохранился один род и один вид — *Ginkgo biloba* L., культивируемый в Азии и на других континентах. Листья этого вида веерообразные двулопастные, с параллельно-дихотомическим жилкованием, расположенные пучками на укороченных побегах (рис. 67). У основания листьев находятся мегастробилы с двумя ягодоподобными семязачатками или колосовидные совокупности пыльников. Проводящий пучок типа эвстелы. Окаймленные поры трахеид редкие, расположены в один или два ряда, что характерно и для хвойных. Ксилема (древесина) преобладает над корой, т.е. ствол (стебель) пикноксилический (греч. *pyknos* — плотный; *xylon* — древесина, срубленное дерево), характерный для растений умеренного и холодного климата.

Листья гинкговых расчлененные, но всегда с параллельно-дихотомическим жилкованием. Гинкговые преимущественно бореальные (пикноксилические) растения, реже тропические и нотальные. Пермь — современность; расцвет: юра — ранний мел.

Порядок Leptostrobales (греч. *leptos* — тонкий; *strobilos* — сосновая или еловая шишка) — **лентострбовые**, или **Czekanowskiales** (А.Д.Чекановский — исследователь Восточной Сибири) — **чекановские** — объединяет вымершие мезозойские древесные растения. Листья отходили от укороченного побега.

Каждый лист был повторно дихотомически рассечен на узкие доли, имевшие лентовидный облик и собранные в виде пучка. Жилкование дихотомическое или параллельное. Число жилок от одной до десятка (рис. 67).

Лептострбовые (чекановские), вероятно, произошли от гинкговых. Они произрастали преимущественно в условиях влажного и теплого климата и были широко распространены в южной части бореального пояса юры и раннего мела Сибирско-Канадской области. Поздний триас — мел.

Птеридоспермы



Рис. 68. Птеридоспермы (D_3 —J).

a — реконструкция внешнего вида птеридосперм (род *Medullosa*); *б* — часть пера *Linopteris* (C_2); *в* — часть вайи *Mariopteris* (C_2 —P); *г* — перо лагеностомовых (C), «род» *Sphenopteris* — сфеноптеронидный тип; *д, е* — перышки тригонокарповых (C—P), имеющих стебли, подобные стеблям рода *Medullosa* (C_2 —P): *д* — «род» *Alethopteris* — алетоптеронидный тип, *е* — «род» *Neuropteris* — невроптеронидный тип

Класс Цикадопсиды. Classis Cycadopsida

Класс Cycadopsida
 Порядок *Lagenostomales*
 Порядок *Trigonocarpaceles*
 Порядок *Bennettitales*
 Порядок *Cycadales*

К классу Cycadopsida (греч. *kykas* — пальма) — цикадопсиды — относятся растения, которые нередко имеют внешний облик, сходный с папоротниками, но размножаются семенами. Семена радиально-симметричные, имевшие купулу. В настоящее время в составе класса Cycadopsida рассматриваются четыре порядка: *Lagenostomales* (D_3-C), *Trigonocarpaceles* ($C-P$), *Bennettitales* (T_2-K) и *Cycadales* ($P_2?, T_2-Q$). Геологическое распространение: поздний девон — современность.

В начале прошлого века было установлено, что многие палеозойские «папоротники» в действительности не являются таковыми. У них были обнаружены семена и изучено строение стволов. Это послужило основанием для обособления в начале XX в. сборной группы птеридосперм, в которую наряду с Cycadopsida входят и некоторые Ginkgoopsida.

Порядку *Lagenostomales* — лагеностомовые и *Trigonocarpaceles* — тригонокарповые (птеридоспермы) — древесные и травянистые вымершие позднепалеозойские растения папоротниковидного облика (рис. 68). Долгое время боль-

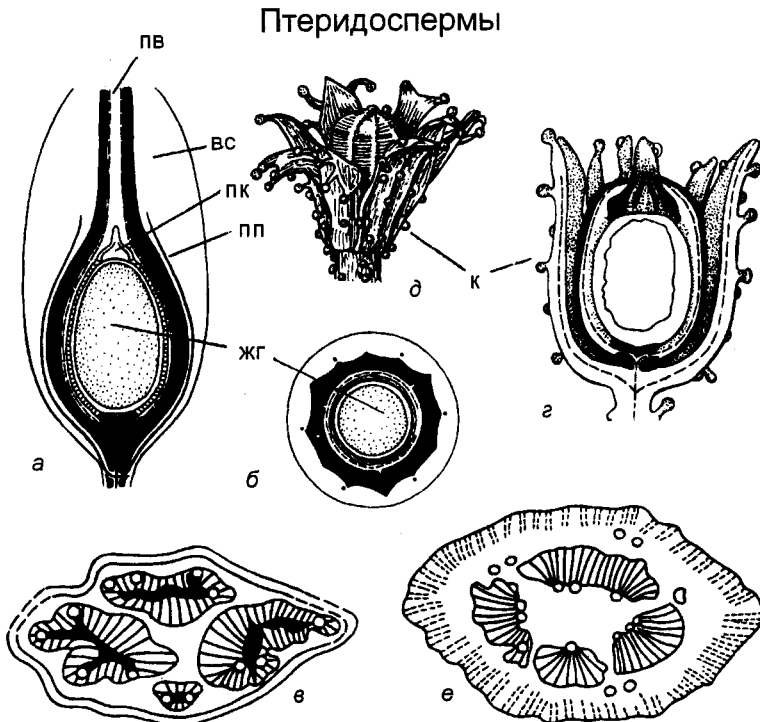


Рис. 69. Птеридоспермы (D_3-J): строение семени и стебля.

a-e — порядок *Trigonocarpaceles* ($C-P$): *a, б* — продольный (*a*) и поперечный (*б*) срезы радиально-симметричного семени, *в* — *Medullosa* (C_2-P), поперечное сечение стебля; *г-e* — порядок *Lagenostomales* (D_3-C): *з, д* — *Lagenostoma* (C_2), продольный разрез (*з*) и реконструкция (*д*) общего вида радиально-симметричного семени, *е* — *Lyginopteris* (C_2), поперечное сечение стебля. Обозначения: *вс* — внешний «мясистый» слой; *жг* — женский гаметофит; *к* — купула; *пв* — пыльцевой вход; *пк* — пыльцевая камера; *пп* — проводящий пучок

Порядок Bennettitales

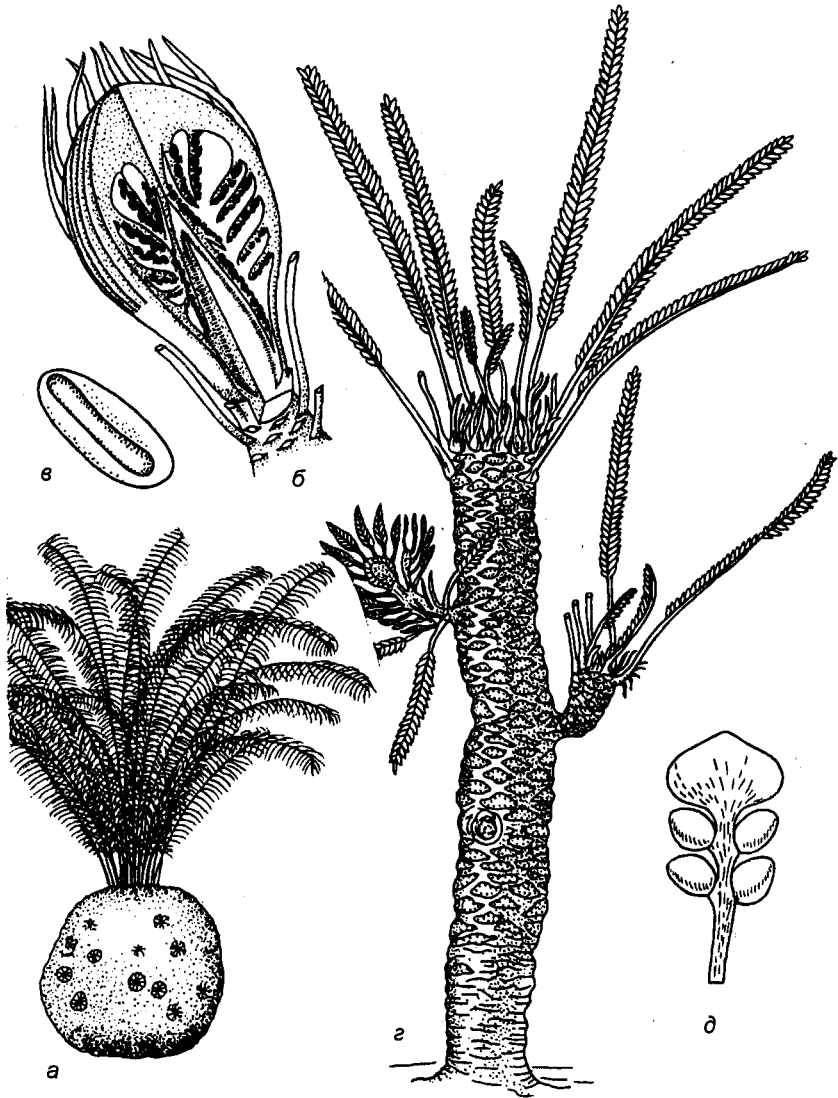


Рис. 70. Порядок Bennettitales (T_2-K).

a—в — *Cycadeoidea dacotensis* (McBride) Ward (J): *a* — реконструкция внешнего вида, *б* — реконструкция стробила, *в* — пыльцевое зерно; *г* — реконструкция *Williamsonia sawardiana* Sabni (J) с листьями типа *Psilophyllum*; *д* — мегаспорофилл с четырьмя семязачатками (*a—в* — Мейен, 1987; *г, д* — Криштофович, 1957)

шее значение придавалось листьям и меньшее — строению семян. При классификации листьев птеридосперм использовалась искусственная классификация (см. рис. 65).

Семязачатки птеридосперм располагаются непосредственно на неспециализированных листьях (*филлоспермах*) или на специализированных органах (*кладоспермах*), которые могут иметь разнообразную форму: кистевидную, грибообразную, в виде замкнутых капсул и т.д. На продольном разрезе семязачаток имеет округлую или удлинненно-овальную форму, окружен защит-

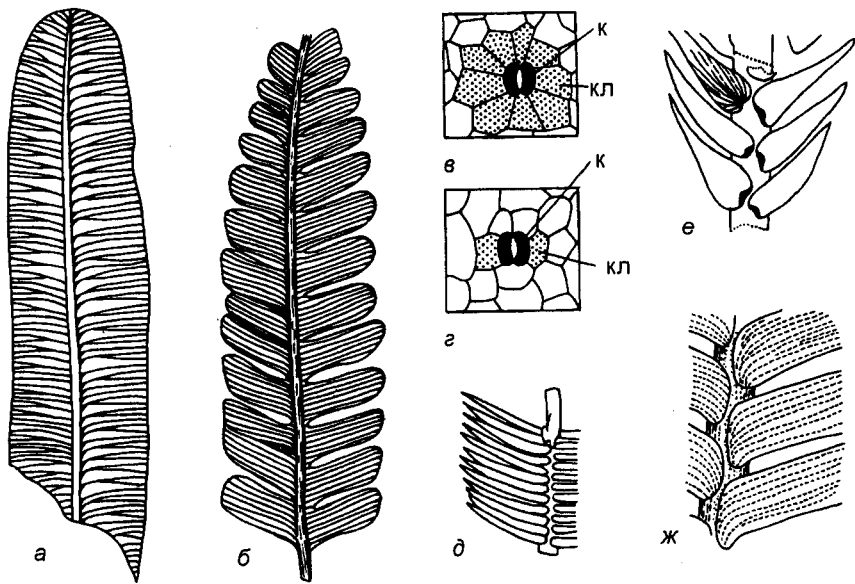


Рис. 71. Порядки Cycadales ($P_2?$, T_2-Q) и Bennettitales (T_2-K).

а-в — листья Cycadales (T_2-Q): *а* — лист типа *Taeniopteris* (C_3-K_1), *б* — *Nilssoniopteris* ($T-K$), *в* — схема строения устьица цикадовых; *з-ж* — листья Bennettitales (T_2-K): *з* — схема строения устьица беннеттитовых, *д* — *Pterophyllum* (T_2-K), *е* — *Zamites* (T_2-K_1), *ж* — *Ptilophyllum* (T_3-K_1). Обозначения: *к* — замыкающие клетки; *кл* — окаймляющие побочные клетки

ной оболочкой (интегумент) и нередко погружен в чашечковидное образование (купула). На рис. 69, *д* видно, что купула внешне напоминает основание лесного ореха. Иногда купула и интегумент срастаются вместе, возникшее новообразование называется «внешний интегумент». В стебле птеридосперм обособляются проводящие пучки с вторичной ксилемой, образованной трахеидами с многочисленными порами (эвстела).

Птеридоспермы возникли на рубеже девона и карбона от прогимноспермид (см. с. 131), были широко распространены в карбоне и перми и вымерли в юре.

Порядок Bennettitales (Дж. Беннетт — английский ботаник) — **беннеттитовые** — небольшая группа вымерших голосеменных, напоминающая по внешнему облику пальмы и папоротники. Они имели высокий колоннообразный либо низкий расширенный стебель с кроной крупных перистых листьев (рис. 70). Стволы беннеттитовых подобны стволам цикадовых (см. ниже), но строение стробилов различно. Семена беннеттитовых из-за незначительного развития питательной ткани были довольно мелкими. Стробилы однополые и, возможно, обоеполые.

Листья цельные или в различной степени надрезанные. Цельные листья имеют удлинненно-овальную форму, чаще они правильно или неправильно рассеченные, иногда правильно сегментированные (роды *Nilssoniopteris*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum*, *Zamites*; рис. 71). Листья беннеттитовых по форме не отличаются от листьев цикадовых и некоторых папоротников. Различие в первую очередь сводится к строению эпидермиса и устьиц. *Эпидермис* — внешняя покровная ткань — не только защищает растение от механических повреждений, но при помощи замыкающих клеток, закрывающих устьища, ре-

гулирует испарение. Устьища беннеттитовых, помимо замыкающих клеток, имели с каждой стороны по одной побочной клетке. В результате возникал характерный рисунок «рамки-бабочки» (рис. 69, з).

Беннеттитовые ограничены мезозоем, они произрастали со среднего триаса до мела.

Порядок *Cycadales* — цикадовые — объединяет растения, похожие, как и беннеттитовые, на папоротники и пальмы. Название этому порядку дало внешнее сходство с пальмами, хотя истинные пальмы являются покрытосеменными растениями. У этой группы ствол прямой, достигающий в исключительных случаях 15—20 м в высоту, вместе с тем встречаются и очень мелкие формы, не превышающие 3 см. Папоротниковидный облик имеют цикадовые с коротким расширенным стволом, погруженным или полупогруженным в почву. В стволе преобладает кора, что свидетельствует о тропическом климате.

Листья от цельных до различно рассеченных (*Taeniopteris*, *Nilssonia*). У цикадовых в отличие от беннеттитовых вокруг устьиц кроме замыкающих клеток было несколько побочных клеток, образующих характерный рисунок «рамки-цветка» (см. рис. 69, в). Стробилы цикадовых имели разнообразное строение.

До недавнего времени считалось, что цикадовые появились в середине триаса, сейчас имеются данные о их существовании в поздней перми. Расцвет цикадовых приходится на юрский период, в настоящее время произрастают в тропических и субтропических областях.

Класс Пинопсиды. Classis Pinopsida

Класс Pinopsida
Порядок Cordaitanthales
Порядок Pinales

К классу Pinopsida (лат. *pinus* — сосна, хвойное дерево) относятся деревья, имеющие пикноксилитический тип стебля с хорошо развитой вторичной древесиной.

Листья мелкие, у вымерших форм нередко крупные, по форме игловидные, чешуевидные, ланцетовидные. У крупных листьев жилкование параллельное, жилки ветвящиеся или неветвящиеся, иногда веерообразно расходящиеся. Семена вторично двусторонне-симметричные; видимо, пинопсиды возникли от лагеностомовых.

В классе Pinopsida рассмотрены два порядка: Cordaitanthales (C—T₁) и Pinales (C—Q).

Порядок *Cordaitales* (А. Корда — чешский ботаник) — **кордаитовые**, или ***Cordaitanthales* — кордаитантовые**, видимо, объединяет преимущественно древесные вымершие позднепалеозойские растения, поперечник ствола которых мог достигать 1 м, а высота 30 м (рис. 72). Форма листьев изменяется от языковидной и округло-эллиптической до ланцетовидной. Жилкование веерное, параллельное и дихотомически-вильчатое. Собственно род *Cordaites* был установлен на европейском материале по отпечаткам листьев ланцетовидной формы с веерно-дихотомическим жилкованием. Такой тип листьев широко встречается у разных родов и семейств, отличающихся между собой строением эпидермы, стволов и органов размножения. У азиатского рода *Ruffloria*, имеющего кордаитовый тип листьев, эпидерма несет устьи-

Порядок Cordaitanthales

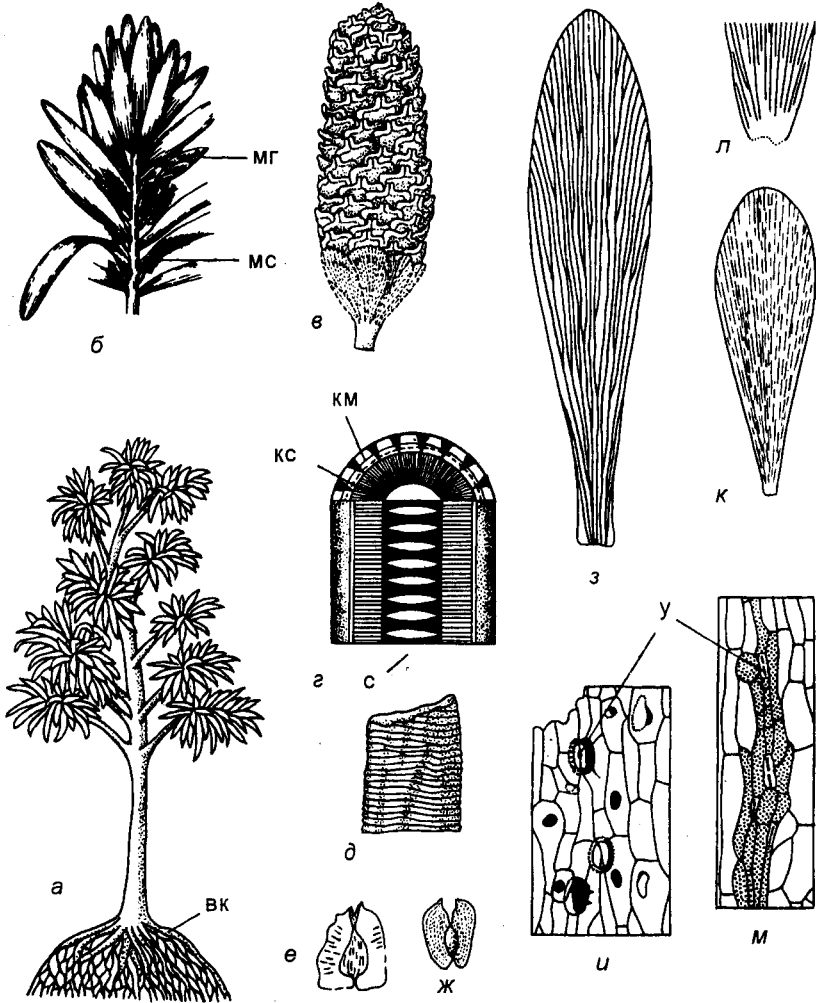


Рис. 72. Порядок Cordaitanthales (C—T).

а — реконструкция низкостебельного дерева; *б* — реконструкция ветки с листьями и обоеполыми стробилами; *в* — *Bardocarpus* (P), стробил — «шишка»; *г* — блок-диаграмма строения ствола; *д* — *Artisia* (C—P), окаменевшее ядро сердцевины; *е*, *ж* — *Samaropsis* (C—P), семена; *з* — *Cordaites* (C—P), лист; *и* — *Sparsistomites* (P), незакономерное расположение устьиц; *к—м* — *Rusfloria* (C₂—P): *к* — лист, *л* — часть листа со вставными жилками, *м* — закономерное расположение устьиц в желобках. Обозначения: *вк* — воздушная часть корней; *км* — камбий, флоэма и кора; *кс* — древесина; *на*; *мг* — мегастробил; *мс* — микростробил; *с* — сердцевина; *у* — устьице

ца, закономерно расположенные на нижней стороне листа между жилками (рис. 72, *м*).

Мега- и микростробилы собраны в специализированные удлиненные побеги. Число семязачатков в мегастробилах колебалось от одного до нескольких. Пыльцевые зерна с двумя или одним шарообразным или кольцевым воздушным мешком.

Ксилема и сердцевина составляли основную часть пикноксилитического ствола. В жарком климате при быстром росте кордаитов в высоту (*Cordaites*)

Порядок Pinales

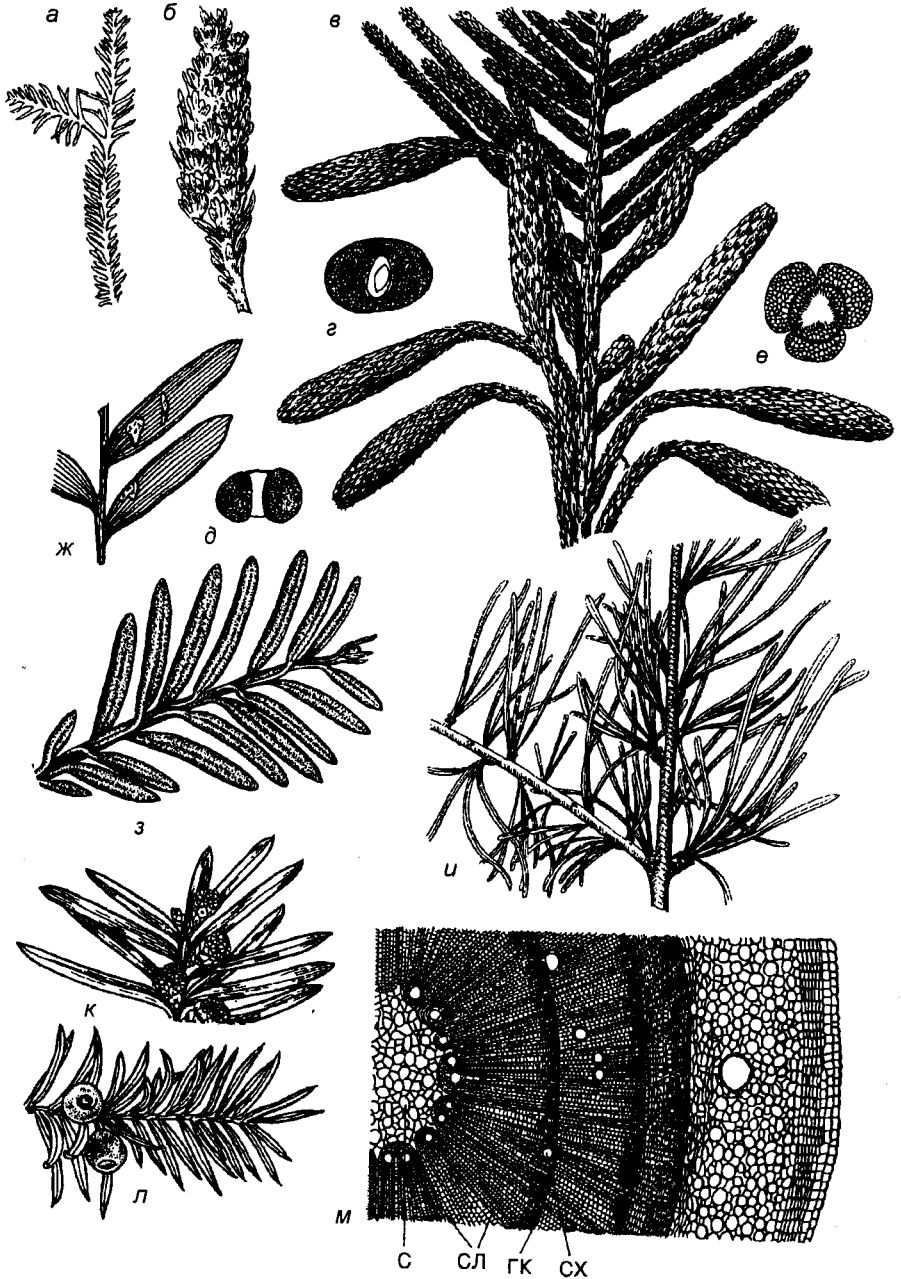


Рис. 73. Порядок Pinales (C-Q).

a, б — *Voltzia* (C-T): *a* — разнолиственный побег, *б* — женская шишка; *в, г* — *Walchia* (= *Lebachia*) (C₂-P₁): *в* — ветвь с женскими и мужскими шишками, *г* — одномешковое пыльцевое зерно; *д* — *Ulmannia* (C₃-P), двухмешковое пыльцевое зерно; *е* — *Podocarpus* (P-Q), трехмешковое пыльцевое зерно; *ж* — *Podozamites* (T-K); *з* — *Sequoia* (K-Q); *и* — *Pityostrobus* (J-N), веточка; *к, л* — *Taxus* (K₂-Q): *к* — веточка с микростробилами, *л* — веточка с ягодоподобными семенами; *м* — поперечный разрез ствола сосны. **Обозначения:** гк — граница между годичными кольцами; с — сердцевина; сл — сердцевинные лучи; сх — смоляные ходы

клетки ксилемы (трахеиды) опережали рост клеток, слагающих сердцевину; в сердцевине возникали поперечные линзовидные полости. На месте пустот сердцевины сохранились внутренние ядра; образования такого типа относят к формальному роду *Artisia* (рис. 72, з). В умеренном климате артизии не возникали, и у рода *Rufloia* они неизвестны.

Достоверные кордаитовые произрастали в умеренном и тропическом климате. Среди них были и высокоствольные деревья, и низкоствольные (низкорослые) формы с воздушными корнями, что характерно для мангровых зарослей. В позднем палеозое они участвовали в углеобразовании: например, Тунгусский угольный бассейн образован в основном за счет кордаитовых. Карбон — ранний триас.

Порядок *Pinales (Coniferales)* (греч. *conifer* — несущий шишки) — **хвойные** — представлен преимущественно высокими (до 110 м) и долгоживущими (около 4 тыс. лет) деревьями, иногда кустарниками. В составе хвойных насчитывают до 560 видов. Это преимущественно вечнозеленые растения, но встречаются и листопадные; у некоторых полностью опадают ветки. Листья, как правило, игловидные (хвоя), реже ланцето- и чешуевидные; они располагаются одинарно или образуют пучки на укороченных побегах (рис. 73). Жилкование параллельное или параллельно-дихотомическое, число жилок изменяется от одной до множества.

Проводящая система типа эвстелы. Трахеиды с окаймленными порами. У одних групп годовичные кольца выражены хорошо (например, сосна), а у других — не выражены (например, араукария). В удлиненных полостях — *смоляных ходах (секреторных каналах)* — обычно накапливается смола. В меловых и палеогеновых отложениях известны массовые захоронения ископаемой смолы (янтарь). В янтаре были обнаружены не только насекомые, но и низшие грибы, лишайники, споры и пыльца. В стволе хвойных основное место занимает древесина, а подчиненное — кора (пикноксилический тип стебля).

Семена созревают на материнском растении в женских шишках или ягодоподобных образованиях. Пыльца образуется в микроспорангиях (пыльничках). Пыльцевые зерна с одним—тремя воздушными мешками, в редких случаях без воздушных мешков.

Достаточно надежно установлено, что *кордаитантовые (кордаитовые)* являются предками хвойных. Для обоих порядков характерно мощное развитие ксилемы (древесины), в строении которой основная доля приходится на трахеиды с окаймленными порами. Иногда кордаитовые рассматриваются в составе хвойных.

Современные хвойные в основном произрастают в умеренном климате (бореальный и нотальный пояса), доходя до Полярного круга, но они весьма разнообразны и в тропиках. Наиболее известны и широко распространены сосны (род *Pinus*). Это деревья, которые достигают в высоту 50—75 м, живут до 300—500 лет, а возможно, и гораздо дольше. Ископаемые хвойные представлены как макроостатками (в основном листья), так и микроостатками (пыльца). Пыльцевые комплексы дают возможность детального расчленения отложений, а находки листьев, кроме того, важны для палеобиогеографических построений. Карбон — современность, расцвет в юре.

Отдел Покрытосеменные, или Магнолиофиты. Divisio Angiospermae, или Magnoliophyta

Отдел Angiospermae
Класс Dicotyledones
Класс Monocotyledones

Покрытосеменные включают более высокоорганизованные семенные растения, чем голосеменные. Для них характерно наличие *цветка* (отсюда одно из названий — цветковые), *плода* (покрытосеменные) и *сосудов* (сосудистые). Это листопадные (включая веткопадные) или вечнозеленые травы, кустарники, лианы и деревья высотой до 50 м. Для этого отдела было предложено (причем независимо) несколько названий: Angiospermae (греч. *angeion* — сосуд; *sperma* — семя), Magnoliophyta (*Magnolia* — родовое название); Anthophyta (греч. *anthos* — цветок; *phyton* — растение). В современной флоре цветковые составляют подавляющее большинство растений; они произрастают на всех широтах в самых разнообразных наземных условиях; имеются и вторично-водные формы.

Чрезвычайно разнообразны форма листьев (от пластин до колючек), их жилкование, расположение на стеблях и строение устьиц. По расположению главной жилки и жилок второго порядка (они выделяются наиболее четко) различают перистое, пальчатое, дуговидное, параллельное и веерное жилкование. Между жилками имеются поперечные соединительные перемычки —

Отдел Покрытосеменные

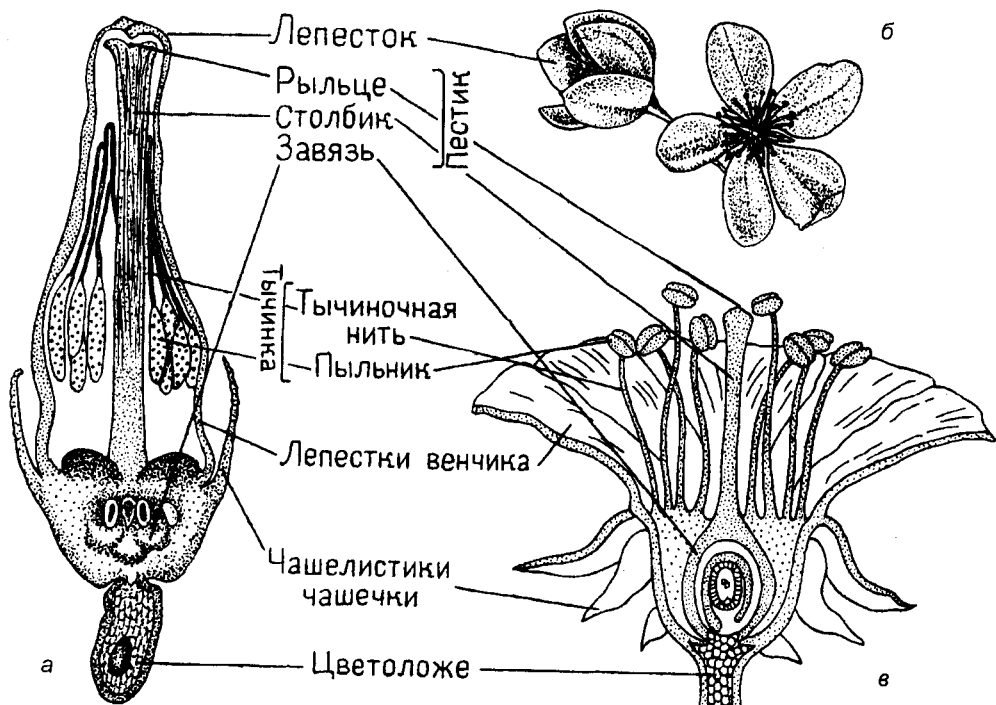


Рис. 74. Отдел Покрытосеменные (К—Q): строение цветка.

а, б — цветки яблони *Malus silvestris*: *а* — разрез бутона с еще не распрявленными тычинками, *б* — цветки различной стадии зрелости; *в* — схема строения цветка (Биологический энциклопедический словарь, 1989; Рейвн и др., 1990)

Отдел Покрытосеменные

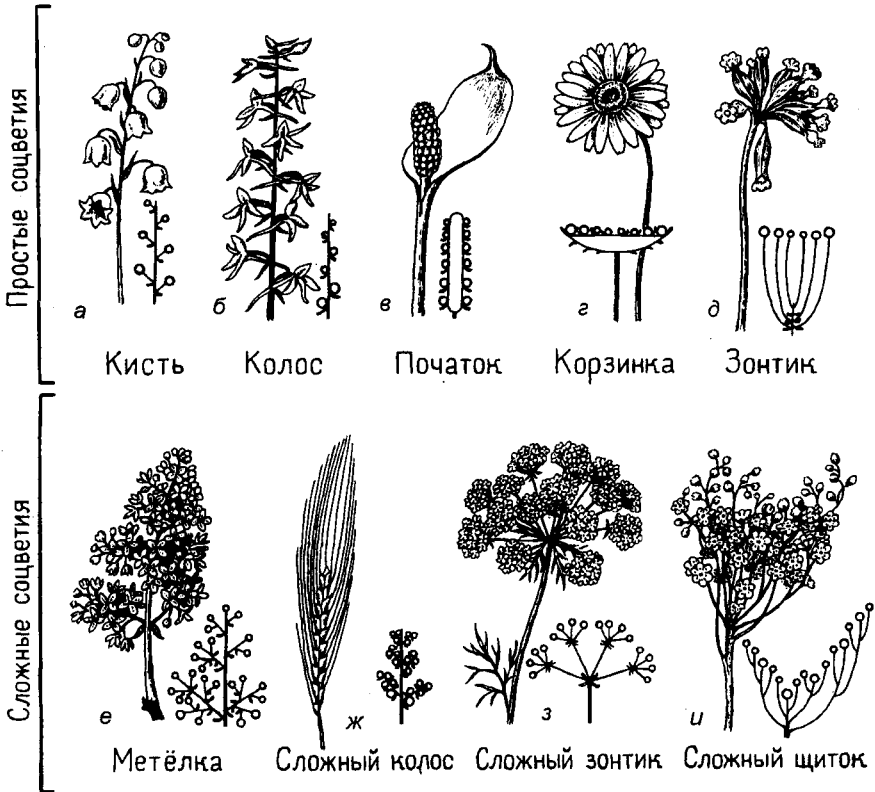


Рис. 75. Отдел Покрытосеменные (К—Q): простые и сложные соцветия (*Биологический энциклопедический словарь, 1989*)

анастомозы, наличие которых чрезвычайно характерно для цветковых (сетчатое жилкование).

Покрытосеменным присущи следующие особенности:

- *Наличие цветка* (рис. 74). Цветок состоит из *околоцветника* (зеленые чашелистики и окрашенные лепестки), *тычинок* (микроспорофиллы) и *плодолистиков* (мегаспорофиллов). Срастание плодолистиков приводит к образованию *завязи*, в дальнейшем формируется плод, а в нем — семена. В завязи находится семяпочка, дающая женский гаметофит (зародышевый мешок); в нем возникают яйцеклетка и дополнительные клетки, группирующиеся в центре и у концов зародышевого мешка.

У покрытосеменных цветы (цветки) обычно собраны в определенные совокупности, называемые *соцветиями* (рис. 75). У доцветковых растений встречаются аналогичные (не гомологичные!) совокупности, но число вариантов гораздо меньше.

- *Двойное оплодотворение*. На рыльце завязи попадает пыльца, она прорастает в пыльцевую трубку с появлением двух сперматозоидов (мужской гаметофит). Один из сперматозоидов оплодотворяет яйцеклетку, а второй сливается с одной из дополнительных клеток, что и определяет сущность двойного оплодотворения. Оплодотворенная яйцеклетка дает начало заро-

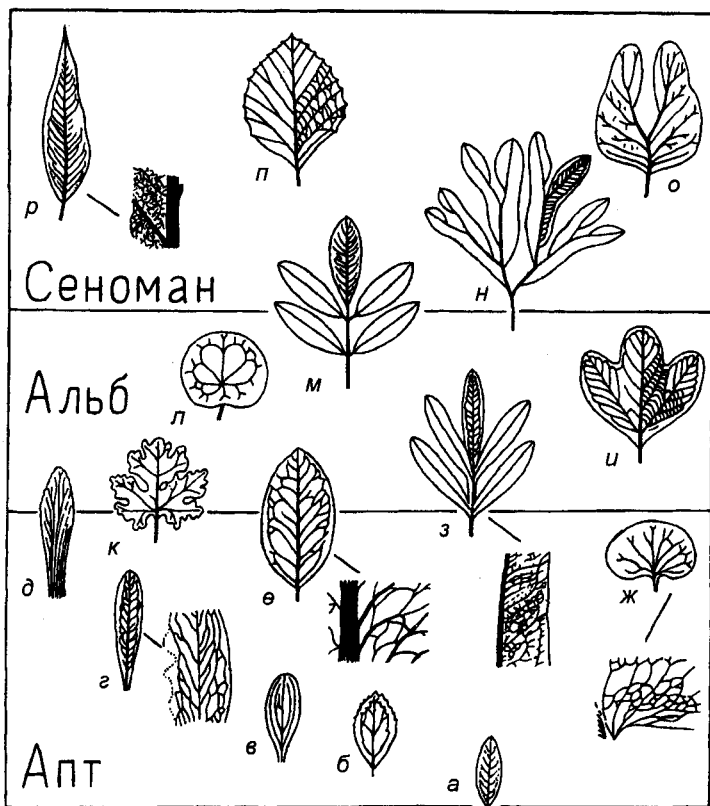


Рис. 76. Листья древнейших двудольных покрытосеменных.

a — лист из нижнего мела Забайкалья; *б* — *Quercophyllum*; *в* — *Acaciaephyllum*; *г* — *Rogersia*; *д* — *Plantaginopsis*; *е* — *Ficophyllum*; *ж* — *Proteaphyllum*; *з* — перистый лист *Sapindopsis*; *и* — *Araliopsoides*; *к* — *Vitiphyllum*; *л* — пельтатный лист *Menispermites*; *м* — перистосложный лист *Sapindopsis*; *н* — дихотомически сложный лист; *о* — *Liriophyllum*; *п* — платаноидный лист; *р* — лист типа *Magnoliaephyllum* (Mejen, 1987, с упрощением)

лодотворенное центральное ядро зародышевого мешка — питательную ткань эндосперм. В конечном итоге из завязи формируется плод, выполняющий функцию защиты и нередко способствующий распространению семян. Семена имеют запас питательных веществ, и в начальный момент их прорастание происходит в более благоприятной обстановке, чем у голосеменных. Семя дает начало новому растению, т.е. вновь возникает спорофит. Гаметофит как самостоятельное растение не существует, он погружен в спорофит.

• **Строение стебля.** Ксилема состоит преимущественно из сосудов, а не из трахеид, поэтому цветковые растения называют сосудистыми. Сосуды, как говорилось выше (с. 109), в десятки и сотни раз длиннее трахеид и лучше обеспечивают передачу снизу вверх воды с минеральными солями.

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, видимо, являются потомками беннеттитовых. В настоящее время известно около 235 000 видов, которые относятся к двум классам: Двудольные и Однодольные. В названии классов отражен основной признак — число семядолей в зародыше. Мел — современность; более древними считаются двудольные, от которых произошли однодольные (рис. 76). Покрытосеменные принимают участие в образовании торфяников и бурых углей.

Класс Двудольные. Classis Dicotyledones

Класс Dicotyledones (греч. *di, dis* — два, дважды; *kotyledon* — впадина, полость) — двудольные — включает около 170 000 видов, что составляет около 75% всех покрытосеменных растений. Это разнообразные травы, кустарники, лианы и деревья. Основными признаками являются наличие двух семядолей, четырех- или пятичленного цветка (пять чашелистиков, пять лепестков, пять тычинок), листья преимущественно с сетчатым жилкованием.

Отдел Покрытосеменные

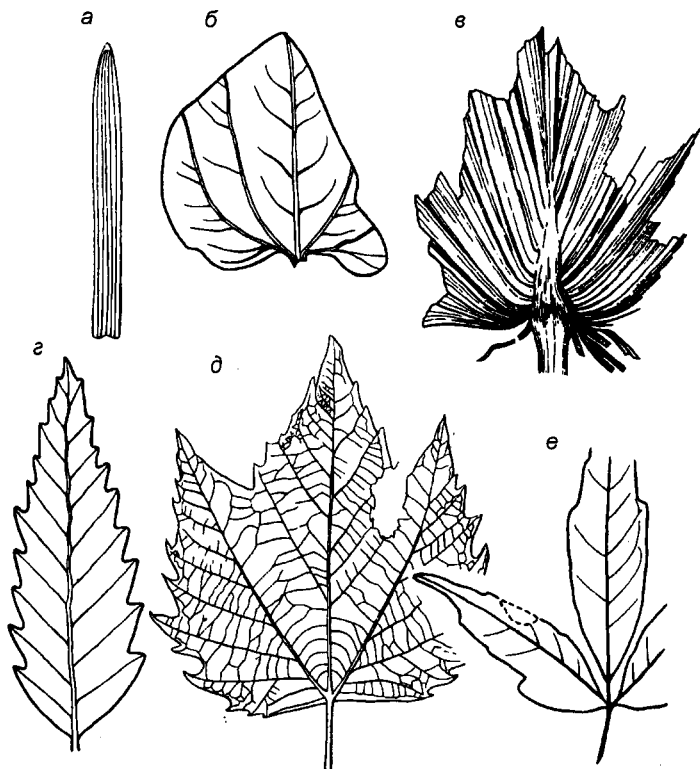


Рис. 77. Отдел Покрытосеменные (К—Q).

a—e — листья однодольных: *a* — злаковые, лист с параллельным жилкованием, *б* — *Smilax* (К₂—Q), лист с дугонервным жилкованием, *в* — *Sabal* (P), лист с веерным жилкованием; *г—e* — листья двудольных: *г* — *Quercus* (К₂—Q), *д* — *Platanus* (К—Q), *е* — *Rhus* (К₂—Q)

Однако перечисленные признаки не являются абсолютными, так как имеются исключения как в одном, так и во втором классе.

Листья двудольных простые или сложные. Простые листья состоят из одной пластинки, а сложные из нескольких, расположенных перисто или веерно вдоль общей оси (рис. 77). Простые листья встречаются как у травянистых растений, так и у деревьев. Сложные листья характерны для деревьев и в меньшей степени для трав. Жилкование сетчатое с хорошо выраженными анастомозами, в основном перистое, пальчатое, веерное с жилками нескольких порядков, реже — параллельное, дуговидное. Для классификации листьев, особенно ископаемых, чрезвычайно важен тип жилкования. Мел — современность.

Класс Однодольные. Classis Monocotyledones

Класс Monocotyledones (греч. *monos* — один; *kotyledon* — впадина, полость) — однодольные — насчитывает 65 000 видов, т.е. по численности резко уступает двудольным. Они представлены преимущественно травянистыми растениями (злаки, водные и болотные формы), редко кустарниковыми и древовидными жизненными формами (пальмы). Для них характерно наличие у зародыша одной семядоли. Цветок, как правило, трехчленный. Форма листьев вытянутая, кинжалоподобная, лентовидная (лилии, злаки, водные растения), реже стреловидная, эллиптическая (ландыш), перистая либо веерная (пальмы). Жилкование преимущественно параллельное, дуговидное, веерное, реже сетчатое, обычно со слабо выраженными анастомозами (рис. 77). Мел — современность.

Геологическая история и породообразующая роль растений

Геологическая история. Единичные, несколько сомнительные находки растительного происхождения известны начиная с раннего протерозоя (2000 млн лет); с венда (670 млн лет) можно уверенно говорить о существовании водорослей; достоверные находки зеленых и красных водорослей известны с кембрия.

Родственные связи и история развития подцарства низших растений дискуссионны. Освоение растениями суши стало возможно благодаря тому, что предки наземных растений достигли определенного морфофизиологического уровня, позволяющего существовать в наземных условиях, сначала в переходной зоне (литораль) и на побережьях, а затем и на обширных пространствах континентов. Развитие высших растений шло по пути становления тканей и органов. К сожалению, по ранним этапам освоения суши имеется скудный и неоднозначный геологический материал. Скорее всего далекие предки большинства современных наземных растений возникли в силуре — это были проптеридофиты. Возможно, влагоемкие пространства суши были освоены моховидными уже в докембрии и раннем палеозое. В настоящее время полагают, что проптеридофиты произошли от зеленых водорослей, а ранее склонялись в пользу бурых водорослей. Они (S—D) были представлены травянистыми, преимущественно полуводными, реже наземными растени-

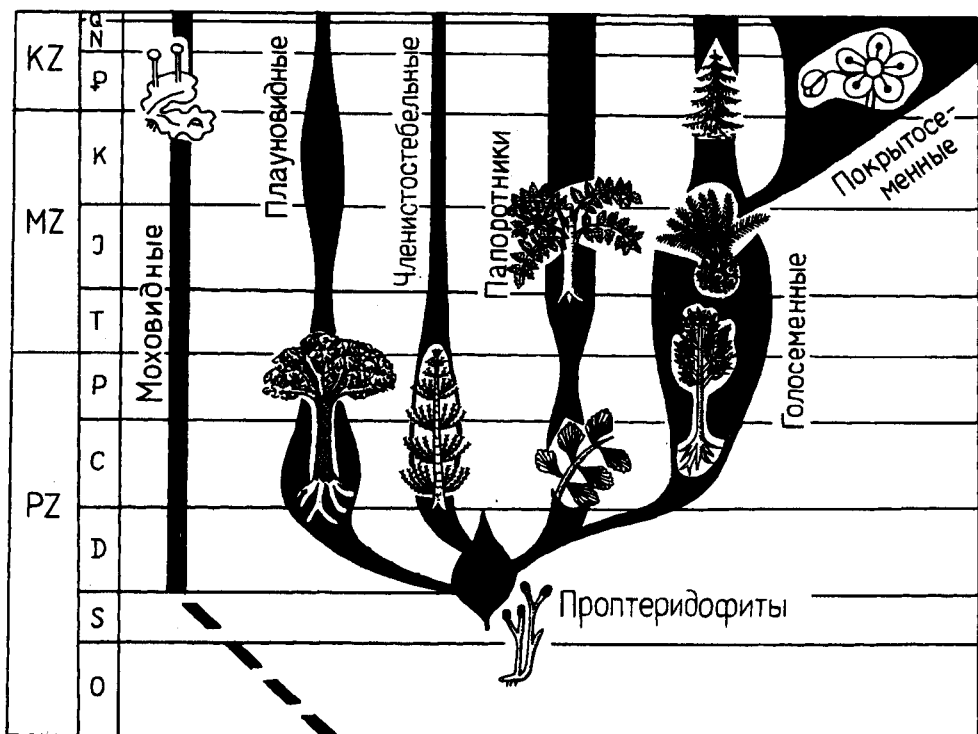


Рис. 78. Родословное древо высших растений

ями. Нижняя часть стебля находилась в воде, а верхняя — возвышалась над водой. Проптеридофиты появились в первой половине силура и заселили побережья окружающих морей и океанов, лагуны, а позднее долины рек и болотистые низины (рис. 78). Их расцвет приурочен к раннему—среднему девону; возможно, они принимали участие в формировании девонских горючих сланцев и углей. В конце девона проптеридофиты вымерли.

От проптеридофитов в палеозое возникли другие классы и отделы высших растений, полностью освоившие сушу: птеридофиты (плауновидные, папоротники и членистостебельные). Плауновидные ($S_2?$, D—Q) обособились в девоне, а возможно, в позднем силуре (рис. 78). Первые плауновидные представляли собой небольшие растения, а в карбоне и перми — преимущественно высокие деревья. Многие древесные плауновидные имели воздушные полости, что свидетельствует о произрастании в манграх — влажных тропических лесах, расположенных вдоль побережья морских бассейнов. Расцвет плауновидных приурочен к карбону, что привело к мощному углеобразованию.

В среднем девоне от проптеридофитов произошли папоротники (D₂—Q). Дважды — в карбоне и юре — папоротники испытали расцвет. Помимо травянистых форм это были древесные растения, кустарники и лианы, имеющие настоящие листья, корни и довольно сложные органы спороношения. Папоротники наряду с голосеменными были основными углеобразователями юрского времени.

В позднем девоне от проптеридофитов произошли членистостебельные, т.е. хвощовые (D_3-Q). Они были представлены различными жизненными формами (травами, деревьями и лианами), имели членистый стебель, настоящие листья и корни. Наибольшего разнообразия хвощовые достигли в карбоне, особенно в зарослях типа мангровых. В карбоне они вместе с плауновидными и древовидными папоротниками были основными углеобразователями.

В конце девона возникли голосеменные, или пинофиты (D_3-Q). Они представлены кустарниками, деревьями, лианами, крайне редко травянистыми формами. Начиная с перми численность и разнообразие голосеменных резко увеличиваются, достигая максимума в юре. Совместно с папоротниками они стали основными компонентами углей юрского периода.

В раннем мелу появляются покрытосеменные, или цветковые, растения ($K-Q$), вероятно, возникшие от беннеттитовых, но не исключено, что от каких-то других голосеменных. Сначала появились двудольные, а потом и однодольные. Цветковые представлены всеми жизненными формами: травами, кустарниками, полукустарниками, деревьями, лианами. Травяной покров с палеогена и поныне почти целиком составляют цветковые; это в значительной мере относится и к современным лесам, где древесным и кустарниковым цветковым принадлежит ведущая роль, хотя местами они могут уступать хвойным, а также мхам и папоротникам. В неогене цветковые растения участвовали в образовании промышленных угольных пластов (Сахалин).

Чрезвычайно велика роль ископаемых растений для расчленения и корреляции континентальных отложений. Листовая флора и спорово-пыльцевой анализ дают возможность выделять стратиграфические подразделения вплоть до подъярусов и зон. Кроме того, водоросли и высшие растения, обитающие в водной среде, позволяют установить температуру бассейна (холодноводные, тепловодные), его глубину и соленость. Ископаемые наземные растения помогают реконструировать климатические пояса, проводить палеофлористическое районирование суши и т.д.

Породообразующая роль растений значительна, а для образования торфа, горючих сланцев и углей — исключительна. В процессе углеобразования участвовали высшие растения, обитавшие преимущественно во влажных тропиках и создававшие заросли типа мангровых. Наиболее интенсивное углеобразование происходило в карбоне—перми и в юре, в гораздо меньшей степени — в девоне и палеогене. В настоящее время продолжается массовое накопление органического вещества в манграх и болотах различных широт (торфяники). Образование углей в карбоне происходило за счет плауновидных, членистостебельных и папоротников; в юре — папоротников и хвойных; в палеогене — папоротников, голосеменных и покрытосеменных; в настоящее время — покрытосеменных и листостебельных мхов (сфагнум).

Различные водоросли: золотистые (кокколитофориды), красные, зеленые, харовые — принимали и принимают участие в создании биогенных карбонатных пород (особенно известняков). 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 в различные периоды могли образовываться за счет скопления другой органики, как, например, доманиковые сланцы позднего девона.

Палеофлористическое районирование суши

Пространственное распространение определенных совокупностей ископаемых растений позволяет проводить палеофлористическое районирование. При этом используют те же единицы, что и при современном флористическом районировании: царство — область — провинция.

Первые наземные растения силура произрастали на побережьях различных водоемов и во всех регионах имели довольно бедный и почти одинаковый состав (проптеридофиты и плауновидные). Девонские растения намного разнообразнее, чем силурийские. Среди них известны проптеридофиты, плауновидные, хвощовые и папоротники, преобладали травянистые формы и кустарниковые, но и девонская флора почти повсеместно имела однотипный состав. Космополитизм девонской флоры хорошо устанавливается по распространению рода *Archaeopteris*. Эти растения (прогимноспермы) в отложениях верхнего девона встречаются почти повсеместно (Северное полу-

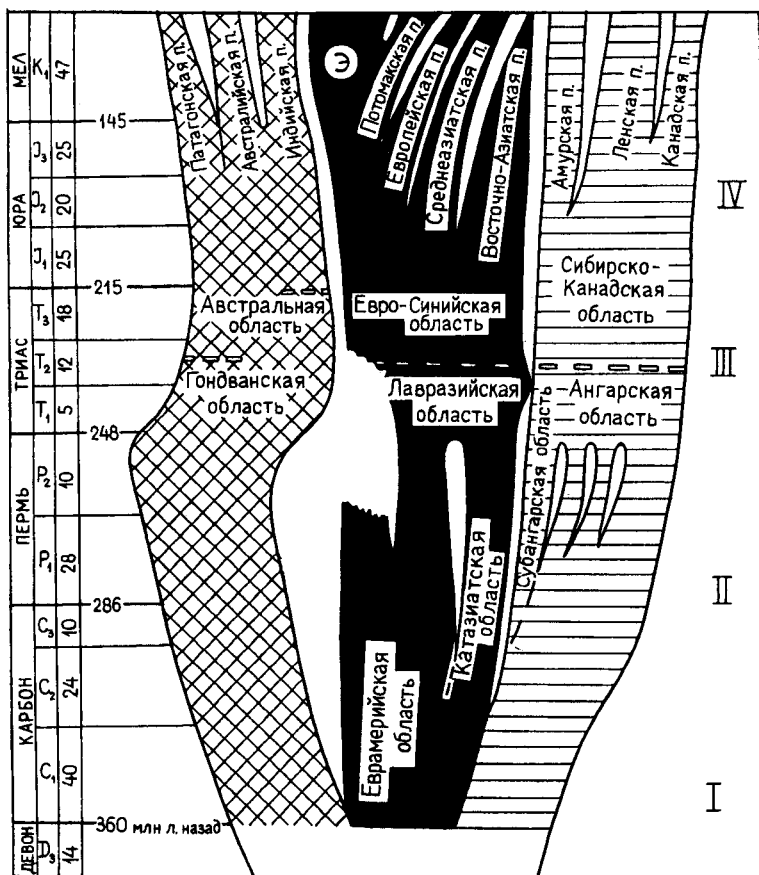


Рис. 79. Эволюция наземных флор в палеозое и мезозое (Мейен, Вахрамеев, 1984, 1987, с упрощением).

Э — экваториальная область; I — дифференциация палеофитной флоры на царства и области; II — последующая дифференциация палеофитной флоры на области и провинции; III — рубежи смены палеофитной флоры на мезофитную флору; IV — последующая дифференциация мезофитной флоры на области и провинции

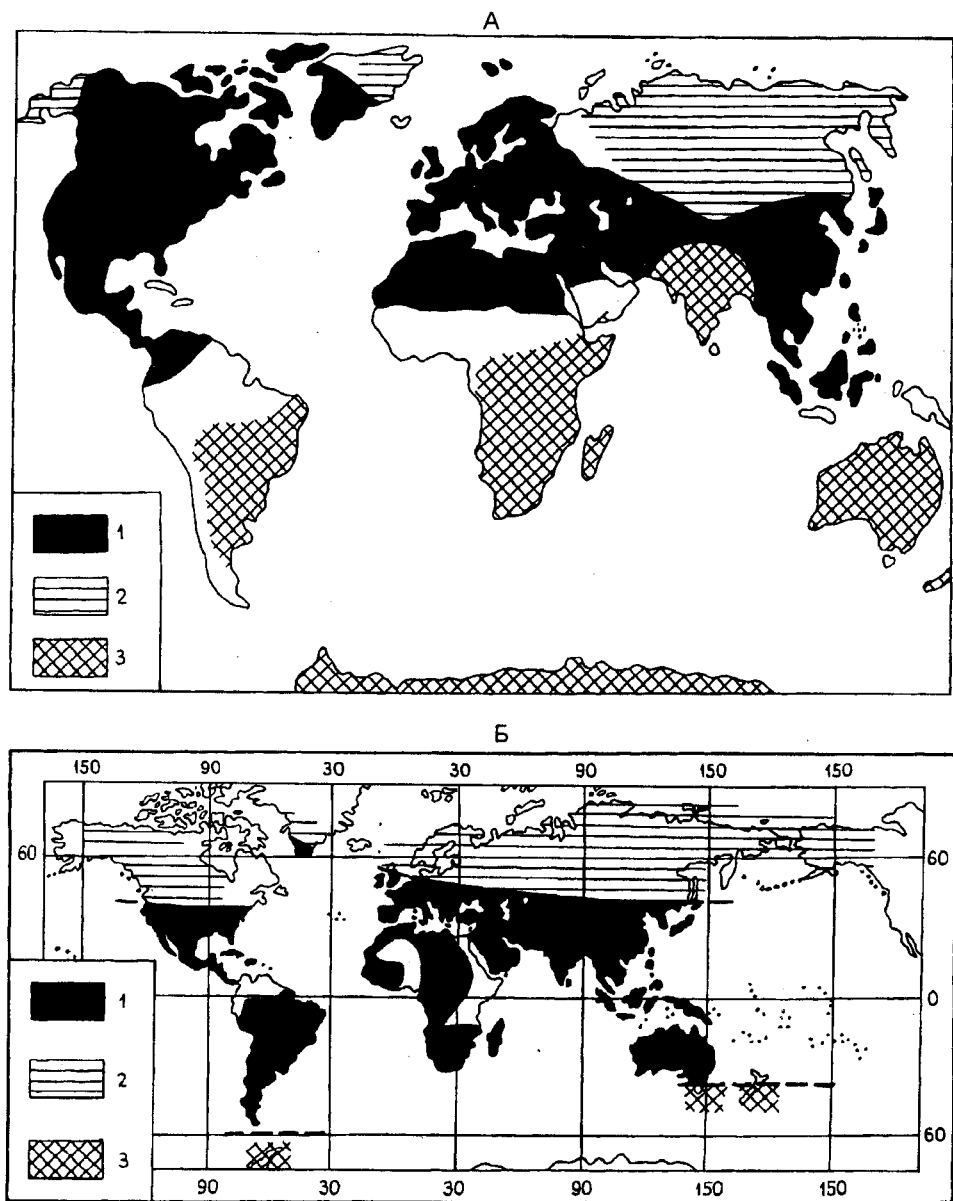


Рис. 80. Фитоклиматическое районирование.

А — поздний палеозой (Мейен, 1987); Б — ранний мел (Красилов, 1985, с упрощением). Флоры: 1 — экваториальные и примыкающие к ним; 2 — бореальные; 3 — нотальные

шарие и Австралия), причем по отношению к другим растениям именно род *Archaeopteris* занимает доминирующее положение (археоптерисовая флора).

С раннего карбона проявляется четкая палеофлористическая дифференциация, позволяющая выделить три области: Гондванскую (Гондвана), Евразийскую (Евразика) и Ангарскую (Ангарид). В позднем карбоне дополнительно обособилась Катазиатская область, отделение которой от Евразийской началось в среднем карбоне (рис. 79). В Евразийской и Катазиатской областях в карбоне и перми произрастала тропическая и субтро-



Рис. 81. Реконструкция среднекаменноугольного ландшафта Северной Англии и Южной Шотландии (Meyen, 1987).

1 — птеридоспермы; 2 — каламиты; 3 — папоротники; 4 — сигиллярии; 5 — лепидодендроны

пическая флора экваториального пояса, а в Ангарской (Северное полушарие) и Гондванской (Южное полушарие) областях — флора бореального и нотального умеренно холодных поясов (рис. 80).

В пределах Еврамерийской области в раннем карбоне (Северная Америка, северная часть Южной Америки, Европа, Кавказ, Средняя и Малая Азия, Северная Африка) произрастали древесные плауновидные (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Lepidophloios*), хвощовые (*Calamites*, *Sphenophyllum*) и папоротники с крупными вайями. Как правило, преобладали плауновидные (рис. 81). Стволы деревьев имели мощную кору и слабо развитую древесину (маноксилический тип стебля), что характерно для растительности влажных тропиков и субтропиков (мангровые заросли). Ризофоры лепидодендроновых нередко слагают «стигмариевые почвы». Произрастание лепидодендроновых на влажных, нередко затопляемых участках отразилось на строении стигмарий, воздухоносные полости которых получили гипертрофированное развитие.

Основной мощной позднепалеозойского углеобразования (Донбасс, Силезия и др.) явилась растительность мангр и болот. В среднем карбоне на фоне резкого сокращения видового состава отмечается появление новых групп растений, в том числе и голосеменных, а с позднего карбона началось сокращение плауновидных (так, в Еврамерийской области перестал произрастать род *Lepidodendron*). Вместе с тем возросло количество и разнообразие папоротников, в том числе и древовидных форм. Существенную роль приобретают кордаиты, о быстром росте которых свидетельствуют находки *Artisia*. Изменился и климат: в позднем карбоне он стал более сухим, а в перми — полуаридным и аридным. Одновременно с изменением климата в по-

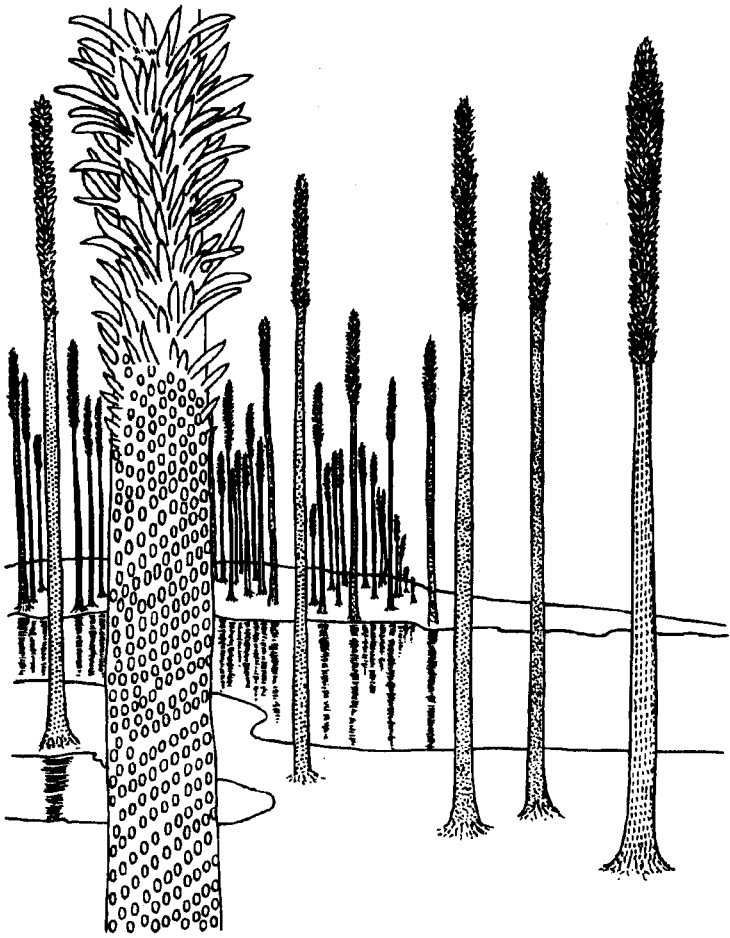


Рис. 82. Реконструкция раннекаменноугольного ландшафта Сибири (Мейен, 1987)

здем карбоне сократились площади угленакопления. В перми продолжалось сокращение разнообразия плауновидных, уменьшились размеры папоротников. Вместе с этим очень широкое распространение получили голосеменные.

Катазиатская область (Япония, Корея, Китай, Вьетнам, Лаос, Таиланд, Индонезия, Малайзия), как сказано выше, обособилась от Евразийской в позднем карбоне и тоже принадлежала экваториальному поясу. Флора карбона и перми в Катазиатской области близка по составу одновозрастной флоре Евразийской области. Произрастали общие роды и виды плауновидных, папоротников, птеридоспермов, бовманитовых (клинолистниковых) и кордаитантовых (кордаитовых).

Специфический облик катазиатской флоры начинает проявляться с позднего карбона и еще более резко усиливается в перми: редки хвойные и кордаитантовые. Долго сохраняется преобладание плауновидных, значительно дольше, чем в Евразийской области, включая поздний карбон и пермь, произрастает *Lepidodendron*, а вместе с тем полностью отсутствует *Sigillaria*.

Особое своеобразие катазиатской флоры придавало присутствие, а часто и доминирование в ней уникальных голосеменных — гигантоптерид. Субтропический и тропический климат и меньшая аридизация обусловили на-

копление угленосных толщ на протяжении ранней перми, т.е. позднее, чем в Еврамерийской области.

Флора Ангарской области (Печора, Сибирь, Казахстан, Монголия) в начале карбона была представлена преимущественно лепидодендроновыми, травянистыми хвощовыми, папоротниками со слабо развитыми вайями, голосеменными. Лепидодендроновые имели небольшие размеры, неветвящийся стебель (рис. 82); примечательно отсутствие стигмарий. В начале карбона климат был безморозным. Об этом свидетельствует маноксилическое строение стебля лепидодендроновых. Такой стебель у многолетних растений мог развиваться только в условиях безморозного климата.

В среднем карбоне началось похолодание, иные группы растений освоили места, где в раннем карбоне произрастали плауновидные. Это в первую очередь кордаиты (находки артизий отсутствуют), которые стали особенно многочисленными с начала перми, составляя основной компонент бореальной «кордаитовой» тайги. Среди листовых отпечатков кордаитов преобладал род *Ruflloria*, поэтому можно говорить о «руфлориевой тайге». Господство кордаитов подтверждается многочисленными находками листьев, скопления которых образуют «листовые кровли» (термин В.А.Красилова). Одновременно с ними произрастали членистостебельные и папоротники. Кордаитовые явились основными углеобразователями позднего палеозоя (Кузнецкий, Минусинский и Тунгусский бассейны).

Огромные пространства занимала Гондванская область (Южная Америка, Южная Африка, Индия, Австралия и Антарктида). Она представляла собой единый материк — Гондвану, площадь которого составляла не менее трети современной суши. Эта область располагалась в нотальном поясе и характеризовалась умеренным или умереннопрохладным климатом. Климат в Гондванской области в целом, видимо, был более холодным, чем в Ангарской. Флора, представленная тонкоствольными плауновидными и папоротниками, по листовой характеристике близка таковой Еврамерийской области, однако существенно отличалась по комплексам спор. Принципиальные отличия гондванской и еврамерийской флор проявляются начиная с позднего карбона. С этого времени фиксируется появление и массовое развитие арбериевых (глоссоптериевых). Глоссоптериевая флора характеризуется преобладанием родов *Gangamopteris* и *Glossopteris*. Господство этих повсеместно известных форм подтверждается скоплениями листьев («листовые кровли»), подобно тому, что наблюдалось в ангарской флоре для листьев кордаитов.

К концу карбона исчезли крупные древовидные плауновидные и хвощовые. Как и в Ангарской области, отсутствуют стигмарии. С позднего карбона на территории Гондваны началось оледенение, продолжавшееся и в ранней перми. Ледник оставил мощные толщи тиллитов — ледниковых глинистых отложений с валунами. Периоды похолодания сменялись периодами потепления. Климат был влажным, формировались мощные пласты углей. В конце перми установился аридный климат, сохранившийся в раннем триасе.

В конце перми началась перестройка растительного мира. Вымерли многие группы растений, на смену им пришли новые, возникли новые ассоциации растений и возросла дифференциация растительности. В триасе границы между Гондванской, Лавразийской (Еврамерийская плюс Катазиатская) и Ангарской областями становятся менее отчетливыми. В среднем триасе завершается глобальное обновление флор и палеофитная флора сменяется

мезофитной (см. рис. 79). С этого момента выделяются области: Евро-Синийская, сменившая Еврамерийскую и Лавразийскую, Сибирско-Канадская, трансформировавшаяся из Ангарской, и Австралия (Австралийская), преобразованная из Гондванской. В различных областях отдельные элементы и ассоциации мезофитной флоры появлялись в разное время.

В Евро-Синийской области был теплый влажный климат экваториального пояса. Появилось много древовидных папоротников, голосеменных (цикадовых и беннеттитовых), образующих леса тропиков и субтропиков. Хвойные играли резко подчиненную роль. Максимальный расцвет этой флоры приурочен к юре, что привело к мощному углеобразованию. В Евро-Синийской области в начале мела возникли первые покрытосеменные (цветковые) растения.

В Сибирско-Канадской области климат был умеренно холодный. Тайгу в основном представляли гинкговые, лептострбовые (чекановские), хвойные (древние сосновые). Названные растения имели пикноксилитический стебель, для которого характерно резкое преобладание древесины над корой. Цикадовые и беннеттитовые в этой области отсутствовали. В это же время в Австралии, или Австралийской, области произрастало много цикадовых и беннеттитовых, достигавших в высоту 15 м и более, хвойные были немногочисленны и имели не игольчатые, а ланцетовидные листья.

В юре, позднем мелу и палеогене дифференциация растительности еще более усилилась; возникли 11 палеофлористических провинций, границы между областями стали при этом менее четкими. Начиная с неогена формируются современные фитогеографические царства, области, провинции, округа. Кайнофитная флора сменила мезофитную.

→ Растения в упражнениях и задачах

При выполнении заданий необходимо использовать материал, проработанный на лабораторных занятиях, а также изложенный в лекциях, справочниках и учебнике. В качестве справочного материала целесообразно привлекать дополнительную литературу (Криштофович, 1957; Мейен, 1987).

Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте сравнительную таблицу царств Phyta и Zoa в соответствии с табл. 8.

Таблица 8

Сравнение царств Phyta и Zoa

№	Признак	Phyta	Zoa
1	Жизненная форма		
2	Специфика роста		
3	Оболочки клеток		
4	Автотрофы или гетеротрофы		
5	Фотосинтез		

Упражнение 2. Составьте схему систематического состава царства Phyta, вписав названия недостающих таксонов в соответствии с тем, как показано на схеме 2.

Упражнение 3. Составьте сравнительную таблицу отделов водорослей подцарства Thallophyta в соответствии с признаками, приведенными в табл. 9.

Упражнение 4. Составьте схему систематического состава надотдела Sporophyta, вписав названия недостающих таксонов и время существования порядков в соответствии с тем, как показано на схеме 3 для порядка Drepanophycales.

Схема 2

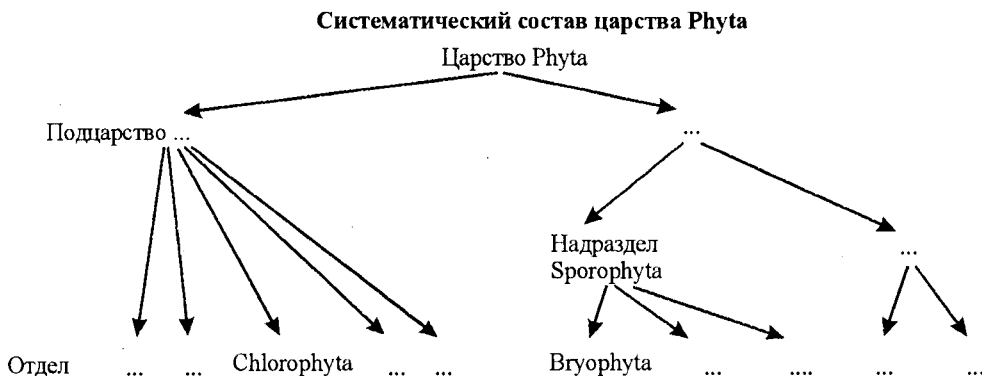


Таблица 9

Сравнение отделов подцарства Thallophyta

№	Признак	Rhodophyta	Diatomeae	Chrysophyta		Dinophyta	Phaeophyta	Chlorophyta	Charophyta
				кокколито-фориды	кремневые жгутиковые				
1	Число клеток: одноклеточные, многоклеточные								
2	Пигменты								
3	Среда обитания (морские, пресноводные)								
4	Количественный состав (число родов и видов)								
5	Скелетные образования (название, состав)								
6	Породообразующая роль (название породы)								
7	Время существования								

Систематический состав надотдела Sporophyta

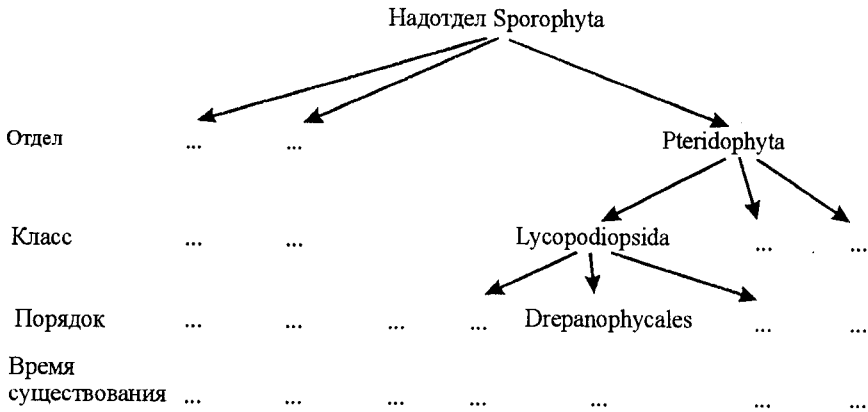


Таблица 10

Сравнение надотделов Sporophyta и Spermatophyta

№	Признак	Sporophyta	Spermatophyta
1	Тип размножения		
2	Соотношение гаметофит—спорофит		
3	Проводящая система (типы стел)		
4	Другие признаки		

Упражнение 5. Составьте сравнительную таблицу надотделов Sporophyta и Spermatophyta в соответствии с табл. 10, самостоятельно выбрав основные признаки из лекций и учебника.

Упражнение 6. Составьте сравнительную таблицу отделов Propteridophyta и Pteridophyta, а также классов Lycopodiopsida, Equisetopsida и Filicopsida в соответствии с признаками, приведенными в табл. 11.

Упражнение 7. Составьте сравнительную таблицу отделов Pinophyta и Magnoliophyta, выбрав основные признаки из лекций и учебника.

Упражнение 8. Составьте сравнительную таблицу птеридосперм и основных порядков класса Gymnospermae, выбрав основные признаки из лекций и учебников. Расположите материал в соответствии с табл. 12.

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 9. Составьте таблицу, отражающую образ жизни водорослей (бентос, планктон), и укажите приспособительные признаки. Для этого используйте результаты упражнения 3 и учебник.

Упражнение 10. Составьте сводную таблицу, отражающую травянистые, кустарниковые и древесные жизненные формы отделов, классов и важнейших порядков высших растений. Отрадите в ней преобладание во времени той или иной жизненной формы.

Таблица 11

Сравнение отделов и классов
надотдела Sporophyta

№	Признак	Отдел		
		Propteridophyta	Pterido- phyta	
			Класс	
			Lycopodiopsida	Equisetopsida
1	Жизненная форма			
2	Филлоиды и листья			
3	Корни			
4	Тип стелы			
5	Органы размножения			
6	Породообразующая роль			
7	Время существования			
8	Основные порядки и время существования			
9	Родовой состав			

Таблица 12

Сравнение птеридосперм и основных порядков
отдела Gymnospermae

№	Признак	Птеридоспермы	Порядок						
			Bennettitales	Cycadales	Arberiales	Cordaitales	Ginkgoales	Leptostrobales	Pinales
			1	Жизненная форма					
2	Тип стелы								
3	Форма листьев и жилкования								
4	Органы размножения								
5	Области произрастания								
6	Особые признаки								
7	Породообразующая роль								
8	Время существования								

Упражнение 11. Составьте таблицу, отражающую среду обитания высших растений по отделам, классам и порядкам, взяв за основу соотношение проводящих тканей и коры и дополнив другими признаками.

Эволюция

Упражнение 12. Подберите примеры, иллюстрирующие эволюцию стел у высших растений. Материал необходимо представить в виде серии поперечных разрезов ствола проптеридофитов, плауновидных, хвощовых и голосеменных. За основу возьмите рис. 44 и пояснительный текст на с. 107—109. Покажите стрелками ксилему, флоэму, камбий.

Упражнение 13. Подберите примеры, иллюстрирующие эволюцию органов размножения у высших растений. Результаты упражнения представьте в виде серии рисунков, обозначив наиболее важные признаки. При выполнении упражнения просмотрите соответствующие рисунки и сопроводительный текст учебника.

Ботаническая номенклатура

Упражнение 14. Подберите примеры, когда разрозненные части одного растения (листья, органы размножения, отпечатки коры и пр.) получили различные названия. Особое внимание обратите на представителей порядков *Lepidodendrales*, *Calamostachyales* (*Calamitales*), *Cordaitanthales* (*Cordaitales*).

Упражнение 15. Составьте сравнительную таблицу таксономических категорий, используемых в ботанике и в зоологии, обратив особое внимание на имеющиеся отличия в названиях одноранговых таксонов. Некоторые таксоны (порядки, отряды, семейства и т.д.) имеют определенные окончания, укажите их.

Упражнение 16. Приведите иерархию высших таксонов для любого рода, например *Lepidodendron*, *Ginkgo*, *Taxodium*, *Podozamites* и т.д.

Геохронология

Упражнение 17. Составьте геохронологическую таблицу распространения отделов низших растений. Для каждого отдела проведите линию от начала появления до исчезновения, время расцвета покажите двойной линией.

Упражнение 18. Составьте геохронологическую таблицу распространения высших растений, отразив на ней основные порядки соответствующих отделов и классов. Суммарный интервал существования покажите одинарной линией, периоды расцвета — двойной, а периоды углеобразования — тройной.

Палеофлористическое районирование суши

Упражнение 19. Нанесите на контурные карты мира границы палеофлористических областей (отдельно для палеозоя и мезозоя), используя рис. 79 и 80, а также текст на с. 151—156. На лабораторных занятиях по мере просмотра родов ископаемых растений отразите названия на соответствующих картах. В легенде укажите климат, характерный для каждой области. Обратите внимание на связь морфологических признаков растений с климатическими условиями их произрастания (составлено Е.Л. Суминой).

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

I. Когда существовал отдел *Phaeophyta*?

1. D—T. 2. P—Q. 3. S—Q. 4. P—Q.

II. У каких водорослей кремневый скелет?

1. *Chlorophyta*. 2. *Phaeophyta*. 3. *Diatomeae*. 4. *Charophyta*.

III. Какой род является порообразующим?

1. *Lithothamnium*. 2. *Cystoseira*. 3. *Distephanus*. 4. *Dictyochoa*.

IV. Какие водоросли ведут планктонный образ жизни?

1. *Charophyta*. 2. *Chlorophyta*. 3. *Diatomeae*. 4. *Rhodophyta*.

V. У каких высших растений отсутствуют листья?

1. *Filicopsida*. 2. *Magnoliophyta*. 3. *Equisetopsida*. 4. *Propteridophyta*.

VI. У каких высших растений отсутствуют настоящие корни?

1. *Lycopodiopsida*. 2. *Pinophyta*. 3. *Magnoliophyta*. 4. *Filicopsida*.

VII. Когда существовал порядок *Lepidodendrales*?

1. O—T. 2. C—T. 3. D₃—P. 4. S—P₁.

VIII. Основой для деления подцарства высших растений на надотделы является:

1. Строение листьев. 2. Строение органов размножения. 3. Способ ветвления стебля. 4. Строение корневой системы.

IX. Основные углеобразователи каменноугольного периода:

1. Propteridophyta. 2. Magnoliophyta. 3. Chrysophyta. 4. Lycopodiopsida.

X. Закономерное чередование поколений характерно для:

1. Thallophyta. 2. Cyanobionta. 3. Telomophyta. 4. Bacteria.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно контрольную работу из нескольких вопросов. Для каждого вопроса дайте один правильный ответ и три неправильных, желательно правдоподобных.

ЦАРСТВО ГРИБЫ. REGNUM FUNGI

Царство Fungi (лат. *fungus* — гриб) — Грибы — сочетает в себе свойства растений и животных. Общие признаки грибов и растений: неподвижность, верхушечный рост, способ питания — всасывание, размножение с помощью спор, накопление крахмала; у некоторых низших грибов стенки клеток построены из целлюлозы (признак, унаследованный от общего предка с растениями), поэтому оболочки клеток могут сохраняться в ископаемом состоянии

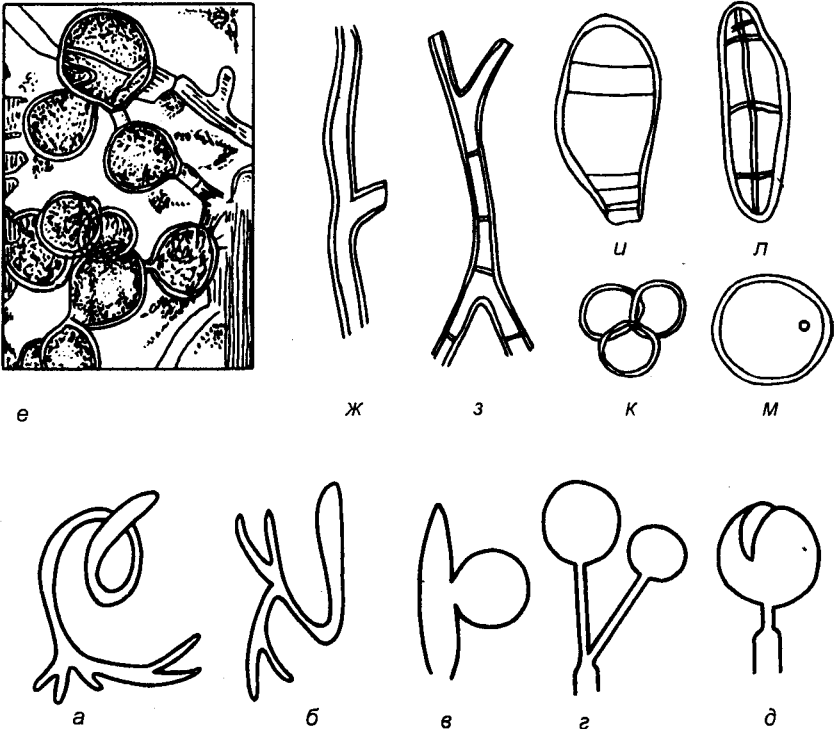


Рис. 83. Царство Fungi (PR₁?, V—Q).

а—д — реконструкция вендских грибов европейской части России; *а, б* — талломы с ризоидами, *в—д* — спорангии; *е* — низшие грибы из карбона Англии; *ж—м* — неоген Закарпатья: *ж* — гифы низших, *з* — высших грибов, *и—м* — споры в различном сочетании (*а—д* — Бурзин, 1995; *е* — Криштофович, 1957; *ж—м* — Попов, Рыбакова, 1970)

(рис. 83). Сходство с животными: отсутствие хлорофилла и соответственно фотосинтеза; гетеротрофный тип питания; в продуктах обмена присутствует мочеви́на, в плотных оболочках клеток имеется хитин; конечное накопительное вещество — производные глюкозы (как у большинства животных). Известно около 100 000 видов грибов.

Грибы — неоднородная полифилетическая группа организмов, возникших от разных предков амебоподобного облика, не имевших хлорофилла. Одни из них имели жгутик, другие — нет.

Грибы могут быть одно- и многоклеточными; клетки преимущественно многоядерные, редко — одноядерные. Многоклеточные грибы состоят из тонких нитевидных структур. Нити, или *гифы*, при разветвлении переплетаются, образуя грибницу, или *мицелий*. Гифы низших грибов не имеют клеточных перегородок, а гифы высших имеют. Грибницы очень разнообразны по строению и размерам: от микроскопических скоплений в виде плесени до крупных образований у шляпочных грибов. Размножение вегетативное или с помощью спор. Споры как подвижные, со жгутиками (зооспоры), так и неподвижные. Последние образуются внутри специальных полостей или на концах гифов. Они имеют плотную оболочку и сохраняются в ископаемом состоянии. По типу питания грибы являются гетеротрофами: сапротрофами, паразитами, редко хищниками. Они существуют в почве и на ее поверхности, а также снаружи и внутри многих объектов и организмов. Грибы образуют *микоризы* с корнями высших растений — отношения симбиоза.

Симбиогенез грибов с цианобионтами и одноклеточными зелеными водорослями привел к возникновению *лишайников* (греч. *leichen* — лишай) — своеобразных организмов, существующих как единое целое. По другим данным, лишайники — это симбиоз зеленых и бурых водорослей. Лишайники неприхотливы, могут поселяться на безжизненных скальных породах. В связи с этим есть основания предполагать, что они могли быть первыми наземными поселенцами, хотя достоверные находки известны в отложениях верхнего мела. Нередко лишайники выделяют в самостоятельный отдел. Насчитывается 20 000 видов и более 400 родов лишайников.

В ископаемом состоянии от грибов сохраняются преимущественно споры, реже гифы, мицелии и еще реже отдельные клетки (рис. 83). Максимальное число спор встречено в бурых углях. Достоверные остатки грибов известны с девона. В докембрии (средний рифей) обнаружены гифоподобные образования. Наиболее сенсационными являются находки микроскопических образований в археозое на рубеже 3,8 млрд лет, которые описаны среди бактерий. Некоторые исследователи относят их к дрожжевым грибкам. Если это так, то эукариоты возникли почти одновременно с прокариотами. Предполагают, что в докембрии и раннем палеозое бактерии, грибы, лишайники, моховидные и некоторые водоросли уже освоили наземную среду.

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ. REGNUM ZOA (ANIMALIA)

Царство Zoa
Подцарство Protozoa
Подцарство Metazoa

К царству Zoa (греч. *zoa* — животные), или Animalia (лат. *animal* — животное), — Животные — относятся одноклеточные и многоклеточные организмы, для которых характерны следующие признаки.

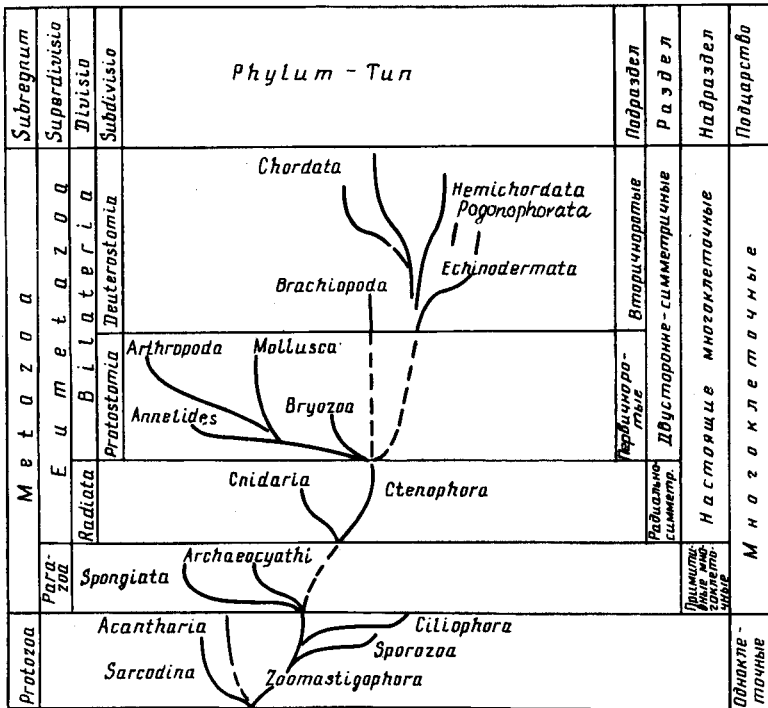


Рис. 84. Родословное дерево животных (показаны основные типы)

- Питание осуществляется готовыми органическими продуктами (гетеротрофы).
- Клетки не имеют целлюлозной оболочки и различных пигментов, свойственных растениям.
- Подвижность на протяжении всей жизни или на отдельных возрастных стадиях.

В действительности разграничить одноклеточные растения и животных можно далеко не всегда. Некоторые формы занимают промежуточное положение. Иногда между низшими одноклеточными водорослями и одноклеточными животными отсутствует четкая граница. Так, среди жгутиковых имеются и растительные и животные организмы. Первые являются автотрофами и синтезируют органические вещества, а вторые питаются готовыми органическими соединениями. Поэтому выделение царства Protista не лишено основания.

Животные размножаются половым и бесполом путем. Половой процесс сопровождается возникновением половых клеток, слияние которых дает начало новому организму. Бесполое размножение представляет собой деление или почкование; в результате образуются колонии либо единый организм распадается на несколько. Колониальность присуща многим преимущественно прикрепленным многоклеточным животным (губковые, археоциаты, книдарии, мшанки, граптолиты), хотя колонии известны и среди простейших — жгутиковых и саркодовых. Полный жизненный цикл у таких организмов представляет собой чередование полового и бесполого поколений, морфологически отличающихся друг от друга. Это присуще как одноклеточным, так

и многоклеточным организмам. Подробнее чередование поколений одноклеточных рассмотрено ниже на примере саркодовых, а многоклеточных — на примере кишечнополостных.

Животные возникли в рифее около 1200 млн лет тому назад. Взаимоотношение основных типов между собой и принадлежность подцарствам, надразделам, разделам, подразделам показаны на рис. 84. Перечисленные таксоны отражают уровни организации животного мира.

Царство Животные по числу клеток разделяется на два подцарства: Одноклеточные (Protozoa) и Многоклеточные (Metazoa). У первых — клеточный уровень организации (клетка представляет собой организм), а у вторых клетки являются структурными единицами, слагающими ткани и органы.

ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ. SUBREGNUM PROTOZOA

Подцарство Protozoa

Tun Mastigophora

Tun Ciliophora

Tun Sporozoa

Tun Sarcodina

Tun Acantharia

Общая характеристика. Подцарство Protozoa (греч. *protos* — первый; *zoa* — животные) включает животных, которые характеризуются исключительным разнообразием как по размерам, так и по строению клетки. Простейшие многочисленны и распространены повсюду, общее число современных и ископаемых

видов приближается к 50 000. Большинство простейших имеют микроскопические размеры (50—150 мкм), самые мелкие не достигают 10 мкм, а наиболее крупные — ресничные и саркодовые — превосходят 50 000 мкм (5 см), иногда и более.

Клетка простейших является целостным организмом, она полифункциональна, т.е. выполняет основные жизненные функции (обмен веществ, дыхание, движение, размножение). Форма и строение клетки различны. Форма тела большинства простейших асимметрична, исключения составляют радиально-лучистые акантарии, радиолярии и некоторые двусторонне-симметричные фораминиферы.

Основное содержимое клетки — *цитоплазма* — включает одно или два ядра, вакуоли, митохондрии и т.д. *Ядро* представляет собой генетический аппарат; при наличии двух ядер меньшее является генеративным, а большее — вегетативным. *Вакуоли* — полости, приспособленные для переваривания пищи и выделения (*пищеварительные* и *сократительные вакуоли*). *Митохондрии* — удлинённые тельца с самостоятельными мембранами, выполняющие функции обмена и дыхания. Окислительные реакции сопровождаются высвобождением большого количества энергии. Создание энергии — главная функция митохондрий. В клетках животных митохондрии генерируют около 90—95% энергии и ненамного меньше в клетках грибов и растений. Число митохондрий в клетке от 1 до 100 000. Сторонники теории симбиогенеза считают, что митохондрии возникли от аэробных бактерий, которые внедрились в клетку. Внешняя часть цитоплазмы называется *эктоплазмой*. Её плотность определяет постоянство или непостоянство формы клетки простейших. Эктоплазме противопоставляется *эндоплазма*.

По способу питания простейшие относятся к *фито-* и *зоофагам*; первые питаются микроорганизмами растительного, а вторые — животного проис-

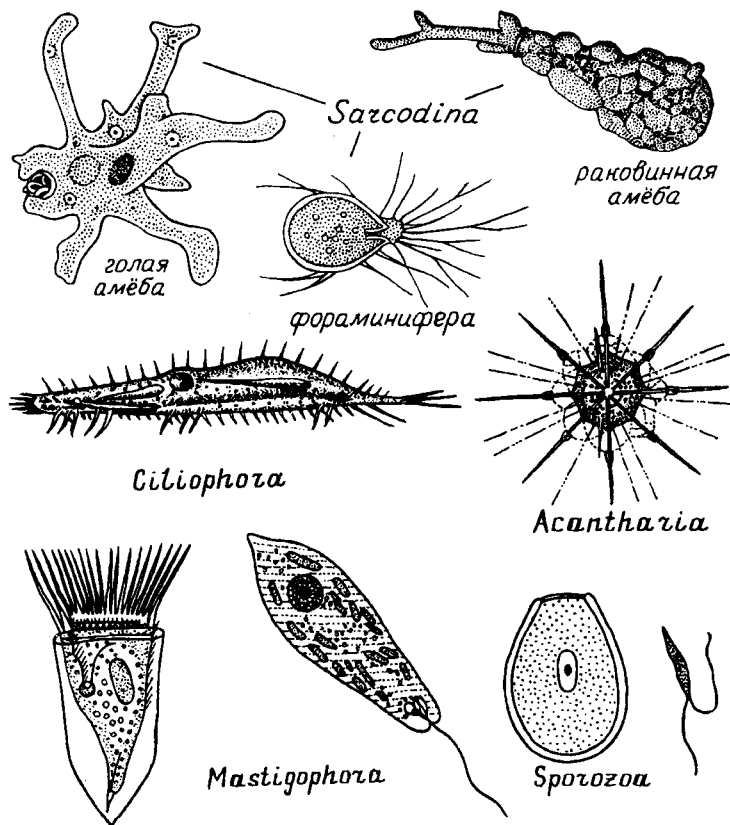


Рис. 85. Подцарство Protozoa (R—Q)

хождения. *Пищеварение* простейших бывает *внутриклеточное*, т.е. происходит в замкнутых вакуолях внутри клетки, или *внеклеточное пристеночное* — осуществляется в полужамкнутых полостях наружной поверхности клетки. Размножение простейших происходит половым и бесполом путем, нередко с чередованием поколений.

Принципы классификации и систематика. Основные жизненные функции производятся отдельными участками клетки, получившими название *органойды* (устаревшее название *органеллы*). Особенности клетки — строение ядра, цитоплазмы, органойдов движения, типа движения, состав скелета — основа для подразделения подцарства простейших на типы. В настоящее время насчитывается от 5 до 9 типов и более.

Тип Саркодовые (*Sarcodina*) отличается наиболее простым строением; имеет органойды движения в виде *псевдоподий*, или *ложноножек* (рис. 85). Многие саркодовые обладают опорным и защитным скелетом, поэтому ниже будет дана более подробная характеристика этого типа.

Из типа саркодовых недавно был выделен небольшой по объему, но чрезвычайно своеобразный тип *Acantharia*. Они близки радиоляриям (см. ниже), но без центральной органической капсулы, а главное — у них имеется целистиновый скелет ($SrSO_4$). Акантарины включают морских стеногалинных животных, скелет которых состоит из 20 пересекающихся в центре клетки радиальных игл. Реже иглы расположены диаметрально. На иглах могут

возникать дополнительные перекладки, и в результате последующего срастания иногда формируются шаровидные капсулы. Длина игл одинаковая либо различная; во втором случае размеры игл меняются закономерно, и через концы четырех (реже двух) игл можно провести серию параллельных сфер.

Акантарии — единственная группа животных, обладающих способностью секретировать целестин (сернокислый стронций). Они могли быть «санитарами моря», но после гибели организма целестиновые скелеты очень быстро растворяются и стронций возвращается в воду, поэтому акантарии не сохраняются в ископаемом состоянии. Однако имеются сведения, что прожилки в некоторых горных породах все-таки образованы иглочками акантарий.

Тип Жгутиковые (*Mastigophora*) имеет органоиды движения в виде одного-двух, реже множества *жгутиков*, совершающих колебательные движения. От этого типа произошли споровики, ведущие паразитический образ жизни и нередко утрачивающие жгутики.

Тип Инфузории (*Infusoria*), или Ресничные (*Ciliophora*), устроен наиболее сложно. Органоиды движения *реснички* совершают гребные движения. У высокоорганизованных инфузорий развиты аналоги пищеварительной системы с «ртом» и «анусом», нервной системы и т.д. Инфузории, видимо, возникли от жгутиковых.

Многие простейшие в неблагоприятные периоды жизни выделяют временные защитные оболочки, образуя цисты, или, правильнее, цисты покоя в противоположность цистам размножения.

Геологическая история. Геологическая история простейших отчетливо прослежена только для двух классов саркодовых: фораминифер и радиолярий. Можно утверждать, что многие бесскелетные формы, характерные для других типов, возникли, несомненно, в глубокой древности (в рифее, а возможно, и ранее), но доказать это на палеонтологическом материале пока не представляется возможным. Бесскелетные простейшие ведут свое начало от каких-то прокариотных организмов. Обособление саркодовых и жгутиковых, видимо, произошло достаточно рано. Жгутиковые явились не только предками споровиков и инфузорий, но и родоначальниками многоклеточных животных. Помимо саркодовых в ископаемом состоянии известны немногочисленные раковинные жгутиковые и инфузории. Особый интерес представляют тинтиниды, относящиеся к типу инфузории. Они достоверно существуют со среднего триаса и поныне, но имеются указания и на палеозойские находки (см. с. 186).

Тип Саркодовые. Phylum Sarcodina

Tun Sarcodina
Класс *Foraminifera*
Класс *Amoebina*
Класс *Radiolaria*
Класс *Heliozoa*

Общая характеристика. Тип Sarcodina (греч. *sars*, *sarcos* — мясо; *sarcodes* — вещественный, плотский) включает морских, реже пресноводных простейших, нередко обладающих скелетом и имеющих органоиды движения в виде *псевдоподий*. Строение псевдоподий

различно: короткие, немногочисленные либо длинные, многочисленные, имеющие внутреннюю плазматическую нить или без нее. Функция псевдоподий

не ограничивалась движением. Они принимали участие в захвате пищи, ее частичном переваривании, а также в построении скелета.

Выделяются два подтипа. У подтипа Rhizopoda (корненожки) псевдоподии без опорной нити, а у подтипа Actinopoda (лученожки) псевдоподии имеют внутреннюю опорную плазматическую нить. К подтипу Rhizopoda относятся классы Amoebina, наиболее известным представителем которого является пресноводная амёба, и Foraminifera, включающий преимущественно морские раковинные формы (рис. 85). В состав подтипа Actinopoda входят два класса: раковинные морские Radiolaria и безраковинные, преимущественно пресноводные или морские Heliozoa (0,1—3 мм), или солнечники. Последние обычно имеют радиально расположенные псевдоподии, иногда кремневые иголки постоянной формы, но у них отсутствует центральная капсула, имеющаяся у Radiolaria.

Современные саркодовые обитают преимущественно в морях, не более 20% представителей этого типа существуют в пресных водоемах, иногда даже в торфяниках и подземных водах. Саркодовые могут медленно перемещаться по дну, часто поселяются на водорослях, иногда прикрепляются к субстрату, некоторые приспособились к планктонному образу жизни.

Геологическая история. Обладающие раковиной Foraminifera и Radiolaria сохраняются в ископаемом состоянии, в то время как Heliozoa и Amoebina ограничены преимущественно современными формами. Геологическая история саркодовых ведет начало с кембрия, когда появляются фораминиферы, достоверные радиолярии указываются несколько позднее — с ордовика, а раковинные амёбы известны начиная с палеогена.

Класс Фораминиферы. Classis Foraminifera

Класс Foraminifera
Отряд Allogromiida
Отряд Astrorhizida
Отряд Ammodiscida
Отряд Lituolida
Отряд Trochamminida
Отряд Palaeotextulariida
Отряд Textulariida
Отряд Ataxophragmiida
Отряд Endothyrida
Отряд Fusulinida
Отряд Lagenida
Отряд Miliolida
Отряд Rotaliida
Отряд Buliminida
Отряд Globigerinida
Отряд Heterohelicida
Отряд Nummulitida

Общая характеристика. Класс Foraminifera (лат. *foramen, foraminis* — отверстие, канал; *fero* — носить, нести) весьма многочисленный и разнообразный, включающий 4500 родов и примерно 40 000 видов (ископаемых видов свыше 30 000), т.е. около 2,5% от числа известных организмов. Формы бентосные и планктонные. Некоторые фораминиферы живут в солоноватоводных и пресных водоемах. Подавляющее большинство обитает в морских условиях. Раковина фораминифер имеет одно, реже несколько отверстий. Движение, сбор пищи, ее частичное переваривание, участие в формировании раковины осуществляются с помощью длинных тонких псевдоподий, нередко переплетающихся между собой и создающих ловчую сеть (*ретикулоподии*).

Фораминиферы размножаются половым и бесполом способом. При любом способе размножение начинается с деления ядра взрослого организма (клетки) и облекания массы вновь образовавшихся ядрышек цитоплазмой. В жизненном цикле нередко наблюдается чередование полового и бесполого поколений (рис. 86, 87). При половом размножении непременно возни-

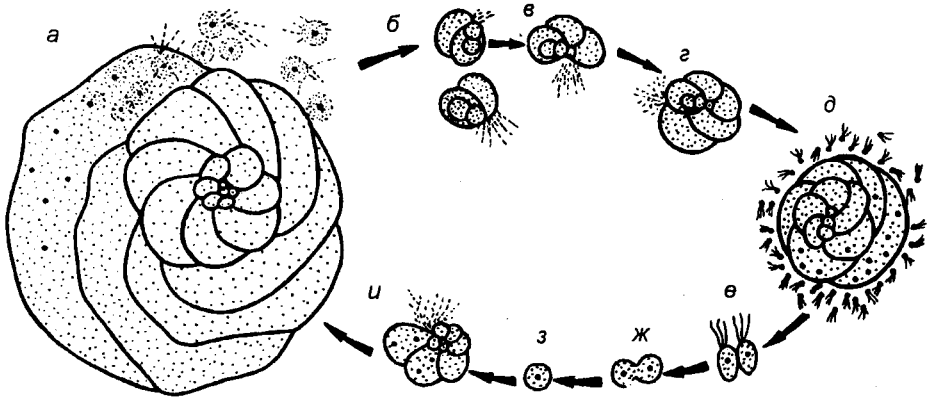
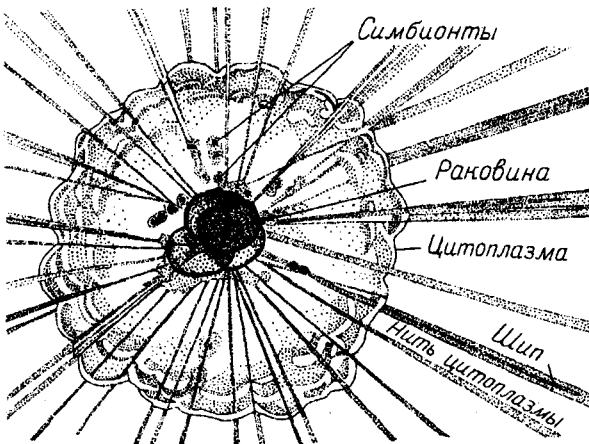


Рис. 86. Чередование полового и бесполого поколений у фораминифер.

а — микросферическая особь в момент распада на зародыши; *б-г* — стадии формирования раковины; *д* — макросферическая особь в момент образования гамет; *е-з* — стадии слияния гамет; *и* — молодая микросферическая особь (*Вопросы микропалеонтологии*, 1982, № 25)

кают жгутики, образуются *гаметы*. После слияния гамет возникает *зигота*. Строительство раковинки начинается с образования вокруг зиготы первой камеры. В дальнейшем выходящий из устья пучок ретикулоподий (псевдоподий) укорачивается и образует цисту. Внутри цисты закладывается новая камера, а положение устья и консистенция цитоплазмы определяют ее форму.

Процесс бесполого размножения начинается с почти одновременного деления ядра и цитоплазмы: возникают десятки, реже сотни зародышей. Амёбовидные зародыши через устье покидают материнский организм, и вокруг каждого из них начинает формироваться первая камера. Когда завершается рост клетки и прекращается строительство раковины, ядро делится на значительно большее число ядер, чем в первом случае. Распределение цитоплазмы, облекание ею каждого ядра, возникновение двух, реже трех жгутиков приводит к образованию подвижных половых клеток — гамет. Иногда процессы размножения могут происходить и более сложно. Число амёбовидных зародышей существенно меньше, но они значительно крупнее, чем гаметы, число которых в десятки и сотни раз больше. Из зиготы формируется *микросферическая особь* с маленькой первой камерой и большим числом последующих, а из амёбовидных зародышей — *макросферическая особь* с крупной первой камерой и небольшим числом последующих. Микросферическая особь — результат по-



следующих, а из амёбовидных зародышей — *макросферическая особь* с крупной первой камерой и небольшим числом последующих. Микросферическая особь — результат по-

Рис. 87. «Облако» цитоплазмы, образующееся во время размножения вокруг раковинки планктонной глобигериниды *Hastigerina pelagica* (d'Orbigny), сильно увел., Саргассово море, современность (Be, Anderson, 1976)

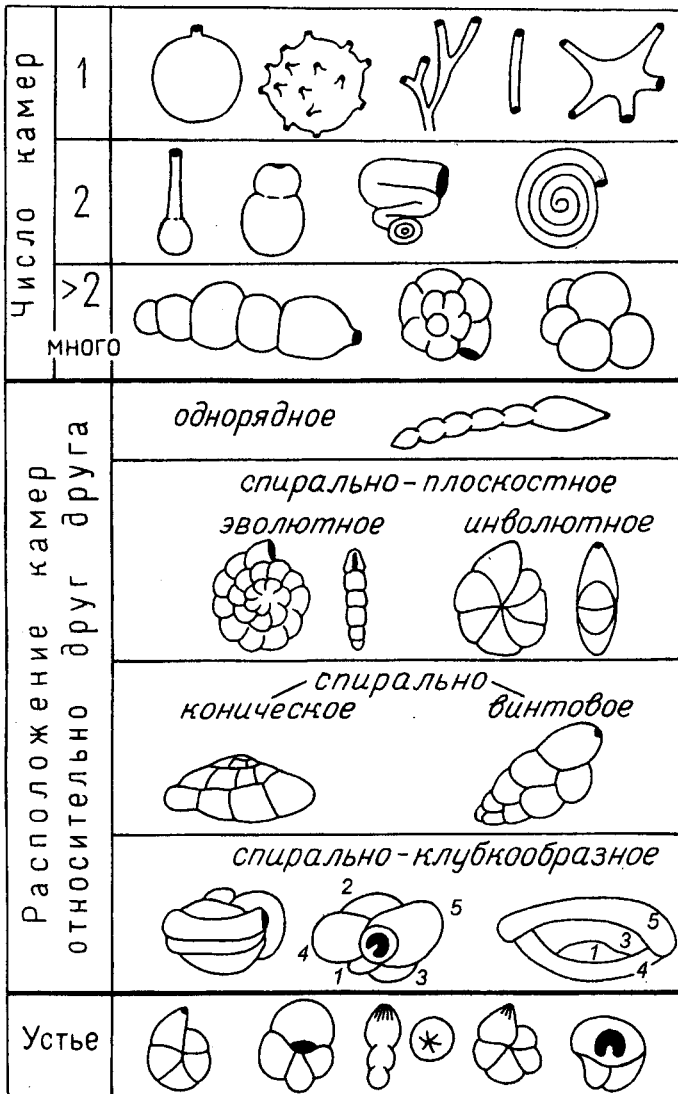


Рис. 88. Схема строения раковин фораминифер

лового размножения — повторяет стадии развития предков, а макросферическая особь — итог бесполого размножения — не отражает эти стадии. Итак, для фораминифер характерно наличие полового и бесполого поколений, которые морфологически отличаются друг от друга.

Раковины фораминифер различают по составу и способу образования, числу и расположению камер, а также по размерам. По существу они являются внутренними, а не наружными, тончайшая пленка *эктоплазмы* облекает раковину снаружи, а основное содержание клетки — *эндоплазма* — находится внутри клетки. По способу образования выделяются раковины агглютинированные и секреторные. *Секреторные раковины* образуются *эктоплазмой* клетки и имеют у большинства форм известковый, а у меньшинства — органический скелет. *Агглютинированные раковины* (лат. *agglutinare* —

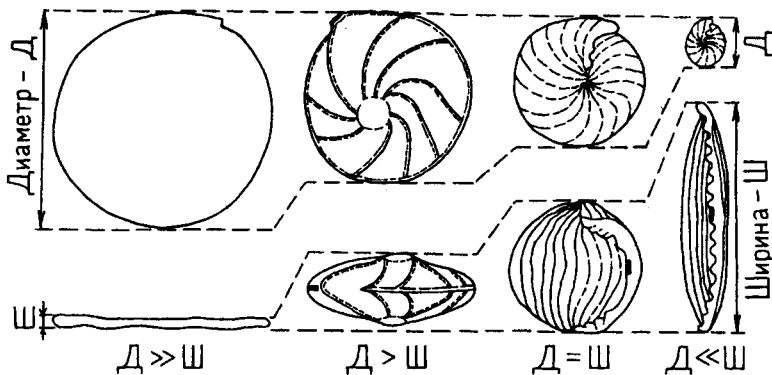


Рис. 89. Схема строения инволютных раковин фораминифер

склеивать) состоят из посторонних частиц — зерен, скрепленных цементом, который образуется эктоплазмой. Состав зерен разнообразный: слюдинокварцевый, гранатовый, известковый и др. Цемент органический; он может минерализоваться различными соединениями кальция, кремнезема (?), железа и т.д. С наличием кремневого цемента многие не согласны.

По числу камер фораминиферы подразделяются на одно-, двух- и многокамерные (рис. 88). Однокамерные раковины могут быть округлыми, звездчатыми, цилиндрическими и пр. Двухкамерные формы состоят из шарообразной первой камеры и различно устроенной второй: почти цилиндрической в одном случае либо в виде длинной клубкообразной или спиральной трубки — в другом.

Наибольшее разнообразие характерно для многокамерных раковин, которые различаются прежде всего по способу расположения камер. Камеры могут следовать одна за другой в один ряд, чаще они окружают первую камеру спирально или клубкообразно. Спиральнозавитые раковины подразделяются на спирально-плоскостные, спирально-конические и спирально-винтовые. При клубкообразном типе навивания наблюдается закономерное либо незаконномерное расположение камер.

Спирально-плоскостные раковины различаются между собой формой поперечного сечения оборотов и степенью их перекрытия (рис. 89). Если обороты только соприкасаются и снаружи видны все предыдущие обороты, то раковина называется *эволютной*. Если последний оборот полностью перекрывает предпоследний, а значит, и все предыдущие, то раковина называется *инволютной*. В этом случае снаружи виден только последний оборот, а их действительное число можно определить только на разрезе раковины. При частичном перекрытии оборотов выделяются переходные варианты: *полуинволютные* и *полуэволютные* раковины. Внешне инволютные раковины выглядят как монетовидные, если диаметр раковины значительно больше ширины ($D \gg Ш$), линзовидные ($D > Ш$), шаровидные ($D = Ш$) и веретенovidные ($D < Ш$).

Спирально-конические и *спирально-винтовые* раковины различаются по отношению высоты раковины к ширине основания. У спирально-винтовых раковин на одном обороте могут находиться две или три камеры и соответственно сбоку наблюдаются два или три ряда камер. Закономерное клубкообразное навивание характеризуется расположением камер в нескольких взаимно пе-

Отряд Allogromiida

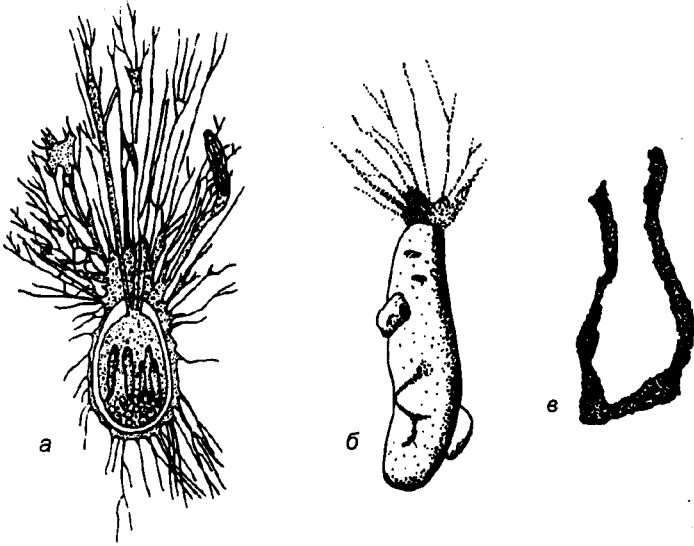


Рис. 90. Отряд Allogromiida (ϵ_3 —Q).

a — *Allogromia* (Q); *б* — *Chitinosaccus* (Q); *в* — *Chitinolagena* (O), (*Treatise...*, C, 1964)

ресекающихся плоскостях. Между плоскостями сохраняется постоянный угол (*милиолиновый тип*).

Размеры раковин фораминифер колеблются в значительных пределах. Наряду с микроскопическими формами (размеры не превышают 0,02—0,05 мм), встречаются и «гиганты» (5 см и более). Существует условное разделение фораминифер на мелкие и крупные. К последним относятся фузулиниды, нуммулитиды и некоторые агглютинированные астроризиды.

Систематика фораминифер. По комплексу рассмотренных признаков среди фораминифер выделяют от 13 до 52 отрядов. Ниже будут рассмотрены только наиболее важные: Allogromiida (ϵ_3 —Q), Astrorhizida (ϵ —Q), Ammodiscida (ϵ —Q), Lituolida (C—Q), Trochamminida (C—Q), Palaeotextulariida (D—P), Textulariida (T—Q), Ataxophragmiida (T_3 —Q), Endothyrida (D₃—K), Fusulinida (C—P), Lagenida (C—Q), Miliolida (C—Q), Rotaliida (T_2 —Q), Buliminida (J—Q), Globigerinida (J₂—Q), Heterohelicida (K—Q), Nummulitida (K₃—Q).

Отряд Allogromiida (греч. *allos* — различный, иной; лат. *groma* — палочка). Раковина однокамерная, трубчатая или шаровидная, стенка секреторная, органическая, иногда с примесью агглютинированных частиц (рис. 90). Бентос — свободный или прикрепленный. Аллогромииды в эволюционном отношении представляют собой наиболее примитивный отряд фораминифер. Поздний кембрий — современность. Их предками являлись безраковинные формы, возникшие, видимо, в венде, а возможно, и ранее.

Отряд Astrorhizida (греч. *aster* — светило, звезда; *rhiza* — корень). Раковина агглютинированная, обычно крупнозернистая, однокамерная, различной формы: звездчатая, палочковидная, разветвленная, округлая и др. (рис. 91). Устье простое, одно, два или несколько. Астроризиды обитают в морях на различных глубинах, ползая по дну или прикрепляясь к субстрату.

Отряд Astrorhizida

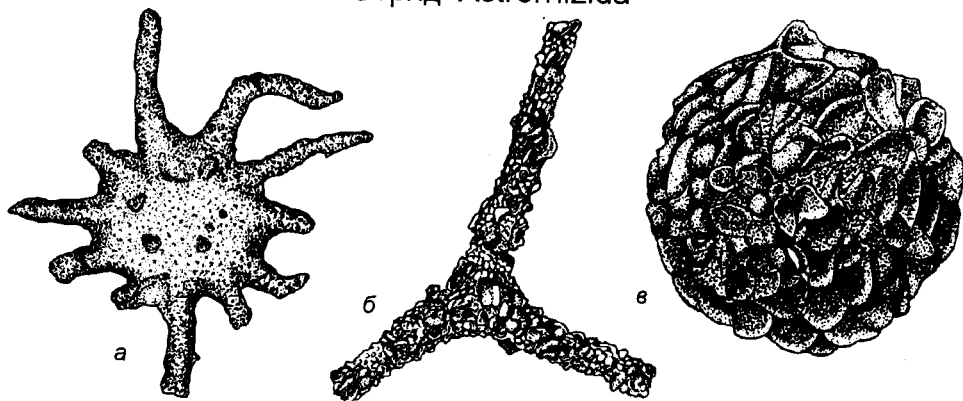


Рис. 91. Отряд Astrorhizida (Є—Q).

a — *Astrorhiza* (O₂—Q); *б* — *Rhabdammina* (PZ—Q); *в* — *Saccammina* (S—Q) (*Treatise...*, С, 1964)

Некоторые астроризиды достигают в северных морях значительных размеров (до 2—3 см в длину) и при массовых поселениях на дне слагают значительную часть осадка, например образуя рабдаминные пески. Кембрий — современность.

Отряд Ammodiscida (*Ammon* — египетское божество со спирально свернутыми рогами; греч. *discos* — диск, плоский круг). Раковина агглютинированная, разнозернистая, двухкамерная (рис. 92). Первая камера шаровидная, вторая трубчатая, прямая либо неправильно-клубкообразная или спирально-плоскостная. Устье простое, конечное или в основании септальной поверхности. Аммодисциды обитают в морях на различных глубинах, ведя бентосный, свободный и очень редко прикрепленный образ жизни. Кембрий — современность.

Отряд Lituolida (лат. *lituus* — жезл древнеримского предсказателя будущего). Раковина агглютинированная, от тонко- до крупнозернистой, мно-

Отряд Ammodiscida

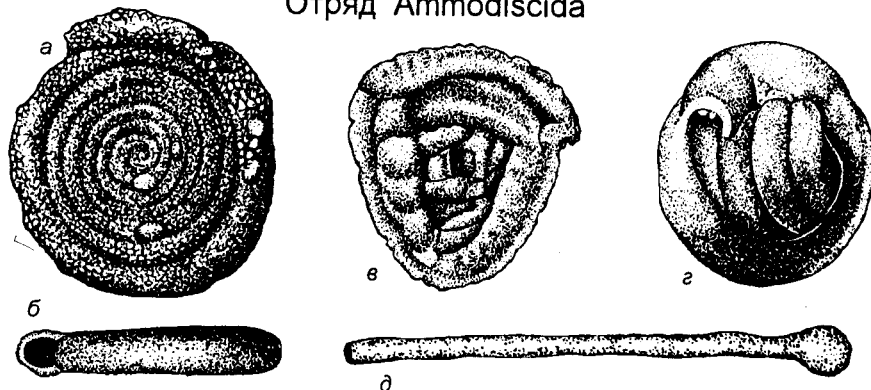


Рис. 92. Отряд Ammodiscida (Є—Q).

a, б — *Ammodiscus* (Є—Q): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья; *в* — *Glomospirella* (C₃—N₁); *г* — *Glomospira* (C—Q); *д* — *Hyperammina* (PZ—Q) (*Treatise...*, С, 1964; *Pokorny*, 1958)

Отряд Lituolida

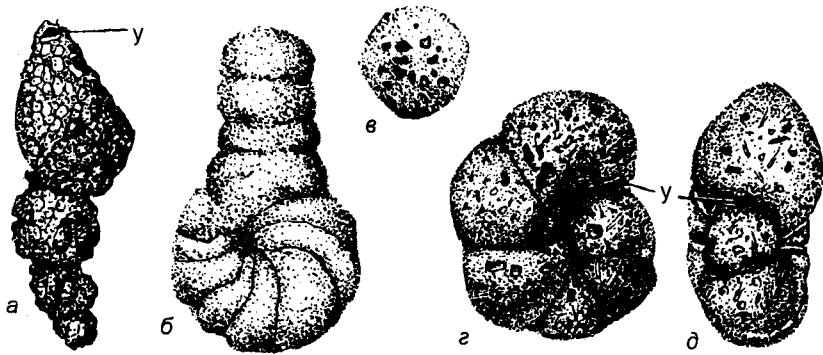


Рис. 93. Отряд Lituolida (C—Q).

a — *Reophax* (C—Q), вид сбоку; *б, в* — *Lituola* (K_2): *б* — вид сбоку, *в* — вид со стороны ситовидного устья (*y*); *з, д* — *Haplophragmoides* (C—Q): *з* — вид снизу, *д* — вид сбоку (*Treatise...*, C, 1964)

гокамерная, однорядная, прямая (или изогнутая) либо спирально-плоскостная, реже гетероморфная: клубкообразная или спиральная на ранней стадии и прямая однорядная — на поздней (рис. 93). Устье простое либо ситовидное, конечное или щелевидное, расположенное в основании септальной поверхности. Бентос свободный и редко прикрепленный. Карбон — современность.

Отряд Trochamminida (греч. *trochos* — колесо; *amos* — песок). Раковина агглютинированная, многокамерная, спирально-коническая (трохоидная) со слабо выступающей макушкой (рис. 94). Камеры овальные сверху, округлые сбоку и округленно-треугольные снизу. Простое щелевидное устье располагается на нижней («брюшной») стороне. Бентос — свободный или прикрепленный. Карбон — современность.

Отряд Palaeotextulariida (греч. *palaios* — древний, плюс родовое название *Textularia*). Раковина известковая, с примесью агглютинированных частиц, многокамерная, спирально-винтовая, двухрядная на всех стадиях или только на ранней (рис. 95). Стенка преимущественно двухслойная, с толстым радиально-волокнистым внутренним и зернистым (гранулярным) наружным слоем. Устье простое, находящееся у внутреннего края септы, на одноряд-

Отряд Trochamminida

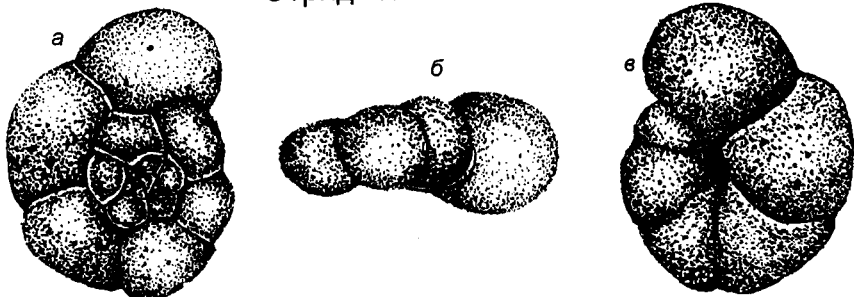


Рис. 94. Отряд Trochamminida (C—Q).

а-в — *Trochammina* (C—Q): *а* — вид сверху, *б* — вид сбоку, *в* — вид снизу (*Treatise...*, C, 1964)

Отряд Palaeotextulariida

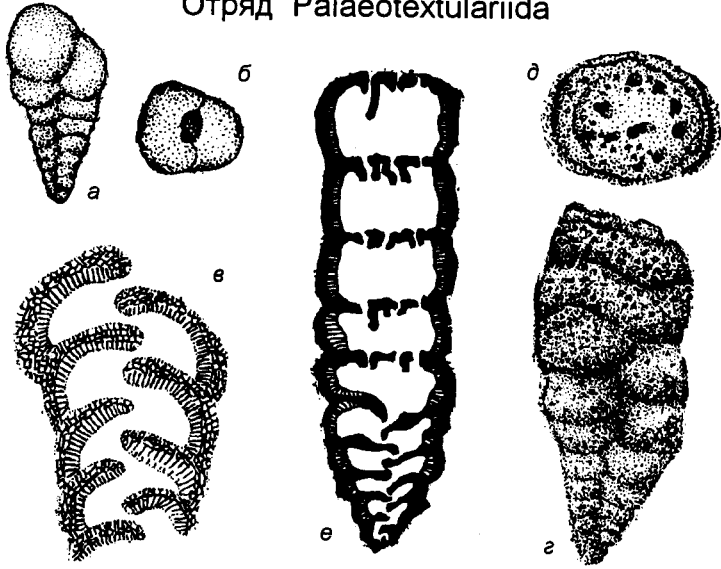


Рис. 95. Отряд Palaeotextulariida (D — P).

a—в — *Palaeotextularia* (С — P): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья, *в* — продольное сечение раковины, видна двухслойная стенка; *z—e* — *Climacamina* (С — P): *z* — вид сбоку, *д* — вид со стороны ситовидного устья, *е* — продольное сечение раковины, видна двухслойная стенка (Treatise..., С, 1964)

Отряд Textulariida

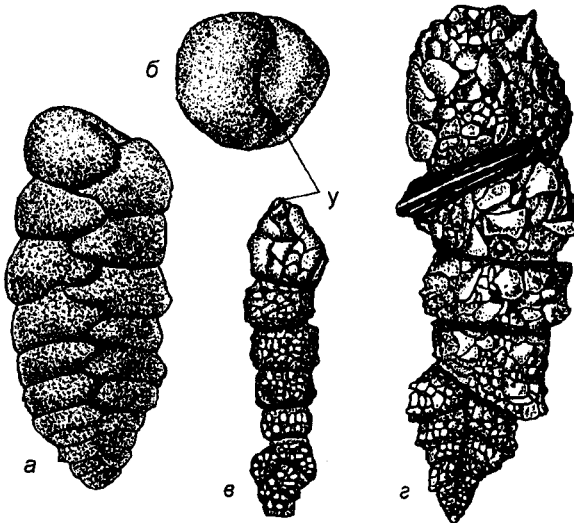


Рис. 96. Отряд Textulariida (Т — Q).

a, б — *Textularia* (P — Q): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья (*y*); *в, z* — *Bigenerina* (P₂ — Q): *в* — макросферическая; *z* — микросферическая особь (Treatise..., С, 1964; Основы палеонтологии, Т.1, 1959)

Отряд Ataxophragmiida

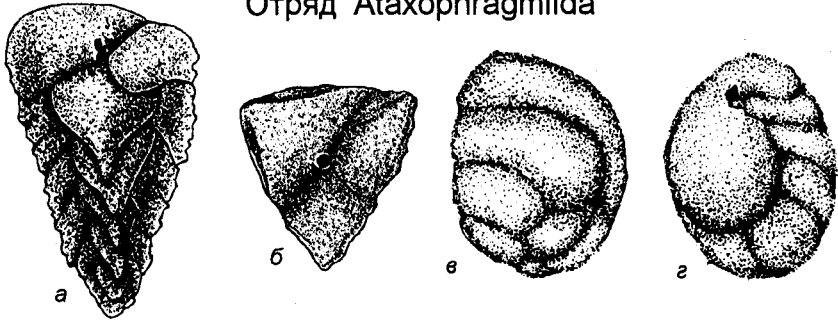


Рис. 97. Отряд Ataxophragmiida (T_3 —Q).

a, б — *Verneuilina* (J_3 — K); *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья; *в, г* — *Ataxophragmium* (K_2), вид сбоку (*Treatise...*, C, 1964)

ной стадии у диморфной раковины — ситовидное. Бентос свободный. Девон — пермь.

Отряд Textulariida (лат. *textularis* — сплетенный). Раковина агглютинированная, средне- и мелкозернистая, многокамерная, на всех стадиях двухрядная спирально-винтовая или *диморфная*: двухрядная на ранних и однорядная на конечных стадиях (рис. 96). Простое либо ситовидное устье располагается в основании септальной поверхности или занимает конечное положение. Текстулярииды ведут бентосный свободный образ жизни. Триас — современность.

Отряд Ataxophragmiida (греч. *a* — отрицание; *taxo* — приводить в порядок; *phragma* — изгородь, огораживать). Раковина агглютинированная, многокамерная, трехгранной уплощенной субшаровидной или шаровидной формы. Камеры располагаются по винтовой спирали обычно в три ряда или наращиваются по конической спирали (рис. 97). Иногда встречаются ди- или триморфные раковины. Устье простое или сложное. Представители атаксофрагмий обитают в нормально-морских и солоноватоводных бассейнах. Свободный, реже прикрепленный бентос. Поздний триас — современность.

Отряд Endothyrida (греч. *endon* — внутри; *thyra* — дверь, перегородка) представлен секреторными известковыми многокамерными раковинами. Для эндотирид характерно спирально-плоскостное или почти спирально-

Отряд Endothyrida

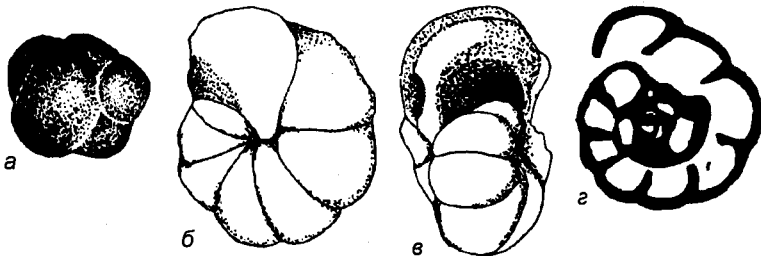


Рис. 98. Отряд Endothyrida (D_3 —K).

a — *Chernyshinella* (K_1); *б-г* — *Endothyra* (C): *б* — вид сбоку, *в* — вид со стороны устья, *г* — схема поперечного сечения, видна клубкообразная начальная стадия (*Основы палеонтологии*, Т. 1, 1959; *Treatise...*, C, 1964)

Отряд Fusulinida

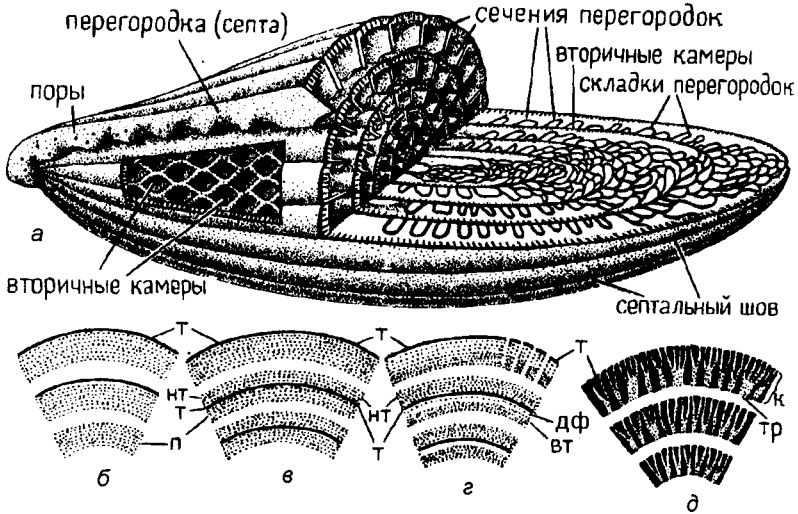


Рис. 99. Отряд Fusulinida (С — Р).

a — схема строения веретеновидной раковины рода *Pseudofusulina*; *б—д* — стенка раковины фузулинид: *б* — двухслойная в двух последних оборотах и однослойная в предыдущем, *в* — стенка двухслойная в последнем обороте и трехслойная в предыдущих, *г* — трехслойная в последнем обороте и четырехслойная в предыдущих, *д* — толстая двухслойная (альвеолярная) (Основы палеонтологии. Т. 1, 1959). Обозначения: вт — внутренний тектурium; дф — диафанотека; к — кериотека; нт — наружный тектурium; п — протекта; т — тектурium; тр — палочковидные трабекулы

Отряд Fusulinida

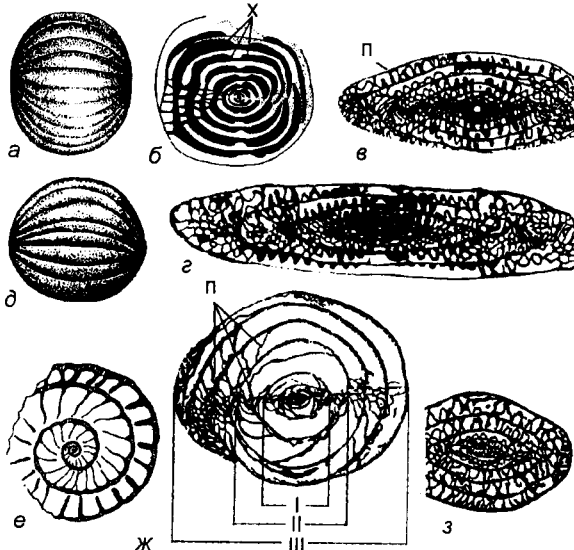


Рис. 100. Отряд Fusulinida (С — Р).

а, б — *Staffella* (P): *а* — внешний вид, *б* — продольное сечение; *в* — *Fusulina* (C_{2-3}), продольное сечение; *г* — *Pseudofusulina* (P), продольное сечение; *д—з* — *Schwagerina* (P): *д* — внешний вид раковины, *е* — поперечное сечение, *ж, з* — продольные (осевые) сечения, видны сечения волнистых перегородок (*а—в, д, е* — Раузер-Черноусова, Фурсенко, 1937; *г, ж* — Основы палеонтологии, Т. 1, 1959; *з* — Treatise..., С, 1964). Обозначения: I—III — стадии веретеновидной (I), овальной (II), шаровидной (III) раковин; п — волнистые перегородки; х — хоматы

Отряд Lagenida

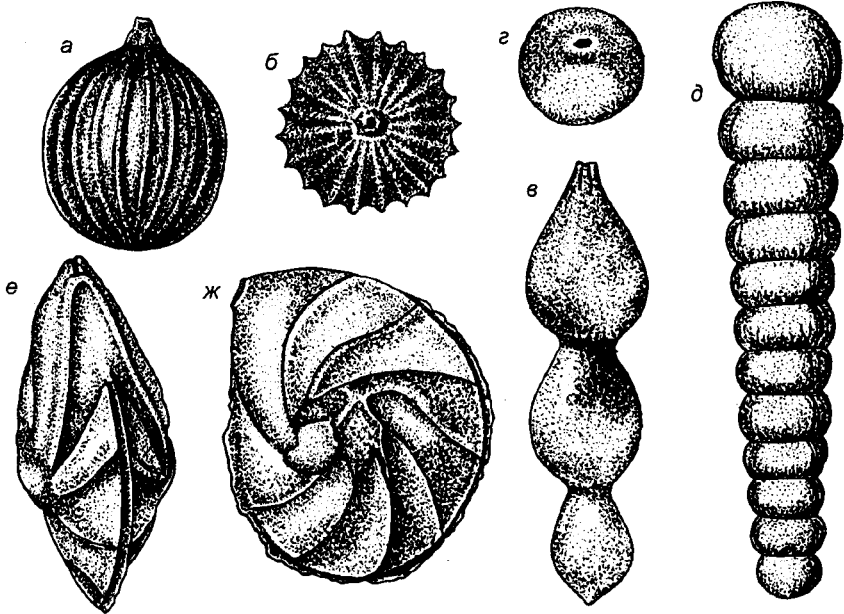


Рис. 101. Отряд Lagenida (С—Q).

a—б — Lagenella (J—Q): a — вид сбоку, б — вид со стороны устья; в—д — Nodosaria (J—Q): в, д — вид сбоку, з — вид со стороны устья; е, ж — Lenticulina (T—Q): е — вид со стороны септальной поверхности, ж — вид сбоку (Treatise..., С, 1964)

плоскостное навивание с некоторым отклонением оси навивания в каждом последующем обороте (рис. 98). На конечных стадиях раковина может разворачиваться, и возникают формы однорядные, иногда вторично-однокамерные. Стенка секреторно-известковая, обычно зернистая, двухслойная, изредка с примесью агглютинированных частиц. Устье щелевидное или ситовидное. Поздний девон — мел.

Отряд Fusulinida (лат. *fusus* — веретено). Раковина крупная (около 1 см), секреторная, известковая, спирально-плоскостная, инволютная, вытянутая по оси навивания, веретеновидной ($D \ll \text{Ш}$), реже шаровидной ($D = \text{Ш}$) формы. Перегородки низкие, широкие, обычно гофрированные в нижней части (рис. 99, 100). Складки соседних перегородок могут соединяться между собой, образуя *вторичные камеры*. Изучение фузулинид непременно ведется в шлифах. Выделяется несколько типов строения стенки. Устье обычно единичное, находится в средней части септальной поверхности, реже встречается несколько устьев. По бокам устья могут располагаться дополнительные укрепляющие валики — *хоматы*; при наличии нескольких устьев окаймляющие их валики называются *парахоматы*. Фузулиниды существовали только в позднем палеозое, вели бентосный свободный образ жизни, хотя не исключено, что такие шаровидные формы, как *Schwagerina s.lato*, приспособились к обитанию в пелагиали. Они были пороодообразующими организмами, давшими начало фузулиновым (раковины веретеновидные) и швагериновым (раковины шарообразные) известнякам. Карбон — пермь.

Отряд Lagenida (греч. *lagoena* — узкогорлая бутылка). Раковина секреторная, известковая, одно- или многокамерная, однорядная либо спираль-

Отряд Miliolida

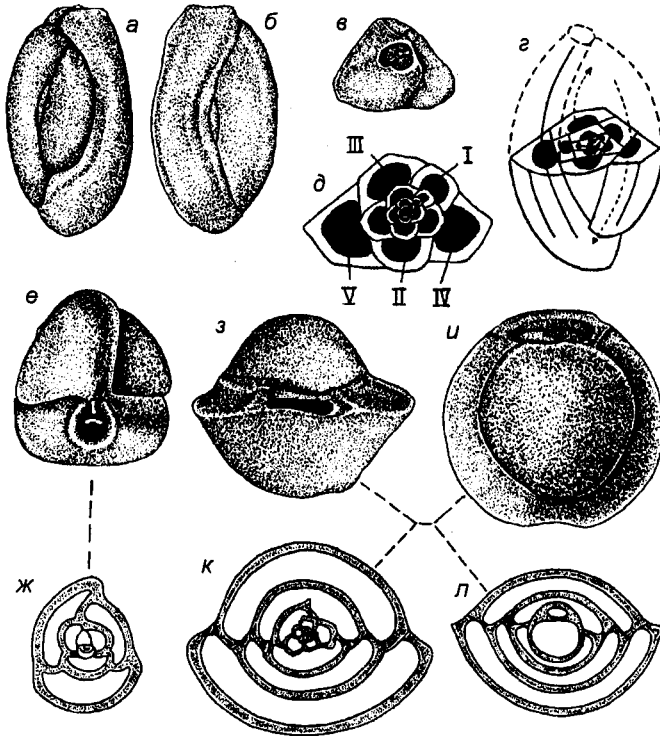


Рис. 102. Отряд Miliolida (С — Q).

a—д — *Quinqueloculina* (К—Q): *a, б* — вид сбоку, *в* — вид со стороны устья, *г* — схема строения, *д* — поперечное сечение; *e, ж* — *Triloculina* (P₂ — Q): *e* — вид со стороны устья, *ж* — срединное поперечное сечение; *з—л* — *Puzosia* (P₂ — Q): *з, и* — внешний вид, *к, л* — поперечное сечение микросферической (*к*) и макросферической (*л*) раковины (*a—в, з, и* — Treatise, ..., С, 1964; *г, д* — Glaessner, 1945). Обозначения: I—V — последовательно нарастающие камеры

но-плоскостная, инволютная (рис. 101). Стенка пористая, стекловидная. Устье лучистое, конечное либо расположенное у верхнего края септальной поверхности. Лагениды ведут свободный бентосный образ жизни, обитая в морских бассейнах, иногда в солоноватоводных, а в исключительных случаях почти в пресных водоемах, вплоть до подземных вод. Карбон — современность.

Отряд Miliolida (лат. *milium* — просо). Раковина секреторная, известковая, многокамерная (рис. 102). Стенка непористая, фарфоровидная. Многочисленные камеры располагаются в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, углы между плоскостями составляют 120, 144 или 180°; в последнем случае раковина становится двусторонне-симметричной. В процессе роста угол между плоскостями соседних камер может изменяться, что позволяет выделять различные возрастные стадии. Устье с зубовидным выступом, простое или ситовидное. Милиолиды ведут бентосный свободный образ жизни. Они обитают преимущественно в морских условиях и предпочитают тепловодные бассейны, иногда слагают милиолиновые или билокулиновые карбонатные илы (в ископаемом состоянии известняки). Карбон — современность.

Отряд Rotaliida

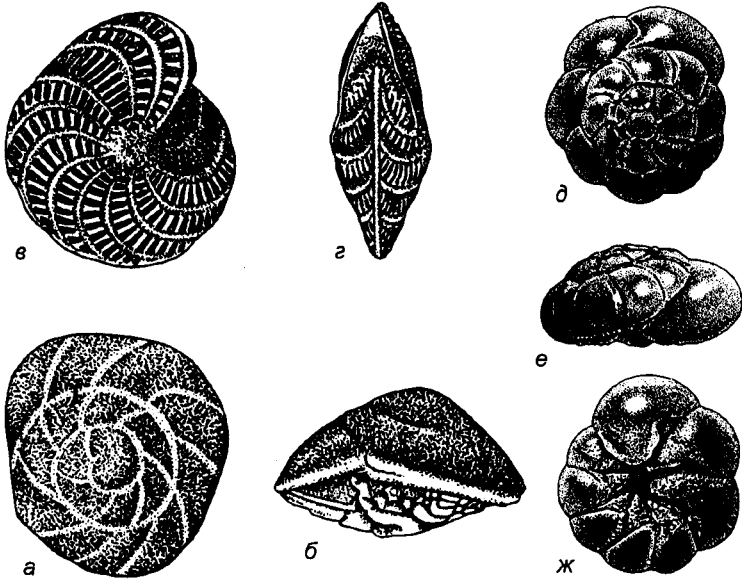


Рис. 103. Отряд Rotaliida ($T_2 - Q$).

a, б — *Rotalia* ($K_2 - P_2$): *a* — вид сверху, *б* — вид сбоку; *в, з* — *Elphidium* ($P_2 - Q$): *в* — вид сбоку, *з* — вид со стороны устья; *д-ж* — *Ammonia* ($N - Q$): *д* — вид сверху, *е* — вид сбоку, камеры округлые без острого перегиба — кия, *ж* — вид снизу, в центре — пупок (*a-г* — *Treatise...*, *C*, 1964; *д-ж* — *Основы палеонтологии*. Т. 1, 1959)

Отряд Rotaliida (лат. *rota* — колесо). Раковина секрционная, известковая, многокамерная, спирально-коническая, изредка спирально-плоскостная (рис. 103). Стенка раковины пористая. Устье одно, обычно *припунктовое щелевидное*. Роталииды ведут свободный бентосный образ жизни. Средний триас — современность.

Отряд Buliminida

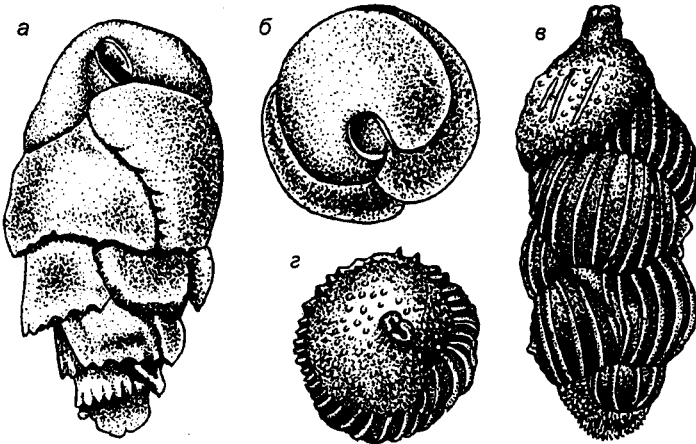


Рис. 104. Отряд Buliminida ($J - Q$).

a, б — *Bulimina* ($P - Q$): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья; *в, з* — *Uvigerina* ($P_2 - Q$): *в* — вид сбоку, *з* — вид со стороны устья (*a-г* — *Treatise...*, *C*, 1964)

Отряд Globigerinida

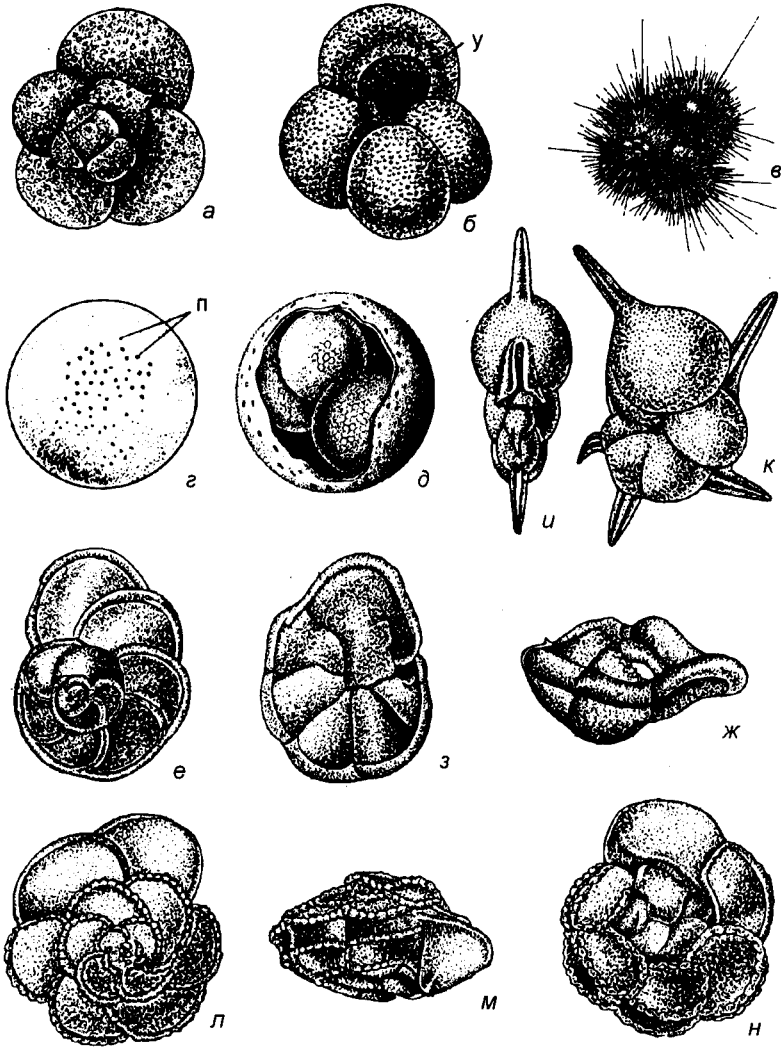


Рис. 105. Отряд Globigerinida ($J_2 - Q$).

a-v — *Globigerina* ($P-Q$): *a* — вид сверху, *б* — вид со стороны устья, *в* — вид сверху, видны многочисленные шипы; *г, д* — *Orbulina* ($N-Q$): *г* — видна только шарообразная камера, *д* — вскрытый экземпляр: видны предыдущие камеры, отвечающие стадии рода *Globigerina*; *е-з* — *Globorotalia* ($N-Q$): *е* — вид сверху, *ж* — вид сбоку, *з* — вид снизу; *и, к* — *Pantkenina* (P_2), раковина в двух положениях; *л-н* — *Globotruncana* (K_2): *л* — вид сверху, *м* — вид сбоку, *н* — вид снизу (*a-v* — Основы палеонтологии. Т. 1, 1959; *г* — Беляева, 1964; *д-н* — Treatise..., С, 1964). Обозначения: *п* — поры, *у* — устье

Отряд Heterohelicida

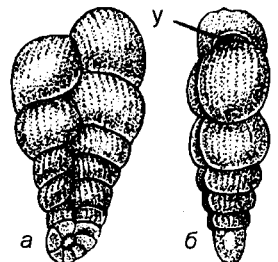


Рис. 106. Отряд Heterohelicida ($K - Q$).

a, б — *Heterohelix* (K): раковина в двух положениях; видно устье (*y*) (Treatise..., С, 1964)

Отряд *Buliminida* (лат. *bulla* — пузырь). Раковина секреторная, известковая, пористая, многокамерная. Округлые или угловатые камеры располагаются по винтовой спирали в два, три или много рядов (рис. 104). *Устье петлевидное*, при наличии одного или нескольких зубов — *арковидное*. Свободный бентос. Юра — современность.

Отряд *Globigerinida* (лат. *globus* — шар). Раковина секреторная, известковая, многокамерная, спирально-коническая или диморфная: спирально-коническая на ранней стадии и шарообразная на поздней (рис. 105). Камеры нередко шарообразные, с многочисленными тонкими иглами, это приводит к резкому увеличению общей поверхности раковины при незначительном возрастании объема. Увеличение удельной поверхности при незначительном возрастании объема обусловило планктонный образ жизни глобигеринид. Оседая после смерти на дно, раковинки глобигеринид входят в состав органогенных илов, образующих при фоссилизации глобигериновые известняки и мергели. Дно Мирового океана на 30% покрыто «голубым илом», который состоит из раковинок глобигеринид и кокколитофорид. За 100 лет образуется слой от 0,5 до 2 см. Средняя юра — современность.

Отряд *Heterohelicida* (греч. *heteros* — другой, различный; *helix* — завиток). Раковина секреторная, известковая, пористая, многокамерная, спирально-винтовая двухрядная, на ранних стадиях нередко спирально-плоскостная (рис. 106). Стенки тонкие, обычно гладкие. *Устье* находится у внутреннего края септальной поверхности. Планктон и свободный бентос. Мел — современность.

Отряд *Nummulitida* (лат. *nummulos* — монетка). Раковина крупная, секреторная, известковая, монетовидная ($D \gg \Pi$), спирально-плоскостная, обычно инволютная, сжатая по оси навивания, реже циклическая (рис. 107). Строение циклической раковины показано на рис. 107, *к*. В экваториальной части наблюдаются более крупные камеры, а по бокам — мелкие боковые камеры. На поперечном разрезе экваториального диска (рис. 107, *н, о*) у макро-сферической особи видно циклическое расположение камер, а у микро-сферической особи на ранней стадии — спиральное, подобное *Nummulites*. Нуммулитиды являются наиболее крупными фораминиферами: их средние размеры 3—5 см, нередко и больше. Они вели бентосный свободный образ жизни, были пороодообразующими организмами, давшими начало нуммулитовым известнякам. Поздний мел — современность, расцвет — палеоген.

Образ жизни и условия существования. Современные фораминиферы обитают преимущественно в морях и океанах на всех глубинах и широтах, достигая максимального разнообразия в неритовой области тропических морей и океанов. Они ведут бентосный свободный образ жизни, медленно передвигаясь по дну с помощью псевдоподий, реже — лежат на субстрате либо прикрепляются к нему; меньшинство фораминифер, и в первую очередь глобигериниды, являются планктонными формами.

Пороодообразующая роль. Среди агглютинирующих фораминифер пороодообразующее значение имеют представители отряда *Astrorhizida* (рабдаминные 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 милиолиновые, фузулиновые, швагерининовые, нуммулитовые, глобигерино-глобороталиевые и т.д. Органогенные известняки яв-

Отряд Nummulitida

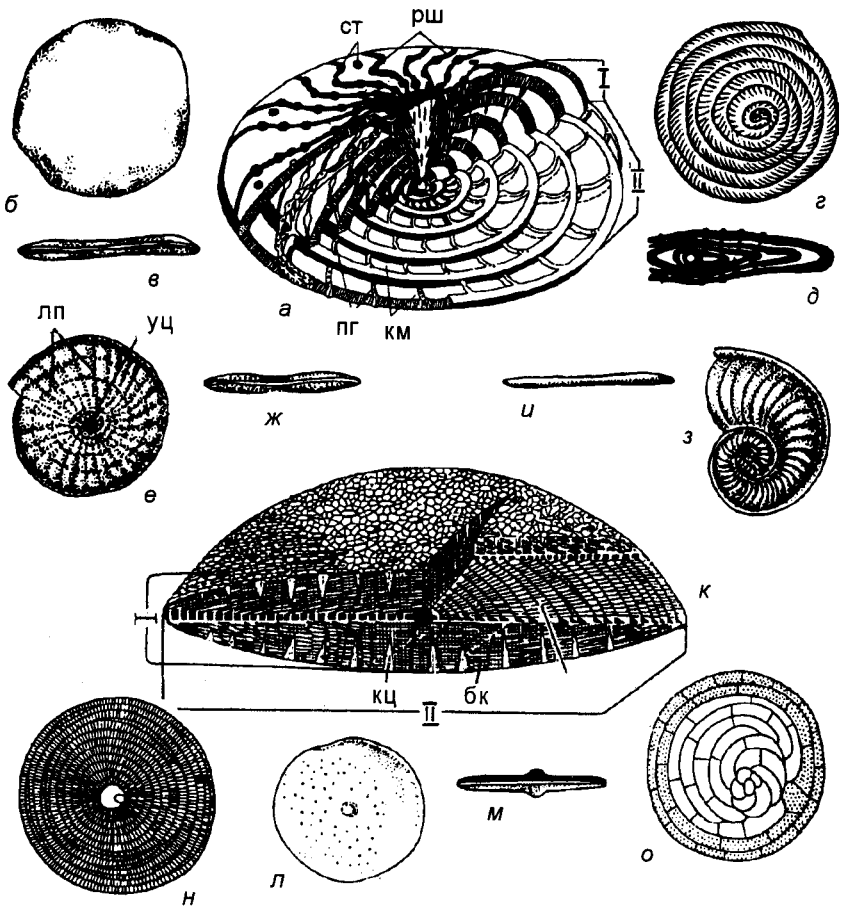


Рис. 107. Отряд Nummulitida (K₂—Q).

a—d — *Nummulites* (P—N): *a* — схема строения раковины, *б* — вид сверху, *в* — вид сбоку, *г* — поперечное (экваториальное) сечение, *д* — продольное (осевое) сечение; *е, ж* — *Assilina* (P₁₋₂): *е* — вид сверху, *ж* — вид сбоку; *з, и* — *Operculina* (K₂—Q): *з* — вид сверху, *и* — вид сбоку; *к—о* — *Discoscyclus* (P₁₋₂): *к* — схема строения раковины, *л* — вид сверху, *м* — вид сбоку, виден бугорок в центре, *н* — поперечное (экваториальное) сечение макросферической особи с крупными прямоугольными камерами, *о* — поперечное (экваториальное) сечение микросферической особи, в центре — спиральное навивание, по периферии — циклическое (*a* — Голев, 1964; *н* — Давиташвили, 1949; *о* — Treatise..., С, 1964). Обозначения: I — продольное (осевое) сечение; II — поперечное (экваториальное) сечение; бк — мелкие боковые камеры; км — камеры; кц — каналцы; лп — линии прикрепления перегородок; пг — перегородки; рш — шов радиальных перегородок; ст — столбики; уц — углубление в центре

ляются хорошим строительным материалом. Они используются при строительстве и для украшения зданий. Так, из фузулиновых известняков построены многие здания и украшающие их колонны и скульптуры в Москве, Владимире и других городах. Нуммулитовыми известняками сложены многие египетские пирамиды.

Геологическая история. Геологическая история фораминифер уходит своими корнями в докембрий (рис. 108). Формы, подобные Allogromiida и примитивным Astrorhizida и Ammodiscida, видимо, появились не позднее венда.

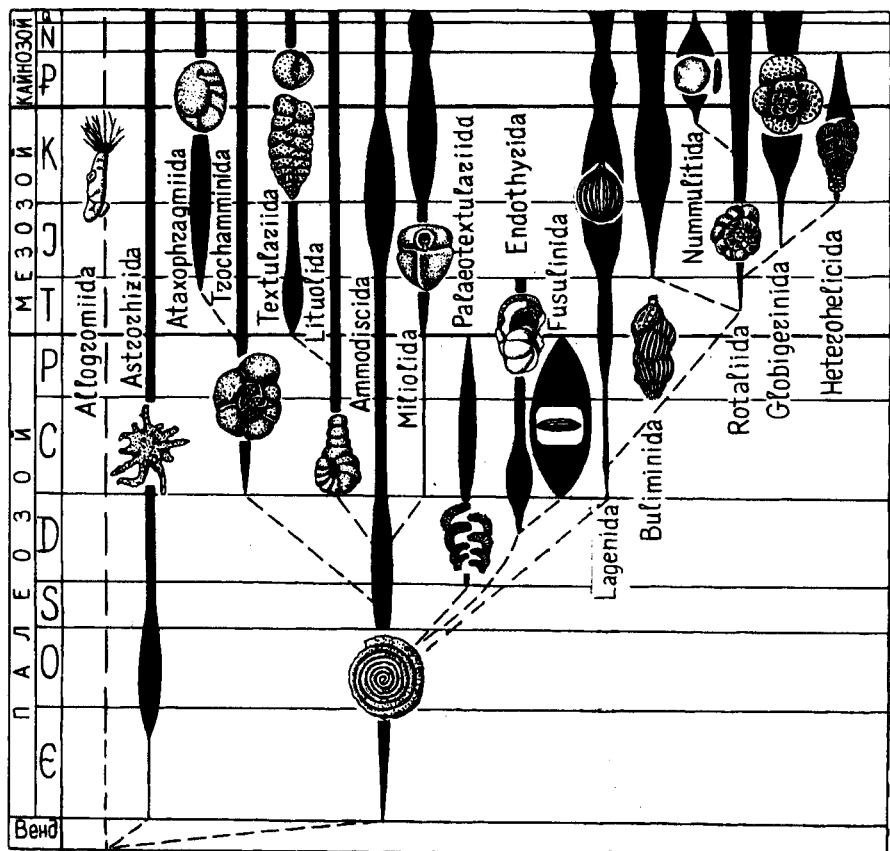


Рис. 108. Возможные родственные связи и геохронологическое распространение отрядов фораминифер

В палеозое развивались два параллельных ствола: с кембрия жили агглютированные формы — *Astrozozida* и *Ammodiscida*; в карбоне появляются типичные секреторные известковые фораминиферы *Lagenida* и *Miliolida*. Наиболее важный отряд палеозойских вымерших фораминифер — *Fusulinida* — ограничен только поздним палеозоем (С—Р). Мезозойский этап характеризуется появлением в триасе *Textulariida* и *Rotaliida*, в юре — *Globigerinida*, представители последнего отряда, а также некоторые возникшие в мелу *Heterohelicida* смогли освоить пелагиаль. В позднем мелу возник отряд *Nummulitida*; палеогеновые нуммулитиды имели раковину до 5—10 см в диаметре и были «гигантами» среди саркодовых.

Геологическое значение фораминифер велико и разнообразно: это одна из основных групп, используемых в биостратиграфии при создании зональных схем. Верхний палеозой подразделяется на зоны на основании распределения фузулинид, мезокайнозой — по распределению секреторных известковых фораминифер, среди которых важнейшее значение имеют планктонные *Globigerinida*, а палеоген также подразделяют по бентосным *Nummulitida*. Кроме того, по фораминиферам проводят палеозоогеографические реконструкции, восстанавливают колебания климата прошлого и климатические пояса, комплексы фораминифер используют как показатели глу-

бины (батиметрические зоны) и солености. Известковые породы, содержащие раковины фораминифер, нередко являются коллекторами стратиформных полезных ископаемых, таких, как нефть и газ.

Класс Радиоларии. Classis Radiolaria

Класс *Radiolaria*
Отряд *Spumellaria*
Отряд *Nassellaria*

Общая характеристика. Класс *Radiolaria* (лат. *radius* — лучик) представлен морскими планктонными саркодовыми с секреторным кремневым скелетом.

Число современных видов в несколько раз больше (около 7000) видов ископаемых (примерно 1000).

Цитоплазма радиоларий состоит из двух частей — *экто-* и *эндоплазмы*, разделенных *органической центральной капсулой*. В эндоплазме расположено ядро. В эктоплазме находятся симбионты — одноклеточные водоросли — зооксантеллы и зоохлореллы. Кроме того, в эктоплазме рассеяны включения слизи и жира, которые уменьшают удельный вес радиоларий и способствуют планктонному образу жизни. Радиоларии мельче фораминифер: их размеры колеблются от 40—50 мкм до 1 мм. От эктоплазмы радиально отходят длинные тонкие псевдоподии, имеющие *опорную нить*. Они служат для сбора и частичного переваривания пищи. Помимо этого длинные псевдоподии увеличивают поверхность клетки при незначительном возрастании объема, что важно при планктонном образе жизни. В целом радиоларии устроены сложнее, чем фораминиферы.

Скелет радиоларий состоит из аморфного кремнезема, он не сплошной, а сетчатый, ажурный, с иглами и шипами, максимально облегченный и при-

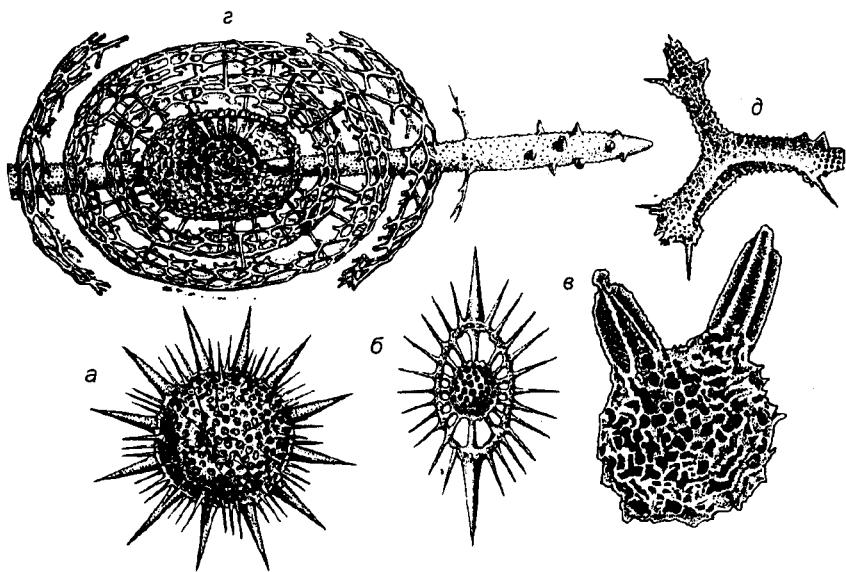
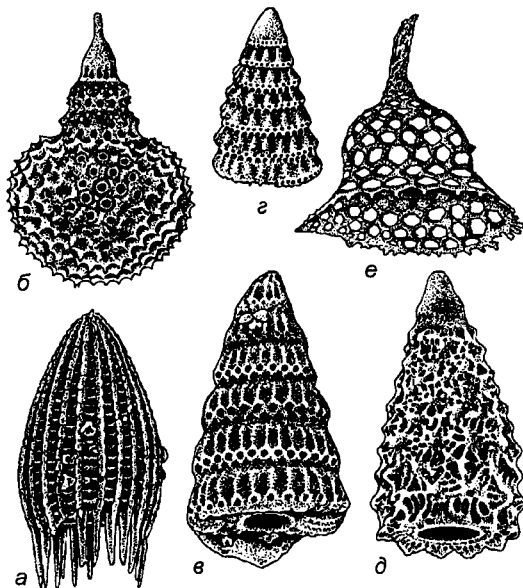


Рис. 109. Отряд Spumellaria (Є?, О—Q).

a, б — *Heliodiscus* (Q): *a* — общий вид, *б* — разрез; *в* — *Triactoma ? cornuta* Baumgartner (J.); *г* — *Crotynatractus* (Q), вскрыты внутренние эллипсоиды; *д* — *Halesium sexangulum* Pessagno (K₁, l — K₂, t) (*a, б, г* — Палеонтология беспозвоночных, 1962; *в, д* — Вишневская, 2001)

Рис. 110. Юрско-меловые *Nassellaria* России.

a — *Thanarla?* sp.; *б* — *Squinabollum fossilis* (Squinabol); *в* — *Pseudodictyomitra* aff. *pentacolaensis* Pessagno; *г* — *Ps. carpatica* (Lozyniak); *д* — *Xitus?* *plenus* Pessagno; *е* — *Neosciadiocapsa diabloensis* Pessagno (Вишневецкая, 2001)



способленный к парению в толще воды (рис. 109, 110). Вместе с тем кремневый скелет достаточно прочен и успешно выполняет функцию защиты животного. Форма скелета радиолярий строго геометрична и удивительно разнообразна. У палеозойских форм имеется внутренний скелет, сходящийся в центральной капсуле.

Принципы классификации и систематика. В основу разделения радиолярий на отряды положены форма и строение скелета. Систематика радиолярий дискуссионна. В упрощенном варианте можно выделять многоосные шарообразные *Spumellaria* (Є?, О—Q) и одноосные шлемообразные *Nassellaria* (Т—Q).

Отряд *Spumellaria* (лат. *spuma* — пена; *ella* — уменьшительное окончание). Скелет различной формы — от шарообразной до цилиндрической, состоящий из одной или нескольких органических и минеральных сфер и эллипсоидов, вложенных одна в другую. Центральная сфера органическая, равномерно-пористая. От поверхности сфер отходят радиальные иглы с заостренными или ветвящимися концами. Поверхность игл гладкая или с радиальной, а иногда спиральной скульптурой. Скелет многоосный, реже одноосный, что зависит от степени сплюснутости сфер и длины игл. Спумеллярии могут образовывать псевдоколонии. Формы стеногалинные, планктонные, иногда обитают на больших глубинах. Кембрий?, ордовик — современность.

Отряд *Nassellaria* (лат. *nassa* — носик, рыльце; *ella* — уменьшительное окончание). Скелет одноосный, удлинённый, в виде треножника, шлема, реже цилиндра. Узкий конец раковины замкнут и обычно заканчивается шипом, а широкий, как правило, открыт. Нередко наблюдаются поперечные пережимы в количестве от 1 до 8. Центральная органическая капсула пронизана порами. Формы стеногалинные, планктонные, могут обитать на больших глубинах. Триас — современность.

Образ жизни и условия существования. Радиолярии — стеногалинные организмы, обитающие на всех глубинах вплоть до абиссали, ведут планктонный образ жизни, предпочитая тепловодные бассейны. Известны формы эврибатные, живущие на разных глубинах, и стенобатные, приуроченные к определенным глубинам. Для некоторых радиолярий характерны суточные миграции: ночью они могут подниматься к поверхности воды, а днем опускаться на глубины до 300 м и более. Миграции обусловлены периодами активной деятельности симбионтов — зооксантелл и зоохлорелл — в дневное и периодами

дневное и периодами покоя в ночное время. Днем поглощается кислород, выделяемый симбионтами, усиливаются процессы метаболизма, что влечет «утяжеление» радиолярий и их постепенное погружение на глубину. Ночью за счет расходования накопленного, а также дыхания происходит процесс облегчения радиолярий, и к утру они всплывают.

Породообразующая роль. После смерти животного скелеты радиолярий опускаются на дно и входят в состав радиоляриевых илов. Кремневые породы, образованные в значительной степени скелетами радиолярий, носят название «*радиоляриты*»; кроме того, радиолярии принимали участие в формировании таких кремневых пород, как яшмы, опоки и трепел.

Геологическая история. Радиолярии существуют с раннего палеозоя, недостоверные находки *Spermellaria* в кембрии и несомненные с ордовика позволяют утверждать, что радиолярии существовали на протяжении всего фанерозоя. Вместе с тем интервал существования *Nassellaria* дискусионен и скорее всего ограничен мезокайнозоом.

Тип Ресничные, или Инфузории. Phylum Ciliophora, или Infusoria

Современные *Tintinnida* (лат. *tintinno* — колокольчик) имеют тонкий прозрачный органический (или органический с примесью агглютинированного материала) домик (панцирь) в виде конуса, бокала с различно отогнутым верхним краем (рис. 111). Они ведут планктонный образ жизни, над раковиной приподнимается венчик ресничек, при помощи которого осуществляется парение в толще воды. У ископаемых тинтиннид раковинка известковая (кальцитовая) — не исключено, что происходило замещение органического вещества минеральным. Ископаемые формы были впервые описаны под названием *Calpionella* (лат. *calpar* — бочка, *ella* — уменьшительное окончание). В 1934 г. кальпионеллы были отнесены к тинтиннидам. Кроме известковых встречаются фосфатные и железистые раковинки микрогра-

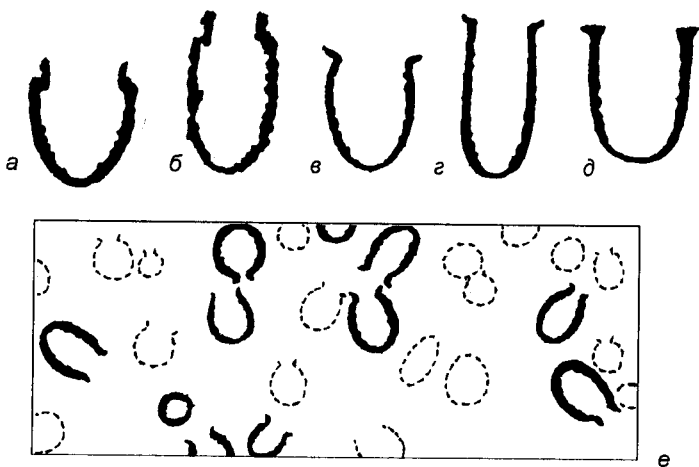


Рис. 111. Ископаемые тинтинниды (T_2-Q) (сильно увеличены).

a, б — *Calpionella* (J_3-K_1); *в, г* — *Tintinnopsella* (J_3-K_1); *д* — *Remanilla* (K_1); *e* — тинтиннидовые известняки Италии (K_1) (*Southern Tethys Biofacies*, 1988)

туры. Исследования ископаемых тинтиннид из карбонатных отложений юры и мела позволили выделить последовательные комплексы, на основании которых проводится расчленение разрезов и их сопоставление. Средний триас — современность. Имеются сведения о находках тинтиннид в породах силура Африки и Западной Европы.

→ Простейшие в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

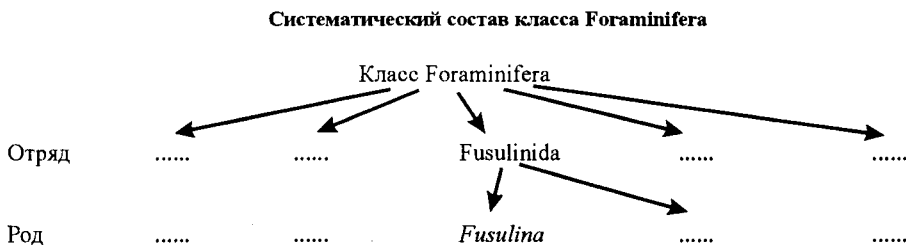
Упражнение 1. Составьте схему систематического состава подцарства Protozoa, вписав названия недостающих таксонов (тип, класс) согласно схеме 4. Справа укажите классификационные признаки.

Схема 4



Упражнение 2. Составьте схему систематического состава класса Foraminifera, вписав названия недостающих таксонов (отряд, род) согласно схеме 5.

Схема 5



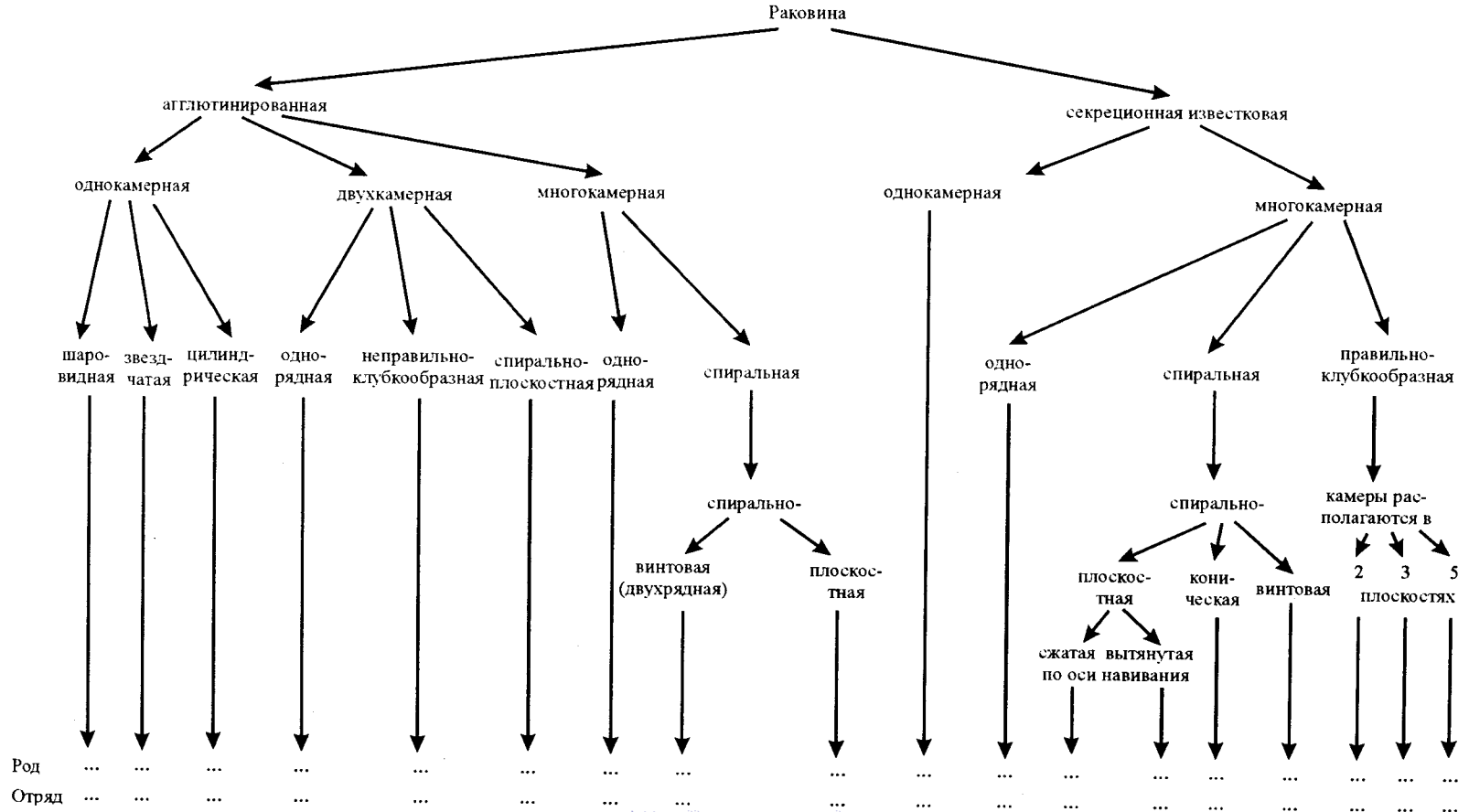
Упражнение 3. Определите принадлежность данной раковины к одному из родов фораминифер, используя определительские ключи и объяснение морфологических признаков, приведенных на рис. 88 и 89.

Упражнение 4. Нарисуйте и опишите определенный экземпляр. На рисунке покажите основные признаки: а) способ образования и состав раковины; б) число камер; в) способ расположения камер; г) форму раковины; д) положение и строение устья; е) особые признаки, если таковые имеются. Дополнительно из учебников и лекций приведите сведения об образе жизни и условиях обитания, о пороодообразующей роли и геологическом возрасте.

Упражнение 5. Впишите изученные роды фораминифер в соответствующие типы раковин, руководствуясь схемой 6. Если изучено меньшее число родов, то схему можно сократить и упростить, а если большее — расширить.

Упражнение 6. Составьте диагнозы отрядных категорий фораминифер в соответствии с планом описания (см. рис. 88, 89) и впишите их на заранее оставленное в тетради место. Для этого проанализируйте определенный, опи-

Строение изученных родов фораминифер



Сравнение отрядов класса Foraminifera

№	Признак																	
		Allogromida	Astrorhizida	Ammodiscida	Lituolida	Trochamminida	Palaeotextulariida	Textulariida	Endothyrida	Ataxophragmida	Fusulinida	Lagenida	Miliolida	Rotalida	Buliminida	Globigerinida	Heterohelicida	Nummulitida
1	Способ образования и состав раковины																	
2	Число камер																	
3	Способ расположения камер																	
4	Форма раковины																	
5	Особые признаки																	
6	Среда обитания и образ жизни																	
7	Породообразующая роль																	
8	Геологический возраст																	
9	Названия изученных родов																	

Примечание. Ответы на пункты № 3—5 желательно дополнить схематическими рисунками.

санный и зарисованный материал, а также привлечите дополнительные сведения из лекций и учебников.

Упражнение 7. Составьте сравнительную таблицу отрядов класса Foraminifera. Для этого охарактеризуйте признаки, показанные в табл. 13. Если изучено больше или меньше отрядов, то таблица должна быть дополнена или сокращена.

Упражнение 8. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов. Для этого используйте план описания (см. рис. 88, 89) и результаты предшествующих упражнений. Для более углубленного освоения темы материал можно расположить по типу не только шведского ключа, но также серийного (см. с. 510).

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 9. Составьте текстовую схему, отражающую образ жизни фораминифер и радиолярий, сгруппировав роды и отряды по следующим категориям: бентос (свободный или прикрепленный) и планктон; солёность и глубина обитания. Используйте материал, изложенный на лекциях и в учебнике, а также просмотренный на лабораторных занятиях.

Упражнение 10. Изобразите дно моря (бенталь) и толщу воды (пелагиаль) в соответствии с рис. 25. После этого разместите в виде схематических рисунков на дне и в толще воды изученные вами роды (желательно показать псевдоподии).

Упражнение 11. Определите глубину и биономическую зону обитания комплекса четвертичных бентосных фораминифер, используя метод современного аналога (по данным Т.С.Троицкой и Х.М.Саидовой). Задача дается в упрощенном варианте, без учета состава вмещающих отложений и специфики дна бассейна. Так, грубые осадки (галечники, гравий, пески, ракушечники) указывают на шельф или на подводные поднятия. В случае тонких осадков задача в действительности еще более усложняется, так как такие осадки распространены начиная с шельфа и глубже.

Вид	Глубина, м
<i>Elphidium subgranulosum</i> Asano	40—424
<i>E. subincertum</i> Asano	52—2056
<i>E. günteri</i> Cole	1—319
<i>Criboelphidium goesi</i> Stschedrina	40—252
<i>Elphidiella arctica</i> (Parker et Jones)	10—222
<i>Cassandra limbata</i> (Cushman et Hughes)	1—512

Решение задачи начинается с определения и анализа глубины обитания встреченного комплекса. При углубленном подходе следует учитывать, что имеются разные мнения о методике определения глубин. Одни полагают, что определение средних величин совместного существования является вполне достаточным и правомерным; по мнению других, для выяснения глубин бассейна следует в первую очередь опираться на первое появление этих видов.

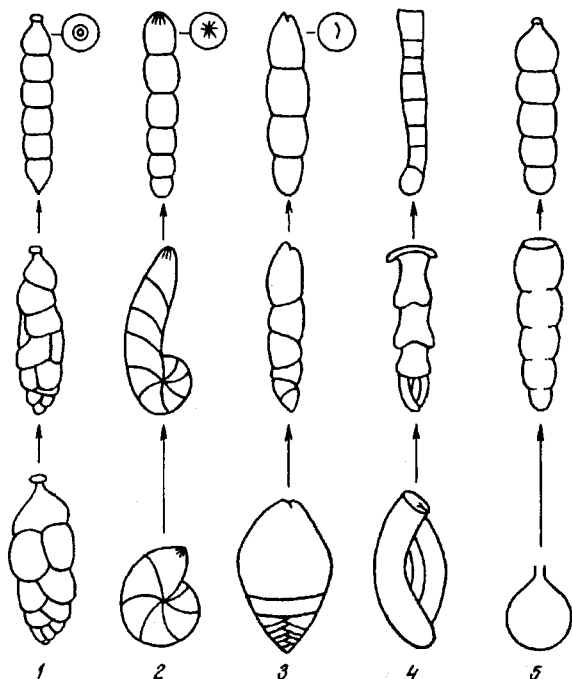


Рис. 112. Параллельные ряды развития в различных группах известковых (1—4) и агглютинированных (5) фораминифер (Pokorny, 1958)

Необходимо помнить, что мелководные виды течениями могут быть перенесены на большие глубины.

Эволюция

Упражнение 12. Подберите примеры, иллюстрирующие биогенетический закон у фораминифер, особое внимание обратив на микросферические особи. Проанализируйте изученные вами роды. Выделите те роды, у которых в ходе онтогенеза прослеживается повторение признаков предков; опишите диморфные и триморфные раковины. Результаты упражнения представьте в виде группировок: предок → потомок.

Упражнение 13. Проанализируйте параллельные ряды развития раковин, показанные на рис. 112. Опишите исходный тип раковин для всех пяти групп. Перечислите морфологические преобразования, благодаря которым появились диморфные раковины, изображенные в среднем горизонтальном ряду и конвергентно сходные однорядные раковины в верхнем ряду. Укажите морфологические признаки, которые привели к образованию гетероморфных и конвергентно сходных однорядных раковин.

Упражнение 14. Проанализируйте возможные родственные связи отрядов фораминифер, приведенных на рис. 108. Предложите более упрощенный вариант исходя из изученного фактического материала.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 15. Напишите на примере видов *Fusulina cylindrica* Fischer и *Schwagerina princeps* (Ehrenberg) более высокие таксономические единицы от рода до царства. Укажите, чем название вида отличается от названий более высоких таксонов и почему во втором случае фамилия автора заключена в скобки.

Упражнение 16. Проанализируйте названия отрядов фораминифер и укажите окончание, принятое для этого таксона.

Геохронология

Упражнение 17. Составьте геохронологическую таблицу распространения изученных отрядов фораминифер в соответствии с рис. 108. Для каждого изученного отряда проведите линию от момента появления отряда до его исчезновения. Используйте сведения, приведенные в учебнике, на лекциях, и результаты упражнения 14.

Упражнение 18. Определите возраст отложений по комплексу фораминифер, состоящему не менее чем из четырех форм. Например, встречены *Rotalia*, *Lepidocyclina*, *Globigerina*, *Elphidium*. Необходимые сведения о времени существования каждого рода возьмите из учебника, а затем установите интервал их совместного существования.

Упражнение 19. Определите возраст комплекса ископаемых фораминифер Северного Кавказа, изображенных на рис. 113. Для этого, используя учебники, лекции и результаты лабораторных работ, установите родовую принадлежность и время существования каждого рода. После этого определите интервал совместного существования форм, входящих в рассматриваемый комплекс.

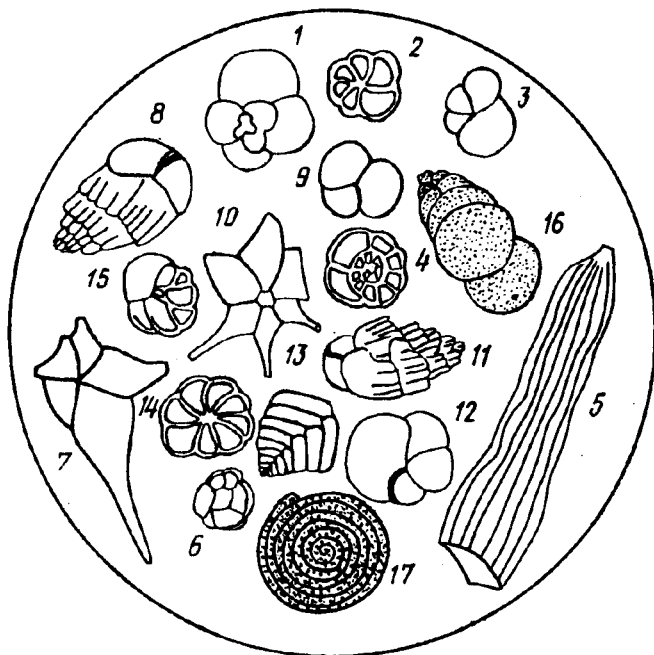


Рис. 113. Комплекс ископаемых фораминифер Северного Кавказа (Glaessner, 1945).
1–15 — раковины секретионные известковые; 16–17 — раковины агглютинированные

Таблица 14

Анализ комплекса фораминифер

Систематический состав комплекса	Геологический возраст	Образ жизни	Условия обитания		
			Глубина	Температура	Соленость
1.					
2.					
3.					
4.					
5.					
6.					
7.					

Примечание. Заключение по комплексу: укажите геологический возраст, биономическую область, климатический пояс.

Упражнение 20. Проведите анализ установленного вами комплекса фораминифер согласно табл. 14. Комплекс фораминифер извлекается из порошка, отмытого из конкретных отложений. Прежде всего необходимо определить систематический состав комплекса. Данное упражнение является для фораминифер заключительным. Оно включает в себя все три раздела: «Систематика» (определение систематического состава), «Геологический возраст» и «Образ жизни и условия обитания» (определение глубины и биономической области обитания, температурного режима, климатического пояса и т.д.).

? **Заключительная контрольная**

Вариант 1. Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

- I. Когда существовал отряд Globigerinida?
1. D—ныне. 2. E—ныне. 3. J—ныне. 4. C—ныне.
- II. У какого рода раковина агглютинированная?
1. *Lenticulina*. 2. *Ammonia*. 3. *Triloculina*. 4. *Ammodiscus*.
- III. Какой род ведет планктонный образ жизни?
1. *Rhabdammina*. 2. *Lagena*. 3. *Globigerina*. 4. *Nummulites*.
- IV. Для какого рода характерна спирально-коническая раковина?
1. *Textularia*. 2. *Nummulites*. 3. *Nodosaria*. 4. *Ammonia*.
- V. У инволютной раковины последний оборот перекрывает предыдущий:
1 — частично, 2 — менее чем наполовину, 3 — более чем наполовину, 4 — полностью.
- VI. В основу деления подцарства простейших на типы положено:
1 — строение раковины, 2 — размеры клетки, 3 — способ питания, 4 — строение органелл движения.
- VII. Какой скелет у Nassellaria?
1 — целестиновый, 2 — роговой, 3 — кремневый, 4 — известковый.
- VIII. У какого рода раковина многокамерная?
1. *Triloculina*. 2. *Lagena*. 3. *Ammodiscus*. 4. *Saccamina*.
- IX. Назовите вымерший отряд:
1. Fusulinida. 2. Textulariida. 3. Astrorhizida. 4. Rotaliida.
- X. Какой род является пороодообразующим?
1. *Quinqueloculina*. 2. *Ammodiscus*. 3. *Lagena*. 4. *Nummulites*.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно контрольную из 10 вопросов по образцу первого варианта. Для каждого вопроса подберите один правильный ответ и три неправильных, желательно правдоподобных. Вопросы должны быть разнообразными и соответствовать содержанию пройденного материала. Эта контрольная может быть дана в качестве домашнего задания, а может быть предложена во время зачета или коллоквиума.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ. SUBREGNUM METAZOA

Подцарство Metazoa
Надраздел Parazoa
Надраздел Eumetazoa

К подцарству Metazoa (греч. *meta* — между, после; *zoa* — животные) относятся животные, тело которых состоит из большого числа клеток, слагающих ткани и органы и выполняющих различные функции. По уровню строения Metazoa подразделяют на два надраздела: Parazoa — Примитивные и Eumetazoa — Настоящие многоклеточные. Для выявления связей внутри подцарства важнейшее значение имеют данные эмбриологии — науки о развитии зародыша, так как именно на ранних стадиях закладываются основные черты того или иного типа. У Parazoa в эмбриогенезе не формируются *зародышевые листки*, а у Eumetazoa образуются 2 или 3 зародышевых листка, которые дают начало разным тканям и органам.

НАДРАЗДЕЛ ПРИМИТИВНЫЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ. SUPERDIVISIO PARAZOA

Надраздел Parazoa
Тип Porifera
Тип Archaeocyathi

Примитивные многоклеточные (греч. *para* — возле, рядом; *zoa* — животные) не имеют стабильной дифференциации клеток как по морфологии и функции, так и по положению в теле животного (рис. 114), поэтому у них отсутствуют ткани и органы, а в эмбриогенезе не формируются зародышевые листки. Это водные животные, ведущие неподвижный донный образ жизни. Они являются *биофильтраторами* и получают пищу вместе с током воды, отцеживая ее; им свойственно пристеночное и внутриклеточное пищеварение, что сближает этот надраздел с простейшими. К надразделу Parazoa относят *два типа*: Porifera и Archaeocyathi. Второй из названных типов является вымершим, поэтому со строением мягкого тела примитивных многоклеточных можно познакомиться только на примере типа Porifera.

Тип Пориферы, или Пороносцы. Phylum Porifera

Тип Porifera
Класс Spongia
Класс Sclerospongia
Класс Sphinctozoa
Класс Receptaculita

Тип Porifera (лат. *porus* — пора, проход; *fero* — носить) объединяет морских и пресноводных неподвижных донных многоклеточных животных, имеющих органический, минеральный или смешанный скелет. Минеральный скелет, кремневый или известковый, состоит из иголочек — *спикул* и, редко, зерен. Тело содержит *воротничково-жгутиковые клетки (хоаноциты)*. Пороносцы — *фильтраторы*, их тело пронизано многочисленными каналами и полостями, которые снаружи и внутри открываются порами, с чем связано название типа. Этот тип разделяют на три класса: Spongia, Sclerospongia и Sphinctozoa. Последние два класса являются в основном ископаемыми. Нередко в состав порифер включают и класс Receptaculita. В связи с тем что основу типа составляет класс губок, иногда на равных правах с Porifera используют в качестве синонима название Губковые (Spongiata).

Класс Губки. Classis Spongia

Класс Spongia
Подкласс Silicispongia
Подкласс Calcispongia

Общая характеристика. Класс Spongia (греч. *spongos* — губка) объединяет морские и пресноводные, колониальные и одиночные организмы, у которых нет обособленных тканей и органов. Они имеют шарообразное, кубковидное, грибовидное и цилиндрическое «тело», но нередко это комковатые образования или наросты на твердом субстрате. У некоторых губок «тело» имеет стебель и корневидные образования. Значительную часть тела губки составляет *мезохил (мезогля)* — бесструктурное вещество, состоящее из различных клеток и их выделений. Мезохил располагается между наружным слоем покровных

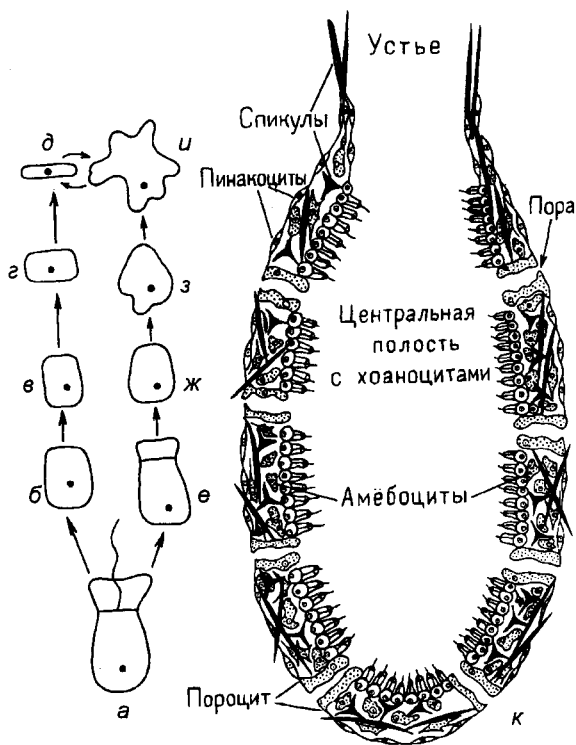
Рис. 114. Схема клеточных трансформаций у губок (*a—и*) и строение губки асконоидного варианта (*к*).

a — хоаноцит (воротничково-жгутиковая клетка); *д* — пинакоцит (покровная клетка); *и* — амебоцит (амебовидная клетка); *б—г, е—з* — трансформация клеток

клеток (*пинакоциты*) и внутренним слоем воротничково-жгутиковых клеток (*хоаноциты*). В нем в основном находятся амебовидные клетки (*амебоциты*) и клетки-склеробласты, формирующие спикулы (см. рис. 114). *Спикулы* (лат. *spiculum* — острие, стрела) представляют собой разнообразнообразные игольчатые образования. Они могут быть рассеяны в мезохиле либо срастаться между собой, образуя внутренний каркас — скелетную решетку, которая создает снаружи внешний уплотненный покровный слой. Спикулы нередко выступают за пределы поверхности тела. Высота губок колеблется от нескольких миллиметров до 1,5 м.

Губки ведут прикрепленный образ жизни, реже свободнолежачий или зарывающийся. Они получают пищу вместе с током воды, поэтому один из основных признаков этого класса — наличие каналов и пор, полостей-камер, образующих единую фильтрационную систему, пронизывающую тело животного. Эта система получила название канальной, либо водно-сосудистой, или *ирригационной*; по степени ее сложности выделяют три варианта: асконоидный, сиконоидный и лейконоидный, преобладают два последних (рис. 115).

Вода с пищевыми частицами попадает в тело губки через множество мелких отверстий — пор (входящих пор), расположенных на внешней поверхности тела губки. В простейшем случае (*асконоидный* вариант) вода с пищевыми частицами из входящих пор попадает в центральную полость, выстланную воротничково-жгутиковыми клетками, а оттуда выходит вверх через отверстие — устье (*оскулюм*) — за пределы губки. Ток воды создается за счет направленного винтообразного колебания жгутиков в сторону центральной полости и разницы давления воды на входе и выходе. В других случаях (*сиконоидный* вариант) вода с пищевыми частицами через поры попадает сначала в приводящие каналы, а затем в многочисленные камеры с хоаноцитами; из камер вода выводится в центральную полость через крупные выводящие поры. В наиболее сложном варианте (*лейконоидный*) выводной ток воды также идет по системе каналов, и камеры с хоаноцитами из ползуамкнутых превращаются в замкнутые.



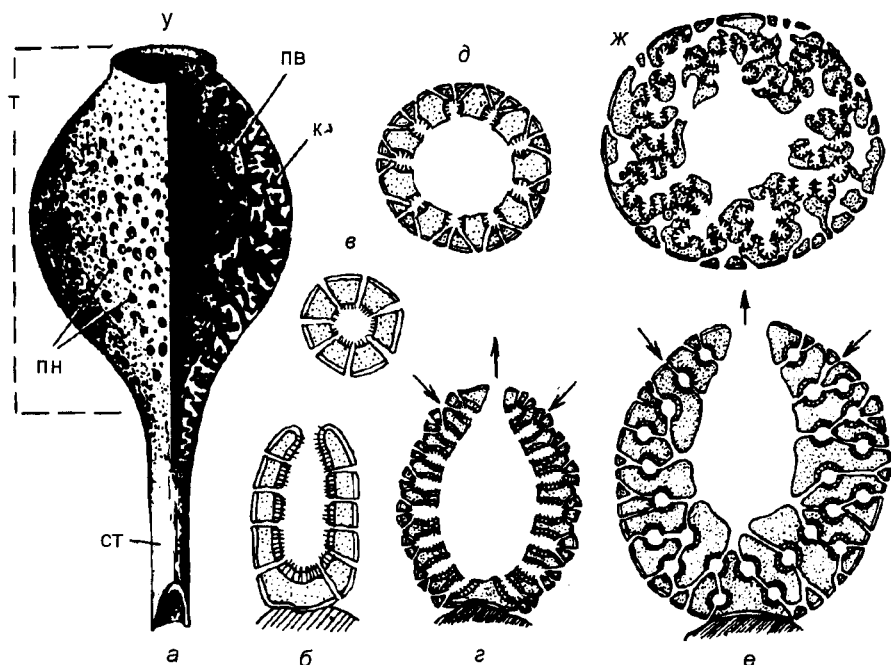


Рис. 115. Класс Spongia (R?, V-Q).

а — схема строения современной губки; *б—ж* — три варианта ирригационной системы губок в продольном и поперечном сечениях: *б, в* — асconoидный, *г, д* — сиконоидный, *е, ж* — лейконоидный (стрелками показан ток воды). *Обозначения:* к — полости и каналы; пв — крупные поры; пн — мелкие поры; ст — стебель; т — тело; у — устье центральной полости

Воротничковые клетки могут, захватывая пищевые частицы, терять сначала жгутик, затем воротничок и превращаться в амёбовидные клетки (см. рис. 114), которые, погружаясь в мезохил, осуществляют внутриклеточное и пристеночное пищеварение. Ирригационная система осуществляет захват пищевых частиц, их частичное переваривание, газообмен и выброс отфильтрованной воды за пределы тела губки. Помимо ирригационной системы у губок имеется только половая, все остальные системы, в том числе и нервная, отсутствуют. Наличие минеральных иголочек и токсичные продукты метаболизма (обмена веществ) приводят к тому, что современных губок используют в пищу только некоторые рыбы и морские звезды.

Состав скелета минеральный, органический или смешанный. Минеральный скелет подразделяется на известковый (CaCO_3) и кремневый ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$, аморфный кремнезем). Форма минеральных спикул чрезвычайно разнообразна, основными являются *одно-, трех-, четырех- и многоосные спикулы*. Внутри каждого из названных типов имеются дополнительные варианты (до 800 модификаций). Органический скелет состоит из *спонгина* — белкового соединения, близкого к коллагену связок. Спонгиновый скелет имеет форму нитей, волокон или пленок, различно соединенных друг с другом и с минеральными спикулами.

При срастании спикул формируются *скелетные решетки* трех основных типов: фаретронный, диктиональный и литистидный. У первого типа спи-

Отряд Triaxonida

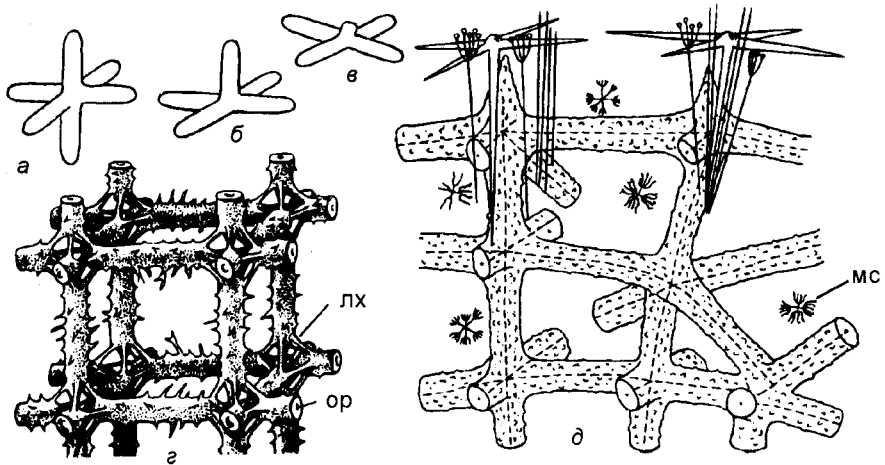


Рис. 116. Отряд Triaxonida (R², V–Q): строение спикул и пространственной решетки.

a–в — трехосные спикулы с шестью (*a*) и пятью (*б, в*) лучами; *г, д* — диктиональная решетка: *г* — с перекладинами-лихнисками, *д* — без них; *a–д* — сильно увел. **Обозначения:** лх — лихниски, или фонарные спикулы; мс — разрозненные микроспикулы; ор — органическая нить

кулы известковые, у второго и третьего — кремневые. Скелет из сросшихся спикул имеют 15% современных губок. Внутри пространственной скелетной решетки могут быть рассеяны более мелкие спикулы (рис. 116). Они получили название *микросклеры* (размеры до 10–100 микрон) в противоположность более крупным спикулам — *макросклерам* (от долей мм до 3 см и более). Форма микросклер (*микроспикул*) более разнообразна, чем форма макросклер (*макроспикулы* или просто спикулы). При срастании спикул иногда происходит слияние их концов либо «склеивание» минеральных иголочек органическим веществом — спонгином, который может обволакивать минеральные спикулы и снаружи. У значительной части губок имеется смешанный кремнеорганический (кремнеороговой) скелет.

Итак, по уровню организации и особенно по способу свойственного им внутриклеточного пищеварения и дыхания губки стоят на самой низкой ступени эволюции многоклеточных. Наличие воротничково-жгутиковых клеток, создающих ток воды через тело, свидетельствует о том, что предками губок были какие-то докембрийские колониальные воротничковые жгутиконосцы из подцарства простейших. Некоторые рассматривают губки не как настоящие многоклеточные, а только в качестве колониальных протистов.

Принципы классификации и систематика. Систематика губок основана на составе скелета, форме спикул и типе пространственной скелетной решетки. Объем и название подклассов и отрядов до сих пор дискуссионны. Мы рассматриваем класс губок в составе двух подклассов: *Silicispongia* и *Calcispongia*.

Подкласс Кремневые губки.
Subclassis Silicispongia

Подкласс *Silicispongia*
Отряд *Triaxonida*
Отряд *Tetragonida*

Подкласс *Silicispongia* (лат. *silix, silicis* — кремнь; греч. *spongos* — губка) включает губок, у которых скелет кремневый, кремнеороговой, роговой, реже агглютинированный; известно и некоторое число бесскелетных форм. Внутри кремневых спикул имеется органическая осевая нить. Самыми многочисленными являются кремнеороговые губки. Строение скелета положено в основу выделения нескольких отрядов, два из которых являются наиболее общепринятыми. Рифей?, венд — современность.

Отряд *Triaxonida* (греч. *tri* — три; *axis* — ось;), или *Hexactinellida s. str.* (*hex* — шесть; *aktis*, род. п. *aktinos* — луч). Развита макросклеры и микросклеры. Макросклеры представлены *трехосными* — *шестилучевыми спикулами*, микросклеры имеют разнообразное строение. Все три оси шестилучевой спикулы взаимно перпендикулярны друг другу. В случае редукции одного луча возникает пятилучевая спикула. Если исчезает одна из осей, возникает двухосная — четырехлучевая спикула, при потере двух осей появляется одноосная спикула (см. рис. 116). Такие редуцированные спикулы, производные от шестилучевых, обычно развиты у внешнего покрова тела губок. Этот покров (*дермальная мембрана*) пронизан порами. Трехосные — шестилучевые спикулы могут срастаться в правильный каркас с прямоугольными ячейками, получивший название «*диктиональная решетка*» (греч. *dictyon* — решетка). Такие решетки иногда осложнены дополнительными перекладинами — *лихнисками*, образующимися в местах пересечения осей. Большинство триаксонид — одиночные формы разнообразного облика и размеров (рис. 117). Современные триаксониды обитают только в бассейнах с нормальной солёностью. Они имеют в среднем размеры 30—40 см в высоту, ведут донный, прикрепленный или свободнолежащий образ жизни и встречаются преимущественно на глубинах 500—1000 м, но могут встречаться в абиссали, денсали и ультраабиссали. Рифей?, венд — современность.

Отряд *Triaxonida*

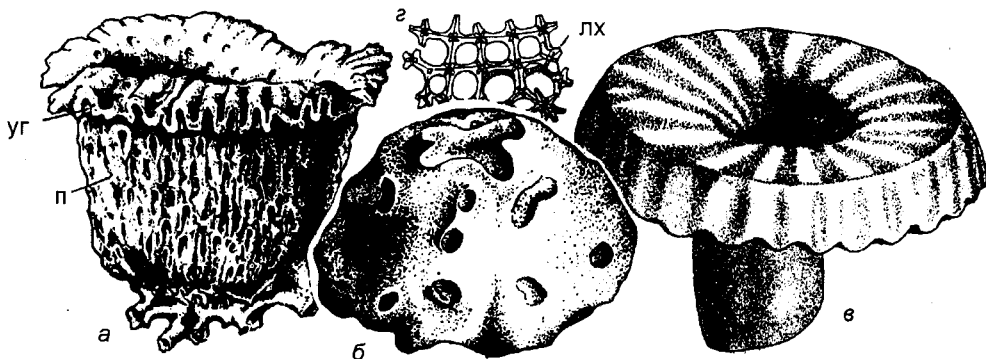


Рис. 117. Отряд *Triaxonida* (R?, V—Q).

a — *Ventriculites* (K_1); *б* — *Etheridgea* (K_2); *в* — *Coeloptychium* (K_2); *г* — диктиональная решетка с лихнисками, вид сверху, увел. Обозначения: лх — лихниски; п — поры; уг — углубления между складками тела

Отряд Tetraxonida (греч. *tetra* — четыре; *axis* — ось). Развита макро- и микросклеры. Макросклеры представлены четырехосными — четырехлучевыми и одноосными — двухлучевыми спикулами. Микросклеры только двух вариантов или отсутствуют. У некоторых форм в местах срастания спикул возникают утолщения, что приводит к формированию прочной пространственной решетки, характерной для группы каменистых, или литистидных, губок (греч. *lithos* — камень). Спикулы с утолщениями на концах называют *десмами*. Обычно это четырехосные, реже — одноосные спикулы (рис. 118). Тетраксониды представлены разнообразными колониальными и одиночными формами, нередко с довольно толстым внешним корковым слоем. Тетраксониды преимущественно обитатели шельфа, почти не выносящие опреснения.

Особый интерес представляют сверлящие губки рода *Cliona* и близких к нему родов. Их личинки поселяются на твердых, преимущественно известковых субстратах, представленных отмершими кораллами, раковинами устриц и т.д. В процессе роста губки оказывают химическое и механическое воздействие на субстрат, отчего в нем возникают разнообразные углубления (пустоты и каналы). Химическое влияние оказывает углекислый газ, который выделяется при клеточном дыхании. Основная часть CO_2 , уходя через устье губки, растворяется в воде, а другая, выделяемая клетками при контакте с известковым субстратом, «сверлит» его. Кремневые спикулы усиливают «разрыхление» и «разъедание» субстрата, отчего возникают «ходы и норы». Взрослая *Cliona* возвышается над субстратом на высоту до 30 см, а «сверление» продолжается только подошвенными разрастаниями. Ископаемые следы «сверления» известны с ордовика. Они указывают на близость береговой линии и мелководье (не глубже 100 м).

Отряд Tetraxonida

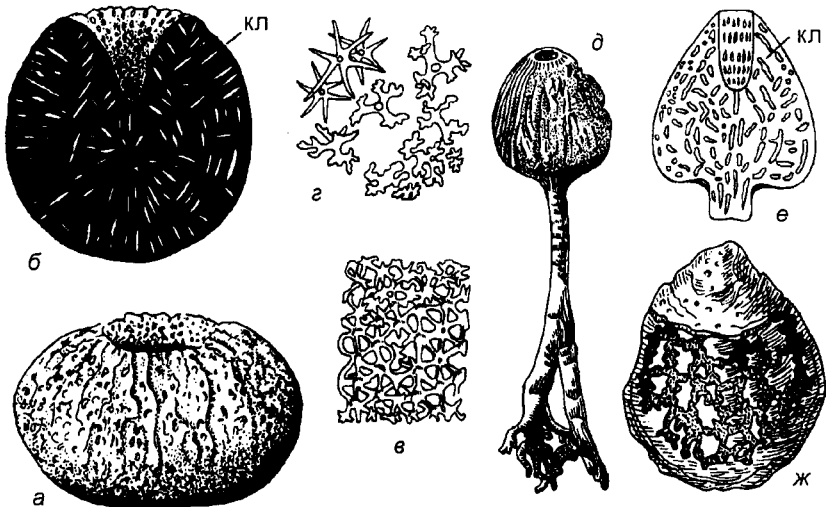


Рис. 118. Отряд Tetraxonida (R?, V—Q).

а—в — *Astylospongia* (O—S): *а* — внешний вид, *б* — продольный разрез с каналами (кл), *в* — литистидная решетка; *г—е* — *Siphonia* (K₂): *г* — четырехосные спикулы, гладкие и с утолщениями, сильно увел., *д* — внешний вид, *е* — продольный разрез с каналами; *ж* — створка устрицы, разрушенная сверлящими губками

Представители отряда Tetraxonida встречаются в бассейнах нормальной, реже пониженной солёности, обычно на мелководье, не глубже 600 м. Рифей?, венд — современность.

Подкласс Известковые губки. Subclassis Calcispongia

Подкласс Calcispongia (лат. *calx*, род.п. *calcis* — мел, известь; греч. *spongos* — губка) включает одиночные и колониальные губки высотой менее 10 см, обладающие известковыми спикулами одноосного, трехосного трехлучевого и четырехосного четырехлучевого вариантов (рис. 119). Размеры спикул по сравнению с кремневыми небольшие, от долей миллиметра до 3 см. У ископаемых губок трехосные трехлучевые спикулы слипаются в минеральные волокна — фибры, которые, срастаясь, образуют каркас с неправильными ячейками, называемый *фаретронной решеткой*. У современных губок трехосные трехлучевые спикулы формируют правильный каркас с шестиугольными ячейками. Известковые губки существуют в нормально-морских и солоноватоводных бассейнах различных широт, встречаясь на глубинах 0—30 м и редко до 200 м, не выходя за пределы сублиторали. Бентос прикрепленный, реже — свободнолежащий. Силур?, девон — современность.

Геологическая история. Достоверная геологическая история губок прослеживается начиная с венда, хотя, видимо, они возникли раньше. В рифее и венде найдены игольчатые образования, напоминающие спикулы губок. Возможно, эти находки относятся к докембрийским губкам, однако полной уверенности в этом нет, и поэтому они получили название «спикулиты». Не исключено, что спикулиты являются игольчатыми минералами. В венде кроме отпечатков сеток обнаружены органические молекулы (хемофоссилии), характерные для губок. Ископаемые губки столь трудно поддаются изучению,

Подкласс Calcispongia

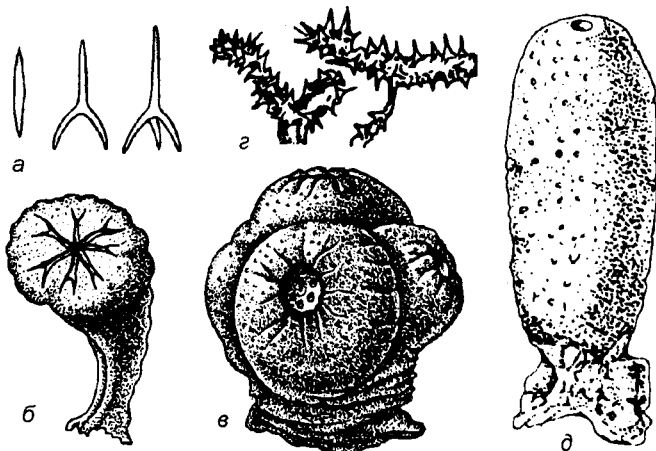


Рис. 119. Подкласс Calcispongia (S?, D—Q).

a — одноосные, трехосные трехлучевые и четырехосные четырехлучевые спикулы, сильно увел.;
б — *Monotheles* (K); *в* — *Stellispongia* (P?, T—K); *z, д* — *Peronidella* (T—K): *z* — фаретронная решетка, сильно увел., *д* — внешний вид

что в некоторых музеях они хранятся под названием «Проблематика». Кремневые губки существуют с венда и по настоящее время, тогда как известковые, видимо, появились в силуре, а достоверно указываются с девона.

Современные губки обитают во всех климатических зонах в морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнах, на глубинах от 0 до 6000 м и более, вплоть до ультраабиссали. В верхней части неритовой области преобладают губки, имеющие известковый и кремнеугольный скелет, наиболее глубоководные губки имеют диктиональный кремневый скелет (стеклянные губки).

Породообразующая роль. Породообразующее значение имеют как кремневые, так и известковые губки. Спиккулы кремневых губок участвуют в формировании современных осадков, называемых «стеклянный войлок» (аналог стекловаты). В процессе диагенеза стеклянный войлок трансформируется в кремневые породы (*спонголит*, яшма, трепел, опока). Иногда выделяют губковые горизонты, например в верхнемеловых отложениях Русской плиты, где наблюдаются пласты, переполненные разнообразными кремневыми губками. Заросли и банки известковых губок нередко образуют малые рифовые тела (*биогермы* и *биостромы*).

Класс Склероспонгии. Classis Sclerospongia

Современные *Sclerospongia* (греч. *scleros* — твердый, жесткий; *spongos* — губка) — это морские колониальные организмы разнообразной формы высотой до 0,5 м, и поперечником до 1 м. Они обитают в подводных пещерах и гротах коралловых рифов на глубинах до 200 м, отчего их называют также коралловыми губками. Впервые склероспонгий обнаружили в конце XIX в., но только во второй половине XX в. разобрались в их строении и систематическом положении. О губковой природе современных склероспонгий свидетельствуют фильтрационный способ добычи пищи через систему множества отверстий и полостей; лейконоидный вариант фильтрационной (ирригационной) системы; полости с воротничково-жгутиковыми клетками; присутствие одноосных кремневых спиккул и органических волокон. Скелет склероспонгий в целом карбонатный. Он состоит из плотно расположенных микрокристаллов арагонита или кальцита.

Современные склероспонгии представлены двумя вариантами колоний. Одни из них состоят из миниатюрных (доли миллиметра) призматических трубочек, срастающихся друг с другом, пересеченных днищеподобными горизонтальными пластинками (род *Acanthochaetetes*, рис. 120, а). Другие колонии представлены плотными слоисто-решетчатыми конструкциями округлой и желваковидной формы, несущими на внешней поверхности поры и звездообразные каналы (рис. 120, в, род *Stromatospongia*). Мягкая ткань склероспонгий в виде тонкой пленки покрывает только внешнюю поверхность колоний.

Строение скелета современных склероспонгий по многим признакам совпадает с таковым ранее существовавших *xetetouidei* (ордовик — неоген) и *stromatoporoidei* (средний ордовик — палеоген) вплоть до находок у некоторых из них кремневых одноосных спиккул, поэтому большинство исследо-

Класс Sclerospongia

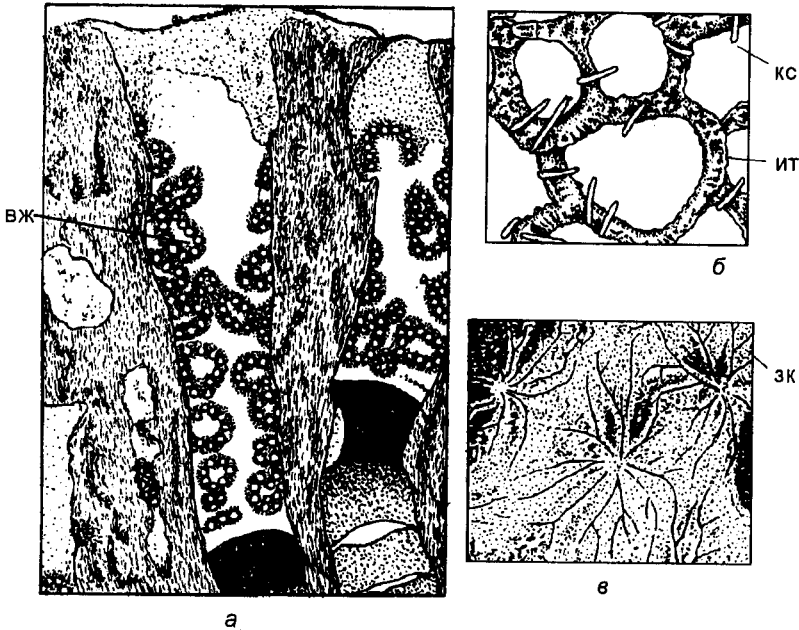


Рис. 120. Класс Sclerospongia (O—Q).

a — *Acanthochaetetes*, современная форма, продольный срез известковых трубочек с воротничково-жгутиковыми клетками (хоаноциты), увел.; *б* — *Ceratoporella*, современная форма, поперечный срез известковых трубочек, пронизанных кремневыми одноосными спикулами, увел.; *в* — *Stromatospongia*, современная форма, внешняя поверхность с порами и звездообразными каналами (Журавлева, Мяжкова, 1987; Wood, 1990). Обозначения: вж — камеры с воротничково-жгутиковыми клетками; зк — звездообразные каналы; ит — известковые трубочки; кс — кремневые спикулы

вателей стали относить хететоидей и строматопороидей к классу Sclerospongia.

Группа *Xemetoudeu*, или *Chaetetoidea* (греч. *chaite* — волос, щетинка), представлена скелетами из плотно прилегающих друг к другу щетинкоподобных, почти капиллярных трубочек (доли мм), образующих массивные колонии (рис. 121). Максимальные размеры колоний около 1 м. Внутри трубочек имеются горизонтальные *днищеподобные пластины* и *вертикальные пластинчатые выросты*. Рост пластинчатых выростов завершается разделением исходной трубочки на две и более новые трубочки, в результате чего осуществляется рост колонии. Поперечные сечения трубочек округлые, многоугольные, меандрические и звездчатые. Для хететоидей характерны общие плоскости остановки роста, поэтому колония иногда раскалывается на серию пластин, как у строматопороидей (рис. 122).

Систематическое положение и ранг хететоидей являются предметом постоянной дискуссии. Чаще всего хететоидей относили к типу Cnidaria, классу Anthozoa (известковые трубочки соответствуют кораллитам, вертикальные пластинчатые выросты — септам, а горизонтальные пластиночки — днищам) или помещали их в класс Hydrozoa (общие плоскости перерыва роста соответствуют базальным пластинам и коркам гидрокораллов). Некоторые исследователи рассматривали хететоидей среди мшанок и даже водорослей. В пос-

Хететоидеи

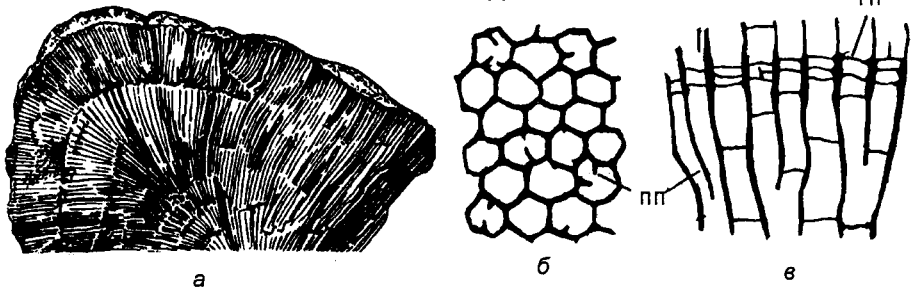


Рис. 121. Группа Хететоидеи (O—N, Q?).

a—c — *Chaetetes* (D—P): *a* — внешний вид колонии с общими плоскостями перерыва роста, *б, в* — поперечное и продольное сечения. *Обозначения:* гп — горизонтальные днищеподобные пластины; пп — пластинчатые перегородки

леднее время считают, что хететоидеи следует относить к губковым класса *Sclerospongia* на основании сходства с современными склероспонгиями, имеющими колонии из миниатюрных известковых трубочек, пересеченных днищеподобными горизонтальными пластиночками.

Геологическая история. Для древних ордовикских хететоидеи характерны просто построенные колонии из вертикально ориентированных трубочек многоугольного поперечного сечения, малое развитие вертикальных пластинчатых выростов и редкие «днища». В дальнейшем колонии такого типа сохраняются, но с карбона начинают встречаться колонии усложненного варианта, состоящие из перисто-расположенных трубочек, имеющих меандрические, округлые и звездчатые поперечные сечения, с большим числом вертикальных пластинчатых выростов и «днищ». Кроме того, усложняется структура стенок трубочек и морфология «днищ». Разнообразные и многочисленные хететоидеи встречаются и в мезозое. Ордовик — неоген; возможно, современность.

Группа *Строматопороидеи*, или *Stromatoporoidea* (греч. *stroma* — слой, ковер; *poros* — отверстие, пора), — это вымершие колониальные организмы, от которых сохранились известковые слоистые скелеты разнообразной формы. Максимальные размеры колоний около 1 м, но обычно не более 20—30 см. Слоистые скелеты строматопороидеи представляют собой наслаивающиеся параллельно друг другу пластины — *ламини*. В шлифах при увеличении видно, что ламины имеют разнообразное строение: пузыревидное, губчатое, петельчатое и т.д. Перпендикулярно ламинам располагаются зубчики, шипики и столбики. Последние представляют собой *стерженьки*, иногда пересекающие несколько ламин, а иногда соединяющие только две соседние. Зубчики, шипики и столбики располагаются изолированно или создают различные комплексы в виде щеток, сеток, петель, трубок и колонн.

Скелеты строматопороидеи пронизаны каналами без самостоятельных стенок, названными *астроризами* за звездоподобный облик с расходящимися от центра горизонтальными лучами, напоминающими корни (см. рис. 122). Имеются три варианта интерпретации астрориз: 1) аналоги циклосистем колониальных гидрокораллов с полипом питания в центре и полипами-«воинами» на концах лучей; 2) аналоги устьев и внутренних полостей колониальных губок; 3) вместилища симбионтов. Отсюда и дискуссионность

Строматопороидеи

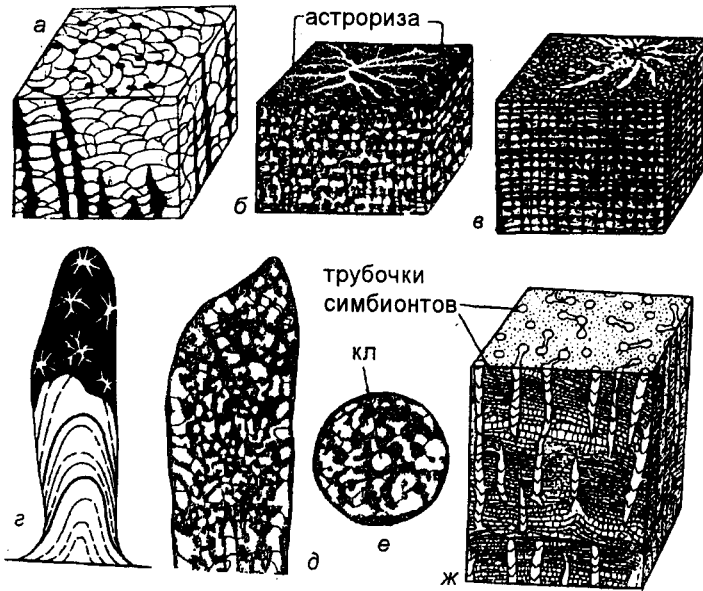


Рис. 122. Группа Строматопороидеи (O_2 -P, Q?).

a — *Labechia* (O_2 -D); *б* — *Stromatopora* (S-K); *в* — *Actinostroma* (D); *г-е* — *Paramphipora* (S-D); *г* — схема строения, внизу ориентировка ламин, вверху пленка «живой» ткани с астроризами, *д*, *е* — продольное и поперечное сечения; *ж* — симбиоз (комменсализм) силурийских строматопороидей с кораллами отряда *Suringoroida* (*Основы палеонтологии*, Т. 2, 1962). Обозначения: кл — осевой канал

систематического положения строматопороидей: гидроидные — в типе *Cnidaria* или специфические губки в типе *Porifera*. Были попытки рассматривать строматопороидей среди фораминифер и мшанок. После открытия класса склероспонгий многие исследователи стали относить строматопороидей к губковым.

Форма колоний строматопороидей разнообразна: от пластинчатой до шаровидно-сфероидной, цилиндрической и ветвистой. С нижней стороны колоний наблюдается общий морщинистый покров — *базальная эпитека*. Ламины у пластинчатых и близких к ним форм располагаются горизонтально, а у цилиндрических и ветвистых — вертикально, но в любом случае параллельно друг другу. В то же время столбики у первых ориентированы вертикально, а у вторых — горизонтально.

Породообразующая роль. Строматопороидеи образуют известняки, нередко рифогенные. Известняки, сложенные колониями различной (но не цилиндрической и ветвистой) формы, называют строматопоровыми, а образованные цилиндрическими и ветвистыми колониями рода *Amphipora* и сходных с ним родов — амфипоровыми.

Образ жизни и условия существования. Строматопороидеи были донными колониальными животными, прикрепленными или свободнолежащими. Нередко они образовывали заросли, банки и рифы, давшие в ископаемом состоянии строматопоровые и амфипоровые известняки. Строматопороидеи активно участвовали в рифостроении в палеозое (позднем ордовике, силуре

и девоне), и в мезозое (триасе и юре), откуда их описывают под общим названием «сферактиноиды». Строматопороидеи существовали в нормально-морских условиях, но могли выдерживать и колебания солености, так как их находки известны в доломитах.

Для палеозойских строматопороидей (кроме цилиндрических и ветвистых колоний) характерен симбиоз с кустистыми табулятоморфными кораллами отряда Syringoporida (см. рис. 122, ж). Вариант симбиоза — комменсализм, где нахлебниками являются строматопороидеи, плотно заполняющие свободные пространства между кораллитами сиринопорид, что дает им возможность пользоваться остатками пищи этих кораллов. Симбиотические сиринопориды имеют угнетенный облик, большинство из них представлены мелкими кораллитами с искривленными днищами и редкими горизонтальными соединительными трубочками.

Геологическая история. Строматопороидеи существовали в интервале средней ордовика — палеоген. В ордовике преобладали строматопороидеи с пузыревидными ламинами, несущими зубчики, шипики, стерженьки; астроризы отсутствовали или были представлены горизонтальными каналами. В силуре морфологическое разнообразие всех скелетных структур, а также астрориз резко возросло. Оно сопровождалось одновременным упорядочением горизонтальных и вертикальных скелетных элементов, в результате чего возникли почти геометрически правильные скелетные конструкции. Для девона характерно утолщение скелетных элементов, отчего общий рисунок скелетной конструкции становится «губчатым». В карбоне и перми строматопороидеи практически отсутствовали. Форма палеозойских колоний разнообразная: пластинчатая, полусферическая, ветвистая и т.д. Для мезо-кайнозойских строматопороидей (сферактиноиды) характерны сферические колонии. Возможно, потомки строматопороидей продолжают существовать в современных морях.

Строматопороидеи используют в биостратиграфии, палеозоогеографических и палеоэкологических реконструкциях. Рифы, сложенные строматопороидеями и другими организмами, являются коллекторами нефти и газа. Девонские амфипоровые известняки Урала используют для поисков промышленных горизонтов бокситов, так как известняки с определенными видами амфипор приурочены к разным пластам бокситов.

Включение хететоидей и строматопороидей в состав губковых увеличивает интервал существования класса Sclerospongia с ордовика по современность.

Класс Сфинктозоа. Classis Sphinctozoa

Класс Sphinctozoa (греч. *sphinkter* — сжимать; *zoa* — животные) включает одиночные и колониальные организмы, обладающие пористым известковым скелетом, имеющим с внешней стороны закономерно расположенные *поперечные пережимы* (рис. 123). Пережимы возникают за счет последовательного нарастания шарообразных камер. Наружная и внутренняя стенки пористые, между порами располагаются своеобразные известковые «спикулы». Эти образования напоминают трехлучевые спикулы класса Calcispongia. Форма «тела» сфинктозоа цилиндрическая или коническая. Размеры до 15—20 см в высоту и около 3 см в поперечнике.

Класс Sphinctozoa

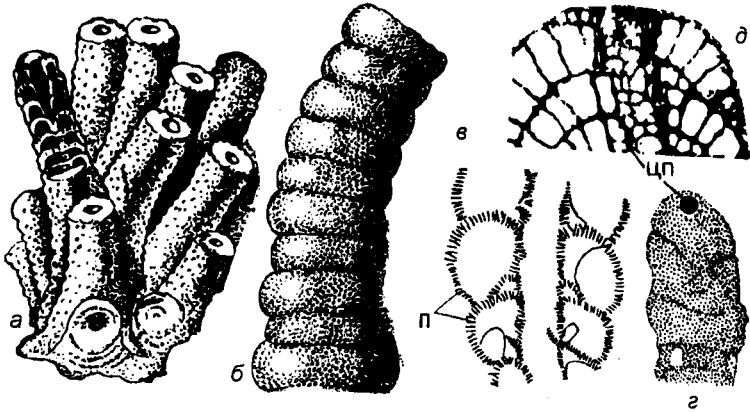


Рис. 123. Класс Sphinctozoa (E_2-Q).

a — *Barroisia* (K); *б, в* — *Amblisiphonella* (C—T): *б* — внешний вид, *в* — продольный разрез; *г, д* — *Vaceletia*, современная форма: *г* — внешний вид, *д* — продольный разрез (Основы палеонтологии, Т. 2, 1962; Vacelet, 1977). Обозначения: п — поры; цп — центральная полость

Пористость стенок и наличие «спикул» обусловили отнесение класса Sphinctozoa к типу Porifera. Строение сфинктозоа на продольных разрезах (рис. 123, *в*) очень сходно с одно- и многокамерными археоциатами отряда Capsulocyathida, поэтому имеется мнение о близости Sphinctozoa и археоциат вплоть до включения их в одну группу.

Ископаемые сфинктозоа известны со среднего кембрия по палеоген. В конце XX в. в Индийском океане был найден современный представитель сфинктозоа — вид *Vaceletia cripta*. Таким образом, интервал существования сфинктозоа расширился: E_2-Q .

Класс Рецптакулиты. Classis Receptaculita

Класс Receptaculita (лат. *receptaculum* — вместилище, хранилище) — вымершие палеозойские организмы. Они представляют собой известковые «тела» разнообразной формы: от конической и грушевидной до блюдцеобразной и уплощенно-меандрической, размером до 20 см в высоту и 80 см в поперечнике (рис. 124). С наружной стороны они покрыты известковыми кроющими табличками — «чешуями», что определило второе название — «Чешуеносцы» (Squamiferida). Кроющие таблички имеют различную форму: прямоугольную, квадратную, ромбическую или шестиугольную. Они расположены горизонтальными и вертикальными рядами либо спирально. Под кроющими табличками находится конструкция, которая напоминает сдвоенную пятилучевую спикулу. Это образование называется *дипентактина* (греч. *di, dis* — два, дважды; *pente* — пять; *aktis* — луч). Каждая из двух пятилучевых спикул представляет систему из четырех игловидных коротких и одного более длинного луча. Срастание длинных лучей формирует *радиаль*, а короткие образуют внутреннюю решетчатую стенку и подобную наружную, перекрытую сверху кроющими пластинами. В некоторых случаях радиаль

Класс Receptaculita

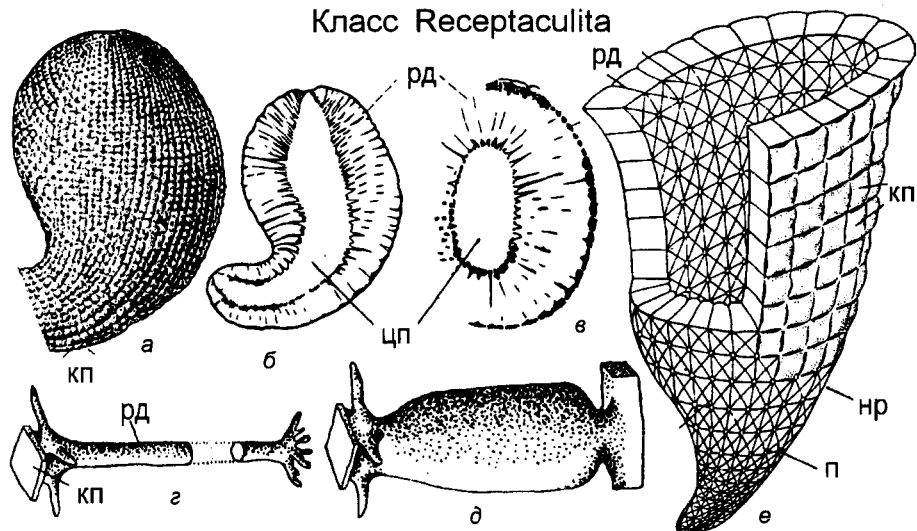


Рис. 124. Класс Receptaculita (O_2 -P).

a—e — Ishadites (O_2): a — внешний вид, б, в — продольное и поперечное сечения; г, д — варианты строения дипентактины и смежных скелетных элементов; е — схема строения скелета (Основы палеонтологии. Т. 2, 1962; Проблематики фанерозоя, 1981). Обозначения: кп — крошащие пластины, или таблички; нр — наружная решетка; п — пора; рд — радиаль; цп — центральная полость

оканчивается одной толстой переключиной или корневидными отростками либо пластиной. На границах крошащих табличек были щели (поры?), открывавшиеся в различные полости. Внутренняя стенка ограничивала центральную полость, на вершине которой находилось отверстие.

Систематическое положение и ранг рецептакулит дискусионны. Рассматривают три варианта: 1) царство животных, самостоятельный класс типа Porifera, так как имеются «спикулы» — дипентактины и другие сходные признаки; 2) самостоятельный класс и тип царства Archeata, который выделили в 1981 г. И.Т.Журавлева и Е.И.Мягкова, объединив рецептакулит, археоциат, афросальпингидей и другие морфологически подобные группы; 3) царство растений (водоросли).

Рецептакулиты были обитателями мелководья, вели донный прикрепленный или свободнолежащий образ жизни; по способу питания, вероятно, биофильтраторы. Они нередко образовывали известняки и рифогенные постройки, особенно в ордовике. Рецептакулиты не имеют существенного стратиграфического значения, но интересны как палеобиологический объект одного из направлений эволюции. Средний ордовик — пермь (рис. 125).

→ Пориферы в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа Porifera в соответствии со схемой 7. Справа укажите классификационные признаки, положенные в основу разделения типа на классы, а для класса Spongia приведите признаки подклассов и отрядов.

Тип PORIFERA
Spongia Sclerospongia Sphinctozoa

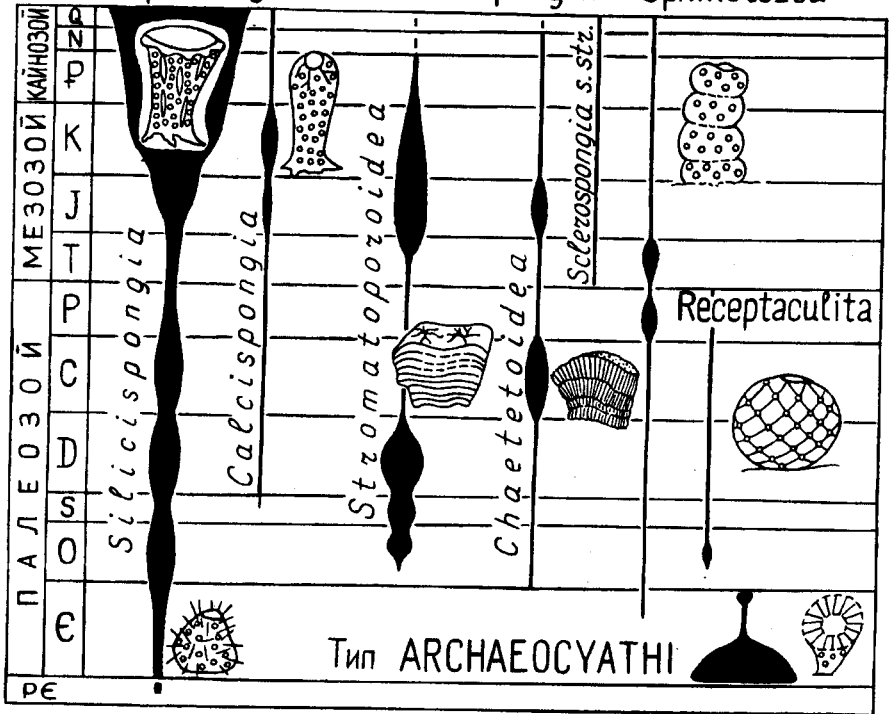


Рис. 125. Схема геохронологического распространения порифер и археоциат

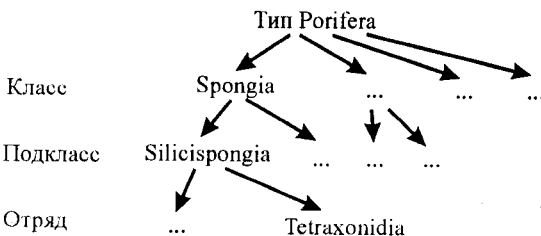
Упражнение 2. Определите родовую принадлежность данного экземпляра, используя определительские ключи и объяснение основных признаков, приведенных на с. 194—207.

Упражнение 3. Зарисуйте и опишите определенный экземпляр. На рисунке отобразите внешнюю форму, строение скелетной решетки и покажите направление тока воды. При описании укажите форму и состав спикул и тип скелетной решетки.

Упражнение 4. Составьте диагнозы надродовых категорий, поместив их на заранее оставленное в тетради место. Для этого проанализируйте изученный материал, а также привлечите дополнительные сведения, изложенные на лекциях и в учебнике.

Схема 7

Систематический состав типа Porifera



Классификационные признаки надродовых категорий

.....

.....

.....

Сравнение классов типа Porifera

№	Признак	Spongia	Sclerospongia	Sphinctozoa	Receptaculita
1	Состав скелета (известковый, кремневый, роговой, кремнеугольной)				
2	Форма спикул				
3	Строение решетки				
4	Среда обитания и образ жизни				
5	Породообразующая роль				
6	Геологический возраст				
7	Названия изученных подклассов, отрядов и родов				

Примечание. Ответы на пункты № 2—3 желательно дополнить схематическими рисунками.

Упражнение 5. Составьте сравнительную таблицу классов типа Porifera в соответствии с признаками, данными в табл. 15.

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 6. Составьте схему, в которой охарактеризуйте классы, подклассы и отряды типа Porifera по отношению к факторам среды: морские, пресноводные, мелководные, глубоководные.

Упражнение 7. Проанализируйте образ жизни и условия обитания изученных форм, указав глубины обитания и биономические зоны.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 8. Напишите на примере видов *Siphonia tulipa* Zittel и *Etheridgea goldfussi* (Fisher) все более высокие таксономические единицы от рода до царства. Укажите, чем название вида отличается от названий более высоких таксонов и почему во втором случае фамилия автора заключена в скобки.

Упражнение 9. Проанализируйте названия классов и подклассов типа Porifera, используя переводы латинских названий, и укажите признаки, положенные в основу этих названий.

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на поставленные вопросы, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

I. В скелете порифер имеются:

1. Септы. 2. Синаптикулы. 3. Спикулы. 4. Тении.

II. Когда существовали известковые губки?

1. С — Т. 2. S?, D — ныне. 3. E — ныне. 4. J — ныне.

III. У какого рода фаретронный скелет?

1. *Etheridgea*. 2. *Ventriculites*. 3. *Myrmecioptychium*. 4. *Peronidella*.

- IV. У какого рода диктиональный скелет?
 1. *Ventriculites*. 2. *Peronidella*. 3. *Jerea*. 4. *Siphonia*.
- V. У какого рода широкая глубокая центральная полость?
 1. *Coeloptychium*. 2. *Peronidella*. 3. *Ventriculites*. 4. *Siphonia*.
- VI. У кого спикулы кремневые?
 1. *Peronidella*. 2. *Eudea*. 3. Sphinctozoa. 4. *Ventriculites*.
- VII. У какого рода спикулы известковые?
 1. *Peronidella*. 2. *Ventriculites*. 3. *Siphonia*. 4. *Myrmecioptychium*.
- VIII. У какого рода спикулы четырехосные?
 1. *Peronidella*. 2. *Ventriculites*. 3. *Siphonia*. 4. *Etheridgea*.
- IX. Спонголит — это:
 1. Известковая порода. 2. Кремневая порода. 3. Название отряда. 4. Название скелетной решетки.
- X. Следы «сверления» губки *Cliona* встречаются в:
 1. Озерах. 2. Батии океанов. 3. Абиссали океанов. 4. Мелководье морей и океанов.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно контрольную работу из нескольких вопросов. Для каждого вопроса подберите один правильный ответ и три неправильных, желательно правдоподобных.

Тип Археоциаты. Phylum Archaeocyathi

Tun Archaeocyathi
 Класс *Regulares*
 Класс *Irregulares*

Общая характеристика. Тип Archaeocyathi (греч. *archaios* — древний, первый; *cyathus* — небольшой кубок) — вымершие раннекембрийские морские оди-

ночные, реже — колониальные прикрепленные организмы губкоподобного облика. Скелет одиночных форм носит общее название «кубок». Он состоял из одной или двух известковых пористых стенок, разделенных пространством разной ширины (рис. 126). Как и у губок, поры *наружной стенки* мельче, чем поры *внутренней стенки*. Пористость сближает археоциат с губками. В отличие от губок скелет археоциат не спикульный, а зернистый и только известковый. Состав скелета, текстура известковых зерен и общая конструкция скелета сближают археоциат с классом сфинктозоа типа порифер. Хотя мы не имеем сведений о строении мягкого тела археоциат, они совместно с типом *Rogifera* включены в подраздел *Parazoa* — примитивные многоклеточные. Подобно пориферам археоциаты находились на низшей ступени эволюции многоклеточных. По способу питания они были фильтраторами и составляли основную часть неподвижного бентоса раннего кембрия.

Форма кубка одиночных археоциат разнообразна: коническая, цилиндрическая, блюдцеобразная, иногда может быть мешковидной. Диаметр кубка обычно несколько сантиметров, высота 30—150 см; в среднем 1—3 см. В строении скелета археоциат принимают участие стенки (две, реже одна), а также горизонтальные и вертикальные элементы, заполняющие пространство между двумя стенками, — *интерваллом*, в осевой части кубка находится *центральная полость*. Иногда в кубке развивается пузыревидная ткань.

Археоциат изучают в шлифах, объемное представление о строении скелета дает сочетание продольного и поперечного разрезов или косопродольные срезы. Вертикальные радиальные элементы представлены *септами* и *те-*

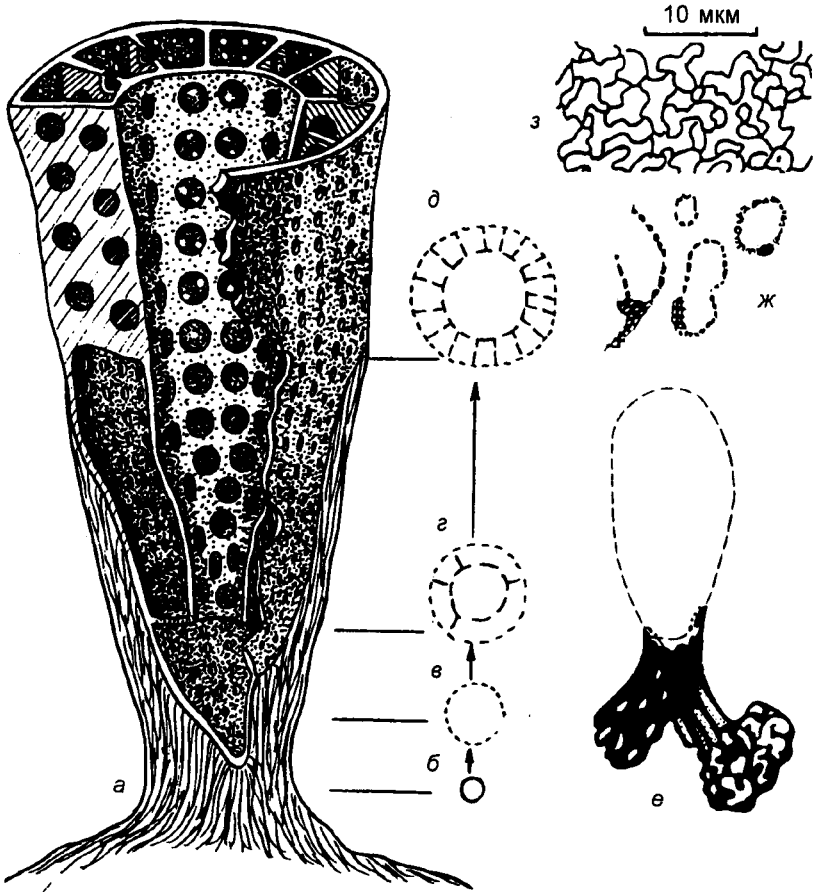


Рис. 126. Класс Regulares (Є₁): одностенные и двустенные археоциаты.

a-d — двустенный кубок: *a* — реконструкция, *б-д* — поперечные сечения, отражающие онтогенетические изменения; *e, ж* — *Archaeolynthus sibiricus* (Toll) одностенный кубок с каблчком прирастания в косом и поперечном срезе соответственно. Ранний кембрий, атдабанский век. Сибирская платформа; *з* — биокристаллы скелета *Archaeolynthus* в электронном микроскопе (*a-d* — Воронин, 1979; *e, ж* — Журавлева, 1963; *з* — Debrenne, Zhuravlev, Rozanov, 1990)

ниями, а горизонтальные — днищами. Септы на поперечном разрезе, как правило, прямые перегородки, а тении чаще всего искривлены. Днища бывают простые и гребенчатые. Простые днища представляют собой ситовидно прободенные горизонтальные пластины, расположенные, как правило, равномерно. Гребенчатые днища, находящиеся в одной горизонтальной плоскости, состоят из валика и шипиков. Последние отходят от валика перпендикулярно, поэтому на поперечном разрезе они имеют вид зубцов двусторонней гребенки, а на продольном — в местах пересечения отдельных валиков с септами — прослеживается горизонтальный ряд вздутий. При отсутствии вертикальных и горизонтальных элементов в интерваллуме можно видеть редкие изолированные радиальные стерженьки, идущие от стенок, или сложную систему стерженьков, состоящую из вертикальных, горизонтальных и радиальных элементов. На продольном и поперечном разрезе в последнем

случае наблюдается сочетание пунктирных линий и точек. У некоторых археоциат в интерваллюме развиты призматические трубки.

Принципы классификации и систематика. Для классификации археоциат существенное значение имеют строение стенок, а также число пор на наружной и внутренней стенках между соседними септами или тениями (интерсептум). У одно- и двустенных археоциат центральная полость свободна, но иногда может быть заполнена различными скелетными элементами: пузырями, трубками, стерженьками. По строению интерваллюма и характеру онтогенеза тип *Archaeocyathi* обычно разделяют на два класса: *Regulares* и *Irregulares*.

Класс Правильные археоциаты. Classis Regulares

Класс Regulares
Отряд Monocyathida
Отряд Ajacicyathida
Отряд Capsulocyathida

Класс *Regulares* (лат. *regulares* — правильный) охватывает одно- и двустенных археоциат с радиальными стерженьками или различным сочетанием в интерваллюме септ и днищ. Ранний кембрий. В классе выделяются три отряда: *Monocyathida*, *Ajacicyathida* и *Capsulocyathida*.

Отряд *Monocyathida* (греч. *monos* — один, единственный; *cyathus* — небольшой кубок). Наиболее просто устроенные археоциаты, у которых имеется только одна пористая стенка (см. рис. 126, *е, ж*). Организмы одиночные или колониальные; кубки, конические и цилиндрические, прикрепляются к дну *каблучком* прирастания и *корнеподобными* выростами.

Класс Regulares

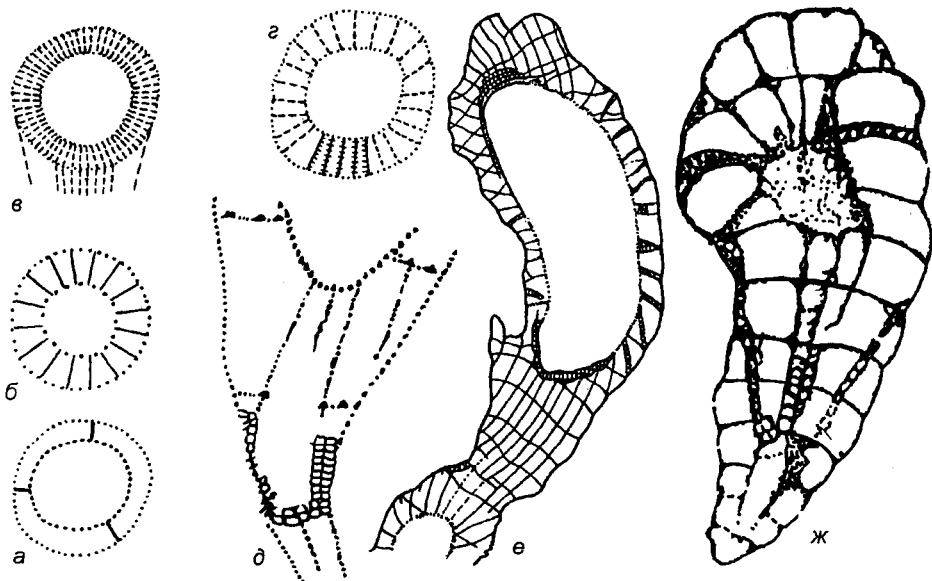


Рис. 127. Класс *Regulares* (Є.).

а-е — отряд *Ajacicyathida*: *а* — *Dokidocyathus*, *б* — *Ajacicyathus*, *в* — *Aldanocyathus*, *г, д* — *Nochorocyathus*, *е* — *Erismacoscinus*; *ж* — отряд *Capsulocyathida*, *Coscinocyathus*

Отряд *Ajascyathida* (в честь двух героев Троянской войны, по имени которых назван Австралийский рудник Аякс; *cyathus* — небольшой кубок). Археоциаты двустенные (рис. 127). Интерваллом заполнен: 1) радиальными стерженьками, 2) септами, 3) септами и днищами. Внутренняя стенка в большинстве случаев толще наружной. Организмы одиночные, реже колониальные; кубки преимущественно конические или цилиндрические, реже блюдце- и грибообразные; иногда наблюдаются *поперечные пережимы*.

Отряд *Capsulocyathida* (лат. *capsula* — коробочка; греч. *cyathus* — небольшой кубок). Кубки двустенные, одно- или многокамерные (см. рис. 127), очень сходные с таковыми у Sphinctozoa. Обе стенки плавно, без перерыва переходят в приподнятые днищеподобные образования. Внутренняя стенка вогнутого (*инвагинационного*) типа, что особенно наглядно видно у однокамерных форм. В интервалломе многокамерных кубков могут присутствовать радиальные перегородки. Организмы одиночные, реже колониальные; форма кубков — от субсферической и мешковидной у однокамерных до конической у многокамерных.

Класс Неправильные археоциаты. Classis Irregulares

Класс *Irregulares*

Отряд *Dictyocyathida*
Отряд *Archaeocyathida*
Отряд *Syringocnematida*

Класс *Irregulares* (лат. *irregulares* — неправильный) включает двустенных археоциат, интерваллом которых заполнен системой стерженьков, тениями (или псевдотениями) либо полигональными трубками, а центральная полость нередко осложнена дополнительными скелетными элементами. Организмы одиночные, реже колониальные. Класс разделяют на три отряда: *Dictyocyathida*, *Archaeocyathida*, *Syringocnematida*. Ранний кембрий, ?поздний кембрий.

Отряд *Dictyocyathida* (греч. *dictyon* — сетка; *cyathus* — небольшой кубок). Двустенные стерженьковые одиночные или колониальные археоциаты, интерваллом которых заполнен *системой стерженьков*; могут присутствовать днища и пузырчатая ткань (рис. 128). Центральная полость иногда с трубками.

Отряд *Archaeocyathida* (греч. *archaios* — древний; *cyathus* — небольшой кубок). Двустенные тенияльные археоциаты, интерваллом которых заполнен тениями и псевдотениями, могут присутствовать днища, а также мелкие пластинчатые образования (*фолии*) или горизонтальные палочковидные межстенные перемычки (*тигны*). Центральная полость свободна или заполнена пузырчатой тканью (рис. 128, а, б).

Отряд *Syringocnematida* (греч. *syrix*, род.п. *syringos* — трубка). Небольшая группа археоциат, интерваллом которых был заполнен *полигональными пористыми трубчатыми* образованиями (рис. 128, в, ж).

В скелете каждой особи археоциат выделяется несколько морфологических стадий развития. Одностенные формы сначала имеют непористую, а затем пористую стенку. Двустенные археоциаты непременно проходят стадию одностенного кубка. Появление второй стенки, обособление интерваллома и заложение в нем скелетных элементов у правильных и неправильных археоциат показаны на рис. 126 и 128.

Археоциаты, подобно губкам, были неподвижными бентосными организмами, наибольшее биоразнообразие было приурочено к небольшим глубинам (до 20—50 м). О неподвижном прикрепленном образе жизни свидетель-

Класс Irregulares

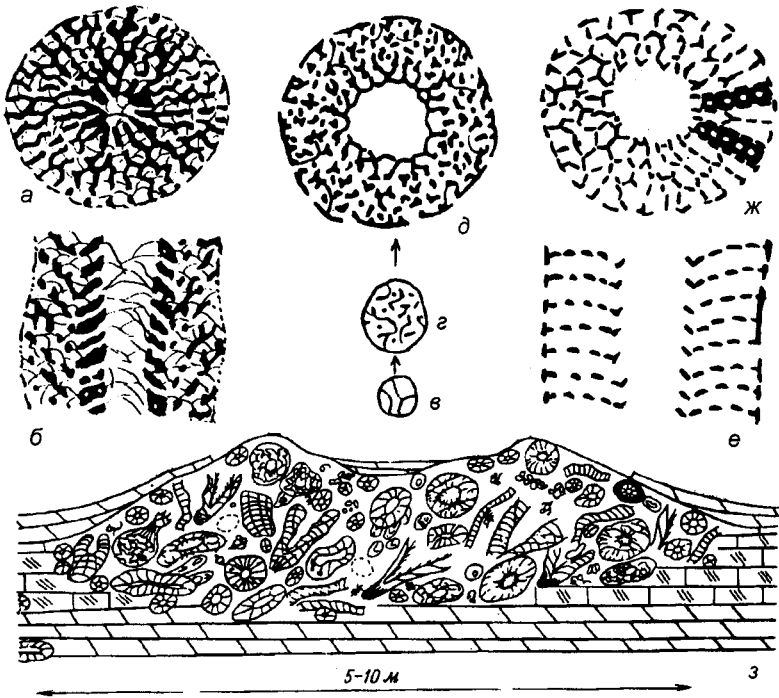


Рис. 128. Класс Irregulares (E_1 , ? E_3).

a, б — *Archaeocyathus* (E_1); *в—д* — *Dictyocyathus* (E_1); *е, ж* — *Pseudosyringocnema* (E_1); *з* — рифовая постройка (биогерм), образованная археоциатами, цианобактериями и известковыми водорослями. Ранний кембрий. Сибирская платформа, р. Лена (Журавлева, Зеленев, 1955)

ствуют каблучок прирастания — расширение в нижней части кубка и корневидные образования. Прикрепление к другим кубкам могло происходить и боковой стороной кубка. Иногда археоциаты свободно лежали на дне (особенно мешковидные и блюдцеобразные формы).

При оптимальных условиях археоциаты образовывали каркасные поселения, а поэтому были древнейшими животными-рифостроителями. Росту органогенных построек способствовало сосуществование археоциат с цианобионтами и известковыми водорослями, причем в одних случаях преобладали археоциаты, а в других — наоборот (рис. 128, з).

Постройки археоциат во многих случаях служили основой для формирования водорослево-археоциатовых известняков, последующая перекристаллизация которых нередко завершалась мраморизацией. Эти известняки нередко используются в качестве строительного, в частности отделочного облицовочного, материала.

Археоциаты впервые были описаны во второй половине XIX в., а в середине XX в. обособлены в самостоятельный тип. Несомненно сходство археоциат и порифер, прежде всего проявляющееся в примитивности строения, сходном образе жизни и способе получения пищи (фильтраторы), что говорит скорее всего об их происхождении от единой предковой группы. Видимо, в связи с этим в последние годы возрождается мнение о понижении археоциат до ранга класса и включении их в тип Porifera (Spongiata).

Геологическая история археоциат скоротечна. Появившись в начале раннего кембрия, они именно в эту эпоху испытали расцвет и в конце ее практически вымерли. Однако формы, сходные с археоциатами, установлены в отложениях верхнего кембрия. Широкое распространение археоциат в отложениях нижнего кембрия различных, иногда достаточно удаленных районов определило большое значение этой группы как для расчленения разрезов, так и для их сопоставления между собой. Кроме того, пространственное прослеживание археоциатовых органогенных построек дает возможность (с известной долей условности) намечать положение береговой линии и выделять климатические пояса.

→ Археоциаты в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа археоциат подобно схеме 3 для простейших. Справа укажите классификационные признаки, на которых основано разделение археоциат на классы и отряды.

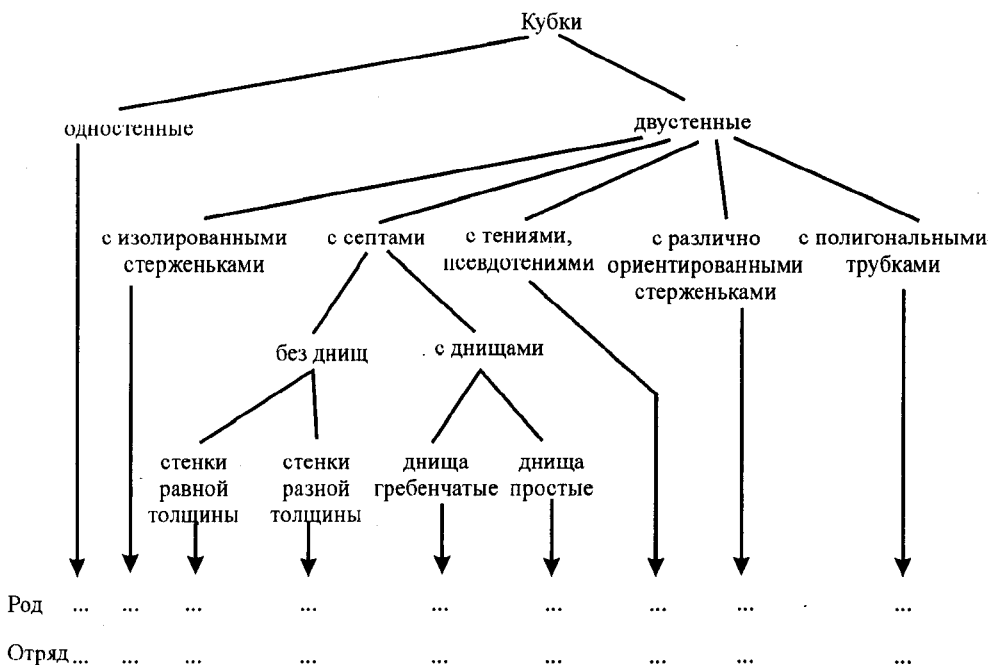
Упражнение 2. Определите по продольным и поперечным шлифам родовую принадлежность археоциат. При определении используйте объяснение основных морфологических признаков, приведенных на с. 210—215.

Упражнение 3. Зарисуйте и опишите определенные формы на заранее оставленном в тетради месте. На рисунке стрелками покажите основные скелетные элементы и за счет этого сократите описание.

Упражнение 4. Впишите названия изученных родов в соответствующие типы строения кубка, руководствуясь схемой 8.

Схема 8

Строение изученных родов археоциат



Упражнение 5. Составьте диагнозы надродовых категорий. Для этого проанализируйте материал, изученный на лабораторных занятиях, а также используйте дополнительные сведения из лекций и учебника.

Упражнение 6. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов археоциат по типу шведского и серийного ключа (см. с. 510).

Эволюция

Упражнение 7. Охарактеризуйте стадии двустенных кубков правильных и неправильных археоциат, изображенных на рис. 126—128. Укажите, каким изученным родам соответствуют выделенные стадии.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 8. Напишите на примере видов *Nochoroicyathus vulgaris* I. Zhuravleva и *Archaeolynthus sibiricus* (Toll) все более высокие таксономические единицы от рода до царства. Укажите, чем название вида отличается от названий более высоких таксонов и почему во втором случае фамилия автора заключена в скобки.

Упражнение 9. Напишите названия отрядов археоциат и подчеркните принятое для отрядов окончание.

Упражнение 10. Напишите названия изученных родов, подчеркните общие окончания и дайте перевод.

Геохронология

Упражнение 11. Определите возраст отложений по комплексу археоциат: *Nochoroicyathus*, *Vicyathus*, *Altaicyathus*, *Archaeolynthus*. Время существования каждого рода найдите самостоятельно в учебнике или справочнике.

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на поставленные вопросы, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

I. Время существования одностенных археоциат?

1. О. 2. Є — ныне. 3. Є₁. 4. С — Р.

II. Для правильных археоциат характерны:

1. Септы. 2. Тении. 3. Полигональные трубки.

III. Днища имеются у рода:

1. *Archaeolynthus*. 2. *Dictyocyathus*. 3. *Erismacoscinus*. 4. *Irinaecyathus*.

IV. У какого рода двустенный кубок только с септами?

1. *Ajacityathus*. 2. *Archaeolynthus*. 3. *Erismacoscinus*. 4. *Dictyocyathus*.

V. У какого рода интерваллюм заполнен системой горизонтальных, вертикальных и радиальных стерженьков?

1. *Archaeolynthus*. 2. *Erismacoscinus*. 3. *Dictyocyathus*. 4. *Ajacityathus*.

VI. Класс Irregulares включает:

1. *Archaeocyathus*. 2. *Ajacityathus*. 3. *Archaeolynthus*. 4. *Erismacoscinus*.

VII. Кто вместе с археоциатами принимал участие в образовании рифовых известняков?

1. Фузулиниды. 2. Глобигериниды. 3. Водоросли. 4. Насселлярии.

VIII. Чем отличаются археоциаты от известковых губок?

1. Отсутствием спикул. 2. Наличием пор. 3. Образом жизни. 4. Составом скелета.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно контрольную работу по образцу первого варианта. Для каждого вопроса дайте правильный ответ и три неправильных, желательно правдоподобных.

НАДРАЗДЕЛ НАСТОЯЩИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ. SUPERDIVISIO EUMETAZOA

Надраздел Eumetazoa
Раздел Radiata
Раздел Bilateria

Общая характеристика. К надразделу Eumetazoa (греч. *eu* — хорошо, настоящий; *meta* — между, после; *zoa* — животные) относятся организмы, которые обладают стабильной дифференциацией клеток, у них имеются ткани и органы, в эмбриогенезе закладываются два или три зародышевых листка.

Настоящие многоклеточные проходят в процессе эмбрионального развития несколько последовательных стадий, основными из которых являются морула, бластула, гастрюла (рис. 129). *Морула* (лат. *morula* — шелковица) представляет собой скопление плотно прилегающих клеток, сформировав-

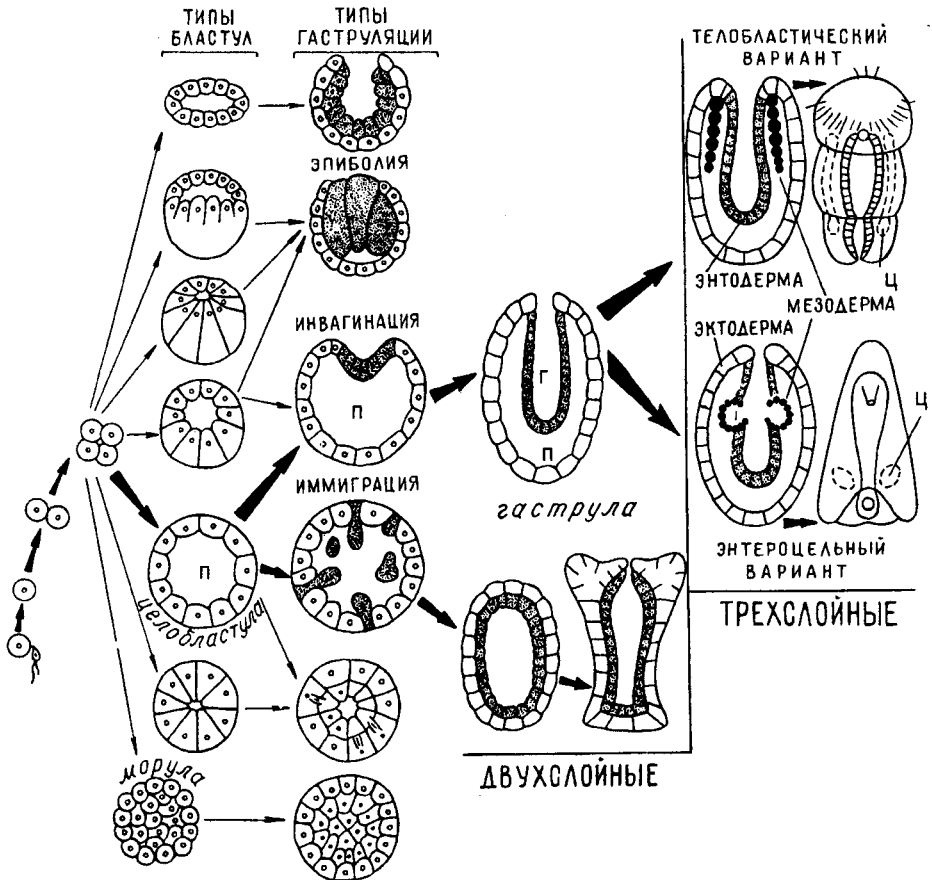


Рис. 129. Варианты эмбриогенеза настоящих многоклеточных.

Обозначения: п — бластоцель (первичная полость тела); г — гастральная (пищеварительная полость); ц — целом (вторичная полость тела)

шееся после деления оплодотворенного яйца (яйцеклетки). *Бластула* (греч. *blastos* — росток) характеризуется расположением клеток по поверхности полого шара, ограничивающего первичную полость тела — *бластоцель*. Прослеживается несколько различных вариантов образования бластулы. В первом варианте, например у моллюсков, сначала возникает морула, а затем формируется бластула. В других случаях стадия морулы отсутствует и непосредственно за дроблением яйца следует стадия бластулы. Таким образом, уже на начальном этапе развития зародыша прослеживаются два способа возникновения бластулы: с промежуточной стадией морулы и без нее.

Дальнейшие преобразования того или иного типа бластулы приводят к формированию двухслойного зародыша — *гастроулы* (греч. *gaster* — желудок). Среди нескольких типов гастрюляции основными являются два — *инвагинация* и *иммиграция*. При инвагинации на одном из концов бластулы начинается прогибание (впячивание) клеток, приводящее на завершающей стадии к обособлению двух слоев клеток (*двух зародышевых листков*): наружного — *эктодермы* и внутреннего — *энтодермы*. При иммиграции часть клеток погружается внутрь бластулы, что вновь приводит к их дифференциации, к различному положению слоев клеток по отношению друг к другу и появлению наружного и внутреннего зародышевых листков (экто- и энтодерма).

На стадии гастроулы внутри энтодермы возникает *пищеварительная (гастральная) полость* с ротовым отверстием — *бластопором*. Между экто- и энтодермой сохраняется унаследованная от бластулы первичная полость тела зародыша.

Дальнейшее развитие зародыша может сопровождаться появлением третьего зародышевого листка — *мезодермы*, которая формируется *телобластическим* или *энтероцельным* способом. Первый способ определяется возникновением на границе экто- и энтодермы двух или нескольких крупных клеток — телобластов, которые дают начало срединному слою — мезодерме. Второй способ характеризуется впячиванием энтодермы с образованием карманоподобных углублений. Последующее отшнуровывание карманов завершается образованием *целомической* (вторичной) полости тела. Она обособляется внутри унаследованной от бластулы *первичной полости* тела (бластоцель) и у некоторых трехслойных животных полностью ее вытесняет (кольчатые черви и хордовые).

По числу зародышевых листков и симметрии надраздел Eumetazoa делят на разделы *Diblastica* (*Radiata*), или двухслойные, и *Triblastica* (*Bilateria*), или трехслойные. У одной группы трехслойных животных ротовое отверстие зародыша сохраняет первоначальное положение в течение всей жизни, и они обособляются в подраздел *Protostomia*, или первичноротые. У другой группы ротовое отверстие на постэмбриональной стадии развития закладывается на другом месте, и этот подраздел получил название *Deuterostomia*, или вторичноротые.

Имеется иная концепция, число сторонников которой в последние годы возрастает. Признавая, что развитие трехслойных животных шло по двум основным эволюционным направлениям, эти исследователи считают важнейшим признаком не положение ротового отверстия, а тип дробления яйца. Животные, для которых характерны спиральное дробление яйца и телобластический способ закладки мезодермы, объединяются в *Spiraloblastica* (*Spiralia*), а те, которым свойственно радиальное дробление яйца и чаще всего энтероцельный способ закладки мезодермы, — в *Radialoblastica* (*Radialia*).

Объемы первичноротых и вторичноротых с вновь предлагаемыми эволюционными стволами в основном совпадают (Малахов, 1995).

Для настоящих многоклеточных характерно «резервуарное» внеклеточное пищеварение, происходящее в единой пищеварительной полости либо в серии полостей, образующих пищеварительную систему. При таком типе пищеварения размер поглощаемых пищевых частиц не зависит от размеров клетки. Это повышает кормовую базу, а следовательно, уровень всех метаболических и физиологических процессов. Внутриклеточное и пристеночное пищеварение по-прежнему сохраняется.

РАЗДЕЛ РАДИАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫЕ, ИЛИ ДВУХСЛОЙНЫЕ. DIVISIO RADIATA, ИЛИ DIBLASTICA

Раздел Radiata
Tun Cnidaria
Tun Ctenophora

Раздел Radiata (лат. *radius* — луч, радиус), или Diblastica (греч. *di, dis* — два, дважды; *blastos* — росток, бутон), в подавляющем большинстве включает радиально-симметричных животных. Для них характерна слепая пищеварительная система с единственным вводным (и выводным) отверстием. К этому разделу принадлежат типы Стрекающие и Гребневики, отличающиеся присутствием стрекательных капсул у первого типа и отсутствием таковых у второго. Ранее эти животные включались в состав типа Coelenterata — кишечнополостные в ранге подтипов.

Тип Стрекающие. Phylum Cnidaria

Tun Cnidaria
Класс Hydrozoa
Класс Scyphozoa
Класс Anthozoa

Общая характеристика. К типу Cnidaria (греч. *cnidos* — нить) относятся многочисленные разнообразные животные, среди которых наиболее известны гидры, медузы и кораллы. Это исключительно водные, чаще морские, реже солоноватоводные или пресноводные организмы, имеющие различную форму тела. Они ведут планктонный или бентосный неподвижный, преимущественно прикрепленный образ жизни, поселяясь колониями или в одиночку. Книдарии являются хищниками, которые с помощью щупалец со стрекательными клетками поражают и умерщвляют добычу. Одновременно они действуют подобно сестонофагам, улавливая пищевые частицы, взвешенные в воде. Бентосные формы обитают на всех глубинах вплоть до абиссали.

У зародыша закладываются два слоя клеток — эктодерма и энтодерма. У взрослой особи за счет эктодермы возникает эпидермальный слой, состоящий из мышечных, нервных, стрекательных, скелетообразующих и других клеток. Внутренний гастральный слой образуется за счет энтодермы; он в основном состоит из разнообразных пищеварительных клеток. В процессе развития между эпидермальным и гастральным слоями формируется бесструктурная студенистая прослойка — *мезоглея* («срединный клей»). Она является производным клеточных выделений и внедрения различных клеток экто- и энтодермального происхождения.

Книдарии во взрослом состоянии представлены двумя жизненными формами — полипами и медузами. *Медузы* имеют вид зонтика, колокола или гри-

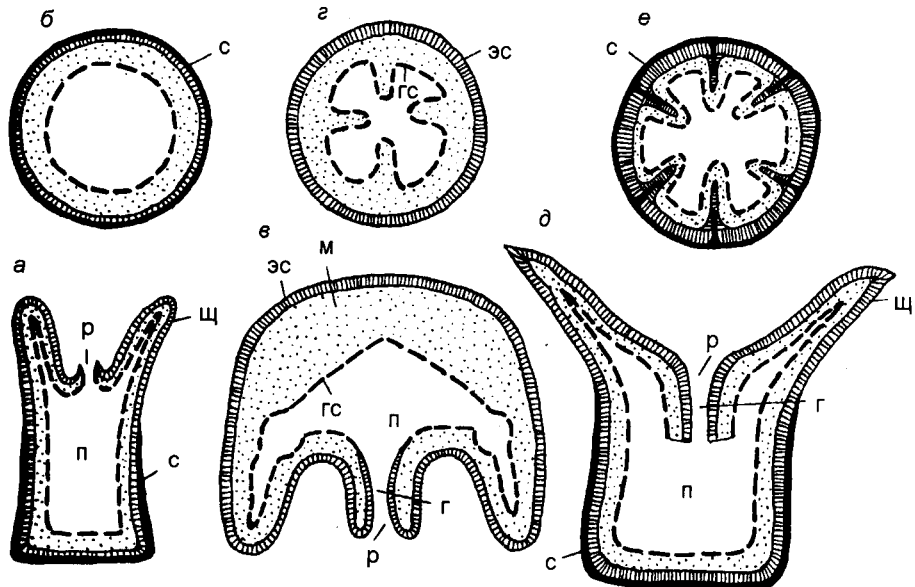


Рис. 130. Схема строения классов Hydrozoa (а, б), Scyphozoa (в, г) и Anthozoa (д, е) в поперечном и продольном сечениях.

а, б — гидроидный полип; в, г — сцифоидная медуза; д, е — коралловый полип. Обозначения: г — глотка; гс — гастральный (внутренний) слой; м — мезogleя; п — пищеварительная полость; р — рот; с — скелет; щ — щупальца; эс — эпидермальный (наружный) слой

ба, а одиночные полипы чаще всего мешковидные (рис. 130). Колонии полипов разнообразны по форме и, как правило, полиморфны: они состоят из особей различного строения, выполняющих различные функции. *Полипы* — организмы донные, в основном прикрепленные, в редких случаях могут вести планктонный образ жизни, как, например, сифонофоры, или передвигаться по дну, например гидра и актинии. Многие полипы имеют скелет: минеральный (известковый) или органический (хитиновый и протеиновый), реже агглютинированный. Медузы — организмы планктонные, в виде исключения встречаются сидячие донные формы.

Книдарии имеют пять функциональных систем: пищеварительную, мышечную, нервную, половую, скелетную. В эволюции животных собственно пищеварительная полость впервые появляется именно у книдарий, поэтому долгое время этот тип называли Coelenterata (греч. *koilos* — полный; *enteron* — кишка, внутренности) — кишечнополостные. Пищеварительная полость мешковидная, складчатая или нескладчатая. В нее ведет единое отверстие, которое выполняет функцию и вводного — ротового, и выводного — анального. Ротовое отверстие полипов окружено одним или несколькими циклами *щупалец*. Число щупалец может достигать 100, они снабжены большим количеством *стрекающих капсул*, каждая из которых имеет внутри спирально свернутую нить с острием на конце. Нить при защите или нападении молниеносно разворачивается, внедряется, как гарпун, в тело жертвы и парализует ее. С помощью щупалец пища перемещается ко рту.

Принципы классификации и систематика. Тип стрекающих подразделяется на три класса: Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa, отличающиеся между со-

бой многими признаками, но в первую очередь строением пищеварительной системы и особенностями размножения. Помимо этого предлагают выделять несколько вымерших групп, объем и ранг которых проблематичны: Cyclozoa, Protomedusae, Hydroconoza, Eoanthoza и др.

Размножение и жизненный цикл. Кnidарии размножаются половым и бесполом путем. В первом случае после образования половых продуктов и оплодотворения начинается процесс дробления яйцеклетки и возникает двухслойная планктонная личинка — *планула*. После оседания планулы на дно начинает расти полип. Бесполое размножение происходит двумя основными способами: *делением* и *почкованием*. При делении происходит регенерация (восстановление) недостающих частей, в результате чего появляются новые особи. При почковании на различных участках животного возникают выросты — почки, дальнейший рост которых приводит к формированию

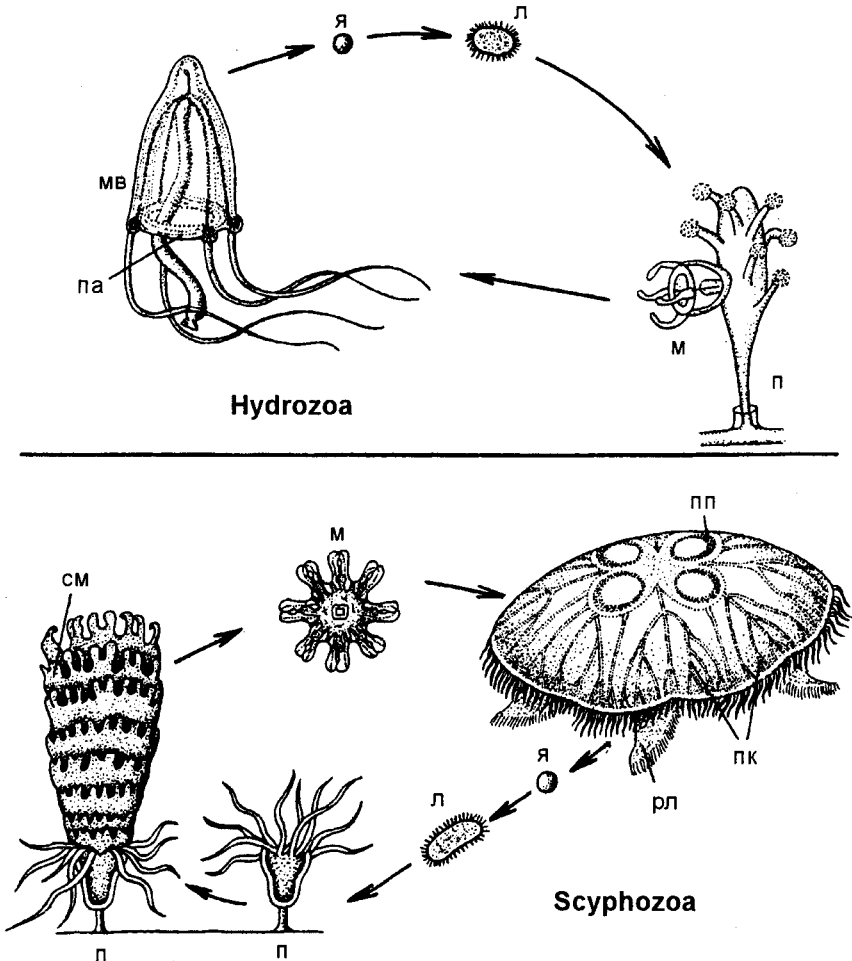


Рис. 131. Схемы жизненных циклов классов Hydrozoa и Scyphozoa (Наумов, 1960; Догель, 1981; с упрощением).

Обозначения: л — личинка (планула); м — молодая медуза — эфифра; мв — половозрелая медуза; п — полип; па — парус; пак — пищеварительные каналы; пп — полости с половыми продуктами; рл — ротовые лопасти; см — серия зачаточных медуз; я — яйцо

нового индивидуума. Результатом бесполого размножения является образование колоний полипов. С бесполом размножением связано также возникновение медуз.

Помимо сказанного выше необходимо отметить, что книдарии характеризуются специфическим *жизненным циклом* развития, неизвестным у других животных. При этом полный жизненный цикл выглядит следующим образом (рис. 131). От полипа путем почкования или деления возникают медузы. У медуз формируются половые продукты. После оплодотворения развиваются личинки, которые ведут планктонный образ жизни, продолжающийся от нескольких часов до года. Через определенное время личинки осаждаются на дно, прикрепляются к нему и дают начало новому полипоидному поколению. У одного и того же вида может наблюдаться чередование поколений, 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. Медузоидное поколение представлено только одиночными организмами, ведущими свободноплавающий планктонный образ жизни. Чередование полового и бесполого поколений присуще как Scyphozoa, так и Hydrozoa, а классу Anthozoa свойственно образование половых продуктов непосредственно у полипа.

Геологическая история. Геологическая история книдарий начинается с бесскелетных вендских Hydrozoa. Возможно, в венде появились Scyphozoa и Anthozoa, хотя достоверно Anthozoa датируются со среднего кембрия.

Класс Гидроидные. Classis Hydrozoa

Класс Hydrozoa (греч. *hydra* — водяной змей; *zoa* — животные) в типе книдарий наиболее примитивен. Для гидроидных характерны: *нескладчатая гастральная полость*, отсутствие глотки, ротовое отверстие открывается непосредственно в пищеварительную полость. Полный жизненный цикл представлен полипами и медузами. Чередование поколений показано на рис. 131. У полипа за счет бокового почкования образуются медузы. У медуз развиваются половые продукты эктодермального происхождения, они находятся в эпидермальном слое. В жизненном цикле медузоидная стадия имеет подчиненное, а полипоидная — господствующее значение. Гидроидные медузы мелкие, их размер в среднем 1—3 см, но не более 10 см в поперечнике, край колокола подвернут вниз и образует перепонку — так называемый «*парус*». Гидроидные полипы обычно маленьких размеров — не более 5 см. Высота бентосных колоний до 25 см, но планктонные сифонофоры могут достигать в длину 30 м.

Современные гидроидные — преимущественно колониальные организмы, обитающие как в морских, так и в пресных водоемах. Они представлены двумя подклассами: Hydroidea (собственно гидроидные) и Siphonophoroidea — своеобразные планктонные сложно устроенные колонии. Полипоидное поколение гидроидных обычно имеет органический или минеральный скелет (рис. 132). Органический скелет преимущественно хитиноидный, реже протеиновый, внешне напоминающий хрящ. Хитиноид-

Класс Hydrozoa

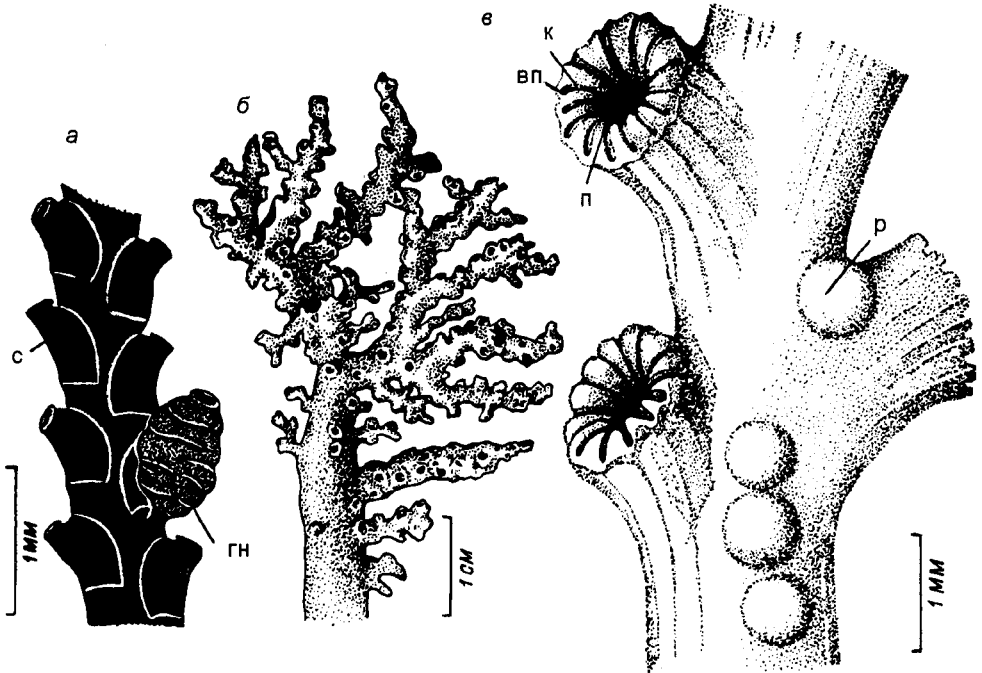


Рис. 132. Класс Hydrozoa (V—Q).

а — веточка современной хитиной колонии гидроидей; *б, в* — известковые веточки современных колоний гидрокораллов. *Обозначения:* *вп* — дактилопора; *гн* — гонотека; *к* — канал соединительный; *п* — гастропора; *р* — ампула; *с* — гидротека

ные скелеты желтые, бурые, почти черные, окраска определяется присутствием железистого гематоксилина. 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 внутренней опорной хрящевидной пластины. Венд — современность.

Класс Сцифоидные. Classis Scyphozoa

Общая характеристика. Класс Scyphozoa (греч. *skyphos* — чаша, кубок; *zoa* — животные) по сравнению с классом Hydrozoa имеет более высокую организацию. Основная жизненная форма сцифоидных — медуза, полипоидная стадия резко сокращена или отсутствует. Пищеварительная — гастральная — полость сцифоидных медуз с четырьмя складками, в нее ведет эктодермальная глотка. У сцифомедуз в отличие от гидромедуз отсутствует подворот колокола («парус»).

В классе сцифоидных, подобно классу гидроидных, может наблюдаться чередование поколений (рис. 131). Половые продукты медуз энтодермального происхождения, локализованы в гастральном слое. Полипоидное по-

коление представлено одиночными формами диаметром до 3 см и высотой до 15 см. Верхняя часть сцифоидного полипа имеет поперечные перетяжки; развитие перетяжек завершается отделением (отшнуровыванием) звездчатых дисков, которые переворачиваются в воде на другую сторону и дают начало молодым сцифоидным медузам — *эфирам*. Этот процесс получил название *стробилиция*. Таким образом, медузы у сцифоидных возникают в результате поперечного деления полипа, а у гидроидных — за счет бокового почкования полипа.

Образ жизни. Взрослые сцифомедузы достигают значительных размеров (до 2 м). Они ведут планктонный образ жизни, обитая на различных глубинах пелагиали, вплоть до абиссали, предпочитая морские бассейны с нормальной солёностью. Очень редко сцифомедузы обитают на дне, иногда медленно передвигаются (ставромедузы).

Вдоль края зонтика у сцифомедуз иногда возникают известковые и известково-фосфатные тельца (*статолиды*), участвующие в корректировке равновесия. Некоторые полипы сцифоидных выделяют вокруг себя хитиновые чехлики и трубочки (кубомедузы, коронаты — *Stephanoscyphus*).

Геологическая история. Настоящие сцифоидные, возможно, появились в венде, отпечатки и ядра медуз спорадически встречаются на протяжении фанерозоя. К этому классу с долей условности относят подкласс *Conulata*.

Подкласс Конуляты. *Subclassis Conulata*

Общая характеристика. К подклассу *Conulata* (лат. *conulus* — маленький конус) относятся вымершие одиночные организмы, имевшие скелет конусовидный, сигарообразный или в виде четырехгранной, реже трех-, пяти- или шестигранной пирамиды (рис. 133). Конуляты пирамидальной формы имеют разнообразные поперечные сечения: квадратное, прямоугольное, треугольное, пятиугольное, ромбическое. Обычные размеры конулят 3—5 см, но не более 40 см. Тонкий гибкий хитиновый скелет был пропитан фосфатом кальция. 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 конусовидных 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 четыре вертикальные перегородки, отходящие от середины боковых стенок. У единичных форм в начале роста имеются горизонтальные перегородки.

Образ жизни и условия существования. Конуляты были морскими животными, одни вели планктонный, а другие донный образ жизни. Привязан-

Подкласс Conulata

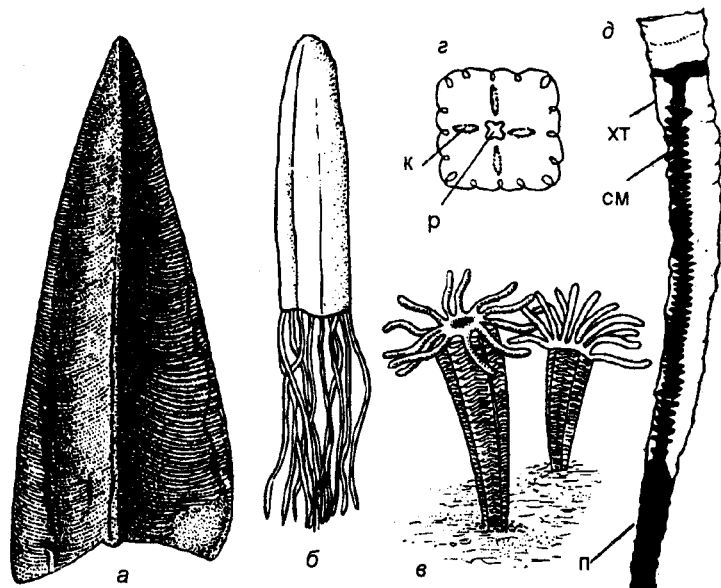


Рис. 133. Подкласс Conulata ($V_2, E_2-T_1, J?, Q?$).

а — *Conularia* (E_3-P); *б, в* — реконструкции: *б* — *Exoconularia* (O_{1-2}), планктонная форма, *в* — *Vendoconularia* (V_2), бентосная прикрепленная форма; *г* — поперечное сечение *Archaeoconularia* ($E-S$); *д* — *Stephanoscyphus* (современность), хитиновая трубка с полипом и зачаточными медузками внутри (Werner, 1966). Обозначения: *к* — радиальный канал; *п* — полип; *р* — ротовое отверстие; *см* — серия зачаточных медуз; *хт* — хитиновая трубка

ность находок к глинистым или мелкозернистым осадкам наводит на мысль об относительно глубоководном образе жизни.

Систематическое положение конулят дискуссионно: сцифоидные медузы (тип *Scyphozoa*), крылоногие гастроподы (тип *Mollusca*). 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). Возможно, конуляты вместе с кубомедузами образуют самостоятельный класс. Общие признаки конулят и моллюсков, а именно крылоногих гастропод: наружный скелет, разнообразная скульптура, наличие полостей, разделенных горизонтальными перегородками.

Геологическая история конулят достоверно прослежена со среднего кембрия до раннего триаса, но имеются единичные находки в позднем венде и проблематичные в юре. Кроме того, современный род *Stephanoscyphus* воспринимается 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 и увеличение содержания фосфата кальция в скелетах. Так, у ордовикских конулят фосфат кальция ($CaPO_4$) составляет 66—74%, а у пермских — 96%.

Таким образом, интервал существования конулят — поздний венд, средний кембрий—ранний триас, хотя не исключено, что их надо объединять с современными сидячими сцифомедузами, имеющими хитиноидные оболочки.

Класс Коралловые полипы. Classis Anthozoa

Класс Anthozoa

Подкласс Tabulatoidea

Подкласс Heliolitoidea

Подкласс Tetracoralla

Подкласс Hexacoralla

Подкласс Octocoralla

Общая характеристика. Класс Anthozoa (греч. *anthos* — цветок; *zoa* — животные) представлен одиночными и колониальными формами (рис. 134). Отдельную особь называют полипом, а скелет полипа — *кораллитом*. Размеры одиночных форм в поперечнике до 25 см, а у некоторых больше. Кораллиты в колониях по сравнению с одиночными формами очень маленькие: поперечник равен 0,2—4,0 мм, редко достигает до 3 см, но сами колонии в поперечнике и в высоту могут достигать 3 м. Рот у полипа ведет в эктодермальную глотку и далее в складчатую пищеварительную полость. Многочисленные мягкие радиально расположенные складки — *мезентерии*, имеющие вид вертикальных полотнищ, — резко увеличивают поверхность гастральной полости полипа (рис. 135). Чередование поколений отсутствует, половые продукты энтодермального происхождения образуются у полипа.

Складки пищеварительной полости имеют разнообразное строение. У большинства кораллов, помимо мезентериев, в нижней части и в 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. Их называют общим термином — *септы* (лат. *septum* — ограда).

Большинство коралловых полипов имеют скелет, нередко различно окрашенный. Встречаются и бесскелетные формы, например современные актинии, или морские анемоны. В 1983 г. появилось удивительное сообщение о том, что вблизи Гавайских островов найдено 100 экземпляров актиний, имеющих спирально-конические хитиноидные раковины бронзовой окраски (Duhn, Libermann, 1983). Размеры раковин около 6 см. Мягкое тело занимает всю полость раковины, таким образом становится удлинненным и червеобразным. Форма раковины совпадает с таковой гастропод (конвергенция). Состав скелета кораллов чаще всего минеральный известковый, реже — смешанный минерально-органический (роговой). По происхождению и положению скелет чаще всего наружный эктодермальный; он находится с наружной стороны полипа. Роговой скелет строится за счет деятельности клеток эктодермы, мигрировавших в мезоглею, и поэтому по происхождению он является эктодермальным, а по положению — мезоглеальным, внутренним. Скелет колонии состоит из многочисленных однотипных или полиморфных кораллитов.

Рост колонии начинается с *протокораллита*. За счет его деления или почкования образуются другие кораллиты, которые в свою очередь вновь размножаются бесполом (вегетативным) путем. Таким способом формируются колонии. Строение колоний может быть более сложным, когда в ее формировании помимо полипов принимает участие и промежуточная мягкая ткань,

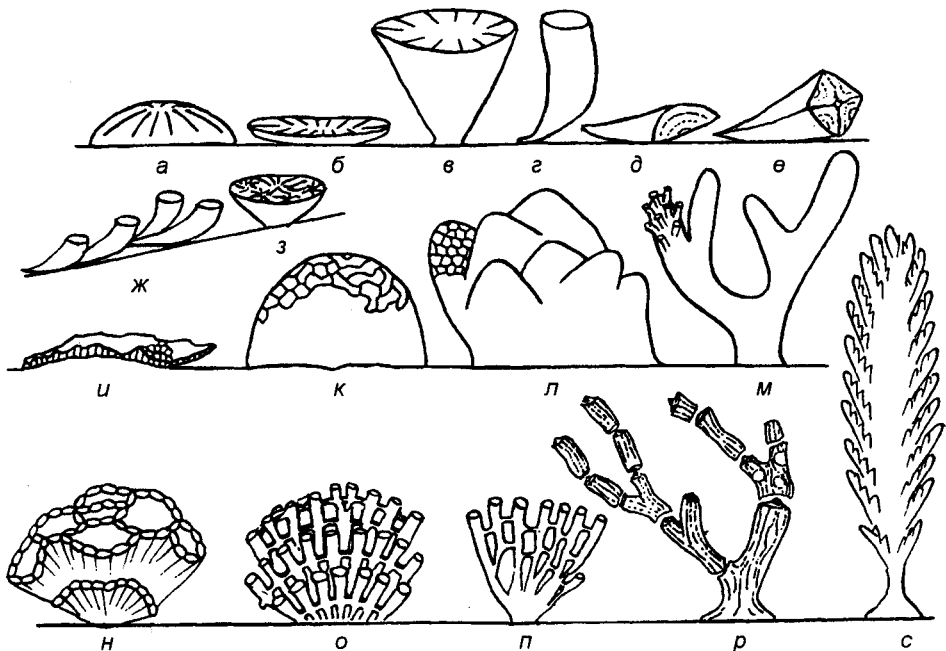


Рис. 134. Одиночные и колониальные кораллы.

a—e — форма одиночных кораллов: *a* — дисковидная, *б* — блюдцеобразная, *в* — коническая, *з* — цилиндрическая, *д* — тувелькообразная, *е* — пирамидальная четырехгранная; *ж—с* — типы колоний: *ж* — кустистая стелющаяся, *з—м* — массивные различной формы от конической и пластинчатой до ветвистой, *н* — цепочечная, *о, п* — кустистые вертикально стоящие с горизонтальными пластинами и трубочками, *р* — членистая, *с* — перистая

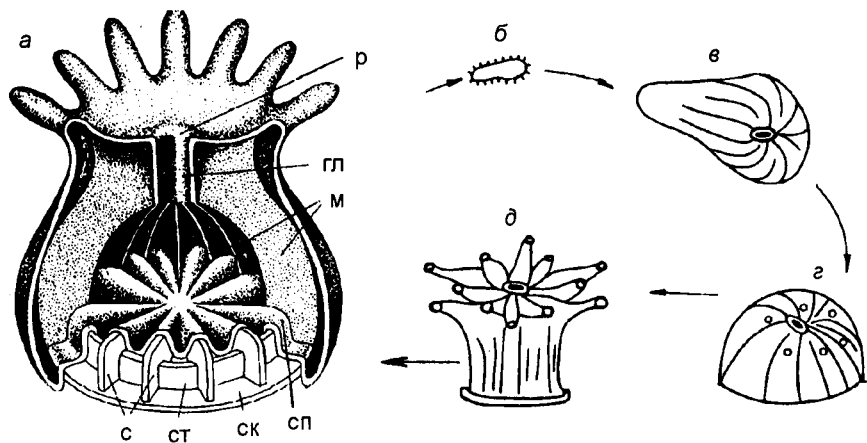


Рис. 135. Строение одиночного коралла (*a*) и схема жизненного цикла класса Anthozoa (*б—д*).

a — соотношение мягкого тела и скелета у одиночного шестищупцевого коралла; *б, в* — стадии личинки, в конце развития появляются рот и внутренние перегородки; *з, д* — стадии полипа с шестью зачаточными, а затем с двенадцатью полноценными щупальцами (Наумов, 1968; Hill, 1956). Обозначения: гл — глотка; м — мезентерии; р — рот; с — септы; ск — скелет основания полипа; сп — мягкие складки подошвы полипа; ст — скелет стенки

получившая название *ценосарк*. В этом случае скелет колонии состоит из кораллитов и расположенного между ними промежуточного скелета — *цененхимы*.

В строении кораллита выделяют горизонтальные и вертикальные элементы. К первым относят днища, хотя строго горизонтальными они бывают достаточно редко. Вертикальные элементы представлены радиально расположенными *септами* и осевым образованием — *столбиком*. Расположение и число септ обычно упорядоченное, реже — незакономерное. Как говорилось выше, они находятся в основании полипа между мезентериями, опускающимися сверху.

Образ жизни. Современные кораллы — организмы морские, прикрепленные или свободнолежащие, хотя некоторые, особенно бесскелетные актинии, способны медленно перемещаться по дну или прыгать (морские перья), а иногда и неглубоко закапываться в осадок. Кораллы распространены на всех глубинах, но наиболее разнообразные сообщества характерны для небольших глубин тропических и субтропических морей; при этих оптимальных условиях они являются рифостроящими организмами.

Жизнедеятельность кораллов связана с различными организмами, существующими вместе с ними. Так, продуцирующие известь современные кораллы обычно имеют в качестве симбионтов одноклеточные динофитовые водоросли (зооксантеллы и зоохлореллы); широко известна «пара» рак-отшельник и актиния. Подобные примеры наблюдаются и среди ископаемых кораллов: табулятоидеи (*Favositida*) + кольчатые черви, табулятоидеи (*Syringoporida*) + строматопороидеи (*Porifera*).

Принципы классификации и систематика. Строение скелета и особенности морфологии мягкого тела положены в основу разделения класса Anthozoa на пять подклассов, три из которых являются вымершими (*Tabulatoidea*, *Heliolitoidea*, *Tetracoralla*), а два других существуют поныне (*Hexacoralla*, *Octocoralla*). Среди современных Anthozoa нередки формы бесскелетные либо имеющие органический скелет, поэтому реально предположение, что коралловые сообщества прошлого тоже не ограничивались скелетными формами. Не исключено, что бесскелетные представители и особи с органическим скелетом составляли ранее не меньшую, а возможно, большую долю коралловых сообществ, чем ныне.

Геологическая история. Коралловые полипы появились, вероятно, в венде; в палеозое, в мезокайнозое и в настоящее время они распространены очень широко.

Подкласс Табулятоидеи. *Subclassis Tabulatoidea*

Подкласс Tabulatoidea
Отряд Auloporida
Отряд Lichenariida
Отряд Halysitida
Отряд Favositida
Отряд Syringoporida

Общая характеристика. К подклассу *Tabulatoidea* (лат. *tabula* — доска; греч. *oides* — вид, форма) относятся вымершие колониальные кораллы с наиболее просто устроенным известковым скелетом. Колонии состоят из различных по форме и строению кораллитов.

Роговидные кораллиты могли стелиться в виде кустиков по поверхности субстрата (*кустистая стелющаяся, инкрустирующая колонии*). *Трубчатые ко-*

раллиты поднимаются вертикально вверх над субстратом, располагаясь изолированно или частично соприкасаясь (*кустистая вертикальная колония*). При срастании кораллитов боковыми сторонами образуются цепочки (*цепочечная колония*). Если призматические многоугольные кораллиты по всем сторонам плотно примыкают друг к другу, возникает *сотовая (массивная) колония*. Поперечное сечение кораллитов может быть округлым, эллиптическим, многоугольным, а их форма и размеры нередко изменяются в пределах одной колонии.

Во внутренней полости кораллитов находятся вертикальные (септы) и обычно горизонтальные (днища) элементы. *Септы* мелкие *шипообразные*, реже в виде чешуй, пластин или отсутствуют. Число септ непостоянное. *Днища горизонтальные*, реже *воронко-* и *пузыревидные*. Внутренние полости кораллитов могут сообщаться друг с другом с помощью *пор*, *соединительных трубок*, *соединительных пластин*; в двух последних случаях формируется несплошной промежуточный скелет. Отдельные кораллиты достигают в поперечнике 0,1—10 мм, а колонии — до 1,5 м.

Образ жизни. Табулятоидеи вели неподвижный донный образ жизни, обитали в нормально-морских бассейнах и участвовали в палеозойском рифостроении.

Принципы классификации и систематика. Разделение подкласса табулятоидей на восемь отрядов основано на строении колоний и кораллитов, наличии или отсутствии соединительных образований. Ниже рассмотрены пять отрядов: Auloporida (E_2-P), Lichenariida ($O-S_1$), Halysitida (O_2-S), Favositida (O_2-P), Syringoporida (O_2-P_1).

Отряд Auloporida (греч. *aulos* — трубка; *poros* — отверстие, канал). Наиболее примитивный отряд, имеющий кораллиты роговидной, реже цилиндрической формы. Они соединены друг с другом в местах почкования, образуя кустистые, обычно стелющиеся по субстрату колонии, реже — поднимающиеся над ним (рис. 136, *a*). Соединительные образования отсутствуют. Днища и септы развиты слабо или отсутствуют. Средний кембрий — пермь.

Отряд Lichenariida (греч. *lichen* — лишайник) охватывает колонии массивные, редко кустистые. Септы — от единичных до многочисленных, иногда могут отсутствовать (см. рис. 137, *a, б*). Соединительные образования отсутствуют. Днища многочисленные горизонтальные. Ордовик — ранний силур.

Отряд Halysitida (греч. *halysis* — цепь, оковы). Цепочечные колонии состоят из вертикально расположенных кораллитов, срастающихся узкими сторонами и образующих одно- и многорядные цепочки. Септы от единичных до многочисленных (нередко до 12). Соединительные образования отсутствуют. Днища многочисленные, обычно горизонтальные. Могут встречаться диморфные колонии, состоящие из кораллитов двух типов: цилиндрических и чередующихся с ними более мелких призматических с прямоугольным поперечным сечением (рис. 136, *б-г*). Средний ордовик — силур.

Отряд Favositida (лат. *favus* — шестиугольная плита, пчелиные соты). Массивные колонии сложены призматическими кораллитами (сотовые кораллы). Форма колоний разнообразна — от лепешковидных до цилиндрических и массивно-ветвистых. Соединительные образования представлены порами, реже каналами, обычно закономерно расположенными на стенках (рис. 137, *в-з*). Септы разнообразны: пластинчатые, шипообразные, чешуевидные.

Подкласс Tabulatoidea

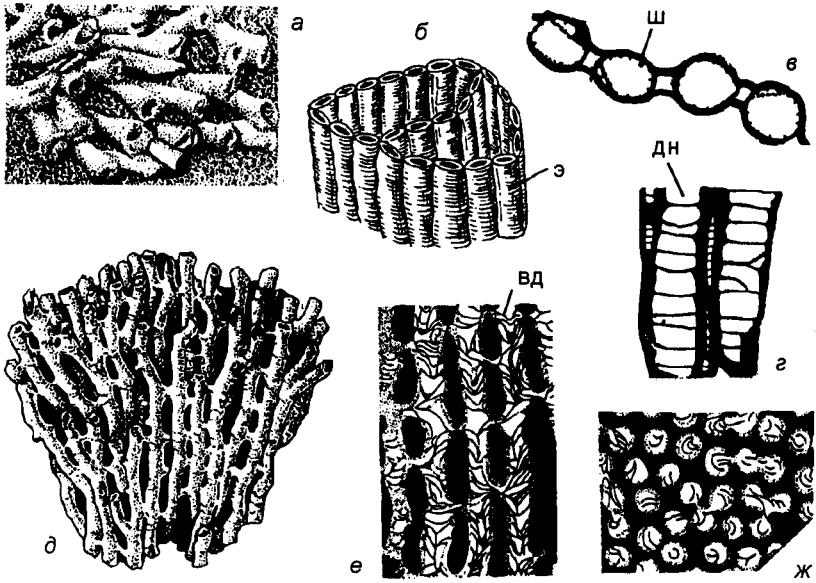


Рис. 136. Подкласс Tabulatoidea (Є₂–Р).

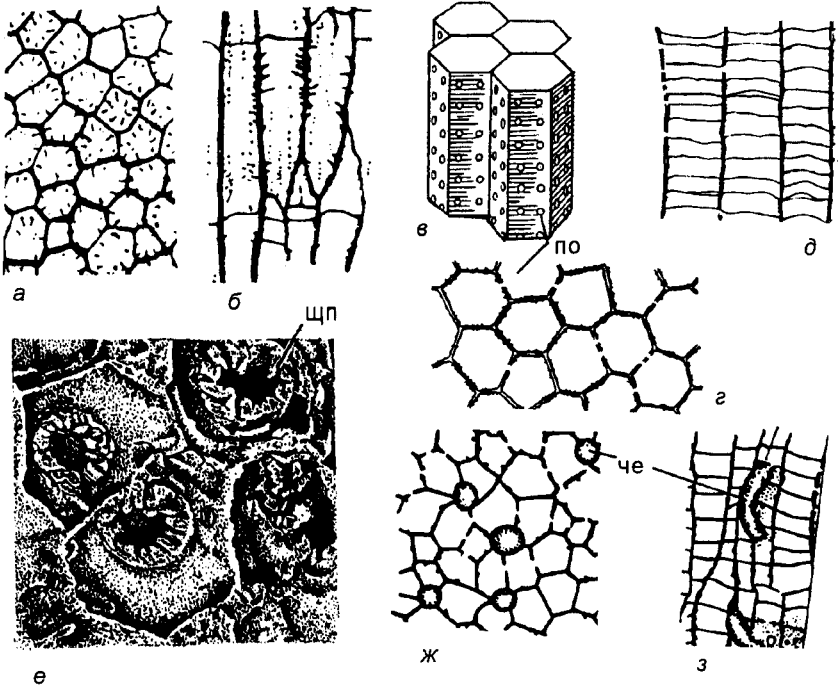
а — отряд Auloporoida, *Aulopora* (O–P), внешний вид колонии; *б* — отряд Halysitida: *б* — *Catenipora* (O₃–S), внешний вид колонии, *в*, *г* — *Halysites* (O₃–S), поперечное и продольное сечения; *д*–*ж* — отряд Syringoporida, *Syringopora* (O₃–C): *д* — внешний вид колонии, *е*, *ж* — продольное и поперечное сечения. *Обозначения:* вд — воронковидные днища; дн — горизонтальные днища; ш — шиповидные септы; э — эпитека, внешний морщинистый слой

Днища — от горизонтальных до пузырчатых. В 1985 г. было опубликовано сенсационное сообщение об уникальных находках фоссилизированных полипов с 11–13 щупальцами в кораллитах (рис. 137, *е*). Наличие щупалец однозначно решило вопрос о принадлежности табулятоидей к книдариям, а не к губкам. Средний ордовик — пермь.

Отряд Syringoporida (греч. *syrinx*, род. п. *syringos* — трубка; *poros* — отверстие, канал). Колонии кустистые, состоящие из изолированных цилиндрических кораллитов, воздымающихся над субстратом (см. рис. 136, *д–ж*). Септы многочисленны. Соединительные образования представлены трубками, обычно расположенными хаотично, реже закономерно. Днища многочисленные, как правило, воронковидные, реже горизонтальные. Нередко встречается симбиоз (комменсализм) со строматопороидеями. Средний ордовик — ранняя пермь.

Геологическая история табулятоидей (рис. 138). Первые кембрийские табулятоидеи были представлены кустистыми стелющимися колониями (Auloporoida, Є₂–Р). В раннем ордовике появились первые достоверные табулятоидеи в виде массивных колоний, состоящих из кораллитов простого строения с редкими септами, днищами и без пор (Lichenariida, O–S₁). В среднем ордовике разнообразие табулятоидей резко возрастает. 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,

Подкласс Tabulatoidea



Подкласс Heliolitoidea

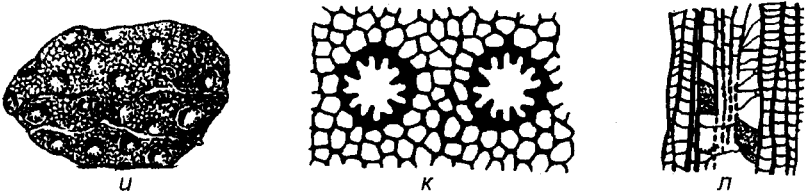


Рис. 137. Подклассы Tabulatoidea (O_2-P) и Heliolitoidea (O_2-D_2).

a, б — отряд Lichenariida, *Lessnikovaea* (O_2), поперечное и продольное сечения; *в-з* — отряд Favositida, *Favosites* (O_3-D_2): *в* — призматические кораллиты с порами на стенках, *г, д* — поперечное и продольное сечения, *е* — fossilized polyps с щупальцами, *ж, з* — симбиоз фавозитид с червями, поперечное и продольное сечения; *и-л* — отряд Heliolitida, *Heliolites* (D_{1-2}): *и* — внешний вид колонии, *к, л* — поперечное и продольное сечения. *Обозначения:* по — поры; че — трубочки червей; щп — щупальца

O_2-P_1), у других они отходили от кораллитов радиально, образуя расположенные этажами венчики (Sarcinulida, $O_{2,3}$). В ордовике аулопориды дали начало колониям, у которых кораллиты имели четыре септы (Tetradiida, $O_1?$, $O_{2,3}$).

От массивных колоний лихенариид на границе среднего—позднего ордовика обособились две ветви. В одной из ветвей массивный тип колонии трансформировался сначала в массивно-многорядно-цепочечный, а потом в однорядно-цепочечный (Halysitida, 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_2-P). В эволюции каждого из перечисленных отрядов наблюдается усложнение строения кораллитов: стенок, септ, днщ, соединительных образований и т.д.

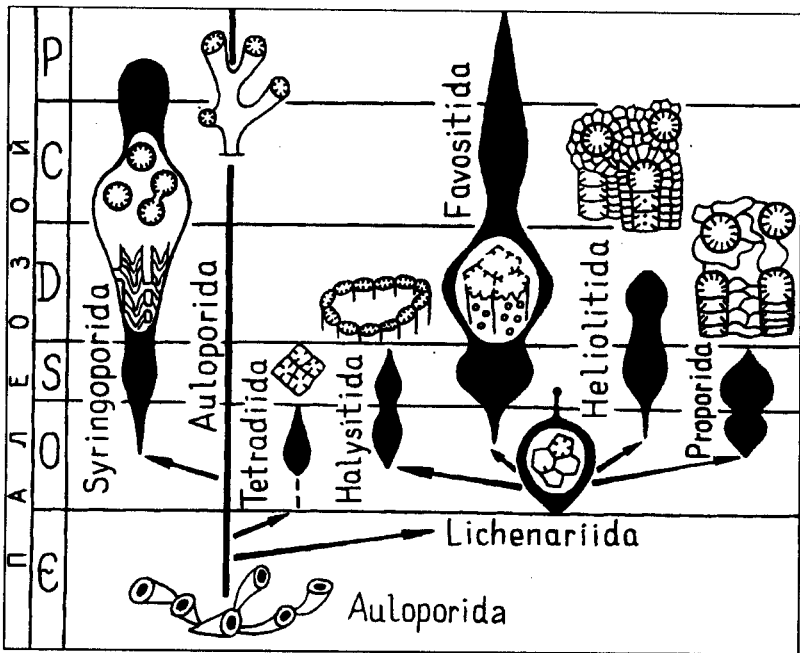


Рис. 138. Схема геохронологического распространения и возможные родственные связи табулятоидей и гелиолиитоидей

Подкласс Гелиолиитоидеи. Subclassis Heliolitoidea

Подкласс *Heliolitoidea*
Отряд *Proporida*
Отряд *Heliolitida*

Общая характеристика. Колонии *Heliolitoidea* (греч. *helios* — солнце; *lites* — искаженное от *lithos* — камень) массивные разнообразной формы, состоящие из кораллитов и сплошного промежуточного скелета (см. рис. 137, и—л). Кораллиты обычно цилиндрические, с двенадцатью, реже — с шестью септами и многочисленными днищами. Промежуточный скелет по одной версии представлял собой видоизмененные кораллиты (*гетероморфные компоненты*), по другой — подошвенные и боковые разрастания кораллитов (*цененхима*). У отряда *Proporida* (O_2-S) промежуточный скелет состоял из пузыревидных образований, а у отряда *Heliolitida* (O_3-D_2) — из *полигональных трубок* с диафрагмами (аналоги днищ), расположенными чаще, чем в кораллитах.

Геологическая история. Гелиолиитоидеи (рис. 138) появились в конце среднего ордовика и были представлены инкрустирующими колониями с гетероморфными компонентами в виде стержневидных образований (*Coccoseridida*, O_2-S) либо массивными колониями с трубчатыми, пузырчато-трубчатыми и пузырчатыми гетероморфными компонентами (*Proporida*, O_2-S ; *Khangailitida*, O_2-D_2). На границе среднего — позднего ордовика появились гелиолиитоидеи с трубчатыми гетероморфными компонентами, имеющими диафрагмы (*Heliolitida*, O_3-D_2). Средний ордовик — средний девон.

Подкласс Четырехлучевые кораллы, или Ругозы.
Subclassis Tetracoralla, или Rugosa

Общая характеристика. К подклассу Tetracoralla (греч. *tetra* — четыре; *korallion* — коралл) относятся палеозойские одиночные и колониальные организмы с известковым скелетом. Тетракораллы, как правило, покрыты *эпитекой*, представляющей внешний *морщинистый слой*, что и определило второе, не менее распространенное название этого подкласса — *Rugosa* (лат. *ruga* — морщина, морщинистый). Форма одиночных тетракораллов — роговидная, цилиндрическая, призматическая. Основание одиночных тетракораллов, как правило, роговидно-изогнутое, что обусловлено боковым прикреплением личинки.

Колонии массивного типа состояли из призматических кораллитов, плотно примыкающих друг к другу, а кустистого типа — из цилиндрических, различно изолированных кораллитов.

Длина одиночных ругоз обычно не более 25 см при поперечнике до 6 см, но некоторые позднепалеозойские формы достигали большей длины, напоминая по форме бивни мамонта. Поперечник кораллитов в колониях — до 4 см, а самих колоний — до 1,5 м.

Поперечное сечение одиночных кораллов и кораллитов колоний может быть круглым, многоугольным, трех- или четырехугольным. Скелетные элементы кораллитов (септы, днища, пузыревидные образования, столбики) весьма разнообразны по строению и сочетанию друг с другом.

Септы, как правило, пластинчатые, иногда игольчатые или в виде корок, крайне редко они отсутствуют. Пластинчатые и игольчатые септы закладываются закономерно. Обычно сначала возникает одна септа, в дальнейшем она распадается на две: короткую (*главную*) и длинную (*противоположную*), затем появляются четыре *боковые септы*. В результате образуется шесть секторов, но только в четырех из них закладываются новые септы, так как около противоположной септы дополнительные септы не возникают (рис. 139). Все септы на взрослой стадии образуют один или два цикла; в последнем случае формируются *большие* и *малые септы*, чередующиеся друг с другом. Иногда у позднепалеозойских ругоз число циклов достигало 3—5 (?переходная группа к шестилучевым кораллам). В зоне заложения септ образуется ямка — *фоссула*, которая фиксируется расхождением септ и углублением днищ. Лучше всего развита фоссула около главной септы. Септы в центральной части обычно погружены в *чашку*.

Способ заложения септ, наличие фоссул, утолщение главных и соседних с ними септ и ряд других признаков резко нарушают радиальную симметрию ругоз, превращая ее в бирадиальную (почти двустороннюю). На взрослой стадии септы многочисленные, их число обычно кратно двум, что связано со спецификой заложения септ, т.е. последовательностью их появления и развития в онтогенезе.

Днища у тетракораллов разнообразные: от горизонтальных до прерывистых, неправильно изогнутых. Вдоль периферии кораллитов часто развиты пузыревидные образования (*пузырчатая ткань, диссепименты*), иногда заполняющие всю полость кораллита. В центральной части кораллитов нередко образуется осевая структура — *столбик: простой (пластинчатый) или грифельвидный либо сложный* в виде колонны, состоящей из различных скелет-

Tetracoralla (O—P)

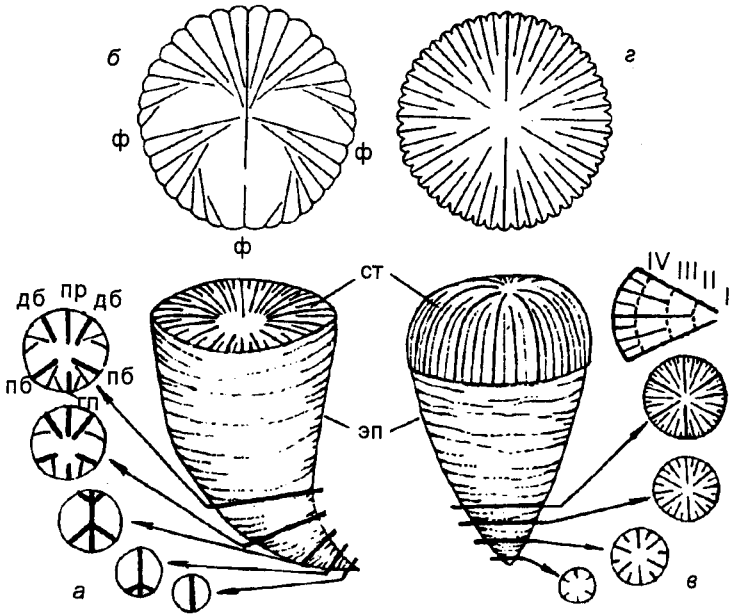
Hexacoralla (T₂—Q)

Рис. 139. Схема заложения септ у четырехлучевых (а, б) и шестилучевых (в, з) кораллов. а — двусторонне-симметричное заложение септ с образованием главной (гл), противоположной (пр), боковых (пб) и добавочных боковых (дб); б — расположение септ на взрослой стадии; в — циклическое заложение септ I—IV порядков, з — четыре цикла септ на взрослой стадии. Обозначения: ст — септы; ф — фосоула; эп — морщинистая эпитека

ных элементов. Структура скелетной ткани стенок кораллитов и септ, а также их соотношения друг с другом различны.

Наружный покров ругоз двухслойный. Внешний слой (*голотека*) несет струйки, линии и *морщины нарастания (руги)*, внутренний (*эпитека*) — продольные ребра, борозды, редко чешуи. В ископаемом состоянии обычно сохраняется только эпитека. Термин «эпитека» нередко употребляют как общий термин для внешнего и внутреннего слоев. В таком понимании он использован и в данном учебнике.

Реконструкция мягкого тела ругоз идет по аналогии с Hexacoralla. Морфология скелета сходна с Hexacoralla, отсюда вывод: аналогично и строение мягкого тела. Скелет ругоз строится за счет *склеробластов*. Вопрос: скелет является первично-арагонитовым или первично-кальцитовым? В пользу арагонита приводят следующее доказательство: если морфология ругоз и шестилучевых склерактиний сходна, следовательно, первичным был арагонит (как у шестилучевых).

Принципы классификации и систематика. Общепринятые критерии для разделения тетракораллов на отряды отсутствуют. В эволюции многократно прослеживается усложнение строения за счет появления новых скелетных элементов. В учебной литературе сложилась традиция разделения тетракораллов на искусственные группы. Четыре из них выделены по типу строения внутренней полости кораллитов: одно-, двух-, трехзонные и пузырчатые тетракораллы; пятая группа — крышечные тетракораллы (рис. 140—142). Под зонами понимают пространство, занятое определенными скелетными элементами,

Подкласс Tetracoralla

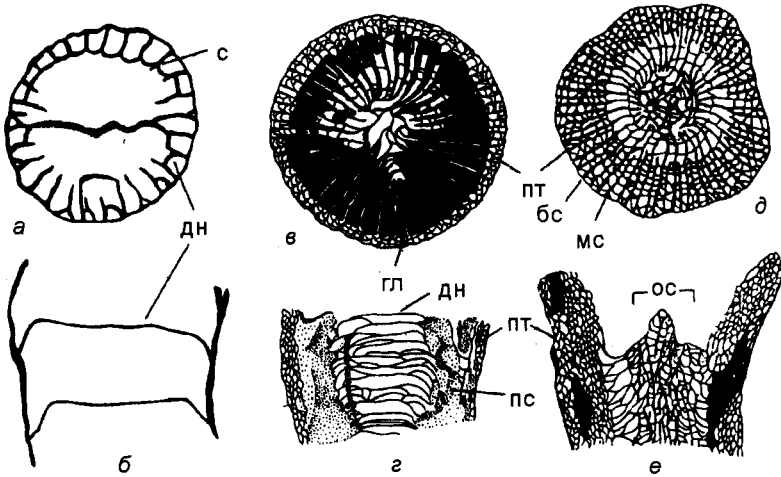


Рис. 140. Одиночные четырехлучевые кораллы (O—P): однозонные (O—P), двухзонные (O₃—P) и трехзонные (S—P).

a, б — однозонный *Amplexus* (C); *в, г* — двухзонная *Gshelia* (C₃); *д, е* — трехзонный *Neopaliphyllum* (S); *a, в, д* — поперечные, *б, г, е* — продольные сечения. **Обозначения:** бс — большая септа; гл — главная септа; дн — днища; мс — малая септа; ос — осевая структура; пс — плоскость септы; пт — пузырчатая ткань из диссепиментов; с — септы

элементами, такими, как днища, пузырчатая ткань, столбик (септы не учитываются). У однозонных кораллов имеются только днища, у двухзонных — днища и пузырчатая ткань, у трехзонных — днища, пузырчатая ткань и столбик. Внутренняя полость пузырчатых одиночных и колониальных кораллов заполнена пузыревидными образованиями: септы отсутствуют, реже встречаются кораллы корковидные или пластинчатые. Группа одиночных крышечных кораллов имеет форму в виде носка туфельки или четырехгранной пирамиды, несущих крышечку. Внутренняя полость может быть построена по

Подкласс Tetracoralla

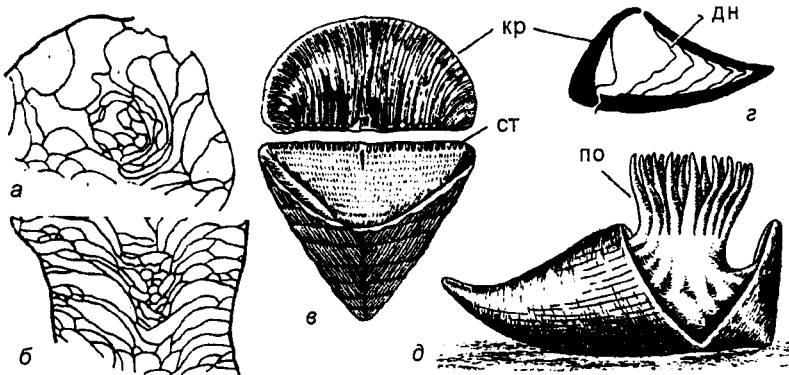


Рис. 141. Пузырчатые (S—D) и крышечные (S—D) четырехлучевые кораллы. *a, б* — *Nataliella* (D₁); *в—д* — *Calceola* (D₁₋₂): *в* — внешний вид сверху, *г* — продольное сечение, *д* — реконструкция. **Обозначения:** дн — днища; кр — крышечка; по — щупальца; ст — септы

Подкласс Tetracoralla

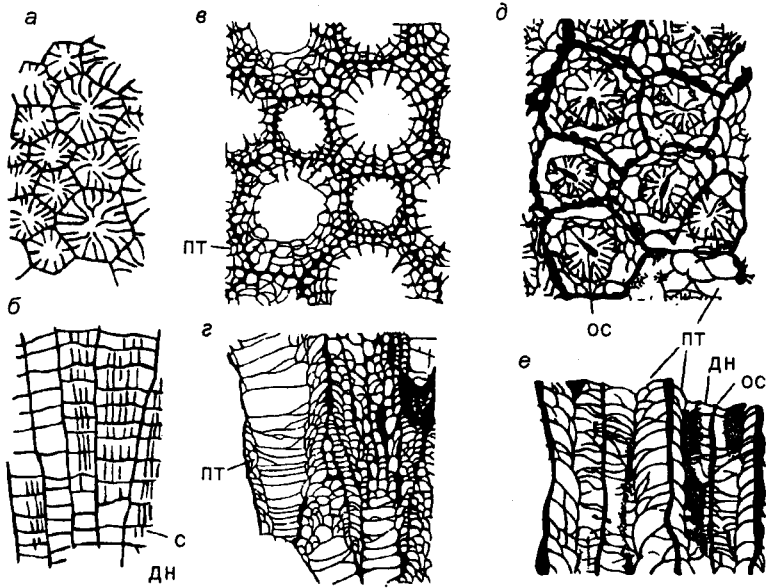


Рис. 142. Колониальные четырехлучевые кораллы (O_2-P): однозонные (O_2-D), двухзонные ($S-P$) и трехзонные ($S-P$).

а, б — однозонная *Favistina* ($O_{2,3}$); *в, г* — двухзонная *Hexagonaria* ($D_{2,3}$); *д, е* — трехзонный *Petalaxis* (C_2). Обозначения: см. рис. 140

типу одно-, двухзонных и пузырчатых тетракораллов. Септы имеются или отсутствуют.

Образ жизни и условия существования. Тетракораллы — донные прикрепленные или неподвижнолежащие организмы, обитавшие преимущественно в верхней сублиторали нормально-морских бассейнов тропиков и субтропиков палеозоя. Тетракораллы участвовали в образовании коралловых известняков и рифогенных построек.

Геологическая история. Четырехлучевые кораллы появились в ордовике и вымерли в перми. Одиночные формы существовали: однозонные ($O-P$), двухзонные (O_3-P), трехзонные ($S-P$), пузырчатые ($S-D$) и крышечные ($S-D$). Колониальные формы существовали: однозонные (O_2-D), двухзонные ($S-P$) и трехзонные ($S-P$).

Геологическое значение. Тетракораллы имеют большое биостратиграфическое значение на протяжении всего палеозоя начиная с позднего ордовика. Они используются при реконструкции 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. 4). Ордовик — пермь.

Подкласс Шестилучевые кораллы. *Subclassis Hexacoralla*

Подкласс *Hexacoralla*
Отряд *Scleractinia*

Общая характеристика. К подклассу *Hexacoralla* (греч. *hexa* — шесть; *korallion* — коралл) относятся одиноч-

Подкласс Hexacoralla

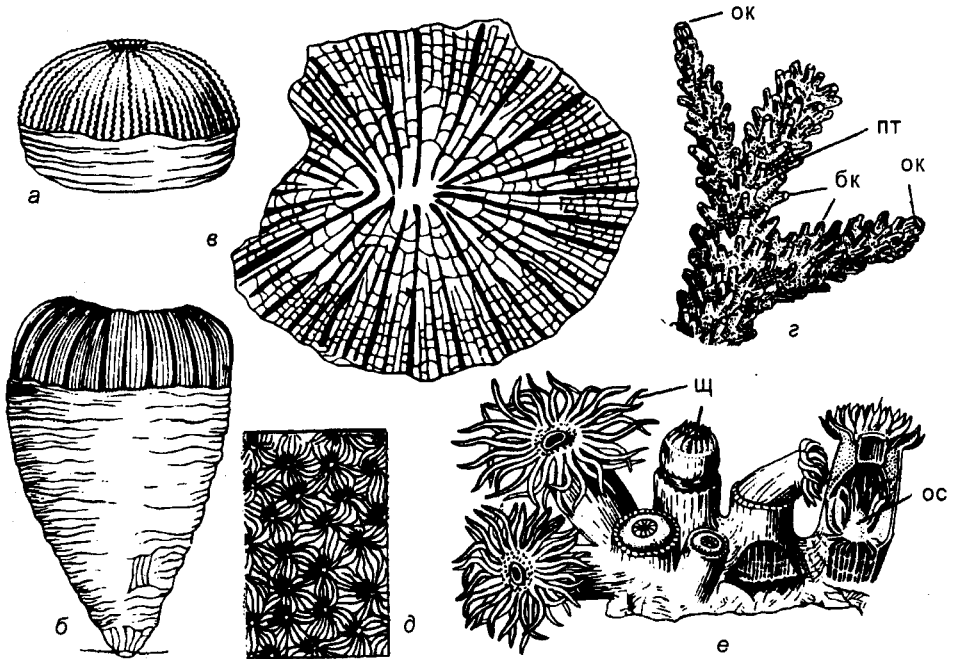


Рис. 143. Одиночные и колониальные шестилучевые кораллы (T_2-Q).

a — *Cycloites* (К— P_2); *б, в* — *Montlivaultia* (J—K), внешний вид и поперечное сечение; *г* — *Acropora* (P_2-Q), внешний вид фрагмента колонии; *д* — *Thammasteria* (T_2-K), поверхность колонии сверху; *е* — современная колония. Обозначения: бк — боковые кораллиты; ок — осевой кораллит; ос — осевая структура; пт — промежуточная сетчато-игольчатая ткань; щ — щупальца

ные и колониальные организмы, особенно широко распространенные в современных тропических и субтропических морях. Это преимущественно стеногалинные формы, хотя некоторые из них, например актинии, встречаются и в бассейнах пониженной солёности. У гексакораллов вокруг щелевидного рта располагаются щупальца; в гастральной полости находятся мягкие мезентериальные перегородки, нижние края которых свободно свисают вниз; число тех и других обычно кратно шести (см. рис. 135).

Большинство гексакораллов обладает 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.

Принципы классификации и систематика. Шестилучевые кораллы подразделены на семь отрядов. Единые критерии не выработаны. Гексакораллы с известковыми скелетами объединены в отряд *Scleractinia* (T_2-Q), называемый также *Madreporaria*.

Отряд *Scleractinia* (греч. *scleros* — твердый, жёсткий; *aktis*, род. п. *actinos* — луч). Одиночные и колониальные современные и ископаемые кораллы (рис. 143). Форма одиночных кораллов дисковидная, коническая, грибообразная, цилиндрическая, червеобразная, с поперечником до 30 см. Колонии гексакораллов состоят из одинаковых полипов. Форма колоний массивная, массивно-ветвистая или кустистая, высота колоний до 1 м, диаметр до 3 м.

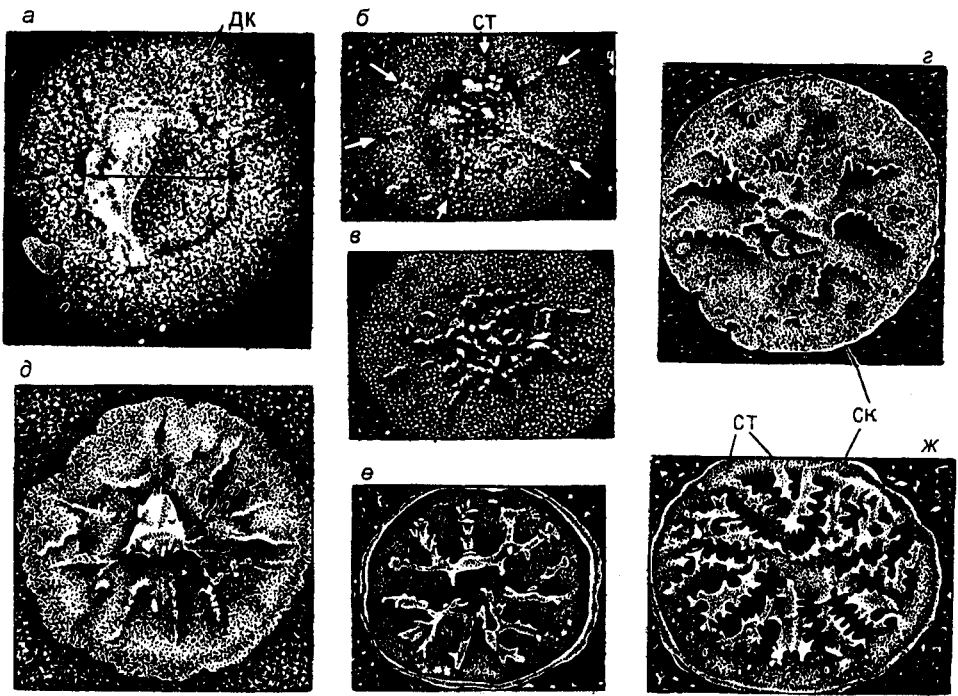


Рис. 144. Скорость образования известкового скелета у современного рифостроящего колониального коралла *Porites lutea* Milne-Edwards et Haime. Австралия, Большой Барьерный риф (Jell, 1980).

a — 6 часов спустя после прикрепления планулы к субстрату; *б* — через 24 часа; *в* — через 2 дня; *г* — через 5 дней; *д* — через 9 дней; *е* — через 12 дней; *ж* — через 21 день. Обозначения: дк — основание кораллита; ск — стенка кораллита; ст — септы

Поперечное сечение кораллитов в колониях круглое, меандрическое или многоугольное. У некоторых колоний развивается промежуточная скелетная ткань — *цененхима*, представляющая собой боковые и подошвенные разрастания кораллитов и заполняющая все пространство между ними (род *Acropora*, рис. 143, *г*). Цenenхима состоит из пузыревидных, стержневидных или сетчато-игольчатых образований.

Внутренняя полость кораллитов заполнена септами, днищеподобными, пузыревидными образованиями, а также осевыми структурами. Септы у большинства гексакораллов пластинчатые, реже игольчатые и шиповидные.

Септы закладываются закономерно (см. рис. 139). Сначала появляется 6 септ, затем возникает еще 6. В результате формируется 12 секторов, в которых образуется 12 септ, и т.д. По мере роста кораллита септы удлиняются, и возникают от 2 до 6 и более циклов септ, приподнятых над чашкой. Одиночные формы могут иметь хорошо развитую эпитеку, которая не доходит до верхнего края, уступая место краевой зоне септ, выступающих наружу за пределы чашки.

Образ жизни. Современные рифостроящие шестилучевые кораллы обитают в мелководье тепловодных бассейнов на глубинах не свыше 90 м. Кроме того, в современных морях известны также глубоководные коралловые банки («луга») вплоть до глубин почти 1500 м. Одиночные склерактинии жи-

вуд гораздо глубже — до 6328 м, но особенно разнообразны и многочисленны шестилучевые кораллы в верхней сублиторали тропических и субтропических акваторий. Для рифостроящих склерактиний характерен симбиоз с одноклеточными водорослями, широко известными под названием зооксантеллы и зоохлореллы. Рифостроящие склерактинии интенсивно выделяют CaCO_3 , начиная с первых стадий прикрепления личинки (рис. 144). За год колонии вырастают в высоту до 8—14 см.

Породообразующая роль. Склерактинии образуют коралловые известняки, они являются рифостроящими кораллами мезокайнозоя и современных морских бассейнов.

Геологическая история склерактиний 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 со среднего 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.

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 и мела, а также для палеогеографических и палеоэкологических реконструкций.

Подкласс Восьмилучевые кораллы. Subclassis Octocoralla

Общая характеристика. К подклассу Octocoralla (греч. *octo* — восемь; *korallion* — коралл) относятся колониальные животные, обитающие в морских бассейнах с нормальной солёностью. Они живут на всех глубинах, достигая глубоководных желобов ультраабиссали. Внешнее разнообразие восьмилучевых кораллов очень велико: они представлены различно окрашенными морскими перьями, красными, черными и голубыми кораллами, красными морскими органчиками и т.д. (рис. 145). Это организмы прикрепленные, хотя некоторые морские перья могут с помощью мускулистого основания передвигаться, подпрыгивая, или частично зарываться в осадок.

Колонии обычно массивно-ветвистого типа разнообразной формы, нередко *полиморфные*, состоящие из особей различной морфологии, выполняющие разные функции. Обычные полипы, или полипы питания, имеют восемь перистых щупалец и восемь мягких мезентериальных пластин. Ротовое отверстие щелевидное, превращающее радиальную симметрию в двустороннюю (*бирадиальную*). Пространство между полипами занято общей мягкой тканью — *ценосарком*. Внутренние полости сообщаются между собой сложной системой каналов, обычно расположенных в толстой мезоглее.

Среди октокораллов есть формы скелетные и бесскелетные. Скелет имеет мезоглеальное положение и состоит из органических (роговых) и известковых *склеритов* (спикул) с различными примесями, расположенных изолированно или слившихся в плотную или «губчатую» ткань. Между кораллитами обычно находится промежуточный скелет — *цененхима*, представляющий

Подкласс Octocoralla

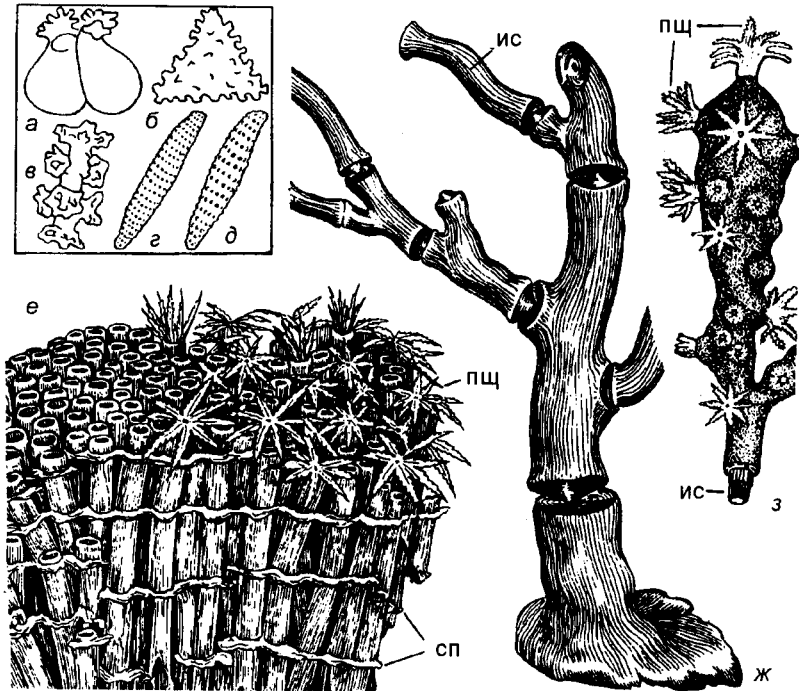


Рис. 145. Подкласс Octocoralla (V?, O—S, K—Q).

a—d — известковые спикулы — склериты современных (*a—c*) и силурийских (*d*) форм; *e* — *Tubipora* (Q); *ж* — *Isis s. lato* (P—Q); *з* — *Corallium* (K—Q). Обозначения: ис — известковый стержень; пщ — перистые щупальца; сп — горизонтальные соединительные пластины

собой результат деятельности ценосарка (род *Tubipora*). Размеры колоний октокораллов свыше 2 м в высоту.

У некоторых октокораллов (род *Heliopora*) 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 (см. рис. 145, *ж*). Внешняя поверхность известковых стержней гладкая или ребристая; иногда наблюдаются мелкие округлые углубления, отвечающие расположению полипов питания.

Породообразующей роли октокораллы не имеют, если не считать некоторых родов (*Heliopora* и др.), иногда участвующих в образовании мезозойских биогермов и современных рифов.

Геологическая история. Сведения о находках восьмилучевых кораллов отрывочны. Видимо, они появились в венде, где найдены отпечатки колониальных организмов, несколько напоминающие морские перья. Спикулоподобные элементы, сходные со спикулами современных октокораллов, встречены в отложениях ордовика и силура (см. рис. 145, *a—d*), а достоверные остатки известны с мела и поныне. Суммируя сказанное, геологический возраст октокораллов: венд?, ордовик — силур, мел — современность. Геохронология различных групп Cnidaria показана на рис. 146.

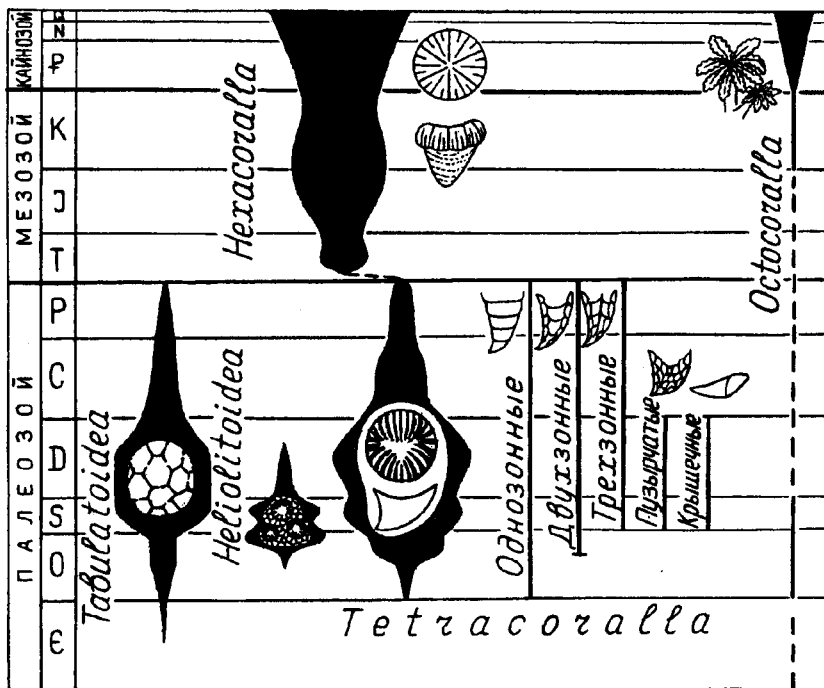


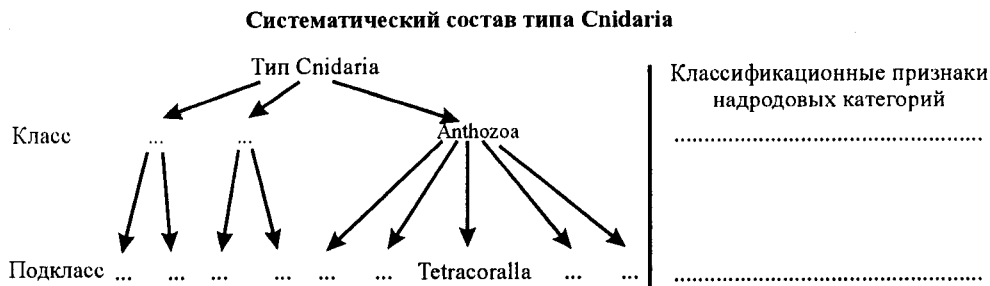
Рис. 146. Схема геохронологического распространения кишечнополостных

→ Кnidарии в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

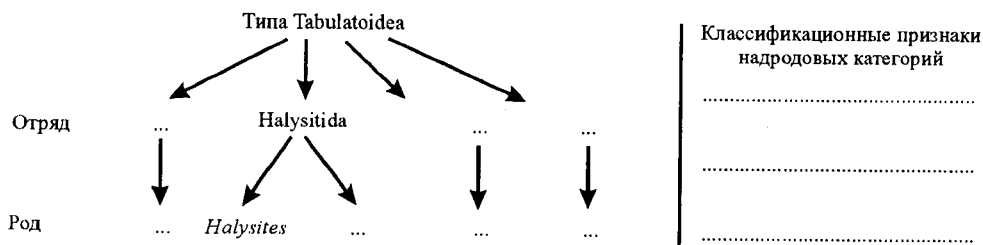
Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа Cnidaria, вписав названия недостающих таксонов в соответствии со схемой 9. Справа укажите классификационные признаки, на которых основано деление типа кишечнополостных на классы и класса Anthozoa на подклассы.

Схема 9



Упражнение 2. Составьте схему систематического состава подкласса Tabulatoidea, вписав названия недостающих таксонов в соответствии со схемой 10. Справа укажите классификационные признаки, на которых основано деление подкласса Tabulatoidea на отряды. Упражнения 1 и 2 можно представить в виде единой схемы.

Систематический состав подкласса Tabulatoidea



Упражнение 3. Определите родовую принадлежность данного экземпляра, используя определительские ключи. Определение ведется поэтапно: сначала нужно установить класс, затем подкласс и т.д.

Упражнение 4. Зарисуйте и опишите определенный экземпляр на заранее оставленном в тетради месте. На рисунке покажите основные признаки, по которым проведено определение. Изображая продольный или поперечный разрез, желательно ограничиться небольшим числом кораллитов, максимально отразив все их особенности. Сведения о порообразующей роли и геологическом распространении следует дополнительно извлечь из лекций и учебника.

Упражнение 5. Составьте диагнозы надродовых категорий, поместив их на оставленное в тетради место. Для этого проанализируйте материал, просмотренный на лабораторных занятиях, и привлечите сведения из лекций, учебника и справочников.

Упражнение 6. Составьте сравнительную таблицу классов типа Cnidaria в соответствии с табл. 16.

Упражнение 7. Составьте сравнительную таблицу подклассов класса Anthozoa в соответствии с табл. 17.

Упражнение 8. Составьте сравнительную таблицу отрядов подкласса Tabulatoidea в соответствии с табл. 18.

Таблица 16

Сравнение классов типа Cnidaria

№	Признак	Hydrozoa	Scyphozoa	Anthozoa
1	Пищеварительная полость: гладкая или складчатая			
2	Наличие и характер глотки			
3	Чередование поколений: имеется или отсутствует			
4	Соотношение полипоидной и медузоидной стадий: какая стадия преобладает?			
5	Геологический возраст			

Примечание. Ответы желательно дополнить схематическими рисунками (см. рис. 131).

Сравнение подклассов класса Anthozoa

№	Признак	Tabulatoidea	Helioitoidea	Tetracoralla	Hexacoralla	Octocoralla
1	Состав скелета: известковый, роговой и т.д.					
2	Форма существования: одиночные, колониальные					
3	Септы: а) отсутствуют или имеются б) закладываются закономерно или закономерно в) число и кратность септ					
4	Гетероморфные компоненты (промежуточный скелет) а) имеются или отсутствуют б) пузыревидные, трубчатые, сетчатые, пластинчатые					
5	Среда обитания и образ жизни					
6	Геологический возраст					
7	Названия изученных родов					

Примечание. Ответы на пункты № 3—4 желательно дать в виде схематических рисунков.

Таблица 18

Сравнение отрядов подкласса Tabulatoidea

№	Признак	Auloporida	Lichenarida	Halysitida	Favositida	Syringoporida
1	Колония массивная, кустистая, стелющаяся и т.д.					
2	Форма кораллитов: цилиндрическая, призматическая, роговидная и т.д.					
3	Соединительные образования: наличие и строение					
4	Днища: горизонтальные, воронковидные и т.д.					
5	Геологический возраст					
6	Названия изученных родов					

Примечание. Ответы на пункты № 1—4 желательно дополнить схематическими рисунками.

Упражнение 9. Составьте сравнительную таблицу основных групп подкласса Tetracoralla в соответствии с признаками, приведенными в табл. 19.

Упражнение 10. Составьте самостоятельно ключи для определения ископаемых кораллов. Для этого используйте результаты предыдущих упражнений и табл. 17—19.

Сравнение основных групп подкласса *Tetracoralla*

№	Признак	Одно- зонные	Двух- зонные	Трех- зонные	Пузыр- чатые	Крышеч- ные
1	Форма существования (одиночные, колониальные)					
2	Скелетные элементы внутренней полости кораллита: а) днища б) пузырьвидные образования в) осевые структуры					
3	Геологический возраст					
4	Названия изученных родов					

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 11. Составьте текстовую схему, отражающую образ жизни и среду обитания книдарий, сгруппировав роды, отряды и более высокие таксоны по образу жизни: планктон, бентос (подвижный, прикрепленный, свободнолежащий) и среде обитания: морские, солоноватоводные и пресноводные. Желательно дополнить схему сведениями о температурном факторе и глубинах обитания.

Упражнение 12. Покажите дно моря (бенталь) и толщу воды (пелагиаль) подобно тому, как это сделано на рис. 25. Разместите на дне и в толще воды изученные вами роды. Желательно дать два рисунка: один — для сообществ книдарий палеозоя, второй — для книдарий мезозоя. Можно отразить и конкретный период, например каменноугольный, меловой и т.д.

Упражнение 13. Определите глубину обитания (в метрах) и температуру на этой глубине с указанием биономической области следующего комплекса кораллов, найденных в миоцене Германии, используя метод современного аналога (задача составлена по данным Д. Уэллса).

Род, вид	Глубина, м	Температура, °С
<i>Balanophyllia</i>	0—1145	6,7—27,7
<i>Caryophyllia</i>	0—2745	2,8—27
<i>Ceratotrochus</i>	55—680	5,5—17,2
<i>Deltocyathus</i>	13—4345	1,6—26,7
<i>Flabellum</i> ex gr. <i>F. pavonium</i>	40—2000	5—27,5
<i>Flabellum</i> ex gr. <i>F. rubrum</i>	0—175	4,5—21,5
<i>Sphenotrochus</i>	20—2760	8—26,2
<i>Stephanophyllia</i>	75—815	9,3—22,3

Эволюция

Упражнение 14. Изобразите схематически последовательность заложения септ у одиночных четырехлучевых и шестилучевых кораллов, укажите для четырехлучевых кораллов главную, противоположную и боковые септы, а для

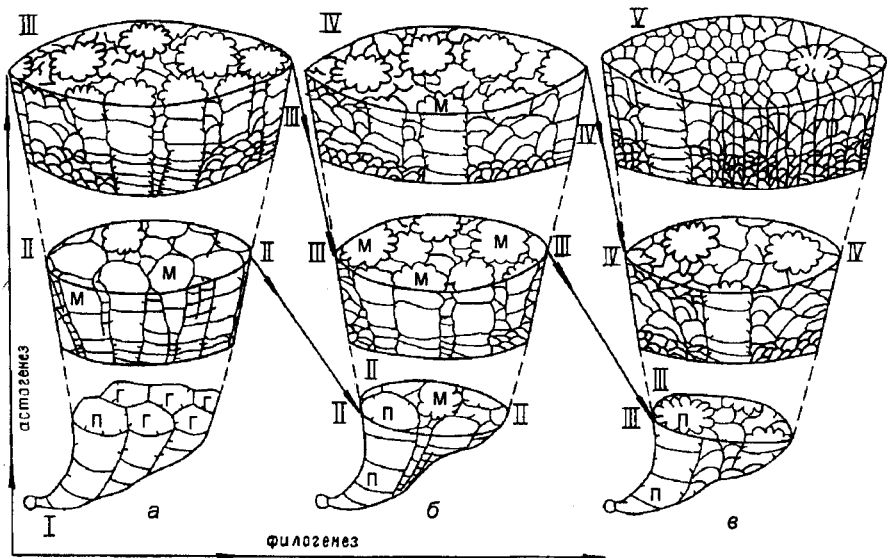


Рис. 147. Соотношение астогенеза и филогенеза на примере ископаемых кораллов гелиолитоидей (*Морфогенез и пути развития колоничности...*, 1987).

a, б, в — три колонии. Обозначения: п — скелет первой особи; г, м — скелеты последующих особей, возникающих в результате бесполого размножения (клонирование): I—V — стадии астогенеза, стрелками показано смещение стадий

шестилучевых кораллов — число циклов септ. Назовите отличительные онтогенетические признаки четырехлучевых и шестилучевых кораллов.

Упражнение 15. Проанализируйте рис. 147, опишите изменения, происходящие в асто-филогенезе.

Упражнение 16. На рис. 148 показано развитие табулятоидей и гелиолитоидей. Расхождение признаков шло по трем направлениям. Назовите предковую группу. Определите, какие таксоны возникли в результате адаптивной радиации и последующей дивергенции. Укажите признаки, общие с предковой группой, и признаки, появившиеся впервые.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 17. Встречены виды *Gshelia rouilleri* Stuckenberg и *Calceola sandalina* (Linnaeus). Покажите их место в эволюционном древе царства животных, указав надвидовые таксономические единицы. Поясните, чем название вида отличается от названий более высоких таксонов и почему во втором случае фамилия автора заключена в скобки.

Упражнение 18. Проанализируйте названия отрядов табулятоидей и поясните, какие признаки взяты за основу.

Геохронология

Упражнение 19. Составьте геохронологическую таблицу для класса Anthozoa, отразив для подклассов Tabulatoidea и Heliolitoidea интервал существования изученных отрядов, а для Tetracoralla — интервал существования одно-, двух-, трехзонных, пузырьчатых и крышечных форм.

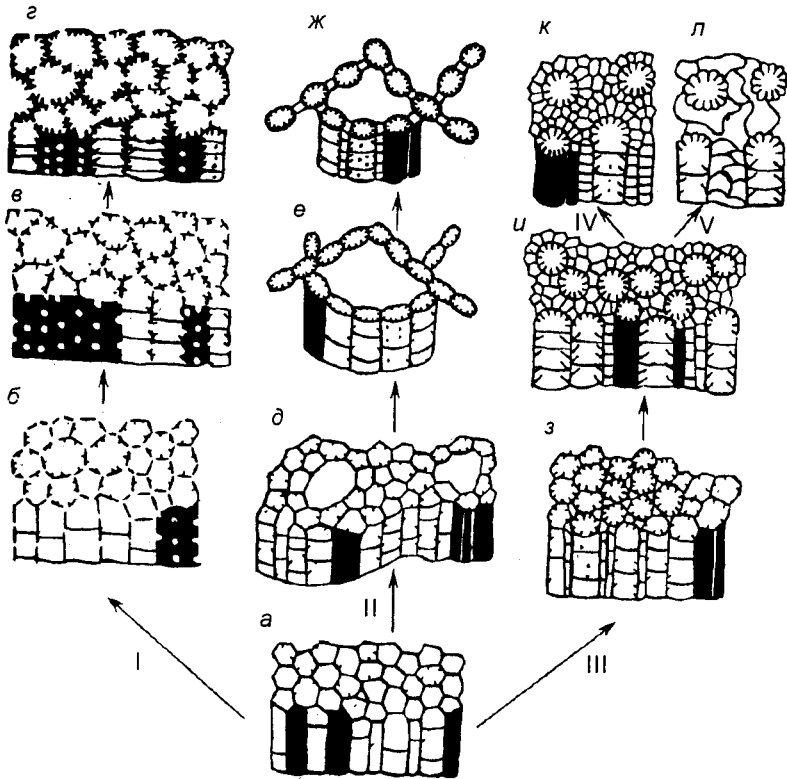


Рис. 148. Радиация (I—III) и дивергенция (IV—V) некоторых табулятоидей и гелио-
литоидей.

a—ж — подкласс Tabulatoidea: *a* — отряд Lichenariida, *б—г* — отряд Favositida, *д—ж* — отряд Halysitida; *з—л* — подкласс Heliolitoidea (*к* — с трубчатыми, *л* — с пузырьчатыми гетероморфными компонентами)

Упражнение 20. Определите возраст отложений по комплексу кораллов, состоящему не менее чем из четырех форм. В состав комплекса можно включить как роды, так и отряды. Например, встречаются:

отряд Halysitida (O_2 —S),
отряд Coccoseridida (O_2 —S),
род *Goniophyllum* (S),
отряд Auloporida (E_2 —P).

Закключение о возрасте дается на основе определения интервала их совместного существования.

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на 9 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных.

I. Когда существовал подкласс Tetracoralla?

1. E —P. 2. C — ныне. 3. O—P. 4. O—T.

II. Какие формы могли вести планктонный образ жизни?

1. *Caninia*. 2. Favositida. 3. Conulata. 4. *Fungia*.

III. У какого подкласса отсутствуют гетероморфные компоненты (промежуточный скелет)?

1. Tetracoralla. 2. Hexacoralla. 3. Octocoralla. 4. Scleractinia.

IV. У какого таксона известны бесскелетные формы?

1. Hexacoralla. 2. Heliolitoidea. 3. Tabulatoidea. 4. Tetracoralla.

V. Какой из отрядов существовал в интервале E_2 —P?

1. Syringoporida. 2. Halysitida. 3. Auloporida. 4. Favositida.

VI. У какого отряда кораллиты сообщались с помощью пор?

1. Syringoporida. 2. Halysitida. 3. Auloporida. 4. Favositida.

VII. Какой коралл являлся трехзонным?

1. *Calceola*. 2. *Petalaxis*. 3. *Caninia*. 4. *Cystiphyllum*.

VIII. Какой скелет у подкласса Tetracoralla?

1. Известковый. 2. Кремневый. 3. Целестиновый. 4. Роговой.

IX. У какого класса отсутствует чередование поколений?

1. Hydrozoa. 2. Anthozoa. 3. Scyphozoa. 4. Calcispongia.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно контрольную из 9 вопросов по образцу первого варианта. Для каждого вопроса подберите один правильный ответ и три неправильных, желательно правдоподобных.

Тип Гребневики. Phylum Stenophora

Общая характеристика. Тип Stenophora (греч. *kteis*, *ktenos* — гребень; *phoros* — несущий) — это одиночные бесскелетные морские планктонные, реже бентосные организмы, имеющие чрезвычайно важное значение для рассмотрения проблемы происхождения трехслойных животных. Для гребневиков характерно наличие двух зародышевых листков: эктодермы и энтодермы, поэтому они вместе с книдариями входят в раздел радиальных, или двухслойных, животных.

Форма тела большинства гребневиков действительно радиально-симметричная: овальная, яйцевидная, мешковидная (рис. 149). На одном конце тела находится ротовое отверстие, а на противоположном — *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* 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, их щупальца снабжены *клеякими клетками*, которые способны удерживать добычу. Планктонные формы имеют только два зародышевых листка, в дальнейшем между ними формируется хорошо развитая прозрачная мезогля.

Для происхождения трехслойных животных наибольший интерес представляет небольшая группа гребневиков, перешедших к донному ползающему образу жизни. У них обнаруживаются следы третьего зародышевого листка — мезодермы. Переход к ползающему образу жизни (временами они могут и плавать) привел к коренным изменениям в строении и расположении внут-

Тип Stenophora

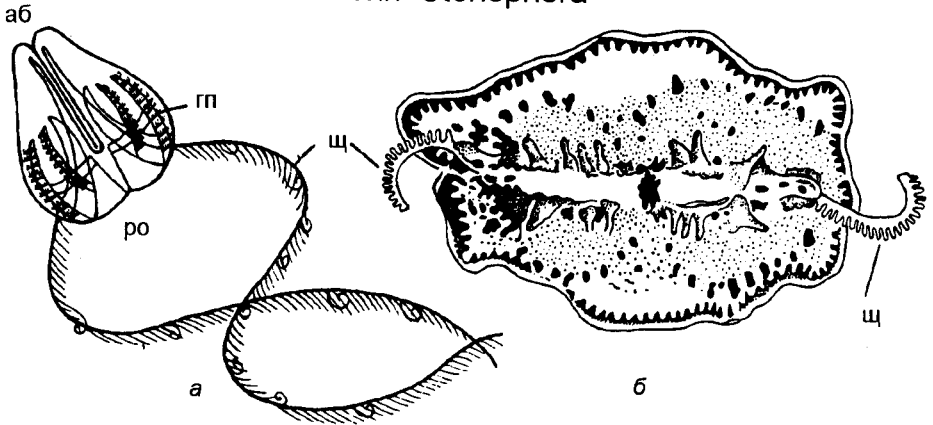


Рис. 149. Тип Stenophora (D?, Q).

a — радиально-симметричный гребневик, планктон; *б* — двусторонне-симметричный гребневик, ползающий бентос. Обозначения: аб — аборальный орган; гп — гребные пластинки; ро — ротовое отверстие; щ — щупальца

ренных органов. Тело сплющивается по основной оси, в результате чего ротовое отверстие располагается в центре внизу, а аборальный орган — в центре наверху. Появление мезодермы и двусторонней симметрии характерно для большинства типов трехслойных многоклеточных животных, поэтому именно гребневики считаются предками червей, давших в свою очередь начало моллюскам и членистоногим.

В ископаемом состоянии гребневики неизвестны; в последнее время появились недостоверные указания на находки отпечатков гребневиков в девоне.

РАЗДЕЛ ДВУСТОРОННЕ-СИММЕТРИЧНЫЕ, ИЛИ ТРЕХСЛОЙНЫЕ. DIVISIO BILATERIA, ИЛИ TRIBLASTICA

Раздел Bilateria
Подраздел Protostomia
Подраздел Deuterostomia

К разделу Bilateria (лат. *bi* — дважды; *lateralis, lateris* — бок, сторона) 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, органам чувств и нервной системе; энтодерма — прежде всего пищеварительной системе, а за счет мезодермы возникают внутренний скелет, кровеносная и другие системы.

В разделе двусторонне-симметричных выделяют два подраздела: первичноротые (Protostomia) и вторичноротые (Deuterostomia), отличающиеся друг от друга способом закладки мезодермы, положением ротового и анального отверстий на эмбриональной и постэмбриональной стадиях и вариантами дробления яйца (см. с. 218). Но есть два типа — мшанки и брахиоподы, имеющие смешанный набор признаков. Достоверные двусторонне-симметричные известны с вендского периода.

ПОДРАЗДЕЛ ПЕРВИЧНОРОТЫЕ. SUBDIVISIO PROTOSTOMIA

Подраздел *Protostomia*

Tun Priapulida
Tun Annelides
Tun Arthropoda
Tun Mollusca
Tun Bryozoa

Первичноротые (греч. *protos* — первый; *stoma* — рот) животные характеризуются тем, что ротовое отверстие взрослого организма располагается на месте бластопора зародыша, а мезодерма закладывается телобластическим способом (см. рис. 129). К этому подразделу относят от 9 до 26 типов, ниже описаны только пять: приапулиды, кольчатые черви, членистоногие, моллюски, мшанки.

Тип Приапулиды. Phylum Priapulida

К типу *Priapulida* (от греч. *Priapos* — фаллическое божество, олицетворяющее мужскую детородную силу) относятся низшие черви, представленные в современной фауне семью родами, число родов ископаемых также около семи.

Тело приапулид удлиненное, несегментированное, с элементами радиальной симметрии; его размер от 2 до 10—15 см. На переднем конце имеется расширенная часть — хоботок, а на заднем у некоторых форм — хвостовая жабра. Хоботок иногда снабжен снаружи радиально расположенными шипиками и крючками, передний конец хоботка может заворачиваться внутрь тела. Пищеварительная система сквозная, животные преимущественно хищные. Простота организации приапулид проявляется в примитивном строении нервной системы, отсутствии кровеносной системы, дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Приапулиды ведут зарывающийся образ жизни, обитая в плотных песчаных и песчано-глинистых грунтах. Животные «забуриваются» в грунт с помощью сильно развитой мускулатуры. Сначала расширяется хоботок и уве-

Тип Priapulida

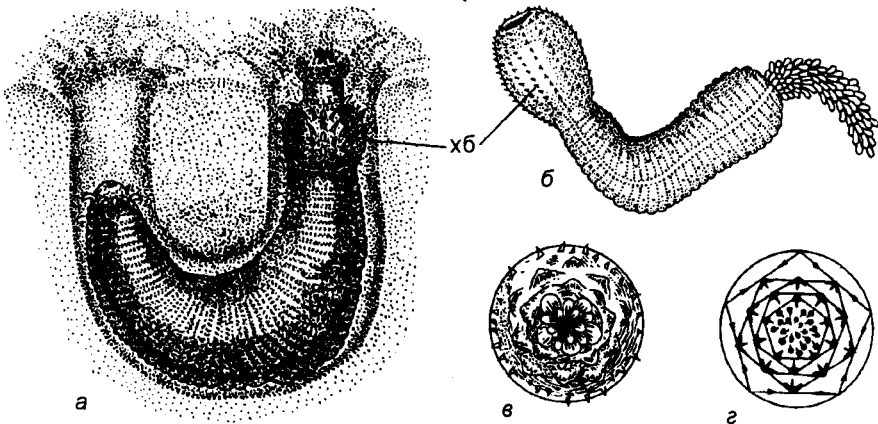


Рис. 150. Тип Priapulida (E_2-Q).

a — *Ottoia* (E_2), реконструкция; *б* — *Priapululus* (Q); *в, з* — *Halyscryptus* (Q): *в* — передний конец хоботка (*хб*), *з* — схема расположения крючков

личивается поперечник хода или норки, а затем туловище подтягивается вперед. За 1 час червь может продвинуться на расстояние 1 м. Характер движения тесно взаимосвязан с радиальной симметрией тела.

Приапулиды появились не позднее чем в кембрии. Они были постоянным компонентом сообществ, обитавших в море на плотных песчано-илистых грунтах. Об этом свидетельствуют находки приапулид в среднекембрийских сланцах Бёрджесс (рис. 150). Средний кембрий — современность.

Тип Кольчатые черви. Phylum Annelides

Общая характеристика. К типу Annelides (лат. *annellus* — колечко) относятся и водные и наземные организмы. Они 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 имеет *метамерное (модульное) строение*; оно состоит из множества сегментов — «колечек» (от 5 до 600), заключенных в кожно-мускульный мешок. 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 дыхательная. Имеются органы чувств — глаза, обонятельные ямки, органы равновесия и осязательные придатки. Для кольчатых червей характерна не только внешняя, но и внутренняя сегментация, проявляющаяся в том, что в каждом сегменте повторяется набор органов почти всех систем. В состав кольчатых червей входят два класса: многощетинковые — Polychaeta и малощетинковые — Oligochaeta.

Полихеты — в основном морские черви, обитающие на дне и в пелагиали. Они имеют на каждом сегменте туловища, кроме первого — ротового — сегмента, выросты кожно-мускульного мешка — *параподии*, которые несут по краям пучки многочисленных разнообразных щетинок. Строго говоря, параподии представляют собой прообраз конечностей членистоногих. Ползающие формы полихет конвергентно сходны с многоножками. Полихеты обитают преимущественно на дне, с помощью параподий они быстро ползают по дну, а также зарываются в грунт; некоторые ведут прикрепленный образ жизни.

Полихеты строят агглютинированные, роговые, хитиновые или известковые трубки (рис. 151). Форма трубок различна: от удлиненных слабоизогнутых до неправильно изгибающихся или почти плоскоспиральнозавитых. К прикрепленному бентосу относятся такие широко известные полихеты, 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, биокристаллы у серпул расположены дуговидно, а не перпендикулярно к поверхности трубки.

При массовых поселениях известковые трубки рода *Serpula* и близких ему родов могут создавать породы, названные *серпулитами*. Иногда в ископае-

Тип Annelides

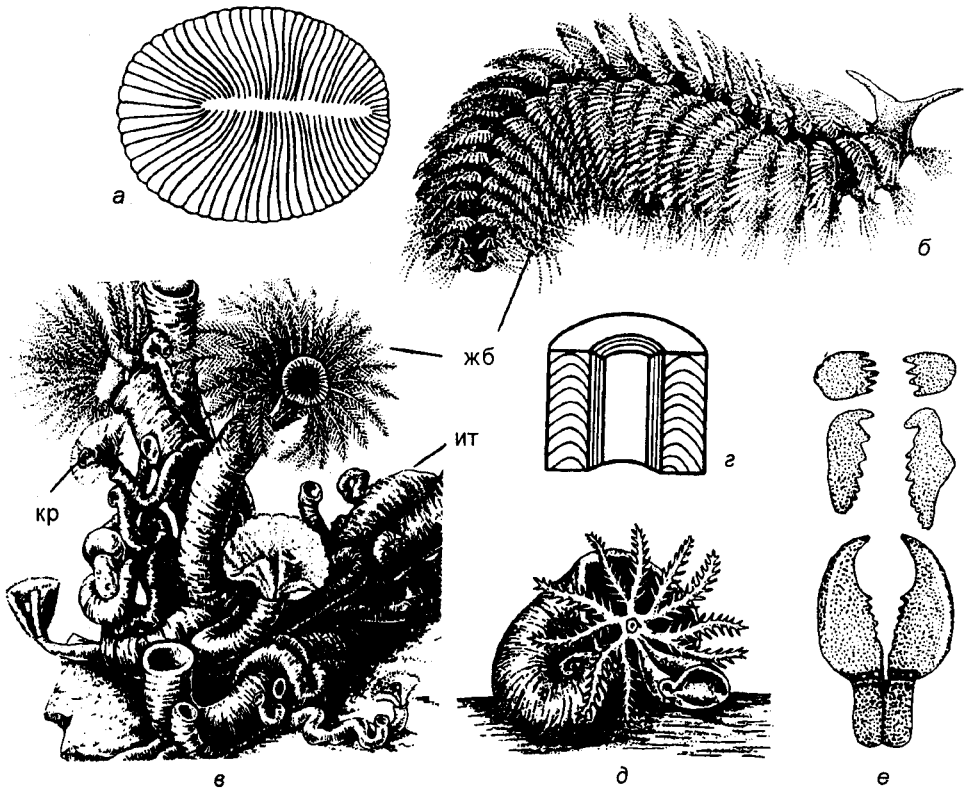


Рис. 151. Тип Annelides (V—Q).

a — *Dickinsonia* (V), отпечаток; *б* — *Canadia* (E₂), реконструкция многощетинкового червя по отпечатку, найденному в сланцах Бёрджесс Канады (E₂); *в* — *Serpula* (S—Q); *г* — расположение биокристаллов в известковой трубочке; *д* — *Spirobrhis* (O—Q); *е* — сколекодонты — хитиновый челюстной аппарат. *Обозначения:* жб — жабры; ит — известковая трубочка; кр — крышечка

мом состоянии сохраняются крышечки, подобные таковым у современных форм, а также зубчики хитинового челюстного аппарата — *сколекодонты*.

Олигохеты в отличие от полихет не имеют параподий. У них непосредственно от каждого сегмента по обе стороны отходят короткие немногочисленные щетинки. Олигохеты произошли от полихет, это преимущественно почвенные и пресноводные формы.

Геологическая история. Наиболее древние кольчатые черви были бесскелетными организмами. Начиная с венда известны разнообразные следы ползания, проедания грунта и зарывания в него. Это результат жизнедеятельности различных организмов, в том числе и аннелид. Следы ползания и проедания грунта — *биоглифы*, одна из разновидностей иероглифов. Кольчатые черви играют значительную роль в процессе *биотурбации*, т.е. в процессе переработки осадка. При зарывании в грунт и пропускании осадка через кишечник они обогащают субстрат кальцием, железом, магнием, калием и фосфором. В современных бассейнах осадок в течение года проходит несколько раз через пищеварительную систему различных илоедов и биофильт-

раторов. Вероятно, подавляющее большинство осадочных пород прошло биотурбацию и поэтому имеет вторично-биогенное происхождение.

С кембрия и до наших дней встречаются аннелиды с известковым скелетом. Современные морские формы живут на различных глубинах вплоть до 10 000 м. Аннелиды, в частности помпейский червь, входят в сообщество денсали, образуя вокруг «курильщика» плотные кольцевые поселения. Венд — современность.

Полихеты являются предками членистоногих, а олигохеты — моллюсков, с которыми их сближают единый тип развития зародыша (эмбриогенез) и сохранение в той или иной степени метамерности, что свойственно членистоногим и некоторым низшим моллюскам. Эмбриональное развитие полихет завершается формированием личинки трохофорного типа.

Тип Членистоногие. Phylum Arthropoda

Tun Arthropoda

Подтип Trilobitomorpha

Подтип Crustaceomorpha

Подтип Chelicerata

Подтип Tracheata

Общая характеристика. К типу Arthropoda (греч. *arthron* — сустав; *pous, podos* — нога) относятся трехслойные первичноротые двусторонне-симметричные животные, произошедшие от водных кольчатых червей.

Тело членистоногих имеет метамерное строение. Оно состоит из 8—180 сегментов, различно сросшихся между собой, и членистых конечностей. Современные формы населяют воду, сушу и воздушное пространство. К ним принадлежат раки, крабы, скорпионы, пауки, клещи, насекомые (рис. 152). Это самый многочисленный из всех типов; на его долю приходится около 3 млн видов, что составляет более половины от общего числа видов царства животных; главенствующая роль приходится на долю насекомых.

У членистоногих присутствуют следующие системы органов: пищеварительная, нервная, кровеносная, дыхательная, половая, мышечная, выделительная. Хорошо развиты органы чувств, особенно глаза. Характерно развитие пары сложных глаз, состоящих из множества (до 30 000) простых глазков. Различают два типа сложных глаз: фасеточные и шизохроические. *Фасеточные*, или *голохроические*, глаза состоят из глазков призматической формы, имеющих общий внешний покров. *Шизохроические* глаза образованы цилиндрическими глазками, каждый из которых заключен в самостоятельную капсулу; общий внешний покров отсутствует. Кроме сложных глаз у членистоногих может быть непарный глаз или одна — несколько пар простых глазков.

Тело защищено наружным хитиновым скелетом в виде панциря, створок, щитков и т.д. Скелет в различной степени может пропитываться углекислым кальцием или фосфатом кальция. Жесткий хитиновый скелет препятствует росту животного, поэтому для большинства членистоногих характерна линька, при которой панцирь или створки сбрасываются. Мягкое тело растет преимущественно между линьками.

Принципы классификации и систематика. При разделении членистоногих на подтипы основное внимание уделяют строению головного отдела (включая его конечности), а также специфике органов дыхания. Ниже описаны четыре подтипа: Trilobitomorpha — трилобитообразные (V?, E—P), Crustaceomorpha — ракообразные (E—Q), Chelicerata — хелицеровые (E—Q) и Tracheata — трахейные (E?, D—Q).

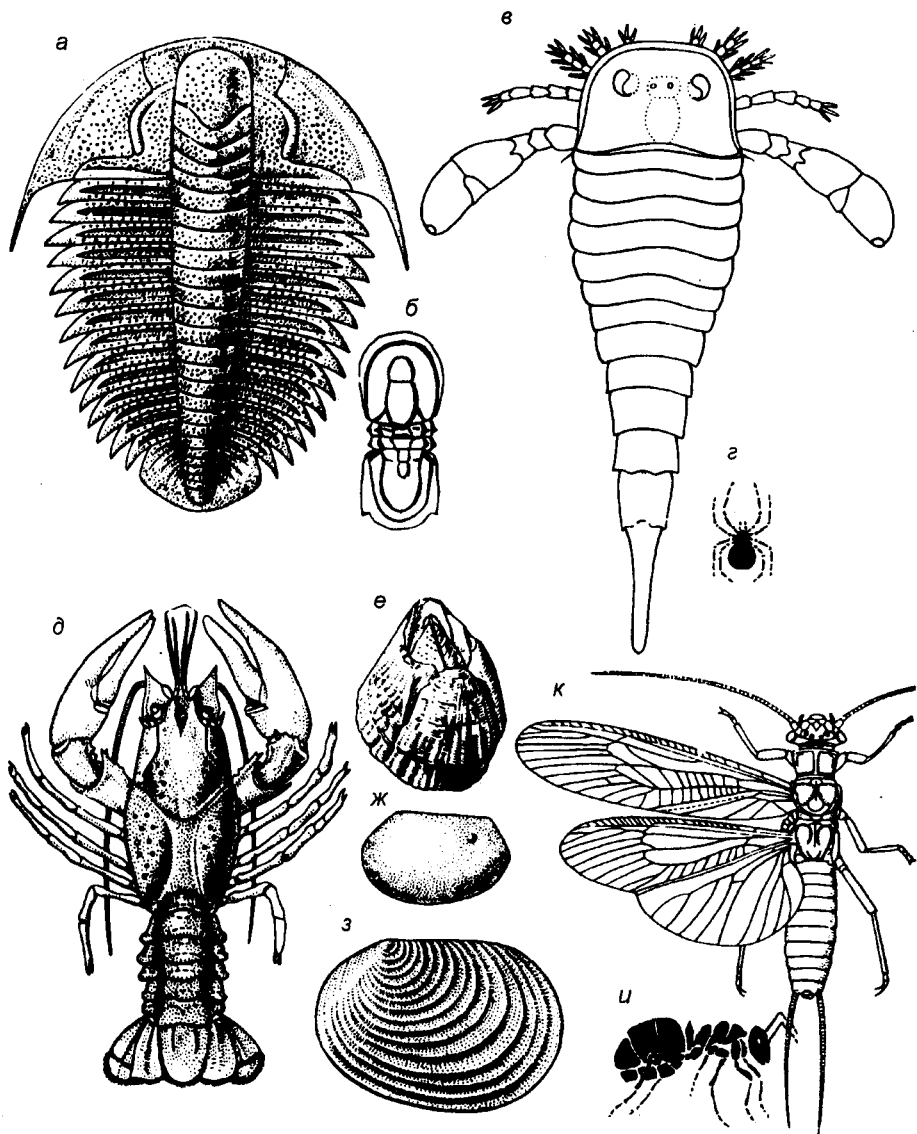


Рис. 152. Схема строения основных представителей членистоногих.

а, б — подтип Trilobitomorpha, класс Trilobita: *а* — подкласс Polymera, *б* — подкласс Miomera; *в, з* — подтип Chelicerata: *в* — эвриптерус, *з* — паук; *д-з* — подтип Crustaceomorpha, класс Crustacea: *д* — рак, *е* — известковый домик усонного рачка, *ж* — известковая створка острагоды, *з* — хитиновая створка листоногого рачка; *и, к* — подтип Tracheata, класс Insecta: *и* — муравей, *к* — крылатое насекомое

Геологическая история. Членистоногие возникли от кольчатых червей, на что указывают эмбриогенез и наличие сегментации. Этот вывод подтверждается найденными в венде ископаемыми формами, обладающими признаками, переходными между кольчатыми червями и членистоногими. В раннем кембрии известны достоверные представители четырех подтипов: трилобитообразные, ракообразные, хелицеровые и трахейнодышащие (рис. 153). Такое разнообразие указывает на становление членистоногих в

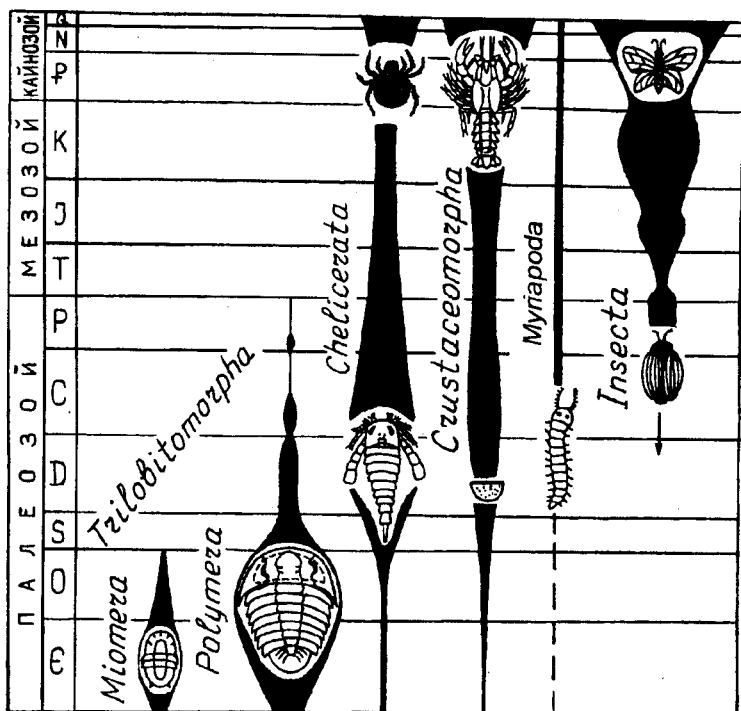


Рис. 153. Схема геохронологического распространения членистоногих

более ранний период, чем кембрий, и их быструю радиацию. 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 классов.

Насекомые произошли от многоножек — примитивных членистоногих, очень близких по строению к кольчатым червям. 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).

Подтип Трилобитообразные. Subphylum Trilobitomorpha

Общая характеристика. Трилобитообразные — вымершие палеозойские членистоногие, только у них тело разделено двумя продольными бороздами на три части: осевую и две боковые. Головной щит образуется за счет слия-

ния 2—8 сегментов. Все головные сегменты имеют недифференцированные или слабо дифференцированные конечности. Первая пара конечностей представлена антеннами, остальные четыре пары — обычно двуветвистые, сходные по строению с остальными конечностями трилобита. Сегменты туловищного отдела четко отделены от сегментов головного щита. Все сегменты туловищного отдела имеют одинаковые по строению двуветвистые конечности. Конечности прикреплены к границе боковой и брюшной сторон, поэтому считают, что движение осуществляется с помощью мускулов. Обычно имеется хвостовой щит, состоящий из 1—34 недоразвитых сегментов.

Систематика и геологический возраст. Среди трилобитообразных выделяют до десяти классов; ниже рассматривается самый многочисленный, разнообразный и важный в геологическом отношении класс трилобитов. В венде известны отпечатки, принадлежащие, возможно, бесскелетным трилобитообразным или их предкам. Венд?, кембрий — пермь.

Класс Трилобиты. Classis Trilobita

Класс Trilobita
Подкласс Miomera
Подкласс Polymera

Общая характеристика. К классу Trilobita (лат. *tri* — три; греч. *lobos* — доля) относятся вымершие членистоногие, существовавшие только в палеозое. В ископаемом состоянии от них сохраняются панцири и отпечатки, лишь в исключительных случаях можно наблюдать строение конечностей, глаз, пищеварительного тракта и т.д. (рис. 154). *Панцирь*, выделяемый эпителием спинной стороны, представляет собой тонкий хитиноидный покров, пропитанный карбонатом кальция, реже фосфатом кальция. Его внешняя поверхность гладкая или покрыта зернышками, бугорками, шипиками, струйками и выступами. Размеры панцирей от нескольких миллиметров до 70 см.

Панцирь покрывал тело трилобита со спинной стороны и слегка подгибался по бокам на брюшную сторону, образуя *дублюру*. Под головным щитом панцирь доходил до ротового отверстия (*гипостомы*) и немного заходил за него (*метастома*). Большая часть брюшной стороны была закрыта кожным покровом — *мембраной*.

Панцирь трилобита разделен продольно и поперечно. Основные поперечные структуры: головной щит, туловищный отдел и хвостовой щит. Головной и хвостовой щиты — единые образования, а туловищный отдел состоит из различного числа подвижно-сочлененных сегментов. *Продольные борозды* обособляют осевую часть и две боковые, это и определило название — трилобиты. Осевая часть головного щита называется *глабель*, а туловищного отдела и хвостового щита — *рахис*. Боковые части головного щита обособляются в *щеки*, а соответствующие стороны туловищного отдела и хвостового щита — в *плевры*.

Головной щит (цефалон) имеет трапециевидную, треугольную, овальную, полукруглую или округлую форму. Это единое образование, возникшее за счет слияния пяти сегментов. На число сегментов указывают пять пар членистых конечностей, прилежащих к головному щиту. Первая пара длиннее остальных и по аналогии с современными членистоногими, видимо, представляла *антенны*. Глабель имеет шаровидную, грушевидную или цилиндрическую форму. На ней частично сохраняются элементы сегментации — *по-*

Класс Trilobita

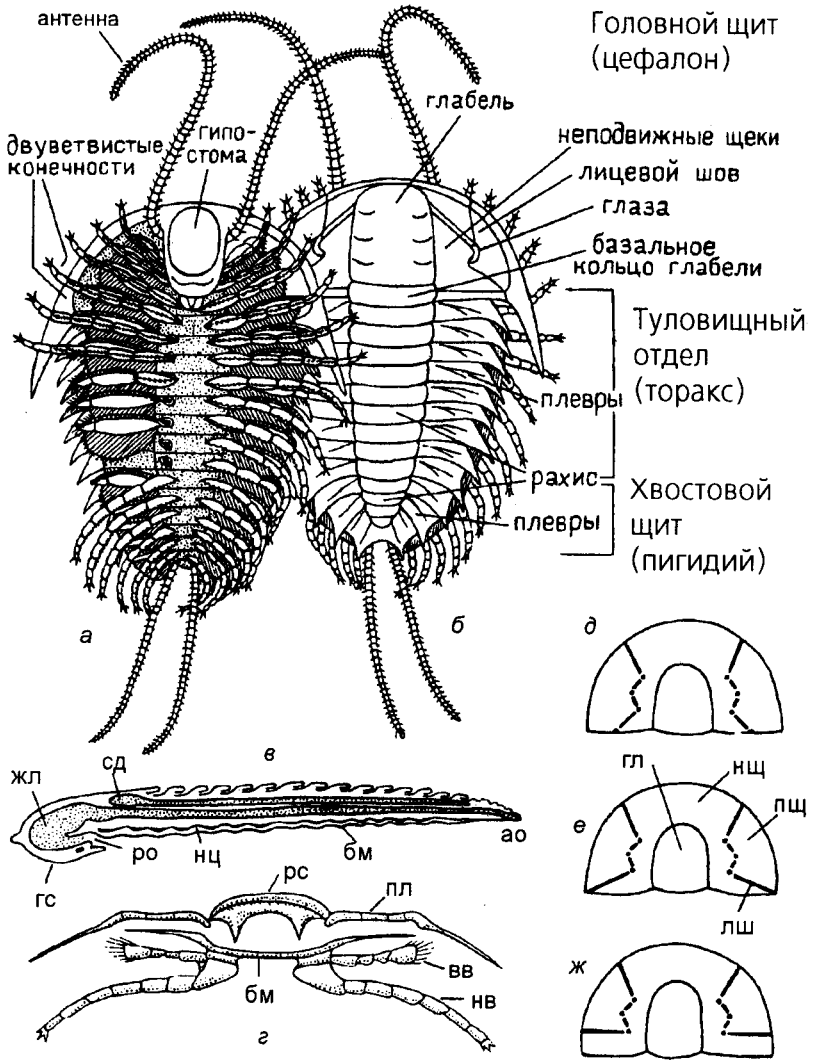


Рис. 154. Схема строения трилобитов.

a, б — реконструкция *Olenoides serratus*, средний кембрий, Канада, Британская Колумбия: *a* — вид снизу, *б* — вид сверху; *в* — продольный разрез трилобита; *г* — поперечный разрез через туловищный отдел; *д-ж* — типы строения лицевых швов: *д* — заднешечный, *е* — угловощечный, *ж* — переднешечный (*a, б* — Каменная книга, 1997). Обозначения: ао — анальное отверстие; бм — брюшная мембрана; вв — верхняя ветвь конечности; гл — глабель; гс — гипостома; жл — желудок; лш — лицевой шов; нв — нижняя ветвь конечности; нц — нервная цепочка; нщ — неподвижные щеки; пл — плевры; пщ — подвижные щеки; ро — ротовое отверстие; рс — рахис; сд — сердце

перечные насечки, а в основании могут обособляться базальные доли и базальное (затылочное) кольцо. Боковые части головного щита — щеки — обычно уплощены, а глабель приподнята.

На щеках располагались глаза. Глаза трилобитов, как и у всех членистоногих, сложные (фасеточные), образованные множеством простых глазков;

число которых доходит до 15 000. У трилобитов известны два типа сложных глаз: *голохроические* и *шизохроические*. Форма глаз разнообразная — от округлой до узкой серповидной. Размеры глаз — от маленьких, еле заметных, до огромных, занимающих почти всю поверхность щек. Иногда глаза приподняты на стебельках. Глаза, *глазные крышки* и *валики* расположены по бокам глабели на разном расстоянии от нее, иногда почти у переднего края щита. По краям глаз проходили лицевые швы, которые разделяли *щеки* на *подвижные* и *неподвижные* (рис. 154, д—ж). В действительности в период между линьками и первые и вторые были одинаково неподвижны, а с началом линьки по лицевым швам отделялись подвижные щеки и освобождались глаза, что приобретало особенно важное значение в период линьки. В ископаемом состоянии головные щиты могут сохраняться без подвижных щек, т.е. глабель и неподвижные щеки (*кранидий*). *Лицевые швы* начинались на переднем крае головного щита, проходили вдоль глаз, а далее либо продолжались в том же направлении, доходя до границы головного щита и туловищного отдела, либо, изменяя направление, оканчивались в углах или на боковой стороне головного щита, поэтому выделяют три основных типа лицевых швов: *заднешечные*, *угловощечные* и *переднешечные*.

По краям головного щита могли располагаться *щечные шипы*, а на его переднем конце нередко наблюдалось заострение, иногда переходящее в шип. У некоторых трилобитов по краям головного щита имелась уплощенная краевая кайма — *лимб*.

Головной щит несет пять пар конечностей, из них первая пара представлена двумя членистыми усиковидными придатками — антеннами, выполнявшими функцию осязания и хеморецепторов. Четыре последующие пары конечностей головного отдела, так же как и все остальные пары туловищного отдела и хвостового щита, двуветвистые, они выполняли функции хождения, плавания и дыхания (рис. 154, а, з). У единичных трилобитов последние две пары конечностей головного щита напоминали челюсти-клешни.

Туловищный отдел (торакс) состоял из подвижно сочлененных сегментов, число которых колебалось от 2 до 44. В осевой части (рахис) сегменты приподняты, а по бокам (плевры) уплощены. Такое строение позволяет даже в случае находки единственного сегмента отличить трилобитов от других членистоногих. Боковые окончания плевр закругленные или заостренные, с краевыми шипами. Рахис гладкий либо несет осевые шипы, шипики или зернышки. Каждый сегмент имеет пару двуветвистых конечностей, верхняя ветвь служила для плавания и дыхания, а нижняя для передвижения по дну.

Хвостовой щит (пигидий) возник в результате слияния сегментов, число которых может превышать 30. Сегментация на хвостовом щите фиксируется в виде насечек на его выпуклой осевой части (рахисе) и на боковых частях (плеврах). Форма рахиса и хвостового щита разнообразная. Хвостовой щит может оканчиваться осевым и боковыми шипами. Конечности хвостового щита двуветвистые; последняя пара представлена двумя усикоподобными придатками.

О внутреннем строении трилобитов известно немного. Пищеварительная система трилобитов начиналась с ротового отверстия, находящегося на брюшной стороне. Ротовое отверстие через короткий пищевод переходило в желудок мешкообразной формы. Желудок находился под глабелью, его форма и размеры, по-видимому, нашли отражение в форме и степени вздутия

Класс Trilobita

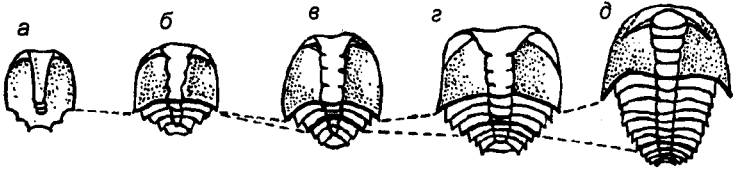


Рис. 155. Стадии личиночного развития трилобитов (а—д)

глабели. От боковых сторон желудка отходили тонкие разветвленные выросты, а задний конец желудка переходил в тонкую длинную трубку — кишечник, протягивающийся под рахисом туловищного отдела и хвостового щита и оканчивающийся анальным отверстием (рис. 154, е). Дыхание у трилобитов осуществлялось верхней ветвью двуветвистых конечностей (наружными жабрами). Кровеносная система частично отразилась на панцирях трилобитов в виде различно разветвленных отпечатков сосудов. Из органов чувств известны глаза и осязательные антенны.

Трилобиты в течение жизни начиная с личиночной стадии несколько раз (иногда до 30) линяли, поэтому одна особь в ископаемом состоянии может быть представлена несколькими панцирями, отвечающими разным стадиям онтогенеза (рис. 155). Реконструкции онтогенезов трилобитов показывают, что сначала возникает единый панцирь, отвечающий головному щиту, затем появляется хвостовой щит и только после этого между ними формируется туловищный отдел. У некоторых трилобитов наблюдается *половой диморфизм*, указывающий на существование самок и самцов.

Систематика. По числу сегментов туловищного отдела выделяются два подкласса: *Miomera* — малочленистые (E—O) и *Polymera* — многочленистые (E—P).

Подкласс Малочленистые. *Subclassis Miomera*

К подклассу *Miomera* (греч. *meion* — меньший, меньше; *meros* — часть) относятся мелкие трилобиты простого строения, туловищный отдел которых состоял из двух или трех сегментов (рис. 156). Головной и хвостовой щиты сходны по строению и размерам. Лицевые швы переднещечного типа, чаще глаза и лицевые швы отсутствуют. Панцирь в длину не более 2,5 см, обычно от 4 до 10 мм. Наиболее распространенным среди малочленистых трилобитов был отряд *Agnostida*, не имевший глаз и лицевых швов. Миомеры существовали только в раннем палеозое: кембрий — ордовик.

Подкласс Многочленистые. *Subclassis Polymera*

К подклассу *Polymera* (греч. *poly* — много; *meros* — часть) относятся трилобиты средних и крупных размеров, в туловищном отделе которых насчитывается от 5 до 44 сегментов (рис. 157—159). Головной и хвостовой щиты

Подкласс Миомера

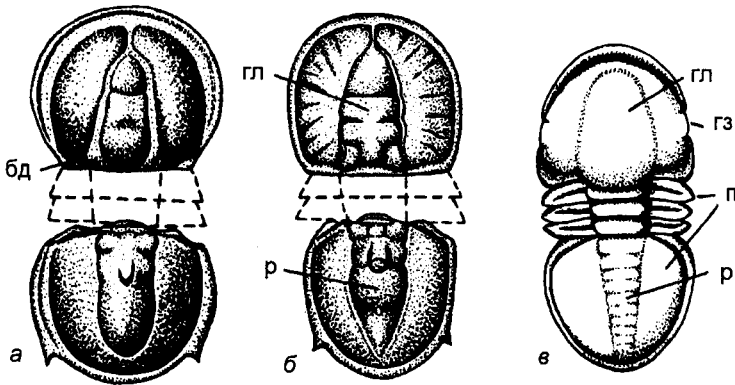


Рис. 156. Подкласс Миомера (Є—О).

a — *Agnostus* (Є₃); *б* — *Goniagnostus* (Є₂); *в* — *Pagetiellus* (Є₁) (*a* — *Treatise...*, O, 1959). Обозначения: бд — базальные дольки; гз — глаза; гл — глабель; п — плевра; р — рахис

отличаются строением, а иногда и размерами. Лицевые швы переднещечного, заднещечного и угловещечного типа. Многочленистые трилобиты существовали с кембрия по пермь, максимум разнообразия приходился на кембрийский и ордовикский периоды.

Образ жизни и условия существования трилобитов. Трилобиты населяли моря палеозоя. Это были морские, преимущественно бентосные организмы, реже встречались планктонные пелагические формы (рис. 160). Большинство бентосных трилобитов вели ползающий образ жизни, реже ползурывающийся. Среди них, вероятно, были растительноядные формы, а также илоеды и падалееды. У зарывающихся трилобитов глаза редуцированы, а иногда располагаются на *стебельках*. У планктонных форм, как правило, глаза огромные, глабель сильно вздутая, а панцирь нес разнообразные шипы. Многочленистые трилобиты могли свертываться различными способами, но обычно смыкали головной и хвостовой отделы или подгибали один из них. Бентосные трилобиты обитали на разных глубинах и субстратах, но в основном в верхней сублиторали.

Геологическая история трилобитов. 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 подвижности. В отношении головного и хвостового щитов происходила постепенная потеря сегментации, что особенно ярко проявляется в строении глабели. В кембрии преобладали трилобиты, имеющие четко сегментированные, почти кольчатые глабели. Постепенно глабели утрачивали кольчатость, сегментация сохранялась в виде насечек, а затем исчезла полностью. Так, базальное кольцо глабели и боковые насечки имелись у большинства кембрийских и почти у половины ордовикских и силурийских родов. Начиная с девона преобладали трилобиты, утратившие признаки сегментации. В раннем кембрии среди многочленистых преобладали трилобиты с крупными головными и маленькими хвостовыми щитами. В дальнейшем возросло число трилобитов, у ко-

Подкласс Полимера

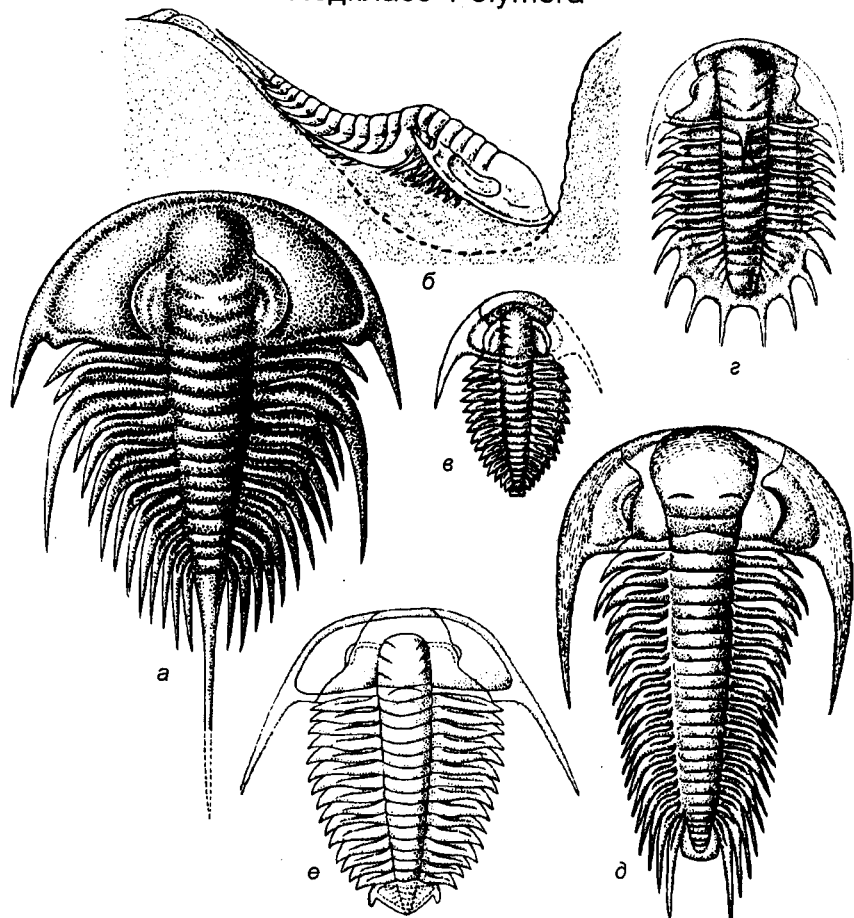


Рис. 157. Подкласс Полимера (С—Р). Кембрийские трилобиты.

a, б — *Olenellus* (С₁); *a* — общий вид, *б* — схема выкапывания ямки, которая, вероятно, служила местом отдыха и откладывания яиц; *в* — *Bergeromellus* (С₁); *г* — *Olenoides* (С₂); *д* — *Paradoxides* (С₂); *е* — *Olenus* (С₃) (*б* — Каменная книга, 1997)

торых увеличивались размеры хвостового щита, в результате чего их размеры выравнивались.

Геологическое значение. Наиболее важны трилобиты для стратиграфии кембрийских и ордовикских отложений, меньшее значение они имеют для силура и низов девона, в карбоне и перми это была угасающая группа, вымершая в конце палеозоя.

Подтип Ракообразные. *Subphylum Crustaceomorpha*

Подтип Crustaceomorpha
Класс Phyllopoda
Класс Ostracoda
Класс Cirripedia
Класс Malacostraca

Общая характеристика. К подтипу Crustaceomorpha (лат. *crustaceus* — имеющий раковину или корку) относятся морские, солоноватоводные и пресноводные формы: крабы, раки, креветки, омары, langусты и др.,

Подкласс Polymera

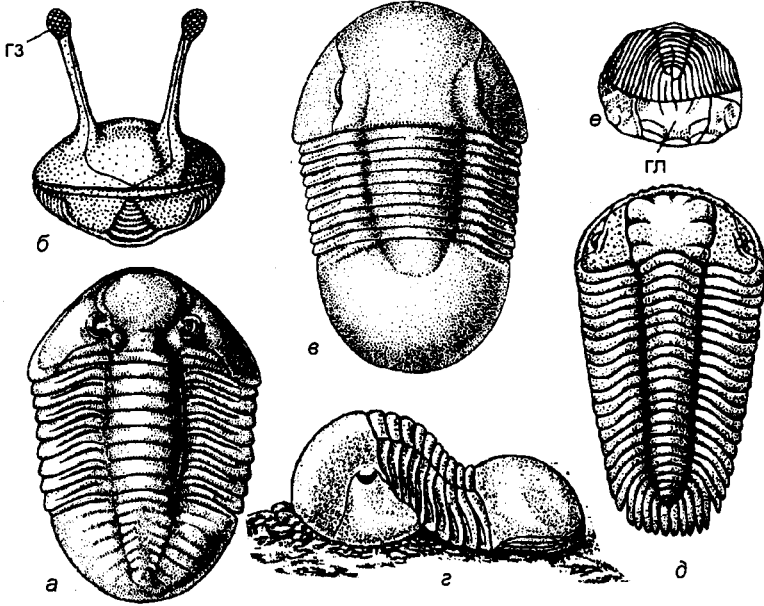


Рис. 158. Подкласс Polymera (Є—Р). Ордовикские и силурийские трилобиты.

a, б — *Asaphus* (O_{1-2}): *a* — в расправленном и *б* — свернутом положениях; *в, г* — *Plaeenus* (O): *в* — вид сверху, *г* — движение трилобита по илистой грунту; *д, е* — *Pliomera* (O_{1-2}): *д* — в расправленном и *е* — свернутом положениях (*г* — *Каменная книга*, 1997). Обозначения: *гз* — фасеточные глаза на стебельках; *гл* — глабель

Подкласс Polymera

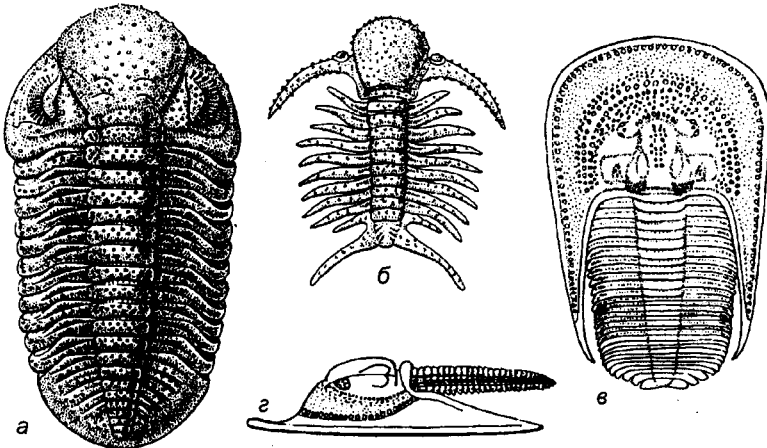


Рис. 159. Подкласс Polymera (Є — Р). Силурийские и девонские трилобиты.

a — *Phacops* ($S-D$); *б* — *Deirphon* (S_1); *в, г* — *Harpes* (D_2): *в* — сверху, *г* — сбоку

живущие в водной среде, преимущественно в морях и океанах. Ракообразные наряду с насекомыми являются наиболее распространенными и широко известными членистоногими. Дыхание ракообразных осуществляется с помощью жабр, что определило второе название подтипа — Branchiata (греч.

Класс Trilobita

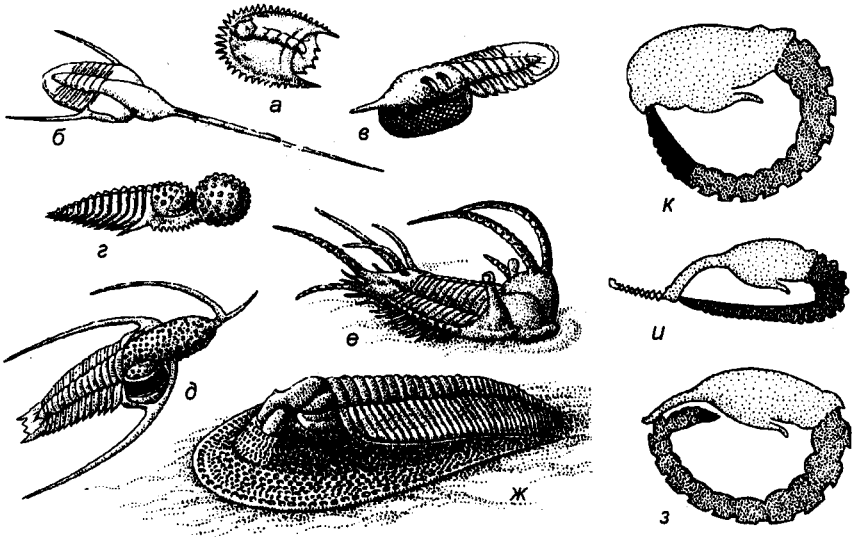


Рис. 160. Образ жизни трилобитов (*Палеонтология беспозвоночных*, 1962).

a-d — планктонные формы: *a* — личинка *Acantholoma tuberculata* Conrad (отряд Odontopleurida), силур; *b* — *Lonchodomas drumtuckensis* Reid (отряд Ptychopariida), ордовик; *в* — *Symphysops armatus* Vaugandе (отряд Ptychopariida), ордовик; *г* — *Staurocephalus murchisoni* Vaugandе (отряд Phacopida), силур; *д* — *Ceratarges armatus* Goldfuss (отряд Lichida), девон; *e, ж* — бентосные формы: *e* — *Teratorhynchus bicornis* Reed (отряд Ptychopariida), ордовик; *ж* — *Paraharpes homei* Reed (отряд Ptychopariida), ордовик; *з-к* — тип свертывания: *з* — двойной, *и* — дискоидальный, *к* — сферондальный

branchia — жабры) — жабродышащие. Тело ракообразных состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка.

Головной отдел — голова, в типичных случаях образуется за счет слияния 5 сегментов. Пять пар конечностей головы дифференцированы: первая пара — *антеннулы*, вторая — *антенны*, третья — *верхние челюсти*, четвертая и пятая — *нижние челюсти*. Первые сегменты *грудного отдела*, или *груди*, числом 1—2 или несколько больше, обычно срастаются с головными сегментами, а их конечности превращаются в *ногочелюсти*. В этом случае передний отдел называется *головогрудью*. Грудной и брюшной отделы устроены различно. **Брюшной отдел** ракообразных отличается у разных групп по числу, форме и строению сегментов и конечностей. У большинства ракообразных имеется хвостовой плавник, образованный последней парой конечностей и анальной пластинкой (*тельсон*). Нередко на конце брюшного отдела развиваются два тонких придатка в виде вилки.

Ракообразные имеют наружный скелет преимущественно хитинового, реже известкового состава. Хитиноидные скелеты представлены щитами, панцирями, полуцилиндрами или двумя различно обызвествленными створками. Известковые скелеты образуют раковинки или различные домики.

Принципы классификации и систематика. Ракообразные насчитывают до 30 тыс. видов и подразделяются на классы числом свыше 10. Наиболее мелкие формы не превышают миллиметра, а наиболее крупные приближаются к метру. Эти классы отличаются между собой степенью разнообразия сегмен-

тов, вариантами срастания грудных сегментов с головными, составом и строением скелета. В ископаемом состоянии широко представлены три класса: Phyllopoda, Ostracoda и Cirripedia. Раки, крабы, омары, лангусты и им подобные объединяют в класс высших раков Malacostraca. Кембрий — современность.

Класс Листоногие рачки. Classis Phyllopoda

Общая характеристика. К классу Phyllopoda (греч. *phyllon* — лист, пластинка; *pous, podos* — нога) относятся примитивные ракообразные, тело которых покрыто двустворчатым щитом или заключено в хитиновую двустворчатую раковину небольших размеров (от 1 мм до 3 см). Хитиновая раковина имеет цвет от светло-желтого до темно-бурого, может пропитываться солями кальция. Филлоподы не сбрасывают раковину, на поверхности створок хорошо видны полосы нарастания (от 2 до 90), разграниченные линиями, но хитиновый покров рачка обновляется в течение жизни несколько раз (рис. 161). На полосах роста даже при небольшом увеличении наблюдается различная микроскульптура. Однообразные сегменты грудного отдела несут листовидные конечности, что определило название класса. С помощью листовидных конечностей рачок дышит, а также плавает и ползает в поисках пищи. Филлопод также называют конхостраками — Conchostraca (греч. *konche* — раковина; *ostrakon* — скорлупа). Ископаемые раковинки сначала принимали за двустворчатых моллюсков.

Образ жизни и геологическое значение. Современные листоногие рачки обитают в солоноватоводных (лиманы) и пресноводных водоемах, поэтому

Класс Phyllopoda

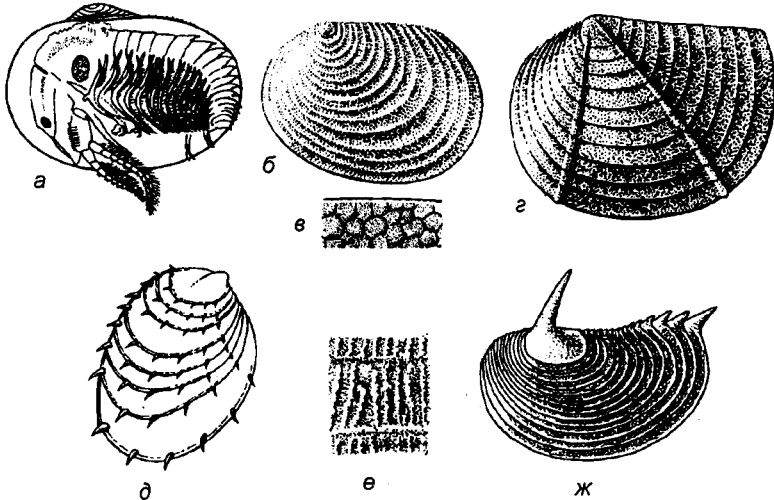


Рис. 161. Класс Phyllopoda (Є?, D—Q).

a — положение рачка в раковине; б, в — *Pseudestheria* (D—K): б — внешний вид раковины, в — ячеистая микроскульптура, увел.; з — *Hemicycloleaia* (C—P); д — *Echinolimnadia* (P₂); е — штриховато-ребристая микроскульптура *Polygrapta* (P₂—T), увел.; ж — *Vertexia* (P₂)

ископаемых представителей считают индикаторами водоемов континентального происхождения, хотя они могут обитать и в морских условиях. Филлопод используют не только для расчленения континентальных отложений, но и для корреляции их с морскими. Девон — современность. Кембрийские находки требуют подтверждения.

Класс Ракушковые рачки, или Остракоды. Classis Ostracoda

Общая характеристика. К классу Ostracoda (греч. *ostrakon* — раковина, панцирь) относится одна из специализированных ветвей ракообразных, широко распространенная во всех водоемах. Тело рачка защищено известковой двустворчатой раковиной микроскопических размеров, хотя палеозойские формы могли достигать 0,5—3 см (рис. 162). Ракушковые рачки линяли, о чем свидетельствует отсутствие на раковине линий и полос нарастания. Число линек достигает 9. Из этого правила имеются исключения: на рис. 163, б, в показана форма, которая не сбрасывала створки. Тело остракод не имеет сегментации, оно несет от одной до трех пар конечностей и обычно оканчивается вильчатым придатком — *фуркой*. На голове присутствуют антеннулы, антенны и еще две пары измененных конечностей (*мандибулы* и *максиллы*). Имеется 3 или 2 глаза: два сложных (фасеточных) и один простой.

Раковина остракод может быть гладкой или скульптурированной бугорками, ребрами, шипами и т.д. Створки сочленяются вдоль верхнего смычного края с помощью *связки*, а их смещению препятствуют выступы, расположенные вдоль *смычного края* одной створки, и соответствующие им углубления на другой створке. Эта система сочленения называется *замок*. Функцию закрывания створок выполняет мускул, от него на внутренней поверхности створок наблюдаются многочисленные отпечатки различной конфигурации. Одна из створок обычно несколько больше другой и частично объемлет ее. В передней части створок у некоторых остракод имеется *бугорок*, называемый *глазным*, так как он соответствует положению глаз. Остракоды раздельнополы, что отражается на строении раковины. Так, у самок задняя часть створки обычно вздутая, что связано с наличием *выводковых камер*.

Образ жизни и условия существования. Современные остракоды обитают в морских, солоноватоводных, пресноводных и гиперсолёных бассейнах, где ведут бентосный и планктонный образ жизни.

Геологическая история. Первые остракоды появились в кембрии. Они обладали слабообызвествленной раковинкой с прямым смычным краем, глазным бугорком и крупным простым отпечатком мускула. Чрезвычайно интересны фосфатизированные находки кембрийских остракод, дающие объемное представление об их внутреннем строении (рис. 163, а). Следует отметить, что принадлежность этих форм к классу Ostracoda некоторыми авторами оспаривается. Начиная с ордовика появляются остракоды с известковой раковиной. В ордовике и силуре преобладали остракоды с крупными раковинками (до 2—3 см в длину), прямым смычным краем, сложными мускулами (о чем судят по их отпечаткам на внутренней поверхности раковины) и нередко с глазными бугорками, как, например, у рода *Leperditia* (рис. 162, б). Начиная с девона преобладают остракоды с небольшими раковинка-

Класс Ostracoda

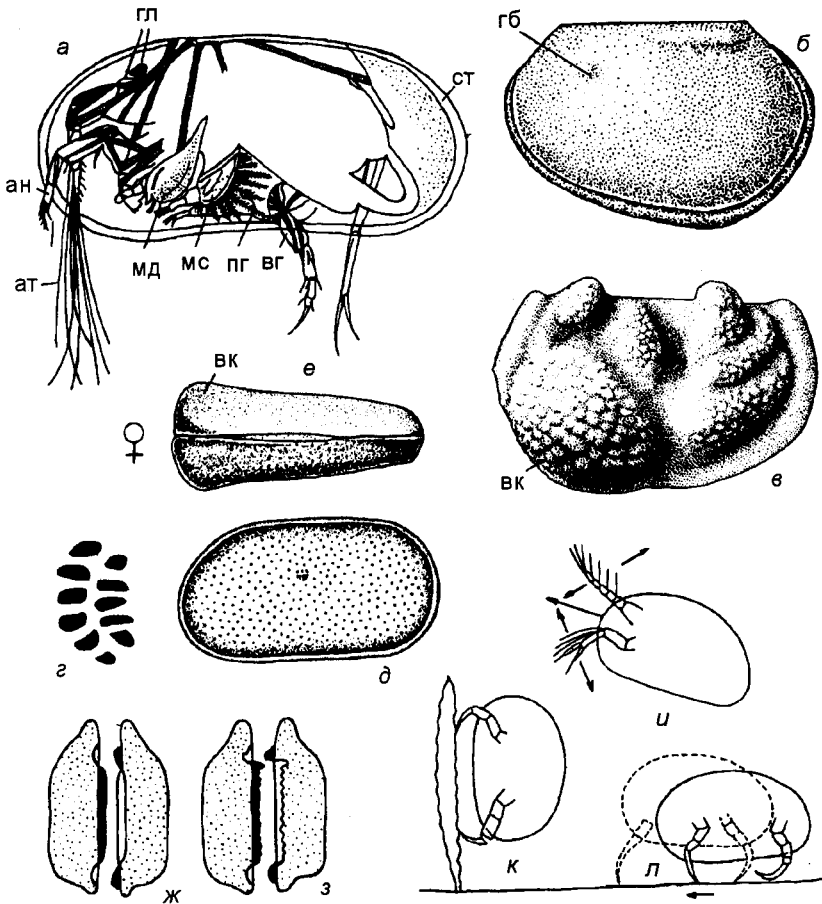


Рис. 162. Класс Ostracoda (Е—Q).

a — схема расположения внутренних органов; *б* — *Leperditia* (S—D); *в* — *Beyrichia* (S—D); *z—e* — *Cytherella* (J—Q): *z* — схема двухрядного расположения отпечатков мускула-замыкателя, *д*, *е* — раковина самочки со стороны левой створки (*д*) и со стороны смычного края (*е*); *ж*, *з* — схема строения замка (зубы показаны черным, ямки и борозды — светлым); *и—л* — образ жизни современных остракод: *и* — плавающий, *к*, *л* — ползающий по водорослям (*к*) и дну (*л*) (*z* — Грамм, 1984; *и—л* — Жизнь животных, 2, 1968). Обозначения: ан — антенна; ат — антеннула; вг — 2-я грудная конечность; вк — выводковая камера; гб — глазной бугорок; гл — глаз; мд — мандибула; мс — максилла; пг — 1-я грудная конечность; ст — створка

ми. Ископаемые мезокайнозойские остракоды характеризуются мелкими раковинками (не более 3 мм в длину), дуговидным смычным краем, отсутствием глазного бугорка. Кембрий — современность.

Геологическое значение. 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. Нередко остракоды составляют значительную часть карбонатных пород.

Класс Ostracoda

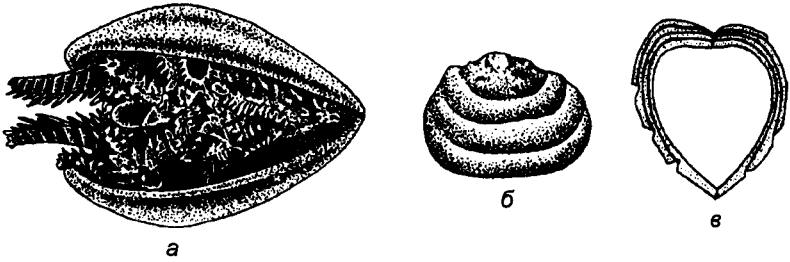


Рис. 163. Класс Ostracoda (Є — Q).

a — *Falites*, фосфатизированный экземпляр с хорошо сохранившимся внутренним строением, поздний кембрий, увел.; *б, в* — *Cryptophyllus* (O₂—J): *б* — внешний вид, *в* — поперечный разрез (видны ступенчато расположенные створки) (*a* — *Lethaia*; *б, в* — *Treatise*., Q. 3, 1961)

Класс Усоногие рачки. Classis Cirripedia

Общая характеристика. Класс Cirripedia (лат. *cirrus* — усики, завивка; *pes, pedis* — нога) представляет уклоняющуюся группу ракообразных, перешедших к прикрепленному образу жизни (рис. 164). Тело рачка защищено известковыми пластинками, образующими домик с крышечкой и плоским основанием (морские желуди, *Balanus*) или чехол, опирающийся на кожистый стебель (морские уточки, *Lepas*). Рачок спинной стороной тела прикрепляется к основанию домика. У него редуцирован головной и брюшной отделы, плохо развиты ротовые конечности, атрофированы сложные глаза и антенны. Рачок лежит в домике на спине, с помощью мышц открывает пластинки крышечки и выставляет в щель шесть пар грудных двуветвистых конечностей в форме усиков. Они расправляются в виде веера, совершают колебательные и хватательные движения и образуют ловчую сеть.

Класс Cirripedia

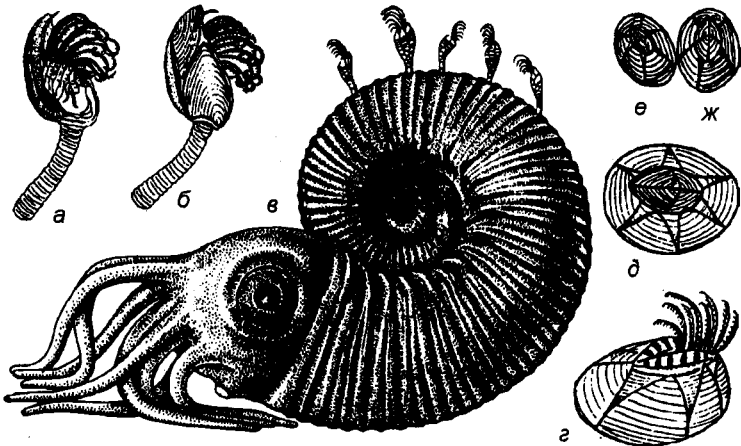


Рис. 164. Класс Cirripedia (Є—Q).

а, б — *Lepas* (P₂—Q), общий вид; *в* — реконструкция раннемелового аммонита *Chelonicerias* с «морскими уточками» на раковине; *г-ж* — *Balanus s. lato* (P₂—Q) (*г* — Друщиц, Зевина, 1969)

Условия существования и геологический возраст. В ископаемом состоянии начиная с кембрия встречаются изолированные пластинки и очень редко целые домики. В настоящее время усонигие обитают в морских и солоноватоводных бассейнах, на твердых субстратах дна, включая раковины беспозвоночных, или прикрепляются к внешней поверхности крупных пелагических животных, а также к днищам кораблей. Глубины обитания бентоса вплоть до денсали и ультраабиссали.

Подтип Хелицеровые. *Subphylum Chelicerata*

Общая характеристика. К подтипу Chelicerata (греч. *chele* — коготь, раздвоенный; *keras* — рог) относятся разнообразные водные и наземные членистоногие, из которых наиболее известны пауки, скорпионы и мечехвосты (рис. 165). Наряду с мелкими формами (менее 1 мм) встречаются и очень крупные, почти двухметровые гиганты. Тело состоит из двух отделов: еди-

Подтип Chelicerata

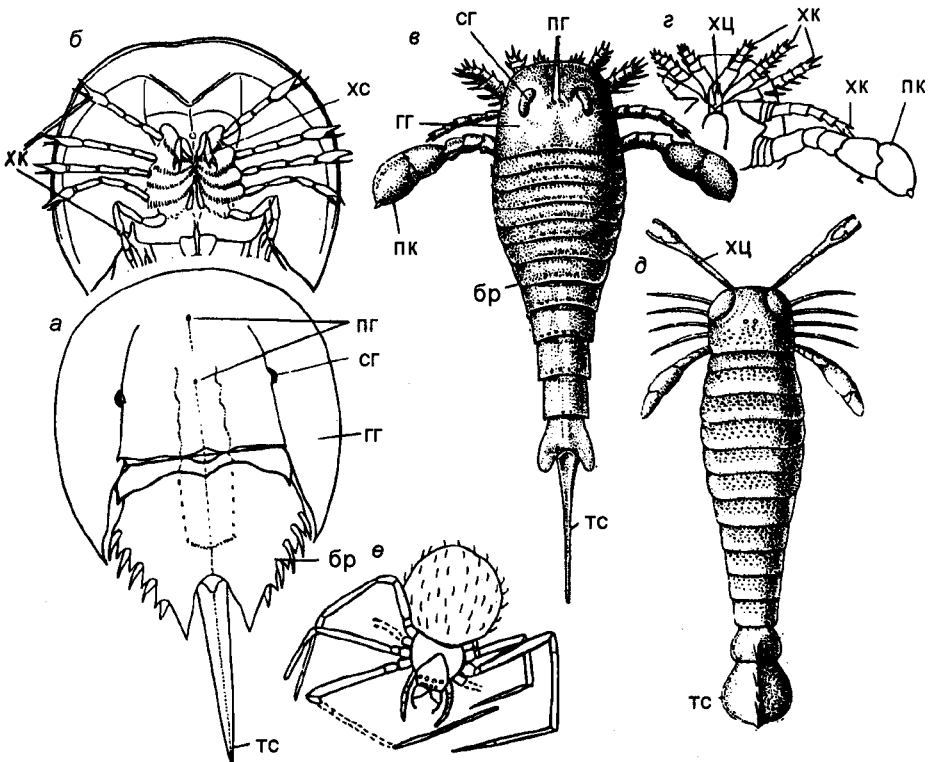


Рис. 165. Подтип Chelicerata.

a—d — класс Merostomata (Є—Q): *a, б* — мечехвост *Limulus* (Q): *a* — вид со спинной стороны, *б* — вид с брюшной стороны; *в, з* — *Eurypterus* (S₂—D₁): *в* — вид со спинной стороны, *з* — вид головогруды с брюшной стороны; *д* — *Acitramus* (S—D); *е* — класс Arachnida (S₂—Q), паук *Misumera* (P).
Обозначения: бр — брюшко; гт — головогрудь; пг — простые глаза; пк — плавательная конечность; сг — сложный глаз; тк — тельсон (конечный сегмент); хк — ходильные конечности; хц — хелицеры

ной *головогрудь* и *брюшка*. Головогрудь образована из шести сегментов и несет шесть пар конечностей; первая пара преобразована в раздвоенные клешни — *хелицеры*, что определило название подтипа. Брюшко, как правило, состоит из различного числа сегментов, причем конечности этого отдела преимущественно редуцированы или специализированы и видоизменены. Большинство хелицероных ведет наземный образ жизни, они дышат легкими или трахеями, водные формы дышат жабрами. Глаза простые и сложные, иногда отсутствуют. Хитиновый скелет хелицероных в виде щита или *панциря* покрывает головогрудь либо все тело животного.

Систематика. В подтипе хелицероных выделяют от двух до пяти классов, классификационными признаками которых служат прежде всего число и степень слияния сегментов брюшка, характер дифференциации конечностей головогрудь и брюшка, а также специфика органов дыхания и зрения. В ископаемом состоянии наиболее многочисленны и разнообразны меростомовые подкласса эвриптероидей.

Класс Меростомовые. Classis Merostomata

Класс Merostomata (греч. *meros* — часть, кусок; *stoma* — рот) включает мечехвостовых и эвриптероидей. Если первые существовали в прошлом и продолжают существовать в современных морских бассейнах, то вторые жили только в палеозойскую эру преимущественно в солоноватоводных и пресных водоемах (рис. 165). Общими для них являются нестабильное число сегментов брюшка, наличие конечного шипа, пластинки или двух лопастей, жаберное дыхание и присутствие пары сложных глаз и одной пары простых глазков. Кембрий — современность.

Подкласс Эвриптероидей. Subclassis Eurypteroidea

Общая характеристика. Удлиненное тело Eurypteroidea (греч. *eury* — широкий; *pteron* — крыло) заключено в хитиновый панцирь. Головогрудь представляла единое несегментированное образование в виде щита с шестью парами конечностей, отличающихся друг от друга морфологией и функцией (рис. 165, в—д). Первая пара — хелицеры клешневидной формы — выполняла функцию хватания и дробления; вторая—пятая пары — ходильные ноги — служили для передвижения. Широкая уплощенная шестая пара конечностей выполняла функцию плавания, ее форма напоминает крыло, отчего и происходит название эвриптероидей — ширококрылые. Имелись две пары глаз. Сложные крупные глаза (фасеточные) располагались по бокам или у края в передней части головогрудь. Сильно сближенные маленькие простые глазки находились в осевой части.

Сегментированное брюшко состояло из 12 подвижно сочлененных сегментов, которые постепенно сужались к заднему концу. Брюшко не имело конечностей и оканчивалось шипом — *тельсоном* или расширенной двулопастной пластинкой, выполнявшей функцию плавника. Обычные размеры эвриптероидей — 10—20 см, но были и крупные формы (до 2 м).

Образ жизни и условия существования. Эвриптероидеи вели плавающий придонный и ползающий донный образ жизни, существовали в мелководье морей с нормальной, пониженной и повышенной солёностью (лагуны, лиманы), также могли обитать и в пресноводных бассейнах.

Геологическое значение. Геологическое значение эвриптероидей связано со спецификой их обитания, что позволяет реконструировать солевой режим бассейна и стадию его развития, переходную от моря к суше. От эвриптероидей в силуре, вероятно, произошли скорпионы, обитающие только на суше. Ордовик — пермь, расцвет в силуре — девоне.

Подтип Трахейные. *Subphylum Tracheata*

Общая характеристика. К подтипу Tracheata (греч. *tracheios* — дыхательное горло) относятся наземные и вторично-водные членистоногие. Трахейные представлены многоножками (сколопендры и др.) и насекомыми. Дыхание осуществляется через систему воздухоносных трубочек — *трахей*, пронизывающих все тело. Трахеи открываются наружу по бокам тела отверстиями — *дыхальцами*. Через них внутрь поступает кислород, а наружу выводится углекислый газ. У некоторых водных форм имеются *трахейные жабры*, представляющие собой выросты стенок тела, пронизанные отростками трахей; у редких форм — дыхание кожное. Тело трахейных состоит из двух или трех отделов. Наружный покров тела, а также стенки трахей хитиновые.

Принципы классификации и систематика. Современные трахейные — сложная группа членистоногих. Они имеют, вероятно, разных предков, развивавшихся параллельно и независимо, но со сходным конечным результатом. Обычно трахейных подразделяют на две группы: многоножки и насекомые. Первые насчитывают более 53 000 современных видов, а вторые — более 2,5 млн. При выделении классов учитывают различные комбинации числа и строения отделов тела.

Многоножки (Myriapoda) — сборная группа наземных трахейных, объединяющая четыре класса. Они возникли, вероятно, в кембрии от наземных кольчатых червей. Тело многоножек в отличие от насекомых состоит из двух отделов: головы и длинного туловища, насчитывающего до 375 сегментов, снабженных ножками. Многоножки по одним данным — в девоне, по другим — в карбоне дали начало насекомым. Время существования трахейных: кембрий?, поздний девон — современность.

Класс Насекомые. **Classis Insecta**

Общая характеристика. К классу Insecta (лат. *insectum* — разрезанный на части) относится многочисленная группа членистоногих, имеющая, как правило, крылья. Длина современных насекомых от 0,2 мм до 38 см. Размах крыльев у вымерших предков стрекоз доходил до 75 см. Число описанных современных видов насекомых превосходит 1 млн, составляя более половины от общего числа видов царства животных, общее число насекомых, вероятно, более 2,5 млн. Они живут на суше, редко в пресных водоемах и еще реже

в море, воздушную среду из всех беспозвоночных освоили только насекомые. Насекомые дышат с помощью трахей, лишь у некоторых водных форм появляются трахейные жабры.

Тело насекомых состоит из головы, груди и брюшка, покрытых хитиновой оболочкой — кутикулой (рис. 166). На голове, образованной, как правило, за счет слияния четырех сегментов, находятся глаза (2 сложных, 2 простых) и четыре пары конечностей. Первая пара представлена антеннами, а три последующие преобразованы в челюсти — жвалы. Грудь сложена тремя сегментами, каждый из них имеет пару ног, поэтому насекомых называют также *шестиногими* — Hexapoda (греч. *hex* — шесть; *pous*, род. п. *podos* — нога).

Класс Insecta

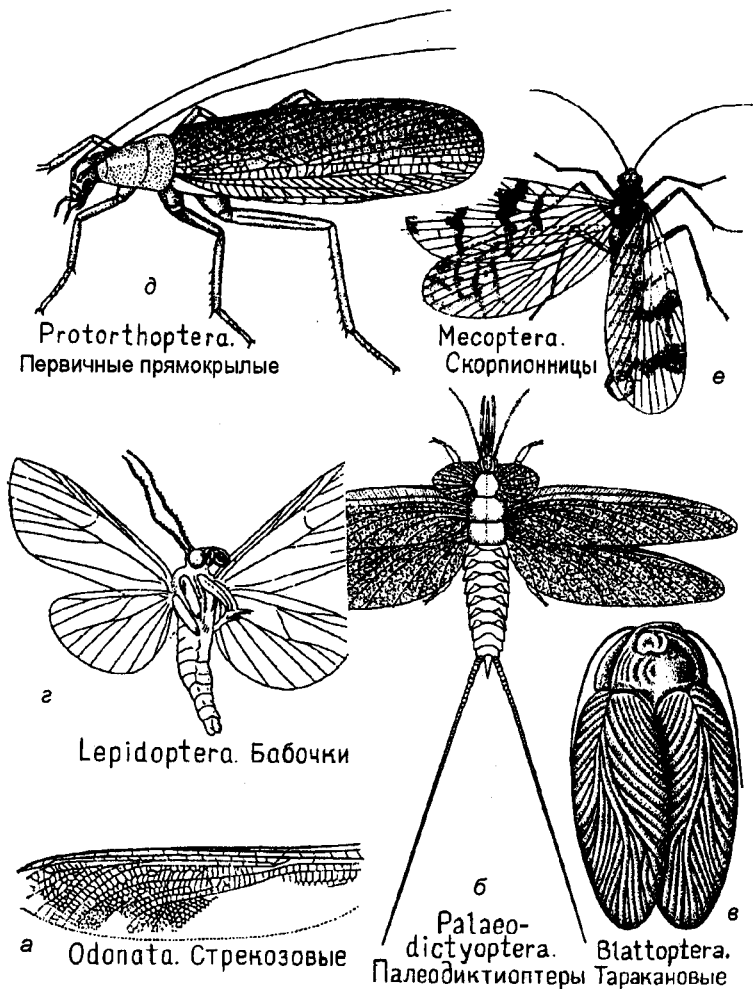


Рис. 166. Некоторые отряды насекомых (Основы палеонтологии, 9, 1962; Каменная книга, 1997).

a — *Liadotypus relictus*, крыло. Ранняя юра. Средняя Азия; *б* — *Stenodictia lobata*, реконструкция. Карбон. Франция; *в* — *Adeloblatta columbiana*, реконструкция. Средний-поздний карбон. США; *г* — *Glendotricha algae*, общий вид. Палеоген (янтарь). Прибалтика; *д* — *Stenaropoda fischeri*, реконструкция. Поздний карбон. Западная Европа; *е* — *Agetochorista tillyardi*, реконструкция. Ранняя пермь. Урал

Класс Insecta

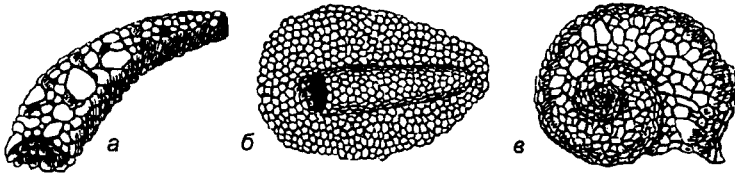


Рис. 167. Класс Insecta ($D_3?$, C—Q).

а—в — агглютинированные «домики» современных ручейников

Последние два сегмента обычно несут крылья. *Брюшко* состоит из 5—11 сегментов, не имеющих конечностей, но часто несущих на конце два отростка — *церки*.

Некоторые насекомые (ручейники) строят агглютинированные трубочки различной формы (рис. 167). Эти образования часто встречаются в континентальных отложениях мезозоя. В строении «домиков» прослеживается определенная закономерность в форме, размерах и расположении зерен.

Геологическая история. Насекомые, вероятно, появились в девоне. В карбоне уже встречаются бескрылые и крылатые, среди последних известны гиганты. История развития насекомых тесно связана с растительностью и температурным фактором. Известны группы насекомых, существующих только в лесах (джунглях) или только в степях и т.д. В то же время их распространение лимитировано температурным режимом, необходимым для сохранения жизнедеятельности личинок. Вероятно, насекомые и в прошлое геологическое время были многочисленной и разнообразной группой, но в настоящее время это наиболее процветающая группа членистоногих, расцвет которой связан с появлением цветковых растений.

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. Поздний девон?, карбон — современность.

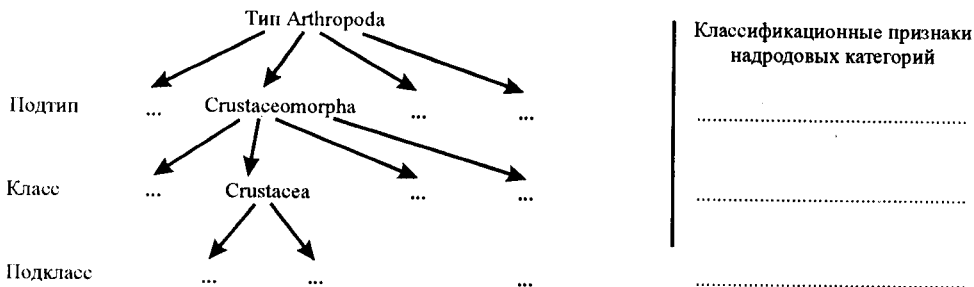
→ Членистоногие в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа членистоногих в соответствии со схемой 11, вписав названия недостающих таксонов. Справа приведите основные классификационные признаки для высших таксонов.

Упражнение 2. Определите родовую принадлежность данного экземпляра, используя ключ для определения. Основные типы строения членистоногих даны на рис. 152, а морфологические особенности панциря трилобитов приведены на рис. 154.

Систематический состав типа Arthropoda



Упражнение 3. Зарисуйте и опишите определенный экземпляр. На рисунке покажите основные характерные особенности, сократив за счет этого текстовое описание.

Упражнение 4. Составьте схему строения изученных родов трилобитов. На ней должны быть отражены основные признаки, приводимые в учебнике.

Упражнение 5. Составьте сравнительную таблицу классов типа членистоногих в соответствии с табл. 20, используя пройденный материал и сведения, изложенные в учебниках и справочниках. Проиллюстрируйте упражнение схематическими рисунками, подобрав таковые в данном учебнике.

Таблица 20

Сравнение некоторых классов типа Arthropoda

№	Признак	Trilobita	Phyllopoda	Ostracoda	Cirripedia	Merostomata	Insecta
1	Схема строения основных представителей						
2	Число и тип конечностей головного или головогрудного отдела						
3	Состав скелета						
4	Строение скелета (двустворчатая раковина, панцирь, конический «домик» и т.д.)						
5	Органы дыхания						
6	Среда обитания и образ жизни						
7	Современные и ископаемые представители						
8	Геологический возраст						

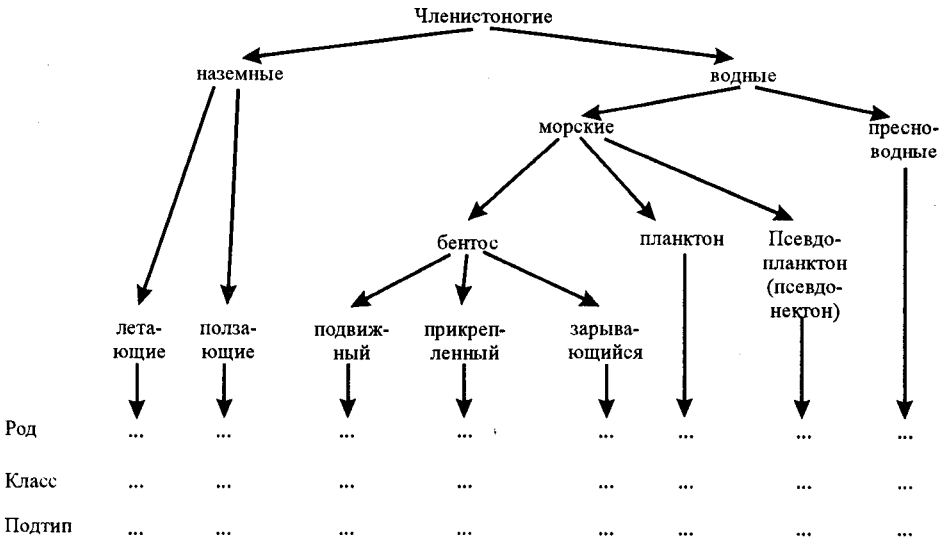
Примечание. Ответы на пункты 1—2 желательно дополнить схематическими рисунками.

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 6. Составьте текстовую схему, отражающую образ жизни членистоногих, сгруппировав изученные таксоны (от рода до класса) по среде обитания: воздушная, наземная и водная; для водных укажите отдельно морские, солоноватоводные и пресноводные формы, выделите бентосные и пелагические группы (схема 12). Для составления схемы проанализируйте материал, просмотренный на лабораторных занятиях и изложенный на лекциях и в учебнике.

Схема 12

Среда обитания и образ жизни современных и ископаемых членистоногих



Упражнение 7. Для морских членистоногих покажите дно моря (батиаль) и толщу воды (пелагиаль) и разместите на дне и в толще воды изученные вами роды, взяв за образец рис. 25.

Упражнение 8. Проанализируйте рис. 160, на котором показаны бентосные и планктонные трилобиты. Распределите изученные вами роды подобно тому, как сделано на этом рисунке.

Эволюция

Упражнение 9. Проанализируйте на рис. 157—159 строение головного щита. Укажите изменение во времени следующих особенностей: *a* — форма головного щита; *b* — строение глабели (форма глабели, степень слияния сегментов); *в* — лицевые швы.

Упражнение 10. Проанализируйте рис. 155, отражающий онтогенез трилобита, и охарактеризуйте каждую стадию, обратив особое внимание на последовательность появления головного щита, туловищного отдела и хвостового щита.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 11. Встречен вид *Asaphus expansus* (Wahlenberg). Покажите его место в эволюционном древе царства животных, указав более высокие таксоны и вписав их названия. Поясните, почему фамилия автора заключена в скобки.

Геохронология

Упражнение 12. Составьте геохронологическую таблицу распространения изученных таксонов типа членистоногих.

Упражнение 13. Определите возраст отложений по комплексу членистоногих. Например, встречаются следующие роды: *Scutellum*, *Phacops*, *Dalmanites*. Сведения о интервале существования каждого рода найдите в учебнике или в справочнике.

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на четыре вопроса, выбрав правильный ответ из четырех предложенных.

I. Когда существовали Trilobita?

1. О — Р. 2. Є — Р. 3. S — Р. 4. Є — Т.

II. У какого рода трилобитов лицевой шов переднечечного типа?

1. *Asaphus*. 2. *Illaenus*. 3. *Agnostus*. 4. *Pliomera*.

III. Сколько сегментов в туловищном отделе у трилобитов подкласса Miomera?

1. 3—6. 2. 2—7. 3. 2—3. 4. 6—12.

IV. Кто ведет прикрепленный образ жизни?

1. *Asaphus*. 2. *Eurypterus*. 3. *Agnostus*. 4. *Balanus*.

Вариант 2 (продолжение контрольной). Самостоятельно сформулируйте V—X вопросы и предложите на каждый из них один правильный ответ и три неправильных, но желательного правдоподобных.

Тип Моллюски. Phylum Mollusca

Тип Mollusca

Класс Monoplacophora

Класс Loricata

Класс Bivalvia

Класс Gastropoda

Класс Scaphopoda

Класс Cephalopoda

Класс Tentaculita

Класс Hyolitha

Общая характеристика. К типу Mollusca (лат. *molluscus* — мягкий, мягкотелый) относят трехслойных первичноротых животных, обитающих в водной и наземной среде. Большинство моллюсков имеет раковину, для них характерна двусторонняя симметрия, хотя встречаются и асимметричные формы (рис. 168). Из современных форм широко известны двустворки, гастроподы, нередко являющиеся предметом коллекционирования

из-за красиво окрашенных и причудливо скульптурированных раковин, различные головоногие моллюски, такие, как осьминоги, кальмары, каракатицы с высокоорганизованной нервной системой, получившие название «приматов» моря. Чрезвычайно важны для биостратиграфических построений ископаемые моллюски, и в первую очередь аммониты и белемниты,

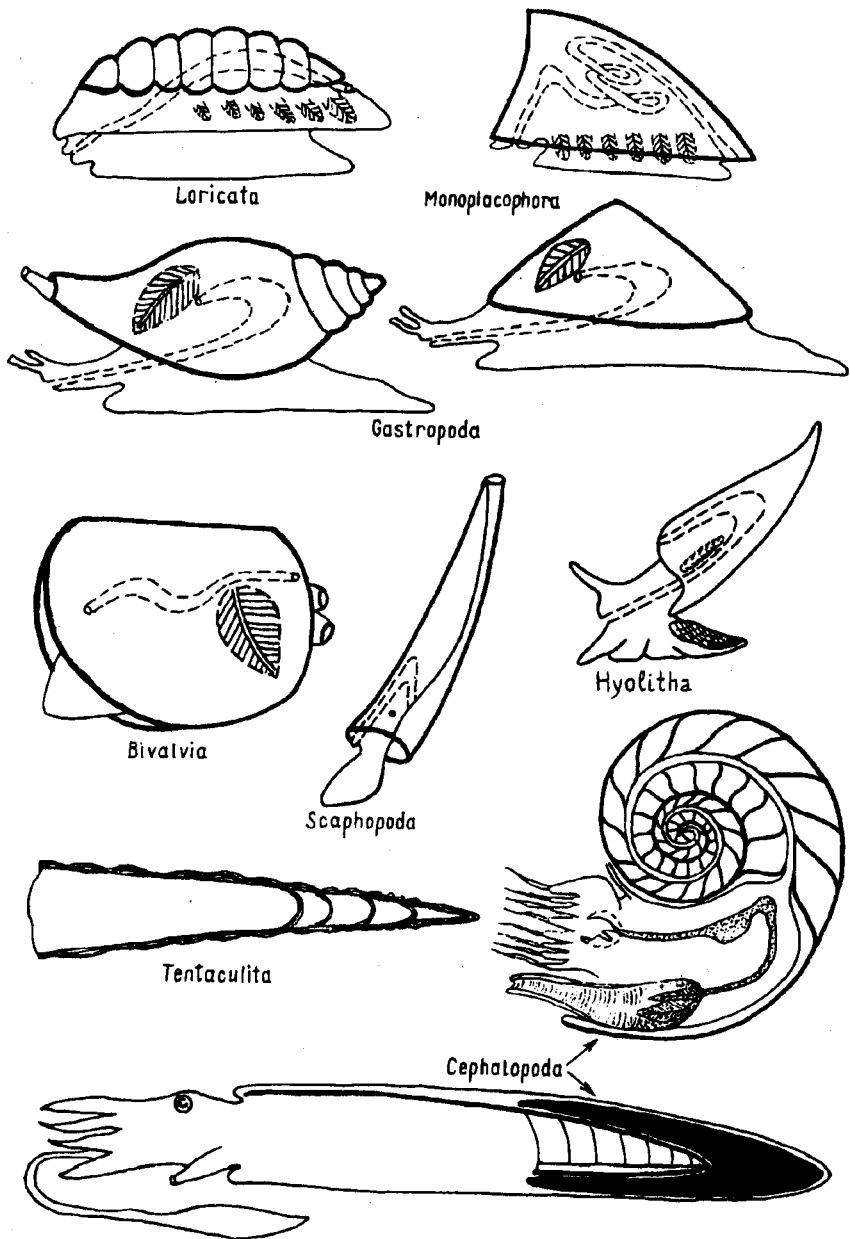


Рис. 168. Схема строения основных классов типа моллюсков

а двустворки и гастроподы не только используются для расчленения и корреляции разрезов, особенно для отложений мезо-кайнозоя, но и служат хорошими показателями среды обитания. Размеры моллюсков изменяются в значительных пределах: от 2—3 мм (планктонные крылоногие гастроподы) до 18 м (гигантские кальмары).

В настоящее время суммарное число современных и ископаемых видов моллюсков насчитывает 180 000, из них 50 000 приходится на долю ископаемых. По численности этот тип занимает среди царства животных второе место после членистоногих.

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 (рис. 168). Внутренние органы облечены 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.

Моллюски в основном животные раздельнополые, иногда гермафродиты. Эмбриональное развитие многих групп завершается формированием личинки трохофорного типа. Для нее характерно наличие экваториального пояса ресничек, с помощью которых личинка парила в толще воды. У значительного числа представителей развитие прямое.

Раковина у моллюсков преимущественно наружная, реже внутренняя, иногда отсутствует, например у голых слизней. Чаще всего раковина единая, реже она состоит из двух створок, а у наиболее примитивных форм имеется несколько пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга. Раковина моллюсков чаще всего полностью или почти полностью закрывает тело животного.

Образ жизни и условия обитания. Моллюски — постоянные компоненты морских сообществ. Двустворчатые и брюхоногие приспособились также к жизни в солоноватых и опресненных бассейнах; среди последних имеются и наземные формы, в частности виноградная улитка. Морские моллюски освоили все широты и глубины — от 0 до 5000 м; наиболее богатые сообщества занимают верхнюю сублитораль. Моллюски обитают на дне водоемов (на поверхности грунта или внутри него) и в толще пелагиали (нектонные и планктонные). По способу питания выделяются формы растительноядные, хищные и падалееды; одни моллюски собирают пищу активно и перетирают ее с помощью находящейся в глотке терки — *радулы*, а другие фильтруют воду, улавливая из нее органические частицы, прежде всего различные микроорганизмы.

Принципы классификации и систематика. Моллюски, вероятно, еще в докембрии произошли от кольчатых червей. О их родстве свидетельствуют единый тип эмбриогенеза кольчатых червей и моллюсков и сохранение метамерности в строении некоторых внутренних органов у низших моллюсков. Взаимоотношения между основными классами отражены на рис. 169. Ниже рассматриваются следующие классы: Monoplacophora (Є—Q), Loricata (Є₃—Q), Bivalvia (Є—Q), Gastropoda (Є—Q), Scaphopoda (O—Q), Cephalopoda (Є₃—Q), Tentaculita (S—P), Nyalitha (Є—P).

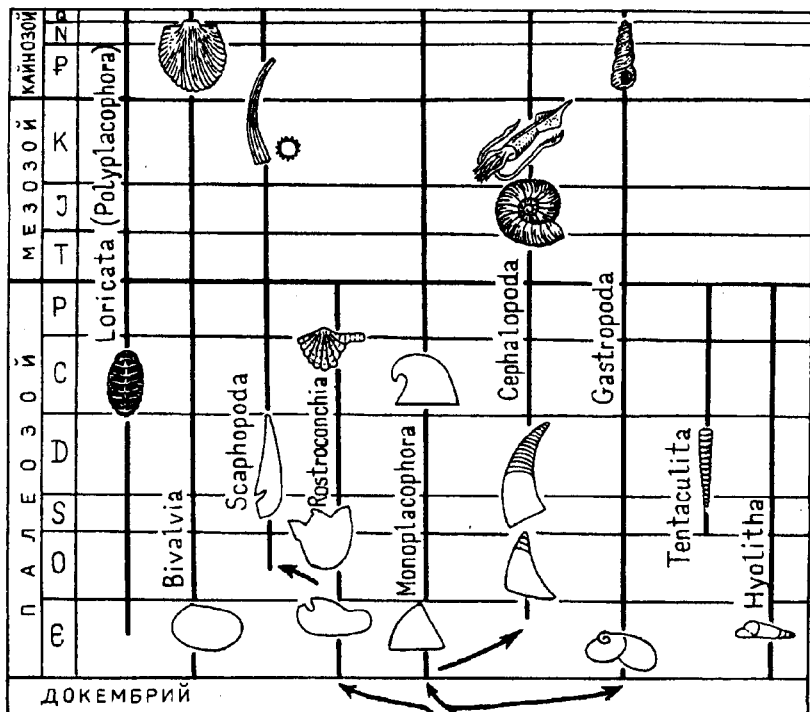


Рис. 169. Схема геохронологического распространения и возможные родственные связи типа моллюсков

Класс Моноплакофоры. Classis Monoplacophora

Общая характеристика. К небольшому по объему классу Monoplacophora (греч. *monos* — один; *plakos, plax* — плоскость, пластина; *phoros* — несущий) относятся моллюски с метамерным расположением некоторых внутренних органов. Раковина моноплакофор имеет колпачковидную форму с различно ориентированной макушкой, т.е. подобна раковине крышечных гастропод. Наружная поверхность гладкая или покрыта концентрическими складками и морщинами, реже присутствуют радиальные ребра. На внутренней поверхности наблюдаются изолированные отпечатки мускулов в количестве от двух до восьми пар.

Моноплакофоры длительное время считались вымершей группой, существование которой ограничивалось палеозоем (кембрий — девон). На ядрах и раковинах ископаемых форм наблюдались множественные отпечатки мускулов, тогда как у крышечных гастропод имеется единый мускул подковообразной формы (ср. рис. 170 и 188, д). Несомненный потомок палеозойских форм был поднят в 1952 г. с глубины 3500 м около берегов Мексики (род *Neopilina*). Эта находка позволила изучить строение мягкого тела и установить метамерность в расположении внутренних органов (жабр, мускулов и т.д.), что свидетельствует о примитивности данного класса.

Геологический возраст. Моноплакофоры существуют с кембрия до настоящего времени; на территории России они встречаются в палеозойских от-

Класс Monoplacophora

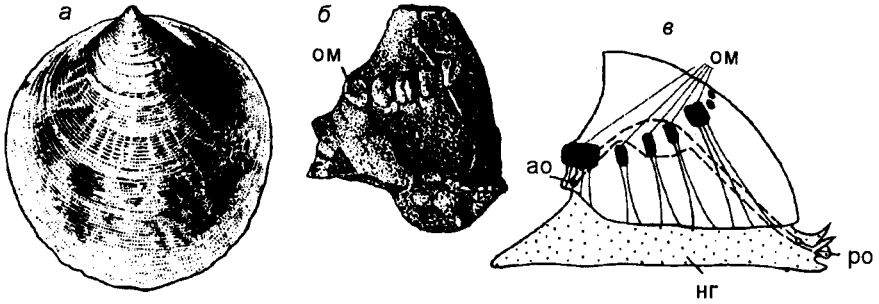


Рис. 170. Класс Monoplacophora (Є — Q).

a — *Neopilina* (современность), внешний вид; *б, в* — *Romaniella* (O₁): *б* — ядро сбоку, *в* — реконструкция. Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *нг* — нога; *ом* — отпечатки мускулов; *ро* — ротовое отверстие

ложениях Урала, Восточно-Европейской и Сибирской платформ. Современные представители найдены за пределами нашей страны.

Класс Панцирные. Classis Loricata

Общая характеристика. Небольшой по объему класс Loricata (лат. *loricatus* — одетый в панцирь) охватывает низших морских эвригалинных моллюсков, к которым относится около 1000 современных и ископаемых видов. По одному из живущих ныне родов нередко используют собирательное название *хибоны*. Современные формы обычно имеют размеры менее 5 см, изредка достигают 20—30 см.

Мягкое двусторонне-симметричное тело состоит из обособленной полукруглой головы, широкой подошвообразной ноги и внутреннего мешка. Мягкое тело сверху защищает панцирь из восьми подвижно сочлененных пластинок, что определило третье название этого класса — Polyplacophora (греч. *poly* — много; *plakos, plax* — плоскость, пластина; *phoros* — несущий). Крайне редко ископаемые формы имеют 7 пластинок (рис. 171). Гладкие или орнаментированные пластинки черепицеобразно налегают друг на друга. На задней поверхности каждой пластинки имеются выступы — апофизы для более плотного сочленения. У более высокоорганизованных форм присутствуют также дополнительные пластинки по бокам — *инсерционные пластинки*.

Образ жизни и геологический возраст. Древнейшие находки хитонов встречаются в отложениях верхнего кембрия. В настоящее время они живут преимущественно на мелководье, хотя могут встречаться до глубин 4000 м. Хитоны медленно передвигаются по дну либо присасываются подошвообразной ногой к скалам и валунам. Они питаются водорослями или фораминиферами, реже губками. При опасности панцирные моллюски могут сворачиваться и тем самым защищать брюшную сторону тела. Поздний кембрий — современность.

Класс Loricata

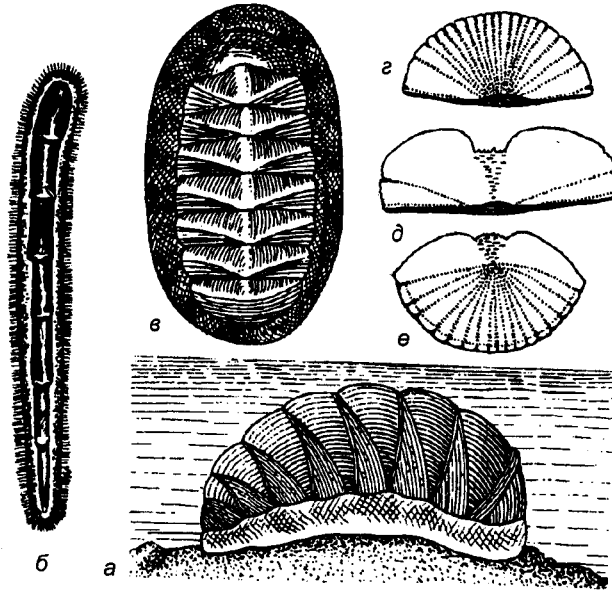


Рис. 171. Класс Loricata (Є₃—Q).

а — современный *Chiton s. lato*; *б* — *Septemchiton* (O₃) с семью пластинками; *в—е* — *Chiton* (современность): *в* — вид сверху, *г—е* — схема строения первой (*г*), срединной (*д*) и последней (*е*) пластинок

Класс Двустворчатые моллюски. Classis Bivalvia

Класс *Bivalvia*
Отряд *Taxodontia*
Отряд *Dysodontia*
Отряд *Schizodontia*
Отряд *Heterodontia*
Отряд *Desmodontia*
Отряд *Pachyodontia*

Общая характеристика. Двустворчатые моллюски являются обычными обитателями всех типов водоемов, заселяя как поверхность грунта, так и его толщу. По численности они резко уступают гастроподам и в отличие от последних являются животными двусторонне-симметричными.

Двустворчатые моллюски издавна изучались зоологами и палеонтологами, которые по-разному оценивали таксономическое значение признаков. В результате для этого класса независимо были предложены четыре названия: *Bivalvia* Linnaeus, 1758 (лат. *bi* — два, дважды; *valva* — створка); *Acerphala* Link, 1807 (греч. *a* — отрицание; *kephale* — голова); *Lamellibranchiata* Blainville, 1814 (лат. *lamella* — тонкая пластинка; греч. *branchia* — жабры); *Pelecypoda* Goldfuss, 1880 (греч. *pelekys* — топорик; *pus, podos* — нога). Для палеонтологов более предпочтительно первое название, данное К.Линнеем, так как оно связано с раковиной. Двустворки известны с кембрия и существуют поныне. В настоящее время известно около 20 000 видов, минимальные размеры раковин меньше 1 см, а максимальные превышают 1 м. Гигант среди двустворок и, вероятно, один из долгожителей среди беспозвоночных — род *Tridacna*. Размеры раковины вида *T. gigas* достига-

ют 1,4 м, продолжительность жизни исчисляется сотнями лет, а основная пища — симбиотические динофитовые водоросли зооксантеллы.

Все представители данного класса имеют раковину, состоящую из двух равных или неравных створок. Дыхание осуществляется двумя парами жабр, обычно свисающих в виде пластин (пластинчатожаберные). В передней части животного располагается *нога* клиновидной или топорovidной формы (топоронogie). Нервная система представлена тремя парами нервных узлов — *ганглиев*, один из которых располагается в ноге, и нервных стволов, протягивающихся между ними; головной отдел не обособлен (безголовые). Внутренние органы заключены в *мантию*, разделенную на две равные или неравные лопасти (рис. 172). *Лопастии мантии* могут полностью или частично срастаться на заднем конце, образуя вытянутые трубчатые *сифоны*: нижний — вводной и верхний — выводной. Через вводной, жаберный, или дыхательный, сифон вода поступает к жабрам (рис. 173) и далее к ротовому отверстию. Двустворки являются фильтраторами: пища поступает к ротовому отверстию, расположенному на переднем конце мягкого тела, вместе с током воды. Так как рот не снабжен радулой, то двустворки могут питаться лишь органическим детритом и различными микроорганизмами, в частности диатомовыми водорослями. За желудком следует длинный кишечник, образующий заходящую в ногу петлю и заканчивающийся на заднем конце анальным отверстием; оно находится недалеко от выводного, или анального, сифона.

Мантия выделяет раковину, состоящую из трех слоев: наружного органического (конхиолинового) и двух внутренних известковых: призматического и пластинчатого; в действительности взаимоотношение известковых слоев, как правило, более сложное.

Раковина двустворок может открываться и закрываться. Открывание, а точнее, приоткрывание створок происходит с помощью эластичной *связки*,

Класс Bivalvia

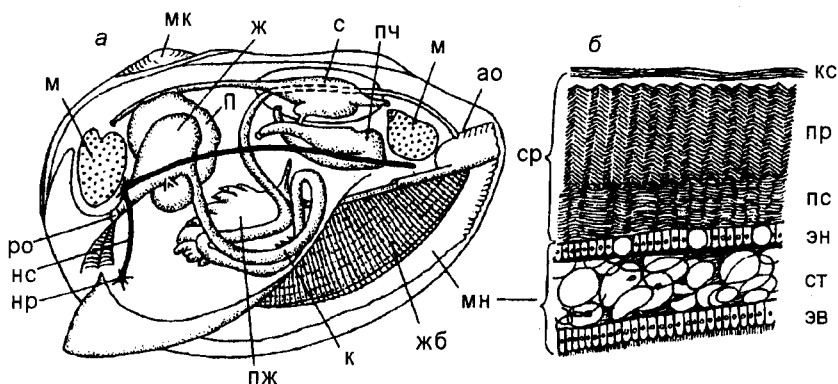


Рис. 172. Класс Bivalvia (E—Q).

a — схема внутреннего строения; *b* — строение мантии и микроструктура стенки раковины. *Обозначения*: ао — анальное отверстие; ж — желудок; жб — жабры; к — кишечник; кс — наружный (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; ро — ротовое отверстие; с — сердце; ср — стенка раковины; ст — соединительная ткань мантии; эв — внутренний и эн — наружный эпителий мантии

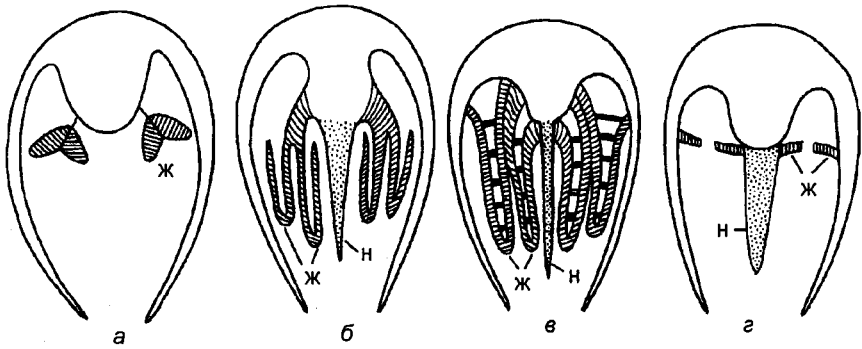


Рис. 173. Схема строения жабр двустворчатых моллюсков.

a — двоякоперистые; *b* — нитевидные; *в* — пластинчатые; *г* — септалные (Догель, 1981).
Обозначения: ж — жабры; н — нога

а закрывание — быстрое захлопывание створок в случае опасности — с помощью *мускулов*. Таким образом, связка и мускулы действуют как антагонисты. Однако у зарывающихся и сверлящих форм невозможно полное смыкание створок, так как у них имеются различной длины сифоны, которые далеко не всегда полностью втягиваются в раковину. У таких форм на заднем, а изредка и на переднем конце раковины имеется зияние. В исключительных случаях у сверлящих двустворчатых моллюсков сохраняются только реликты раковины (корабельный червь *Teredo*).

Форма створок может изменяться от округлой, овальной до прямоугольной, конической и т.д. (рис. 174). Начальная часть створки — *макушка* — четко фиксируется по линиям нарастания. Она может быть центральной или в различной степени смещенной к переднему, реже к заднему концу створки. При центральном положении макушки *створка равносторонняя*, а при смещенном положении — *неравносторонняя*. Макушки могут быть слабо наклонены

Класс Bivalvia

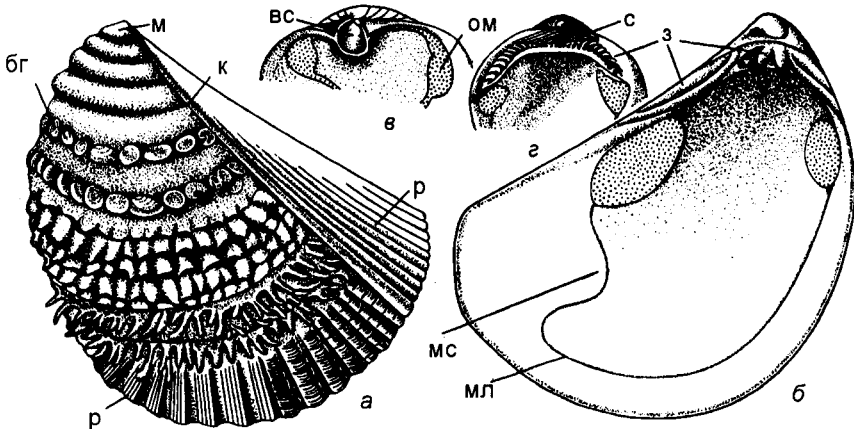


Рис. 174. Схема строения раковины двустворчатых моллюсков.

a — левая створка снаружи и *б-г* — изнутри. Обозначение: бг — бугорки; вс — выступ для связки; з — зубы; к — киль; м — макушка; мл — мантийная линия; мс — мантийный синус; ом — отпечатки мускулов; п — ребра; с — площадка для связки

вперед или назад, у некоторых форм они спирально свернуты или даже клювовидно изогнуты. У большинства двустворчатых моллюсков *раковина равностворчатая*, т.е. правая и левая створки равны между собой, у меньшинства *раковина неравностворчатая* и одна из створок больше другой. Раковина может быть гладкой, и в этом случае на ней имеются только *линии нарастания*. Чаще наружная поверхность несет разнообразную скульптуру. К элементам скульптуры относятся ребра, складки, бугорки; иногда присутствует *киль*, или *перегиб*. У зарывающихся форм скульптура преимущественно отсутствует.

Важные признаки наблюдаются на внутренней поверхности створок. К ним относятся: строение зубного аппарата, число и расположение мускулов, контур мантийной линии, особенности положения связки.

Наибольшее значение имеет строение *зубного аппарата*, или *замка*; до недавнего времени этот признак был положен в основу систематики двустворок. Замок представляет собой серию выступов — *зубов* на *смычном крае* одной створки и серию соответствующих им углублений на смычном крае противоположной створки (рис. 175). Зубной аппарат способствует плотному сочленению створок и фиксированию их в определенном положении по отношению друг к другу. Наиболее простой тип зубного аппарата — *рядозубый* — представлен расположенными в ряд зубами сходного строения. Наличие под макушкой коротких вертикальных *главных*, или *кардинальных*, зубов и находящихся впереди и сзади макушки удлинённых, параллельных смычному краю *боковых*, или *латеральных*, зубов характерно для зубного аппарата *разнозубого типа*. *Расщепленнозубый замок* определяется наличием под макушкой массивного зуба, расходящегося вниз на две ветви, при этом зубы имеют поперечные насечки. Зубной аппарат в виде массивных конических или несколько изогнутых выступов получил название замка *толстозубого типа*. У многих двустворок зубы отсутствуют (*беззубые*), а иногда под макушкой развиваются выступы для поддержания внутренних органов либо для размещения связки — *связкозубые*.

Мантийная линия представляет собой след прикрепления мантии к раковине. Она бывает цельной и располагается параллельно краю раковины на некотором расстоянии от него. У двустворок, имеющих сифоны, мантийная линия на заднем конце раковины отступает вглубь и образует *мантийный си-*

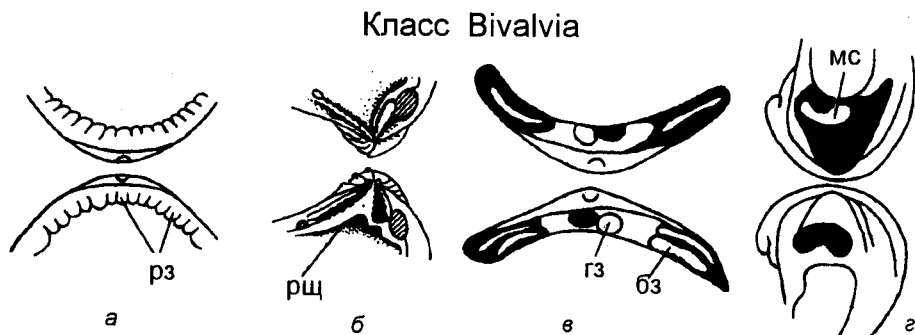


Рис. 175. Типы зубного аппарата двустворчатых моллюсков.

a — рядозубый; *b* — расщепленнозубый; *v* — разнозубый; *z* — толстозубый (внизу даны правые створки, вверху — левые). *Обозначения:* бз — боковые зубы; гз — главный зуб; мс — массивный зуб; pz — ряд зубов; рщ — расщепленный зуб (зубы показаны белым, ямки для зубов — черным)

нус, или *мантийную бухту*. Глубина мантийного синуса коррелятивно связана с длиной сифонов, а значит, отражает глубину зарывания двустворки.

Положение и строение связки бывают различными. По положению выделяются связки наружные и внутренние. *Наружная связка* располагается под макушкой на треугольной площадке — *аре* либо на удлинённой *связочной подпорке* по одну или по обе стороны от макушки. *Внутренняя связка* находится в желобке под макушкой или на специальном выступе одной из створок, прикрепляясь другим концом изнутри к подмакушечной поверхности противоположной створки. Нередко наблюдается сочетание наружной и внутренней связки. У небольшой группы двустворок на смычном крае имеются многочисленные *вертикальные связочные ямки* или *горизонтальные связочные борозды*; связка такого типа называется *сложной*.

Мускульные отпечатки (два, реже один) равной или неравной величины имеют округлую, овальную, иногда удлинённую форму. При наличии неравных мускулов задний больше переднего.

По положению створки разделяются на правые и левые; это подразделение основано на расположении раковины по отношению к внутренним органам животного. Прежде всего необходимо выяснить, какой край является передним, а какой задним (рис. 176). Имеется несколько признаков, помогающих определить передний и задний концы створки. После этого нужно расположить раковину макушкой вверх и передним концом вперед, при













<i>Левая створка</i>	<i>Раковина снаружи</i>	<i>Правая створка</i>
	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)	
 мс слева от макушки	<i>Раковина изнутри</i> 1. Мантийный синус (мс) расположен сзади	 ПК ЗК мс справа от макушки
 ЗМ ЗМ слева от макушки	2. При наличии неравных мускулов задний (ЗМ) всегда крупнее переднего	 ЗМ
 ЗМ	3. При наличии одного мускула это мускул задний	 ЗМ

Рис. 176. Схема для определения правой и левой створок

этом правая створка будет расположена с правой, а левая — с левой стороны. Макушка обычно приближена к переднему краю, мантийный синус всегда расположен у заднего края, при наличии неравных мускулов задний больше переднего, если мускул и соответственно мускульный отпечаток один, то он ближе к заднему краю.

Принципы классификации и систематика. На современном и ископаемом материале мы можем наблюдать строение замка, поэтому в учебнике отдано предпочтение системе, основанной на этом признаке, и ниже рассматриваются шесть отрядов: *Taxodonta* — рядозубые, *Dysodonta* — беззубые, *Schizodonta* — расщепленнозубые, *Heterodonta* — разнозубые, *Desmodonta* — связкозубые и *Pachyodonta* — толстозубые. Ближе к естественной другая система, базирующаяся на строении внутренних органов, и в первую очередь жабр; в этой системе строение замочного аппарата учитывается в качестве дополнительного признака.

Отряд *Taxodonta* (греч. *taxis* — порядок; *odus*, род. п. *odontos* — зуб), или **рядозубые**. Раковина равностворчатая, гладкая или ребристая (рис. 177). Смычный край прямой или изогнутый. Зубной аппарат рядозубого типа. Мантийная линия цельная, изредка с небольшим синусом; наблюдаются два почти равновеликих мускульных отпечатка. Связка преимущественно наружная, расположена на арее с *шевронами*, реже внутренняя, в небольшом уг-

Отряд *Taxodonta*

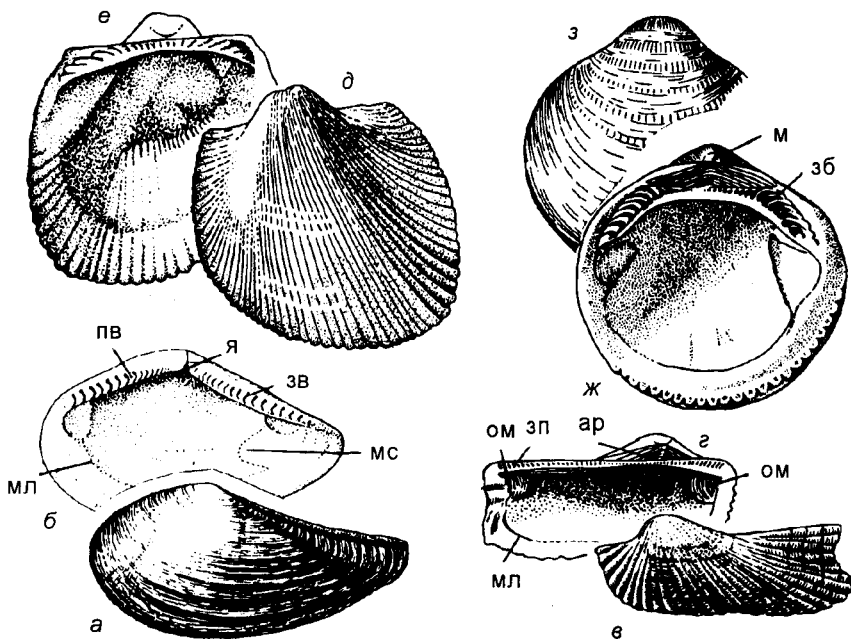


Рис. 177. Отряд *Taxodonta* (E_2-Q).

a, б — *Nuculana* ($T-Q$): *a* — левая створка снаружи, *б* — правая створка изнутри; *в, г* — *Arca* (J_3-Q), левая створка: *в* — снаружи, *г* — изнутри; *д, е* — *Cucullaea* ($J-Q$), левая створка: *д* — снаружи, *е* — изнутри; *ж, з* — *Glycymeris* ($K-Q$), равносторонняя створка с центральной макушкой: *ж* — изнутри, *з* — снаружи. **Обозначения:** ар — арее с шевронами; зб — зубы на дуговидно изогнутом замочном крае; зв — задняя ветвь зубов; зп — прямой замочный край с зубным аппаратом рядозубого типа; м — макушка; мл — мантийная линия; мс — мантийный синус; ом — отпечатки мускулов; пв — передняя ветвь зубов; я — ямка для внутренней связки

лублении под макушкой. Таксодонты обитают в бассейнах с нормальной и пониженной соленостью. Они ползают по дну, некоторые неглубоко зарываются в грунт либо поселяются в норках и прикрепляются внутри них с помощью биссусных нитей, которые выходят через зияние в раковине. Средний кембрий — современность.

Отряд *Dysodonta* (греч. *dis* — приставка, означающая отсутствие признака; *odus*, род.п. *odontos* — зуб), или **беззубые**. Раковина неравностворчатая, реже равностворчатая. Зубы отсутствуют, хотя в некоторых случаях имеются два одинаковых зубовидных выступа в одной створке и две соответствующие им ямки в другой. Мантийная линия цельная, мускульных отпечатков один либо два неравной величины (передний меньше заднего), с этим признаком связано второе название отряда *Anisomyagia* — неравномускульные. Связка по положению бывает внутренняя или наружная либо совместная наружная и внутренняя, иногда полупогруженная, а по строению простая или сложная. Сложная связка, внутренняя или полупогруженная, разделена на многочисленные сегменты, расположенные на прямом смычном крае.

Беззубки — один из наиболее крупных отрядов двустворок, живущих в бассейнах с различной соленостью. К ним принадлежат устрицы, мидии, гребешки и др.

Устрицы характеризуются неравностворчатой массивной раковиной, у них имеется один мускул, внутренняя связка располагалась в желобке (рис. 178). Устрицы поселяются банками, они ведут неподвижный образ жизни: либо цементируются, либо свободно лежат на дне. В примакушечной части на нижней (обычно левой) створке наблюдается рубец прикрепления.

Гребешки, или пектениды, имеют створки с почти центральными макушками, рядом с ними находятся обособленные уплощенные участки — *ушки*, скульптура радиальная (рис. 179). Гребешки за счет ритмичного открывания

Отряд *Dysodonta*

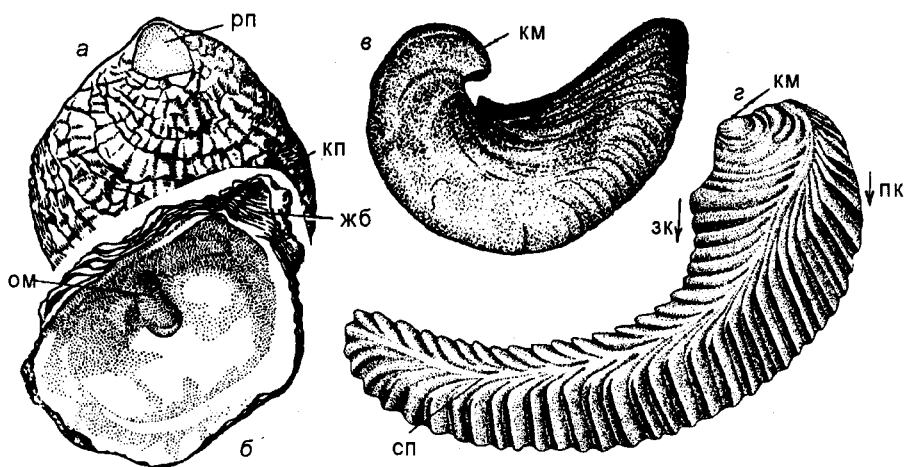


Рис. 178. Отряд *Dysodonta* (O—Q).

а, б — *Ostrea* (K—Q): *а* — снаружи, *б* — изнутри; *в* — *Gryphaea* (J), внешний вид; *г* — *Arctostrea* (K).
 Обозначения: жб — желобок для внутренней связки; зк — задний край; км — конечная макушка; кп — концентрические пластины, осложненные радиальной ребристостью; ом — отпечаток мускула; ПК — передний край; рп — рубец прикрепления; сп — срединный перегиб

Отряд Dysodonta

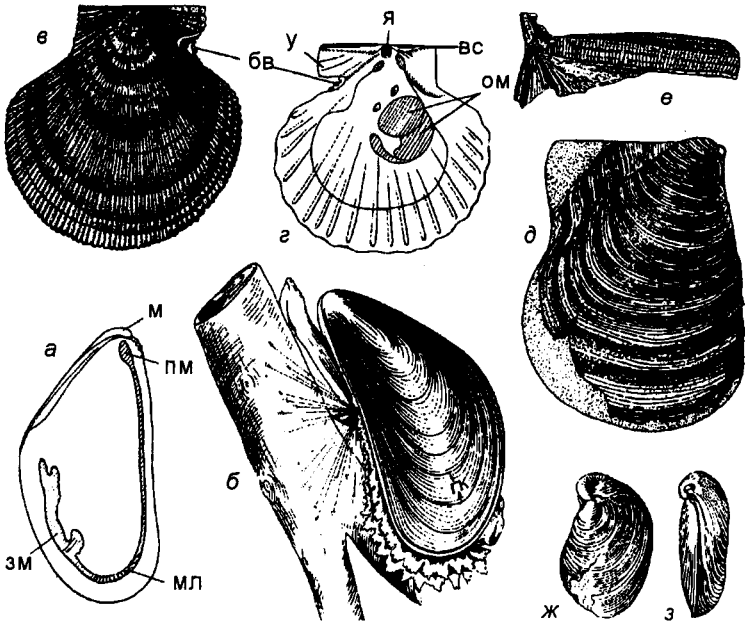


Рис. 179. Отряд Dysodonta (O—Q).

a, б — Mytilus (J₃—Q): a — левая створка изнутри, б — прижизненное положение; в, з — Chlamys (T—Q): в — правая створка снаружи, з — строение правой створки изнутри; д, е — Inoceramus (J—K): д — правая створка снаружи, е — смычный край левой створки с многочисленными связочными ямками; ж, з — Buchia (J₂—K₁): внешний вид со стороны правой створки (ж) и сбоку (з). Обозначения: бв — биссусный вырез; вс — борозда для внешней связки; ом — отпечаток мускула; зм — отпечаток заднего мускула; м — макушка; мл — мантийная линия; пм — отпечаток переднего мускула; у — ушко; я — ямка для внутренней связки

и закрывания створок могут плавать, часто опускаясь на дно; иногда они прикрепляются к дну с помощью биссуса. Устрицы, гребешки и мидии съедобны. Ордовик — современность. Важное стратиграфическое значение имеют ископаемые *Kolytina* (P), *Monotis* (T₃), *Buchia* (J₂—K₁), *Inoceramus* (J—K) и др.

Отряд Schizodonta (греч. *schizo* — расщеплять; *odus*, род. п. *odontos* — зуб), или **расщепленнозубые**. Раковина равностворчатая, нередко разнообразно скульптурированная (рис. 180). Зубной аппарат расщепленнозубого типа. Массивный расщепленный зуб располагается в левой створке. Мантийная линия цельная, мускульных отпечатков два, относительно равных размеров. Связка наружная, располагающаяся сзади макушек. Формы подвижные, возможно, у некоторых ископаемых родов имелся биссус. Ордовик — современность. Стратиграфически важное значение имеют меловые тригонииды.

Отряд Heterodonta (греч. *heteros* — разный, различный; *odus*, род. п. *odontos* — зуб), или **разнозубые**. Раковина равностворчатая, гладкая или скульптурированная (рис. 181). Зубной аппарат разнозубого типа с различно развитыми кардинальными и латеральными зубами, нередко наблюдается частичная или полная редукция зубов. Мантийная линия цельная или с синусом. Два мускульных отпечатка примерно равных размеров. Связка наружная, комбинированная (наружная и внутренняя), реже внутренняя. Формы подвижные, ползающие по дну либо способные прыгать с помощью мускулис-

Отряд Schizodonta

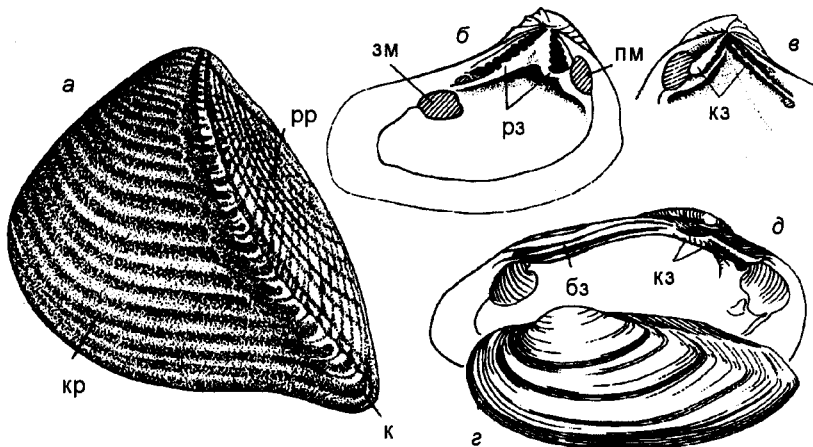


Рис. 180. Отряд Schizodonta (O—Q).

a—в — *Trigonía* (T_3 — K_1): *a* — левая створка снаружи, *б, в* — схема строения левой (*б*) и правой (*в*) створок; *г, д* — *Unio* (J — Q): левая створка снаружи (*г*) и изнутри (*д*). **Обозначения:** бз — боковые зубы; зМ — отпечаток заднего мускула; к — киль; кз — кардинальные зубы; кр — концентрические ребра переднего поля; пМ — отпечаток переднего мускула; рз — зубной аппарат расщепленного типа с кардинальными зубами и насечками; рр — радиальные ребра заднего поля

Отряд Heterodonta

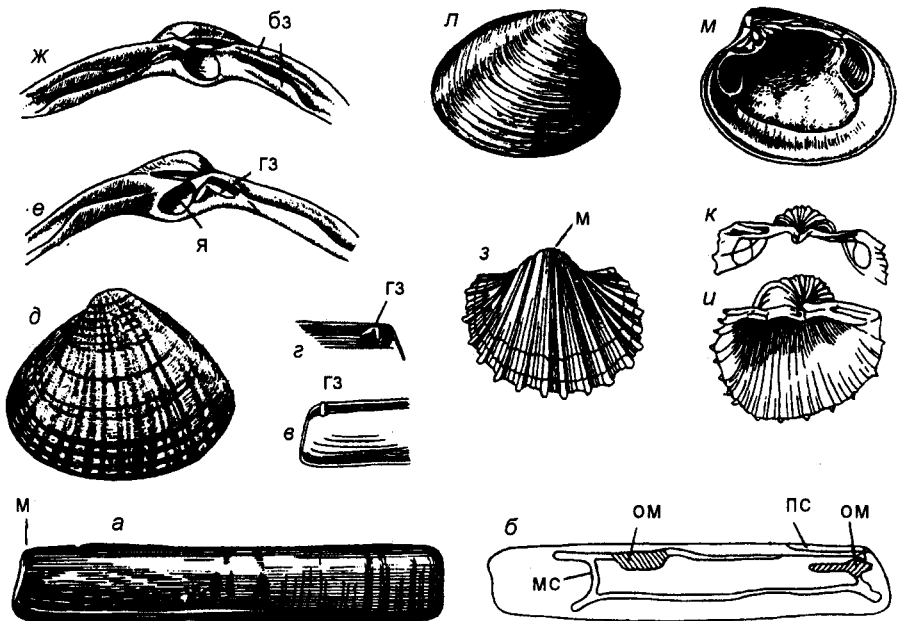


Рис. 181. Отряд Heterodonta (S—Q).

a—г — *Solen* (P_2 — Q): *а, б* — левая створка снаружи (*а*) и изнутри (*б*), *в, г* — примакушечная часть правой (*в*) и левой (*г*) створок изнутри; *д—ж* — *Maetra* (P_2 — Q): *д* — левая створка снаружи, *е, ж* — примакушечная часть левой (*е*) и правой (*ж*) створок изнутри; *з—к* — *Cardium* (N — Q): *з, и* — левая створка снаружи (*з*) и изнутри (*и*), *к* — примакушечная часть правой створки изнутри; *л, м* — *Arctica* (K — Q): правая створка снаружи (*л*) и изнутри (*м*). **Обозначения:** бз — боковые зубы; гз — главный зуб; м — макушка; мс — мантийный синус; ом — отпечатки мускулов; пс — площадка для связки; я — ямка для внутренней связки

Отряд Desmodonta

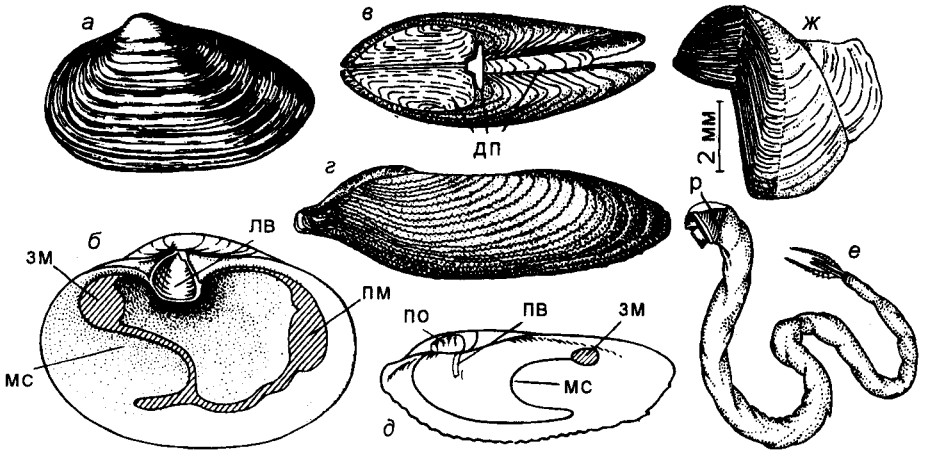


Рис. 182. Отряд Desmodonta (O—Q).

a, б — *Mya* (P—Q), левая створка: *a* — снаружи, *б* — схема строения изнутри; *в—д* — *Pholas* (K—Q): *в* — вид со стороны макушек, *з* — левая створка снаружи, *д* — схема строения правой створки изнутри; *е, ж* — *Teredo* (J—Q): *е* — общий вид, *ж* — раковина. **Обозначения:** дп — дополнительные известковые пластинки; зм — отпечаток заднего мускула; лв — ложковидный выступ; мс — мантийный синус; пв — пластинчатый выступ для прикрепления ножного мускула; пм — отпечаток переднего мускула; по — примакушечный отворот раковины; р — раковина

той ноги, некоторые зарываются в грунт. У последней группы раковина имеет заднее, а иногда и переднее зияние. Силур — современность.

Отряд Desmodonta (греч. *desmos* — связка; *odus*, род. п. *odontos* — зуб), или **связкозубые**. Раковина равностворчатая, гладкая или тонкоскульптурированная (рис. 182). Под макушкой на одной или обеих створках имеются выступы, служащие для прикрепления связки или поддержания внутренних органов, зубы отсутствуют. Мантийный синус глубокий, раковина зияющая сзади, а нередко и спереди. Мускульные отпечатки почти равной величины. Связка внутренняя, изредка отсутствует. Десмондонты ведут зарывающийся или сверлящий образ жизни (камнеточцы и древоточцы). Раковина, как правило, зияющая, ее размеры нередко меньше тела животного; у древоточцев она может почти редуцироваться; занимая не более 1/30 длины взрослого животного (например, *Teredo* — корабельный червь). Ордовик — современность.

Отряд Pachyodonta (греч. *pachys* — толстый; *odus*, род. п. *odontos* — зуб), или **толстозубые**, своеобразные вымершие прикрепленные двустворки. Раковина неравностворчатая с высокой конической нижней и почти плоской верхней створкой либо обе створки или одна из них имели роговидную форму, при этом макушки всегда закручены спирально (рис. 183). Зубы массивные, дуговидно изогнутые или конические. Связка наружная или внутренняя. Для этого отряда нередко используется другое название — рудисты (лат. *rudis* — грубый, толстокожий). Рудисты обитали в неглубоких тепловодных морях. Они прикреплялись к каменистым грунтам, нередко образуя массовые скопления и участвуя в формировании рифогенных построек. Прикрепленный образ жизни привел к возникновению конической формы раковины, конвергентно сходной с одиночными четырех- и шестилучевыми кораллами. Поздняя юра — мел.

Отряд Pachyodonta

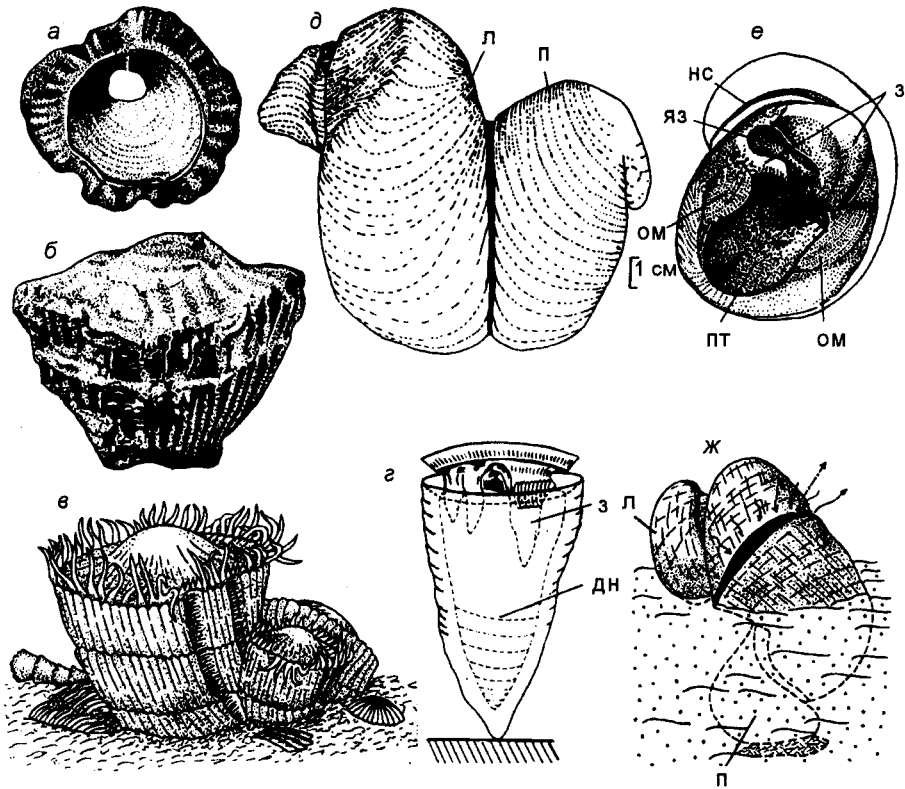


Рис. 183. Отряд Pachyodonta (J₃—K).

a—v — Radiolites (K₂): нижняя створка изнутри (*a*) и сбоку (*b*), *v* — реконструкция трех особей в прижизненном положении; *z* — схема строения гиппуририд; *d, e — Heterodicerias* (J₃): *d* — внешний вид раковины, *e* — правая створка изнутри; *ж* — реконструкция прижизненного положения раковины *Dicerias* (J₃) (*e* — Skelton, 1979; *d, e* — orig. Б. Т. Янина; *ж* — Skelton, 1978). Обозначения: дн — днища; з — зубы; л — левая створка; нс — борозда для наружной связки; ом — отпечатки мускулов; п — правая створка; пт — полость для мягкого тела; яз — ямка для зубов левой створки

Образ жизни и условия существования. Современные двустворки обитают в бассейнах различной солёности и температуры, достигая максимального разнообразия в сублиторали. Вместе с тем даже на глубинах порядка 2000 м разнообразие двустворок еще очень велико: насчитывается около 400 видов. Самые глубоководные сверлильщики найдены на глубине 7000 м. Развитие двустворок шло по пути адаптивной радиации, при этом наблюдается коррелятивная связь между строением раковины и образом жизни. Подобно другим бентосным организмам они чутко реагируют на изменение факторов среды: солёности, температуры, глубины, характера грунта. По отношению к ним выделяются различные экологические группировки (рис. 184).

Двустворки, живущие на поверхности грунта, медленно передвигаются по нему или могут с помощью ноги совершать прыжки. Многие представители утратили способность к передвижению и перешли к неподвижному образу жизни. Они свободно лежат на дне, многие устрицы цементируются, а мидии прикрепляются к дну биссусными нитями. *Биссус* выделяется нахо-

Класс Bivalvia

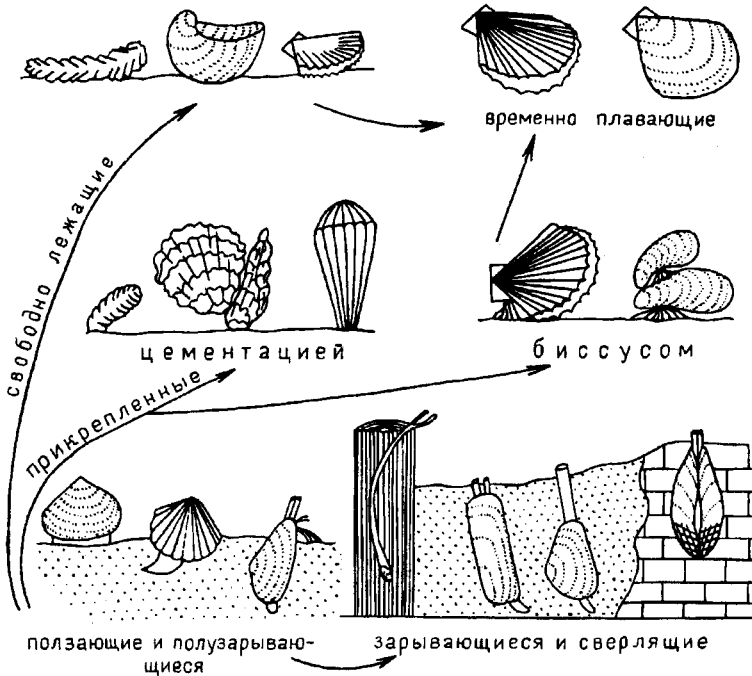


Рис. 184. Образ жизни и экологические группировки двустворчатых моллюсков

двустворчатых моллюсков в ноге *биссусной железой* и в виде тонких эластичных нитей выходит наружу через *биссусную щель*. Неподвижные формы могут образовывать поселения, получившие название «*банки*». Некоторые двустворки за счет ритмичного открывания и закрывания створок приспособились к перемещению в придонной толще воды. Способ существования двустворок на протяжении жизни может меняться: прикрепление с помощью биссуса, перемещение в толще воды за счет смыкания—размыкания створок. Многие двустворки зарываются в рыхлые, чаще всего илистые грунты либо приспособиваются к сверлению прочных пород или дерева: *камнеточцы* и *древоточцы*.

Геологическая история. В палеозое двустворки играли подчиненную роль по сравнению с брахиоподами, также имевшими двустворчатую раковину. В поздней юре обособился специализированный отряд *Rachyodonta*, просуществовавший до конца мелового периода. Максимальный расцвет двустворок приходится на конец мезозоя, но и в настоящее время они составляют значительную часть бентосной фауны (рис. 185).

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 *Daonella*, *Halobia*, *Monotis*, *Inoceramus*, *Trigonia*, *Buchia*, являются важными ископаемыми для соответствующих интервалов разреза. Не меньшее значение имеют двустворки в кайнозое, особенно для стратификации

Класс Bivalvia

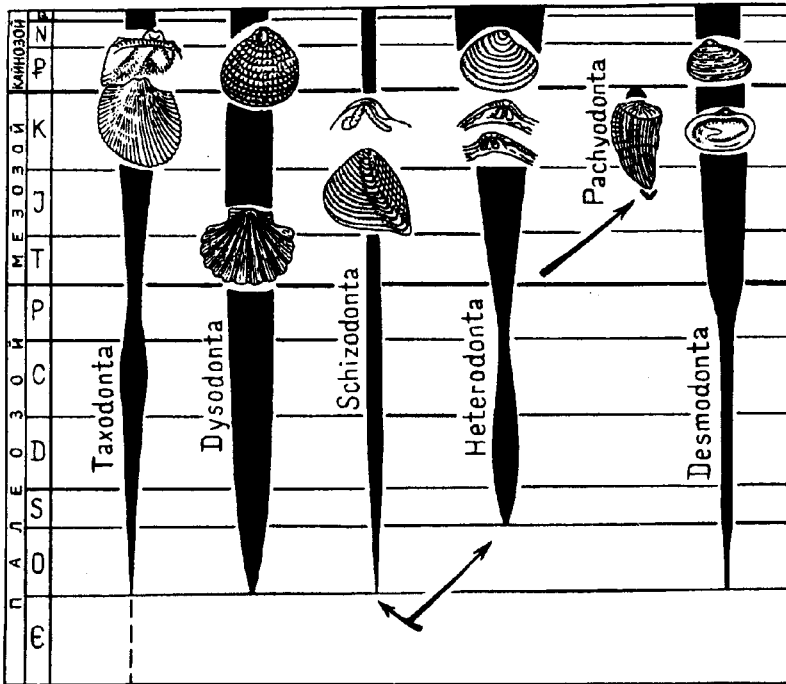


Рис. 185. Схема геохронологического распространения двустворчатых моллюсков

солонатоводных бассейнов. Велика роль двустворок как прекрасных индикаторов среды, анализ их комплексов позволяет определять специфику и восстанавливать физико-географические условия палеобассейнов.

Класс Брюхоногие моллюски. Classis Gastropoda

Класс Gastropoda
Подкласс Prosobranchia
Подкласс Opisthobranchia
Подкласс Pulmonata

Общая характеристика. Класс Gastropoda (греч. *gaster* — желудок; *pous, podos* — нога) наиболее многочисленный в типе моллюсков; к нему относится около 100 тыс. современных и ископаемых видов. Они единственные среди моллюсков, живущие не только в водной, но и в наземной среде. Большинство гастропод имеет раковину различной формы (рис. 186), 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—4 см. Брюхоногие известны с кембрия до настоящего времени.

У гастропод имеется хорошо обособленная *голова, нога и туловище* (рис. 187). У низших гастропод нога и туловище не всегда четко разграничиваются. В отличие от других классов моллюсков многие гастроподы не обладают двусторонней симметрией. В головном отделе имеются глаза и 1—2 пары щупалец. Измельчение и перетирание пищи происходит с помощью *радулы*, расположенной в глотке и ротовой полости. Она представляет собой подо-

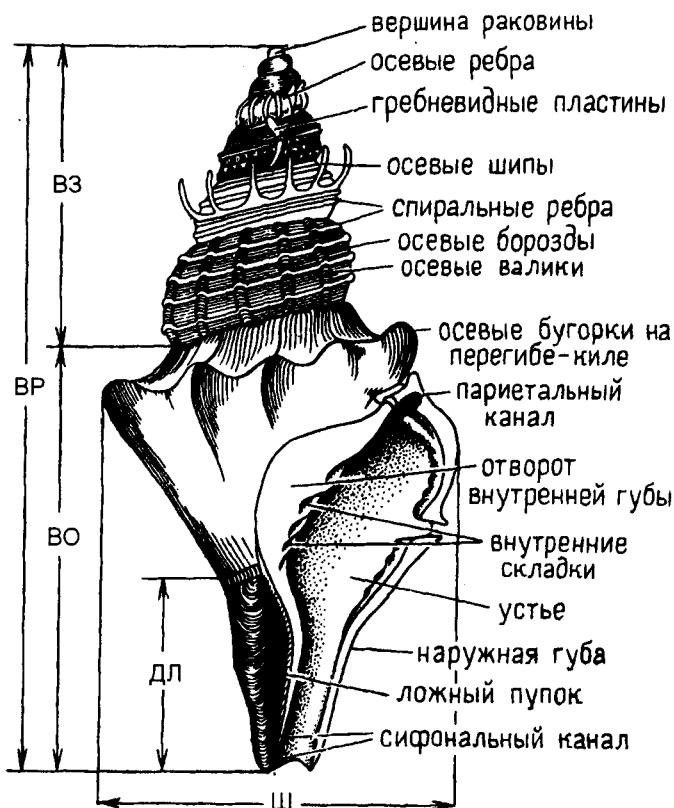


Рис. 186. Схема строения спирально-винтовой раковины гастропод (Shrock, Twenchofel, 1953).

Обозначения: ВЗ — высота завитка; ВО — высота последнего оборота; ВР — высота раковины; ДЛ — длина сифонального канала; Ш — ширина раковины

бие выпуклой терки, состоящей из множества рядов хитиноидных зубчиков. Активному образу жизни соответствует хорошее развитие нервной системы и органов чувств. Нервная система гастропод представлена ганглиями и перемычками — стволами между ними. Туловище окружено мантией. Оно варьирует от короткого мешковидного у крышечных форм до длинного червеобразного, занимающего всю полость раковины у спиральнозавитых форм. *Асимметричное* расположение туловища и находящихся в нем внутренних органов нередко сопровождается редукцией парных органов мантийного комплекса (жабр, предсердий).

На нижней брюшной стороне брюхоногих находится широкая мускулистая подошвообразная нога, которая служит для ползания. Видоизмененная, преобразованная в плавники нога крылоногих гастропод приспособлена для парения в толще воды. У многих гастропод на задней части ноги имеется роговая или известковая крышечка различной формы и строения. Втягивание ноги внутрь раковины сопровождается закрыванием устья крышечкой.

Сообщение животного с внешней средой осуществляется через устье. *Устье* бывает голостомное или сифоностомное. *Голостомное*, или цельное, устье обычно имеет округленную или округленно-угловатую форму, иногда наблюдается анальный *мантийный вырез*, по мере зарастания которого об-

Класс Gastropoda

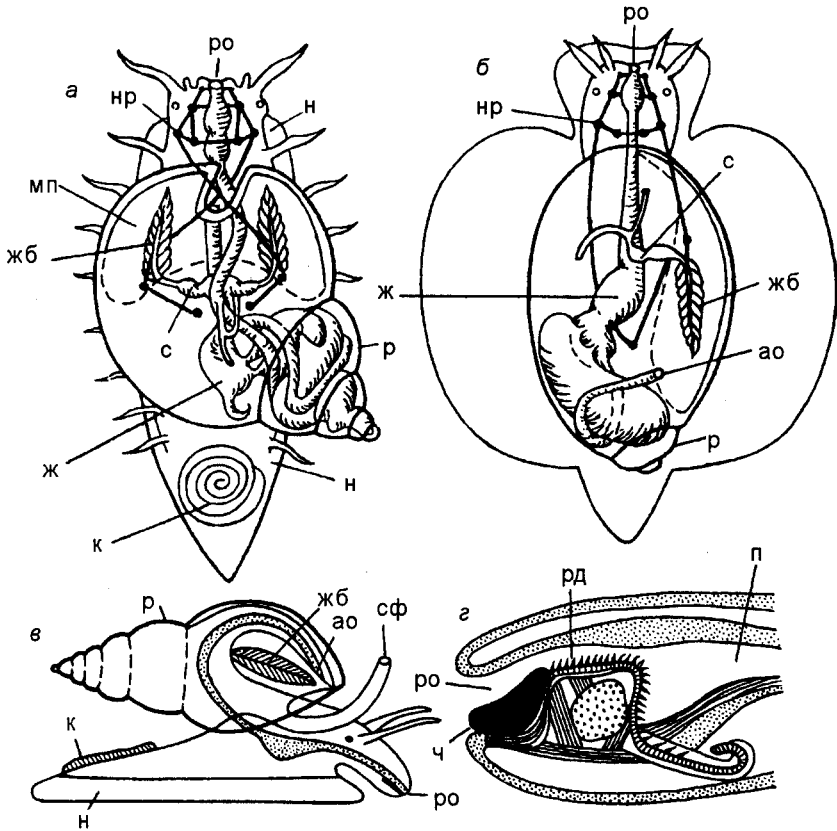


Рис. 187. Схема строения гастропод.

a — переднежаберные; *б* — заднежаберные (отряд Pteropoda); *в* — взаимоотношение раковины и мягкого тела; *г* — схематический разрез через ротовую полость *Charonia*. Обозначения: ао — анальное отверстие; ж — желудок; жб — жабры; к — крышечка; мп — мантийная полость; н — нога; нр — нервные узлы; п — пищевод; р — раковина; рд — радула, или терка; ро — ротовое отверстие; с — сердце; сф — сифон; ч — челюсти

разуется мантийная полоска. Сифоностомное, или нецельное, устье осложнено сифональным вырезом или каналом для вводного сифона, значительно реже присутствует париетальный канал, в котором располагается выводной сифон.

Среди спирально-конических и спирально-винтовых раковин преобладают правозавитые. Чтобы определить направление навивания, необходимо ориентировать раковину макушкой вверх, а устьем к себе. Если устье раковины 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 — наоборот. Левозавитые раковины встречаются значительно реже.

Образ жизни и условия существования. Гастроподы живут не только в водной среде, но и на суше, что, естественно, отражается на строении органов дыхания. У большинства водных форм для дыхания служат жабры. У наземных форм дыхание осуществляется с помощью легких, представляющих обо-

собранные пространство мантийной полости, которое пронизано кровеносными сосудами. Гастроподы, существующие в водной среде, приспособились к жизни во всех типах водоемов — от пресных до нормально-солёных; в морских бассейнах они встречаются на глубинах до 5000 м. Гастроподы обитают преимущественно на дне, сравнительно немногие перешли к планктонному образу жизни. Разнообразен способ их питания: встречаются формы хищные и растительноядные, очень немногие приспособились к паразитическому образу жизни.

Гастроподы размножаются половым путем, наряду с раздельнополыми формами имеются и гермафродиты, для некоторых родов характерно живорождение.

Геологическая история и геологическое значение. Гастроподы произошли от моноплакофорных предков. Они 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, создающих в ископаемом состоянии птероподовые известняки.

Принципы классификации и систематика. Разделение класса брюхоногих моллюсков на подклассы до недавнего времени базировалось на способе дыхания (жабры или легкие) и положении жабр по отношению к сердцу. По этим двум признакам выделялись три подкласса: Prosobranchia — переднежаберные (E—Q), Opisthobranchia — заднежаберные (C—Q) и Pulmonata — легочные (C—Q). Разработаны и другие системы, обязательно учитывающие один из важнейших признаков моллюсков — строение радулы.

Подкласс Переднежаберные.

Subclassis Prosobranchia

Подкласс Prosobranchia
Отряд Archaeogastropoda
Отряд Mesogastropoda
Отряд Neogastropoda

Общая характеристика. К подклассу Prosobranchia (греч. *pros* — передний; *branchia* — жабры) относятся гастроподы, у которых жабры располагаются впереди сердца. Они 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 внутренних органов правой половины, и они сохраняются лишь слева. Нервные стволы перекрещены. Раковина имеет различную форму — от *колпачковидной* до *спиральнозавитой*, иногда она *червеобразная*.

Образ жизни и условия существования. Переднежаберные гастроподы являются преимущественно обитателями морей, от литорали до абиссали, значительно реже они встречаются в пресноводных бассейнах и на суше. Среди них имеются растительноядные и хищные формы. Большинство размножается *личиночным* способом, но есть и *живородящие формы*.

Принципы классификации и систематика. Разделение переднежаберных гастропод на отряды, так же как и выделение более высоких таксонов, явля-

Отряд Archaeogastropoda

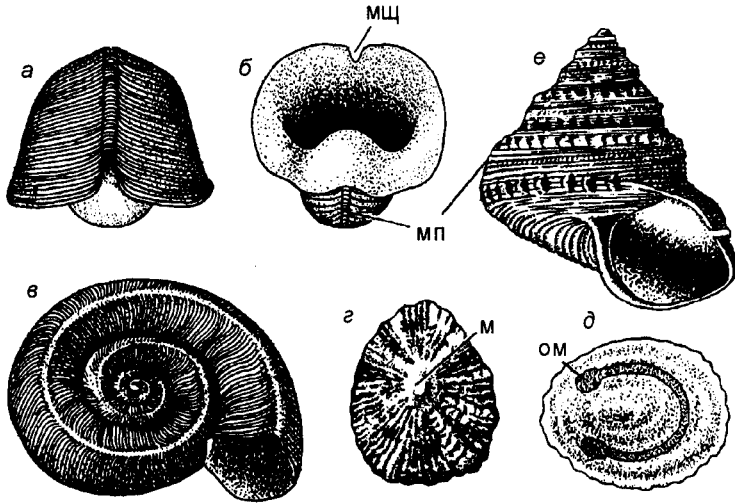


Рис. 188. Отряд Archaeogastropoda (Є—Q).

a, б — *Bellerophon* (S—T₁); *в* — *Euomphalus* (S—P₁); *г, д* — *Patella* (P₂—Q); *е* — *Pleurotomaria* (J—K₁). Обозначения: м — макушка; мп — мантийная полоска; мц — мантийная щель; ом — отпечаток мускула

ется 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. 188). Устье *цельное*, нередко с мантийной щелью и соответственно с *мантийной полоской*. Формы растительной природы. Кембрий — современность.

Отряд Mesogastropoda (греч. *mesos* — средний) включает формы, имеющие раковину спирально-плоскостную, чаще спирально-коническую или спирально-винтовую, реже червеобразную или колпачковидную (рис. 189). К этому отряду относится ископаемая группа — *неринеиды*, для которых характерна высокая *башенковидная раковина* с постепенно нарастающими оборотами и, главное, имеющими внутренние спиральные складки. Раковина неринеид гладкая или различно скульптурированная. Обороты соприкасаются внутри, образуя *осевой столбик*, или не соприкасаются, в результате чего между оборотами остается свободное пространство — *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 складок изменяется от трех до пяти, реже достигает семи. Неринеиды вели ползающий образ жизни, обитая в тепловодных бассейнах, преимущественно в рифах или недалеко от них. Неринеиды — вымершая группа; они жили в юре и мелу.

Интересны *червеобразные гастроподы*, перешедшие к неподвижному образу жизни и нередко поселяющиеся группами. На ранней стадии у них сохраняется расположение оборотов по башенковидной спирали, а затем ра-

Отряд Mesogastropoda

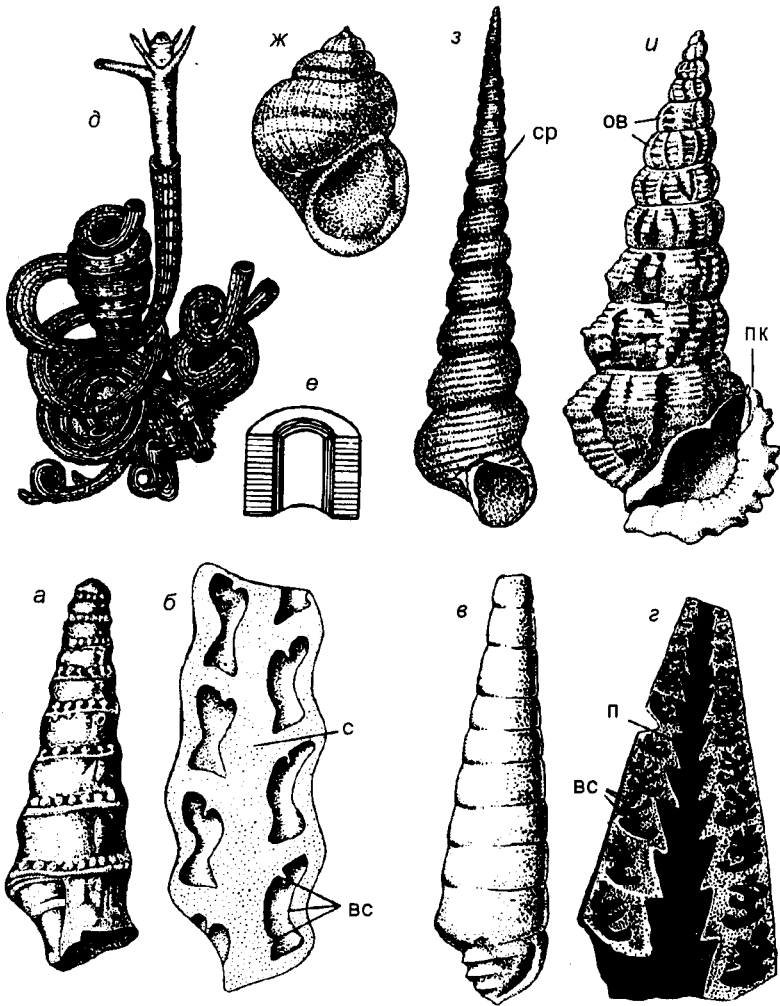


Рис. 189. Отряд Mesogastropoda (O—Q).

а, б — *Nerinea* (J—K): *а* — внешний вид, *б* — продольное осевое сечение; *в, г* — *Plygmatis* (J₂—K₁): *в* — общий вид, *г* — продольное осевое сечение; *д* — *Vermetus* (N₁?, N₂—Q); *е* — схема расположения кристаллов кальцита в раковине верметид; *ж* — *Viviparus* (K—Q); *з* — *Turritella* (K—Q); *и* — *Cerithium* (K₂—Q). **Обозначения:** вс — внутренние спиральные складки; ов — осевые валики; п — пупок; пк — парietальный канал; с — столбик; ср — спиральные ребра.

ковина раскручивается и внешне напоминает известковые трубки червей. **Конвергентное сходство** раковины рода *Vermetus* (рис. 189, *д*) и известковых трубок рода *Serpula* (см. рис. 151) не распространяется на строение стенки: у червей кристаллы кальцита располагаются преимущественно дуговидно, а у гастропод — перпендикулярно к поверхности раковины.

Некоторые мезогастроподы наряду с легочными приспособились к жизни в пресноводных бассейнах и на суше. Формы растительноядные и хищные, например род *Natica*, ведущий ползающий образ жизни и живущий в теплых морях нормальной солёности на глубинах до 200 м (рис. 190). *Натики* питаются двустворчатыми и лопатоногими моллюсками, просверливая

Отряд Mesogastropoda

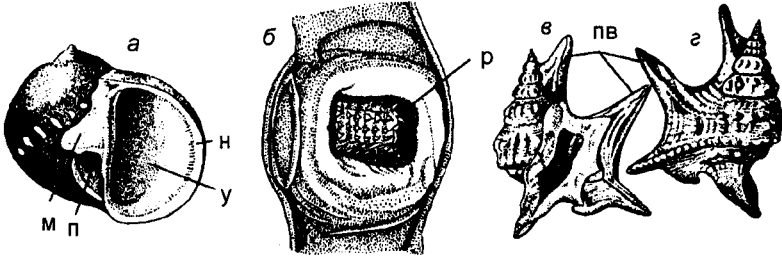


Рис. 190. Отряд Mesogastropoda (O—Q).

a, б — *Natica* (P—Q): *a* — внешний вид, *б* — вскрыта глотка, видна радула; *в, з* — *Aporthais* (K—Q): *в* — вид со стороны устья, *з* — вид сбоку. **Обозначения:** м — мозолевидное утолщение; н — наружная губа; п — пупок; пв — пальцевидные выросты; р — радула; у — устье

раковину жертвы с помощью радулы, дополнительно протравливая ее кислотой, а затем поедая мягкое тело. Следы сверления натик в виде правильных круглых отверстий можно наблюдать на раковинах многих двустворок. Ордовик — современность.

Отряд Neogastropoda (греч. *neos* — новый) включает хищные формы, имеющие спирально-конические или спирально-винтовые типы раковин и хорошо развитый сифональный канал (рис. 191). Среди них и знакомая многим *Rapana* — 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.

Подкласс Заднежаберные. **Subclassis Opisthobranchia**

Подкласс Opisthobranchia
Отряд Nudibranchia
Отряд Tectibranchia
Отряд Pteropoda

Общая характеристика. К подклассу Opisthobranchia (греч. *opisthen* — задний, сзади; *branchia* — жабры) относятся гастроподы, у которых сохранилось лишь одно предсердие, позади него находится одна жабра.

Формы преимущественно морские, бентосные и планктонные. У многих представителей частично или полностью редуцируется раковина, иногда раковина или ее рудименты располагаются внутри мантии. Форма раковины преимущественно спирально-коническая с цельным устьем, право- или левозавитая, иногда блюдцевидная, в исключительных случаях двустворчатая со спиральной начальной частью (рис. 192). В расположении внутренних органов отсутствует симметрия, хотя у некоторых форм имеется возврат к двусторонней симметрии, проявляющейся в общей форме тела.

Принципы классификации и систематика. Разделение подкласса заднежаберных гастропод на отряды основано как на строении внутренних органов, так и на наличии или отсутствии раковины.

Отряд Neogastropoda

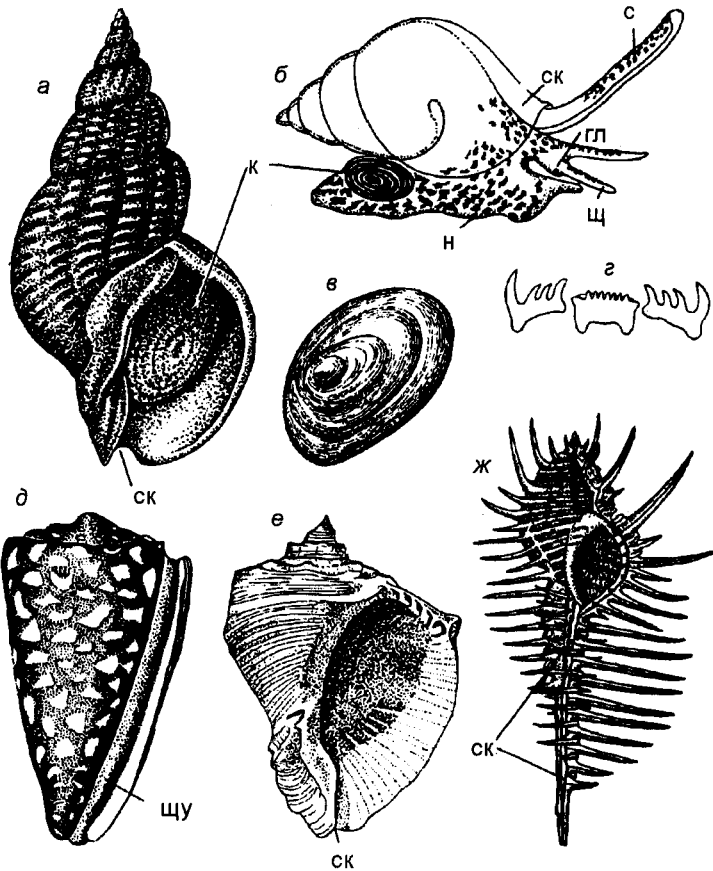


Рис. 191. Отряд Neogastropoda (К — Q).

a—г — *Viccinum* (P₃—Q): *a* — внешний вид, *б* — соотношение мягкого тела и раковины при движении, *в* — крышечка, *г* — один ряд радулы; *д* — *Conus* (K?, P₃—Q); *е* — *Rapana* (P₃—Q); *ж* — *Murex* (P—Q). Обозначения: гл — глаз; к — крышечка; н — нога; с — сифон; ск — сифональный канал; щ — щупальца; щу — щелевидное устье

Отряд Nudibranchia (греч. *nudis* — голый; *branchia* — жабры) включает двусторонне-симметричные формы, у которых отсутствует раковина, а на спинной стороне возникают многочисленные, нередко причудливо окрашенные *вторичные жабры*. Голожаберные — хищники, они живут на дне водоемов, реже в пелагиали. Во вторичных жабрах у них могут располагаться *стрекательные клетки*, которые они приобрели, поедая гидроидных полипов. Незрелые стрекательные клетки не перевариваются, а созревают в теле улитки и перемещаются к окончаниям вторичных жабр. Современность.

Отряд Tectibranchia (лат. *tectum* — кровля; греч. *branchia* — жабры) объединяет формы, у которых имеется обычно гладкая, в различной степени объемлющая раковина (рис. 192, *a*). Нередко раковина в значительной степени редуцирована. Карбон — современность.

Отряд Pteropoda (греч. *pteron* — крыло; *pous*, род. п. *podos* — нога) включает представителей, у которых нога преобразована в два плавника, что позволило им перейти к планктонному образу жизни (рис. 192, *б—ж*). Ракови-

Подкласс Opisthobranchia

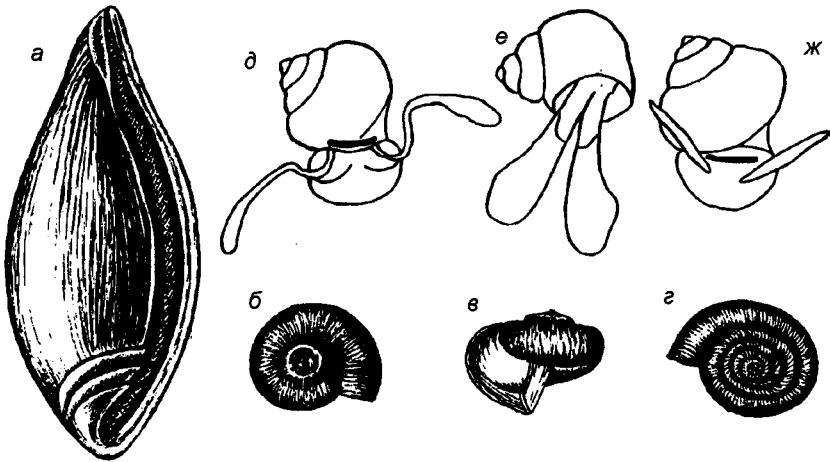


Рис. 192. Подкласс Opisthobranchia (С—Q).

a — *Actaeonella* (Т₃?, К—Р₁); *б—ж* — *Spiratella* (Р₂—Q), сильно увел.: *б* — снизу, *е* — сбоку, *г* — сверху, *д—ж* — различное положение «крыльев» при движении

на маленькая, спирально-коническая, право- или левозавитая; иногда раковина отсутствует, например у рода *Clione* («морской ангел»). 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. После смерти животного раковинки планктонных крылоногих моллюсков оседают на дно и при массовом скоплении могут давать птероподовые илы, переходящие в ископаемом состоянии в птероподовые известняки.

Геологическая история и геологическое значение. Заднежаберные гастроподы отделились от переднежаберных в карбоне (отряд Tectibranchia), значительно позднее — в палеогене — возникли крылоногие гастроподы, перешедшие к планктонному образу жизни. Голожаберные брюхоногие в ископаемом состоянии неизвестны.

Подкласс Легочные. *Subclassis Pulmonata*

Общая характеристика. Основным признаком подкласса Pulmonata (лат. *pulmo*, род.п. *pulmonis* — легкое) является тип дыхания. Оно осуществляется с помощью легких, представляющих собой обособленное пространство мантийной полости, что способствовало выходу значительной части гастропод на сушу. Многие сохранили при этом раковину, но имеются и голые слизни. Все легочные — гермафродиты, обычно живородящие. Раковина легочных гастропод преимущественно гладкая, ее форма изменяется от колпачковид-

Подкласс Pulmonata

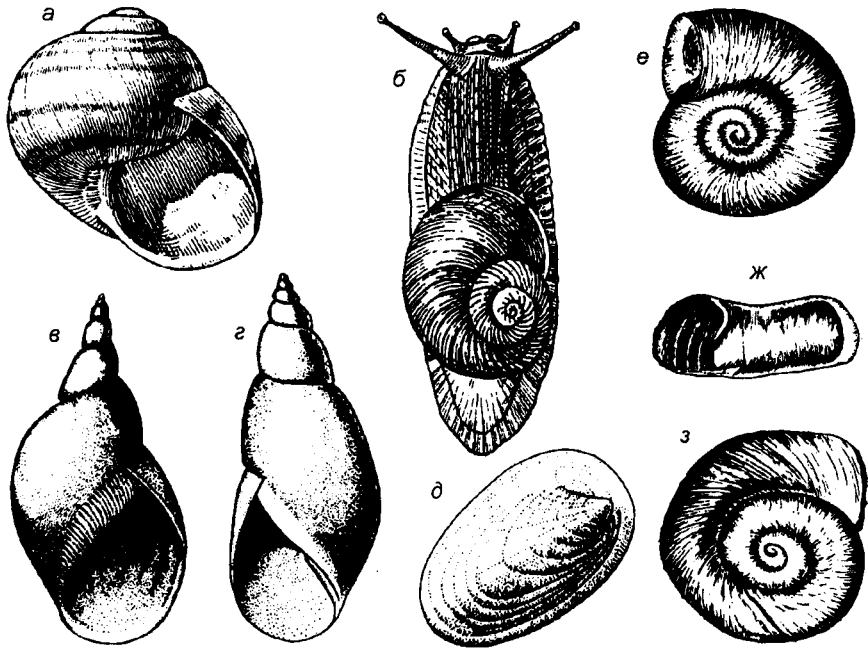


Рис. 193. Подкласс Pulmonata (C—Q).

a, б -- *Helix* (N—Q): *a* — общий вид, *б* — положение раковины при движении; *в, г* — *Lymnaea* (P—Q): правозавитая (*в*) и левозавитая (*г*) раковины; *д* — *Ancyclus* (P₃—Q); *e-з* — *Planorbis* (P₂—Q): *e* — снизу, *ж* — сбоку, *з* — сверху

ной до спирально-плоскостной, спирально-конической и спирально-винтовой (рис. 193). Раковины правозавитые, реже левозавитые.

Образ жизни и условия существования. Большинство легочных гастропод являются растительноядными организмами, существующими в пресных бассейнах и на суше, незначительное число вернулось к жизни в морской среде. Некоторые из них хищники, немногие приспособились к паразитическому образу жизни. Распространены повсеместно от снежных вершин до пустынь и пещер.

Геологическая история. Легочные — потомки переднежаберных гастропод, которые благодаря легочному дыханию смогли освоить сушу.

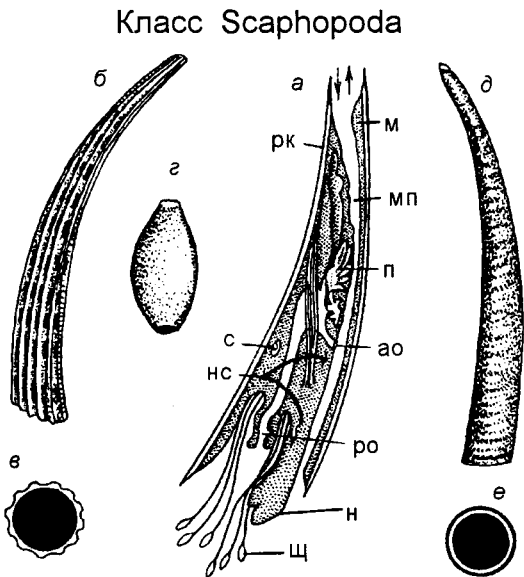
Геологическое значение. Легочные известны с карбона до настоящего времени, их расцвет приурочен к мезокайнозою.

Класс Лопатоногие. Classis Scaphopoda

Общая характеристика. К классу Scaphopoda (греч. *scaphis* — лопата; *pous, podos* — нога) относится небольшая группа морских моллюсков, мягкое тело которых заключено в двусторонне-симметричную, несколько согнутую раковину. Ее передний конец расширен, задний сужен. У некоторых форм в передней трети раковины имеется бочонкообразное расширение. *Раковина*

Рис. 194. Класс Scaphopoda (O—Q).

a—в — *Dentalium* (T₂—Q); *a* — схема строения, *б* — внешний вид, *в* — схема поперечного сечения; *г* — *Cadulus* (K—Q); *д, е* — *Antalis* (T₂—Q); *д* — внешний вид, *е* — схема поперечного сечения. **Обозначения:** *ао* — анальное отверстие; *м* — мантия; *мп* — мантийная полость; *н* — нога; *нс* — нервная система; *п* — печень; *рк* — раковина; *ро* — ротовое отверстие; *с* — сердце; *щ* — щупальца



зияющая, открытая с двух концов. Поверхность гладкая или продольно-ребристая. Размеры скафопод невелики — от 1—2 до 15 см.

На переднем конце животного располагается удлинённая языковидная (лопатовидная) нога, которая служит для зарывания в мягкие грунты (рис. 194). На головном отделе находятся многочисленные приротовые щупальца, собирающие пищу. Имеется радула. Пищей лопатоногих являются преимущественно фораминиферы и остракоды.

Образ жизни и геологический возраст. Скафоподы вели зарывающийся образ жизни, наружу выступал задний конец раковины, через который вода поступала в мантийную полость. У скафопод в противоположность другим классам отсутствовали жабры и газообмен осуществлялся в тонких складках мантии, облегающих тело животного. Скафоподы известны с ордовика, в современных морях они занимают сублитораль и верхнюю половину батииали.

Класс Головоногие. Classis Cephalopoda

Класс Cephalopoda
Подкласс Nautiloidea
Подкласс Orthoceroidea
Подкласс Endoceratoidea
Подкласс Actinoceratoidea
Подкласс Vactritoidea
Подкласс Ammonoidea
Подкласс Coleoidea

Общая характеристика. Класс Cephalopoda (греч. *kephale* — голова; *pous, podos* — нога) — одна из важнейших групп беспозвоночных животных (рис. 195). К ним относятся стеногалинные морские организмы с высокоразвитой нервной системой, по праву получившие название «приматы моря». Головоногие моллюски появились в позднем кембрии; для биостратиграфии наибольшее значение имеют аммониты и белемниты. В настоящее время существуют формы, имеющие как наружную (род *Nautilus*), так и внутреннюю раковину (кальмары, сепииды, осьминоги). Большинство головоногих являются хищниками, многие ведут нектонный образ жизни (рис. 196).

Название головоногие моллюски обусловлено наличием вокруг ротового отверстия коротких многочисленных щупалец, что характерно для наутилуса, либо 8 (осьминоги) или 10 (кальмары, сепии) длинных щупалец—рук. На руках располагаются присоски, с помощью которых животное прочно удерживает добычу. У кальмаров и сепий-каракатиц помимо присосок имеются конхиолиновые зубчики — *онихиты*. Производным ноги помимо шу-

Класс Cephalopoda

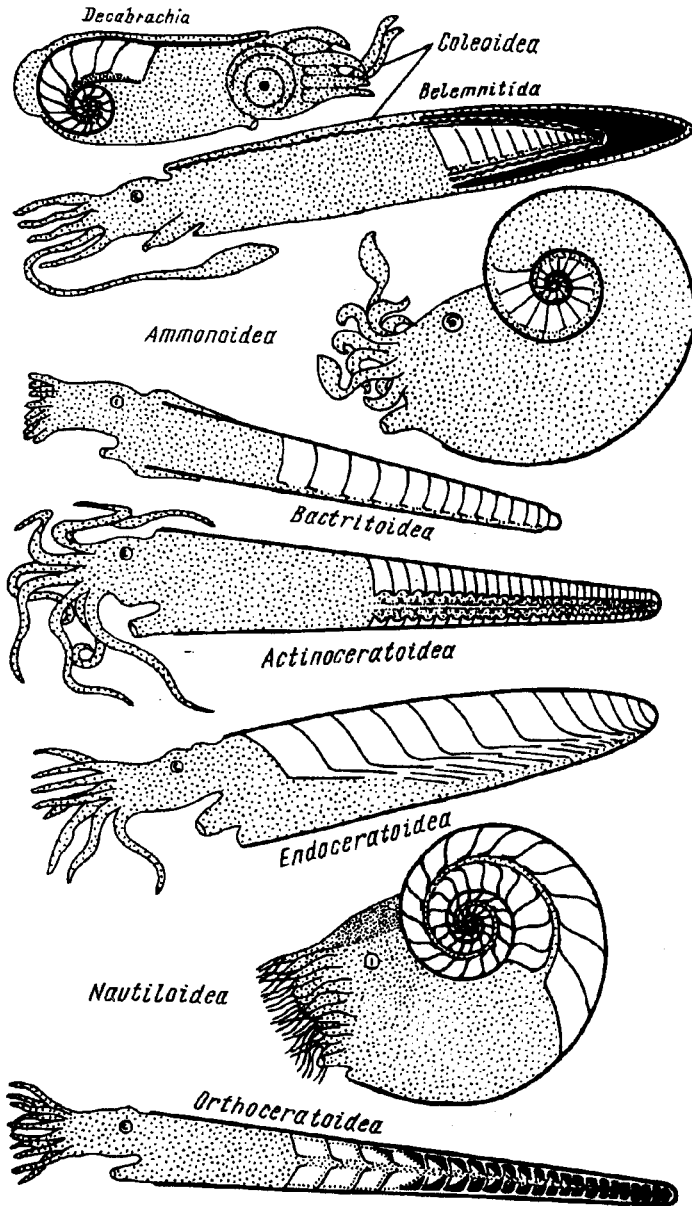


Рис. 195. Схема строения основных подклассов класса Cephalopoda

палец является воронка — орган, принимающий участие в реактивном движении головоногих моллюсков.

Рассмотрим строение головоногих моллюсков на примере современного наутилуса (рис. 197). Мягкое тело животного помещается в конечной части спирально-плоскостной раковины, в так называемой *жилой камере*, занимающей от 1/3 до 1/2 последнего оборота. На переднем конце мягкого тела располагается головной отдел с хорошо развитыми *глазами*. Множество коротких *щупалец* служат для захвата добычи и передачи ее ко рту, число их раз-

Класс Cephalopoda

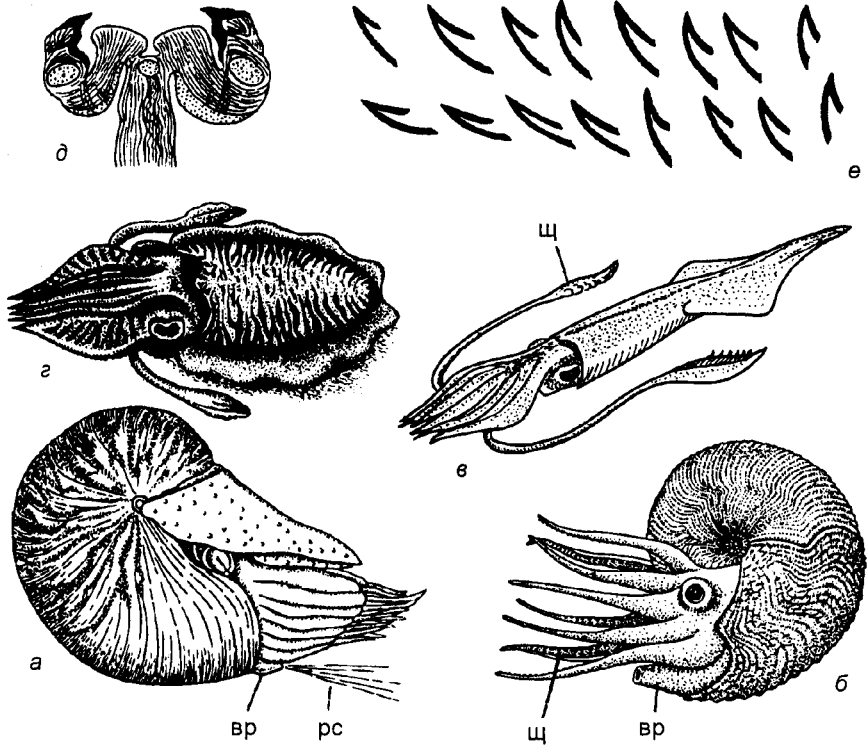


Рис. 196. Образ жизни головоногих моллюсков.

a — наutilus, плывущий влево; *б* — реконструкция аммонита *Aconeceras*; *в* — реконструкция белемнита; *г, д* — сепия-карактица: *г* — внешний вид, *д* — схематический продольный разрез присоски с зубцами органического состава; *е* — прижизненное положение серии зубцов (онихиты) вдоль руки головоногого моллюска (белемнит?, аммонит?), нижний мел, баженовская свита, Зап. Сибирь (*б* — *Doguzhaeva, Mutvei, 1989*, *е* — *ориг. В.А.Захарова; в* — *Жизнь животных, 2, 1988; г* — *Биологический энциклопедический словарь, 1989*). Обозначения: *вр* — воронка; *рс* — реактивная струя; *щ* — щупальце с присосками

лично у самцов (порядка 65) и самок (может достигать 100). Рот снабжен челюстями и радулой-теркой для размельчения пищи с 13 зубцами в одном ряду. Дыхание осуществлялось с помощью четырех *перистых жабр*, расположенных в мантийной полости.

В соответствии с положением животного в раковине выделяются наружная — брюшная, внутренняя — спинная и боковые стороны. Животное общалось с внешней средой через *устье*. При опасности головной отдел вместе со щупальцами втягивался в раковину и устье закрывалось кожистым *капюшоном*. Движение ныне живущих головоногих, в том числе и наутилуса, осуществляется за счет ритмичного выталкивания из мантийной полости струи воды через воронку (реактивное движение). Мускулистая воронка имеет вид конической трубки, которая широким концом сопряжена с мантийной полостью, а узким обращена во внешнюю среду. Движение представляет непрерывный процесс из переменных составляющих: заполнение мантийной полости водой и выбрасывание струи воды через воронку. Заполнение

Подкласс Nautiloidea

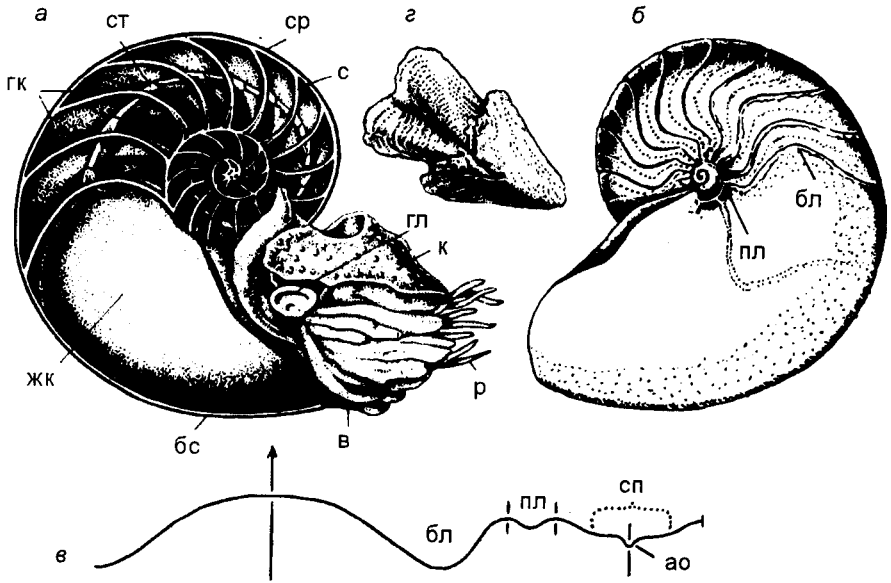


Рис. 197. Подкласс Nautiloidea (Є₃—Q).

a—в — *Nautilus* (P₃—Q): *a* — разрез, *б* — ядро сбоку, *в* — перегородочная линия; *г* — ринхолит. Обозначения: ао — аннулярный отросток; бл — боковая лопасть; бс — брюшная сторона; в — воронка; гл — глаз; гк — гидростатические камеры; жк — жилая камера; к — капюшон; пл — пупковая лопасть; р — руки, или щупальца; с — септы; сп — спинная лопасть; ср — стенка раковины; ст — септальные трубки

водой мантийной полости осуществляется через щель в складке мантии при закрытой воронке, а выталкивание струи воды — при закрытом положении щели и открывшейся воронке.

Внутренние обороты раковины разделены вогнутыми слабоволнистыми перегородками (*септами*) на многочисленные камеры, сумма которых получила название *фрагмокон*. Перегородки прикрепляются изнутри к стенкам раковины, образуя на ядре слабоволнистую *перегородочную линию*. Камеры, ближайшие к жилой, заполнены жидкостью (*гидростатические*), а остальные — газом (*воздушные*). Процесс заполнения камер газом проходит в два этапа. На первом этапе вновь образованная камера заполняется жидкостью с преобладающим содержанием NaCl. В дальнейшем жидкость удаляется, начиная с выведения Na⁺. На втором этапе газ путем диффузии заполняет освобождающееся пространство. От заднего конца мягкого тела через все обороты протягивается тонкий кожистый тяж — *сифон*. В местах прохождения сифона края перегородок отгибаются назад и образуют короткие, направленные назад *септальные (перегородочные) трубки*.

Условия существования и образ жизни (рис. 196). Современные головоногие являются стеногалинными животными; они обитают в морских бассейнах с нормальной солёностью на различных глубинах: от литорали до ультраабиссали. Среди них имеются как пелагические нектонные формы (кальмары), так и бенто-пелагические (осьминоги). Преобразование ноги в короткие многочисленные щупальца у наutilusа, либо в длинные немно-

численные руки (кальмары, осьминоги, каракатицы) и мускулистую воронку способствовало тому, что эти животные — преимущественно активные быстрые хищники. Некоторые из них предпочитают засадный образ жизни, но мгновенная реакция при хорошо развитой нервной системе и реактивном способе движения обеспечивает им достижение добычи.

Принципы классификации и систематика. По наличию наружной раковины и четырех жабр у рода *Nautilus* и внутренней раковины (иногда таковая отсутствует) и двух жабр у кальмаров, сепиид, осьминогов — головоногих моллюсков подразделяли на подклассы: *Ectocochlia* (=Tetrabranchiata) — наружнораковинные и *Endocochlia* (=Dibranchiata) — внутреннераковинные. Так как аммониты по строению раковины напоминают наутилуса, считалось, что у них имелось сходное строение мягкого тела. С внутреннераковинными неизменно сближались белемниты.

Исследование хотя и многочисленных отпечатков внутренних органов аммонитов выявило черты несомненного сходства с современными внутреннераковинными, поэтому пришлось отказаться от традиционного разделения головоногих моллюсков на наружнораковинных и внутреннераковинных и рассматривать в классе Cephalopoda семь самостоятельных подклассов: *Nautiloidea* (E₃—Q), *Orthoceratoidea* (O—T, K), *Endoceratoidea* (O), *Actinoceratoidea* (O—C₂), *Vacritroidea* (S?, D—P, T?), *Ammonoidea* (D—K) и *Coleoidea* (D?, C—Q). Первые шесть подклассов соответствуют «бывшим» *Ectocochlia*, а седьмой — *Endocochlia*. Только *Nautiloidea* и *Coleoidea* существуют поныне, остальные являются вымершими.

Систематика большинства перечисленных подклассов основана на строении и положении сифона, а также типе перегородочной линии, форме раковины и ее скульптуре. По положению сифон может быть центральным, субцентральный и в различной степени краевым, приближенным к брюшной или спинной стороне; чрезвычайно изменчиво и строение септальных трубок. *Сифон узкий* (*Nautiloidea*, *Orthoceratoidea*, *Vacritroidea*, *Ammonoidea*), реже *широкий, сложный* (*Actinoceratoidea*, *Endoceratoidea*). У двух последних подклассов имеется *сифональный комплекс*, в который могут входить соединительные кольца и *эндоконы* — известковые конусы с отверстием на вершине для эндосифона, который по ширине и функциям соответствует сифону остальных головоногих. У *Coleoidea* раковина внутренняя, помимо фрагмокона у них имеется ростр — массивное образование сигарообразной или цилиндрической формы (белемниты) и проостракум.

Подкласс Наутилоидеи. Subclassis Nautiloidea

Подкласс Nautiloidea
Отряд Plectronoceratida
Отряд Tarphiceratida
Отряд Oncoceratida
Отряд Nautilida

Общая характеристика. К подклассу *Nautiloidea* (греч. *nautes* — моряк, лодочница; народное название — кораблик, ботик) относятся формы, у которых *раковина* может быть *прямая, согнутая, спирально-свернутая* на всем протяжении или только на ранних стадиях (рис.

198). Нередко раковина бочко- или горбообразно расширяется. Поверхность раковины чаще всего гладкая, иногда наблюдаются ребра. Перегородочная линия почти прямая или в различной степени волнистая. Сифон занимает преимущественно срединное положение, хотя иногда может располагаться

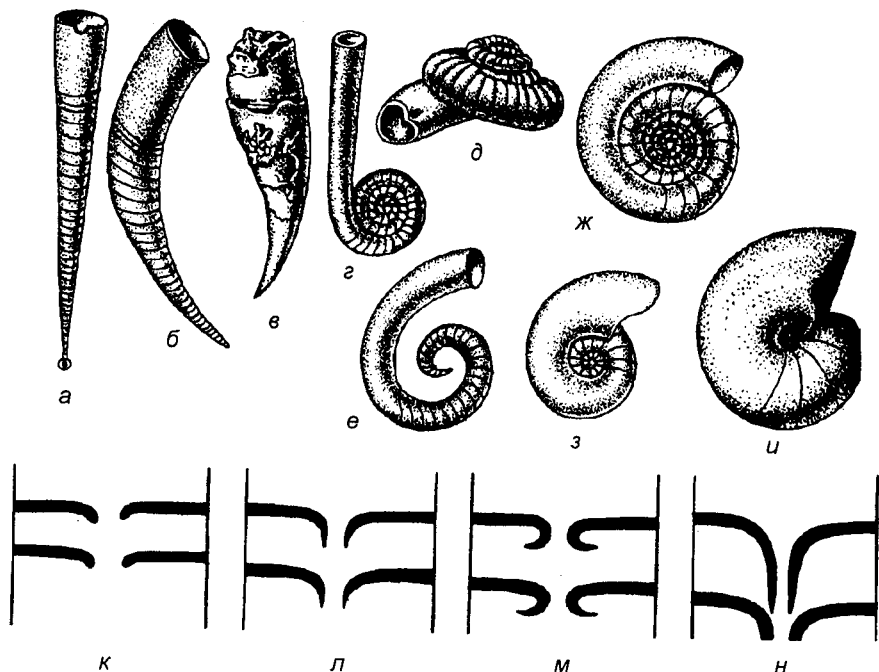


Рис. 198. Форма раковины наутилоидей (а—и) и типы септальных трубок (к—н).

а — прямая, б, в — изогнутая, г — спирально свернутая вначале и выпрямленная в конце, д — спирально-коническая, е — спиральная с несоприкасающимися оборотами, ж—и — спирально-плоскостная: ж — эволютная, з — полуинволютная, и — инволютная; к — короткие загнутые, л — короткие прямые (ортохоанитовые), м — крючковидно изогнутые (циртохоанитовые), н — длинные прямые (*Основы палеонтологии*, 5, 1962)

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, которые различаются строением раковины, интервалом существования и путями развития. Ниже рассмотрены основные отряды.

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. 199, а—в). Перегородочная линия с мелкой широкой *боковой (латеральной) лопастью*. Сифон краевой, расположен на вогнутой стороне. Септальные трубки варьируют 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. 199, г). Устье суженное. 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. *oncos* — бугорок; *keras* — рог) охватывает раковины от прямых или согнутых, вздутых, бочонковидных до спирально-

Подкласс Nautiloidea

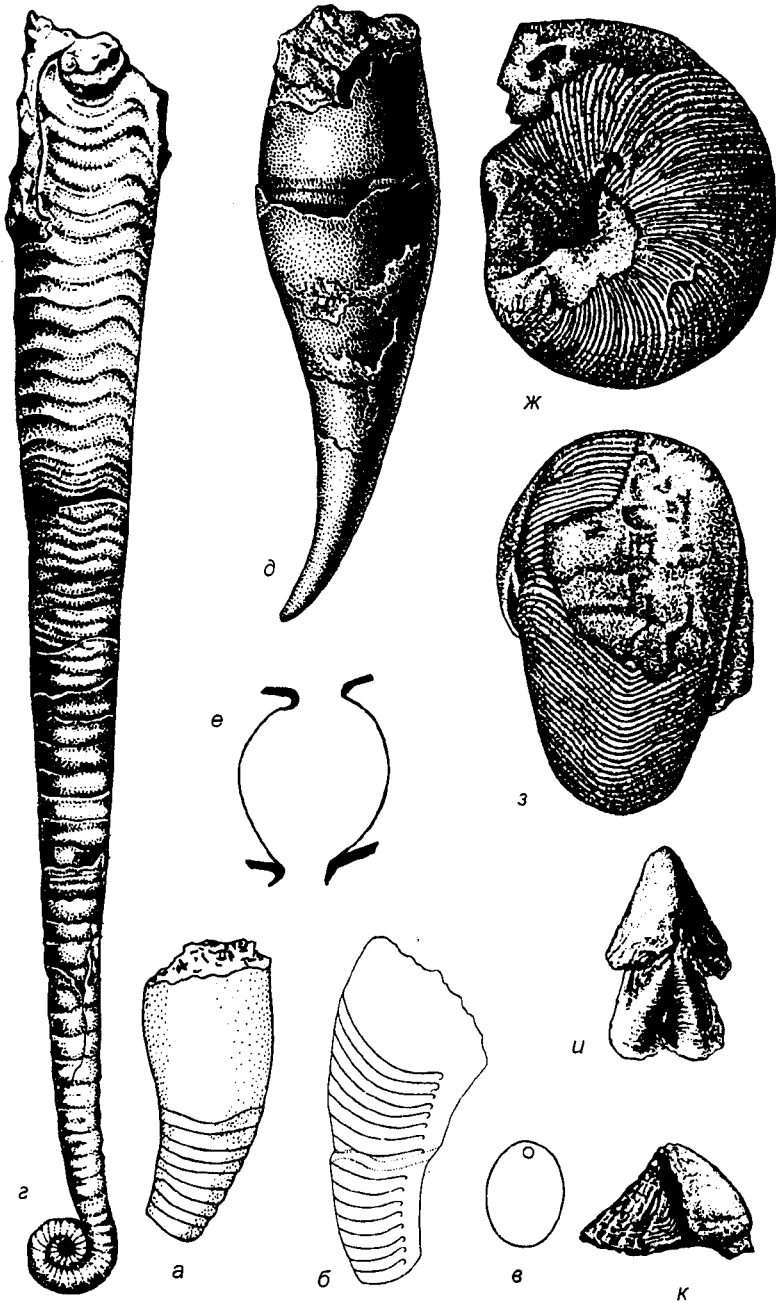


Рис. 199. Подкласс Nautiloidea (E₃—Q).

a—в — *Plectonoceras* (E₃): *a* — вид сбоку, *б* — продольный разрез, *в* — поперечный разрез; *z* — *Lituites* (O₂₋₃), вид с боковой стороны; *д, е* — *Poterioceras* (C₁): *д* — вид с боковой стороны, *е* — сегмент сифона; *ж, з* — *Sutaoceras* (K): *ж* — вид с боковой стороны, *з* — вид с брюшной стороны; *и, к* — ринхолит (*a—в, д, е* — *Treatise... K, 1964*; *z* — *Циттель, 1934*; *ж, з* — *Атлас нижнемеловой фауны..., 1960*)

плоскостных или спирально-конических (рис. 199, *д*). 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* — единственный в подклассе *Nautiloidea*, существующий до настоящего времени. Раковина спиральноплоскостная от эволютной до инволютной, редко согнутая или с пупковым зиянием (рис. 199, *ж—к*). Сифон узкий центральный или в различной степени смещенный. Септальные трубки короткие прямые. Перегородочная линия от простой до сложнорасчеченной. В ископаемом состоянии встречаются клювовидные образования — *ринхолиты* (?челюсти). Девон — современность.

Образ жизни и условия существования. До настоящего времени дожил единственный род этого подкласса — *Nautilus*, обитающий ныне в тропических бассейнах (Индийский и западная часть Тихого океана), преимущественно на глубинах от 100 до 600 м. Он совершает вертикальные суточные миграции и питается в основном падалью. Самки для откладки яиц поднимаются в хорошо прогретые прибрежные части бассейна, где и развивается молодь. Живут наutilusы 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 эволютные 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. Позднее других, в девоне, появился отряд *Nautilida*, но именно он пережил остальные отряды.

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. *Subclassis Orthoceratoidea*

Подкласс Orthoceratoidea
Отряд Orthoceratida
Отряд Pseudorthoceratida

Общая характеристика. К подклассу *Orthoceratoidea* (греч. *orthos* — прямой; *keras* — рог) относятся вымершие головоногие моллюски (O—T, K₁), имеющие раковину от прямой до слегка согнутой, обычно гладкую, реже скульптурированную. Размеры раковины в исключительных случаях превышали 1 м (рис. 200). Перегородки вогнутые, перегородочная линия прямая или почти прямая. Сифон узкий, центральный или субцентральный, септальные трубки, как правило, прямые. 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 субцилин-

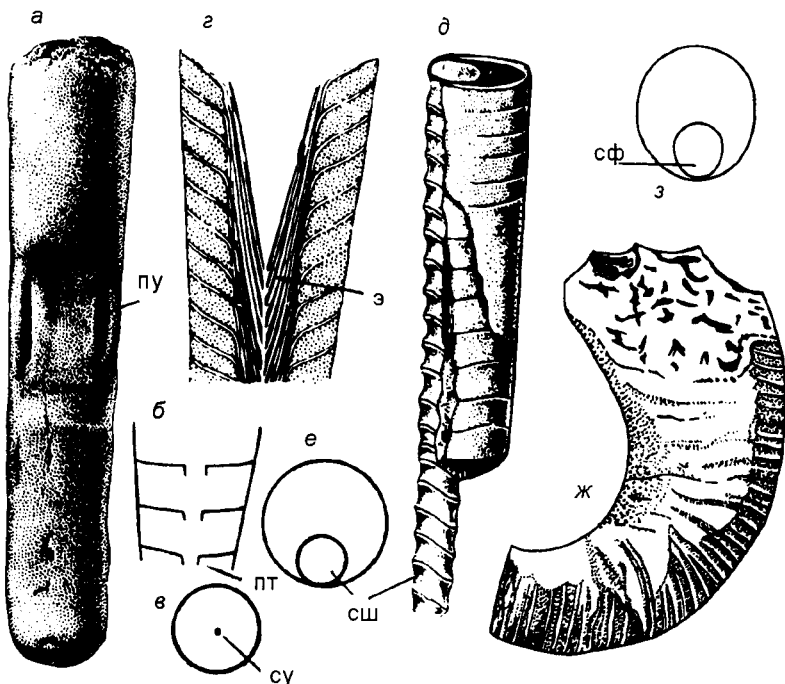


Рис. 200. Подклассы Orthoceratoidea (O—T, K₁) и Endoceratoidea (O).

a—e — Orthoceras (O₂): a — ядро жилой камеры, б — схема продольного разреза, e — схема поперечного разреза; z—e — Endoceras (O): z — продольный разрез, d — общий вид, e — схема поперечного разреза; ж, z — Cyrtendoceras (O_{1,2}): ж — внешний вид с боковой стороны, z — поперечный разрез (Treatise..., K, 1964). Обозначения: пт — прямые септальные трубки; пу — продольные углубления; су — сифон узкий; сф — краевой сифон, прилегающий к брюшной стороне; сш — сифон широкий; э — эндоконы

дические; имеются внутрикамерные, но отсутствуют внутрисифонные отложения. Ордовик — триас, ранний мел.

Отряд Pseudorthoceratida (греч. *pseudo* — приставка, означающая ложность; *Orthoceras* — название рода) объединяет раковины прямые или слабо согнутые, с центральным или субцентральной положением сифона. Присутствуют внутрикамерные и внутрисифонные отложения. Сегменты сифона — от веретеновидных до сферических. Перегородочная линия почти прямая. Средний ордовик — пермь.

Подкласс Эндоцератоидеи. Subclassis Endoceratoidea

К подклассу Endoceratoidea (греч. *endon* — внутри; *keras* — рог) относятся наиболее крупные вымершие ордовикские головоногие, в исключительных случаях достигавшие 3 м в длину. Раковина прямая, реже согнутая, с вогнутыми перегородками, перегородочная линия прямая (см. рис. 200). Сифональный комплекс очень широкий, краевой; септальные трубки длинные; они доходят до следующей перегородки и заходят в предыдущую сеп-

Подкласс Actinoceratoidea

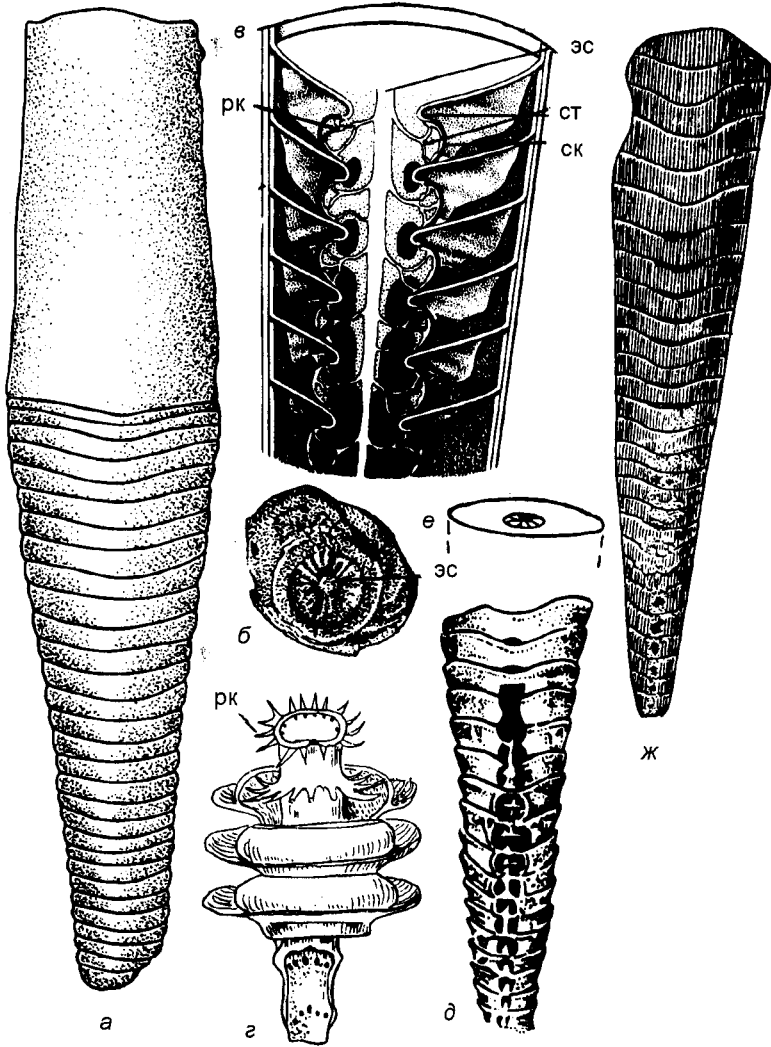


Рис. 201. Подкласс Actinoceratoidea (O—C₂).

a, б — *Actinoceras* (O₂—S₁): *a* — общий вид ядра, *б* — вид со стороны перегородки, в центре эндосифон и радиальные каналы; *в, г* — реконструкция сифональной системы у Actinoceratoidea; *д—ж* — *Loxoceras* (C₂): *д* — ядро с брюшной стороны, виден эндосифон, *е* — схема поперечного сечения, *ж* — ядро с брюшной стороны (Teichert, 1935; Treatise... K, 1964). Обозначения: рк — радиальные каналы; ск — соединительное кольцо; ст — септальные трубки; эс — эндосифон

тальную трубку. Внутрисифонные отложения представлены известковыми коническими образованиями (эндоконами), имеющими отверстие на вершине. В центре остается узкий сквозной канал — эндосифон. Эндоконы утяжеляли раковину, уравновешивая фрагмокон и мягкое тело, заключенное в жилой камере, и создавая возможность для перемещения животного в горизонтальном положении.

Подкласс Актиноцератоидеи.
Subclassis Actinoceratoidea

К подклассу Actinoceratoidea (греч. *aktis*, *aktinos* — луч; *keras* — рог) относятся вымершие палеозойские головоногие с прямой раковиной и прямой перегородочной линией (рис. 201). Широкий сифональный комплекс занимает положение от субкраевого до субцентрального. Перегородочные трубки короткие, крючковидно отогнутые. Полукруглые соединительные кольца и перегородочные трубки образуют эллипсо- или монетовидные (нуммулоидальные) сегменты сифона. Актиноцератоидеи, видимо, обитали около дна. Их предками, вероятно, были плектроноцератиды. Ордовик — средний карбон.

Подкласс Бактритоидеи.
Subclassis Bactritoidea

Подкласс Bactritoidea (греч. *bactron* — палка) — небольшая по объему группа вымерших головоногих моллюсков, давшая начало аммоноидеям и колеоидеям. Раковина от прямой до согнутой, гладкая, реже скульптурированная (рис. 202). Сифон узкий, занимающий брюшное положение. Перегородочная линия имеет брюшную (неккальную), а иногда и пологую боковую лопасть. Септальные трубки короткие прямые. Первая (начальная) камера по форме не отличается от последующих подобно тому, что наблюдалось у пред-

Подкласс Bactritoidea

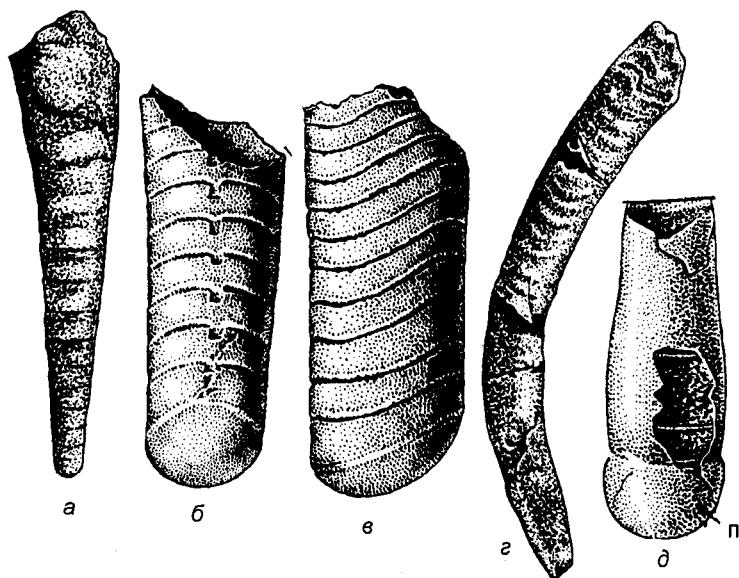


Рис. 202. Подкласс Bactritoidea (S?, D—P, T?).

a — *Vactrites* (S?, D—P), вид сбоку; *б, в* — *Lobobactrites* (D): *б* — ядро с брюшной стороны, *в* — ядро с боковой стороны; *г* — *Cyrtobactrites* (D), вид сбоку; *д* — начальная часть раковины *Vactrites* с протоконхом (*п*) (*а, г* — *Treatise...*, К, 1964; *б, в* — *Основы палеонтологии*, 5, 1962; *д* — *ориг.* В.Н.Шуманского)

шестью подклассов, либо имеет иную форму (яйцевидную или субсферическую) и в этом случае называется *протоконхом*. Бактритоидеи, видимо, возникли в силуре, их достоверные находки встречены в интервале с девона до перми; возможно, их последние представители дожили до триаса.

Подкласс Аммоноидеи. Subclassis Ammonoidea

Подкласс Ammonoidea

- Отряд Anarcestida
- Отряд Prolecanitida
- Отряд Goniatitida
- Отряд Clymeniida
- Отряд Ceratitida
- Отряд Phylloceratida
- Отряд Lytoceratida
- Отряд Ammonitida

Общая характеристика. К подклассу Ammonoidea (*Ammon* — египетское божество со спирально-свернутыми рогами) относятся вымершие головоногие моллюски, жившие с девона до мела и имеющие важнейшее значение для биостратиграфии этого интервала.

У большинства аммонитов раковина состояла из нескольких оборотов, расположенных в одной плоскости и соприкасающихся или в различной степени перекрывающих (объемлющих) друг друга (рис. 203). Для таких раковин используется термин *мономорфные*. Многообразие форм мономорфных аммоноидей 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 предпоследним). В зависимости от степени объемлемости внутренние обороты видны в различной степени, у инволютных раковин они полностью перекрыты. Линия соприкосновения оборотов называется *швом*. Так как ширина оборотов с возрастом увеличивается, то в средней части мономорфных раковин с двух сторон возникает углубление — пупок.

Меньшинство аммонитов имело раковины *гетероморфные*: прямые, состоящие из одного-трех или нескольких прямых стволов с коленообразным перегибом между ними, спирально-плоскостные, заканчивающиеся крючком, спирально-винтовые, клубкообразные, спирально-конические на ранней стадии и разворачивающиеся на более поздних и т.д.

Аммоноидеи с мономорфной раковиной существовали с девона до мела; аммоноидеи с гетероморфной раковиной впервые появились в позднем триасе в момент максимальной регрессии морских бассейнов, вторично возникли в средней юре и наибольшего разнообразия достигли в меловой период. Позднемеловое время — последняя эпоха существования подкласса аммоноидей — является наряду с этим эпохой расцвета гетероморфных аммоноидей.

В значительных пределах изменяются размеры раковин: от 2—3 до 30—40 см; в исключительных случаях гиганты-мономорфы могли достигать 2 м в диаметре, а гиганты-гетероморфы — 2 м в длину.

Раковина аммоноидей может быть скульптурированной или гладкой. У скульптурированных форм наблюдаются ребра, бугорки, кили, борозды, пережимы. Нередко ребра и бугорки сочетаются между собой, а их расположение может быть радиальным или спиральным. У раковин гладких имелись только линии нарастания. У позднепалеозойских аммоноидей преобладали

Подкласс Ammonoidea

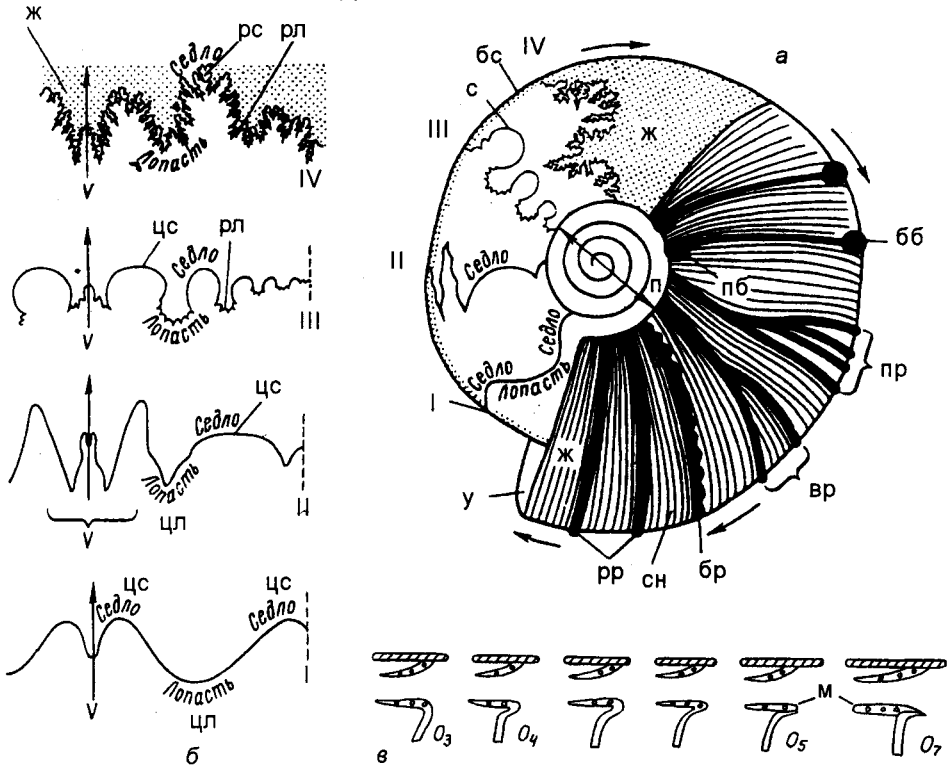


Рис. 203. Подкласс Ammonoidea (D—K).

a — схема строения спирально-плоскостной полуинволютной раковины аммоноидей (справа — внешняя поверхность раковины, слева — ядро раковины); *б* — четыре типа лопастных линий: I — агониатитовая, II — гониатитовая, III — цератитовая, IV — аммонитовая (стрелки указывают направление к жилой камере); *в* — переход ретрохоанитовой септальной трубки в прохоанитовую у рода *Megaphyllites* (T_2). Коренное преобразование прослежено на четвертом обороте, когда обособляется манжета (м) (*в* — Друщиц, Догужаева, 1981). Обозначения: V — брюшная лопасть, рядом с ней лопасти, находящиеся на боковой стороне; бб — брюшные бугорки; бр — бахромчатые ребра; бс — брюшной сифон; вр — вильчатые ребра; ж — жилая камера; ж — пупок; пб — пупковые бугорки; пр — пучок ветвящихся ребер; рл — рассеченная лопасть; рр — простые (поперечные) радиальные ребра; рс — рассеченное седло; с — седло; сн — струйки нарастания; у — устье; цл — цельная (нерассеченная) лопасть; цс — цельное (нерассеченное) седло; O_3, O_4, O_5, O_7 — последовательность оборотов.

гладкие и слабоскульптурованные формы, тогда как у мезозойских — разнообразно скульптурованные, а гладкие и слабо скульптурованные имели подчиненное значение (рис. 204).

Раковина аммонитов подобно раковине наутилуса была разделена перегородками на серию камер. Жилая камера у аммонитов занимает от 0,5 до 2 оборотов, значит, форма мягкого тела изменялась от короткой мешковидной, близкой к таковой у наутилуса, до длинной червеобразной. Судя по наутилусу, камеры фрагмокона могли быть заполнены газом (*воздушные*), а несколько последних — жидкостью (*гидростатические*).

Один из важнейших признаков аммоноидей — строение лопастной линии. В противоположность другим подклассам головоногих моллюсков перегородка аммоноидей имела гофрированный край, а значит, линия ее при-

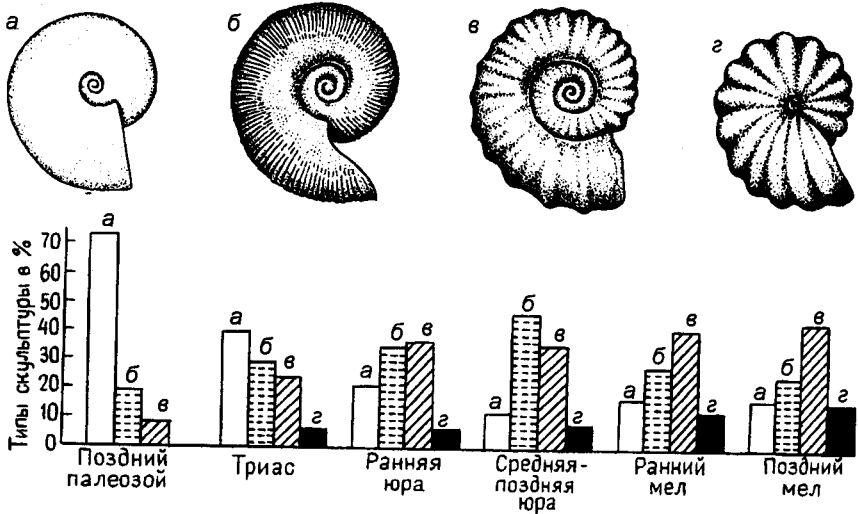


Рис. 204. Диаграмма, иллюстрирующая изменение типов скульптуры с девона по мел (по P. Ward, 1983).

Раковины: а — гладкие, б — тонкоскульптурованные, в — среднескульптурованные, г — грубоскульптурованные

крепления к раковине была более сложной (рис. 203). Изгибы линии, направленные назад, получили название *лопасти*, а вперед (к жилой камере) — *седла*, поэтому для них вместо термина «перегородочная линия» обычно используется термин «лопастная линия». Определение типа лопастной линии проводится в данном случае по лопастям, находящимся на боковой стороне, так как лопасть (V), расположенная в плоскости симметрии на брюшной (вентральной) стороне, нередко является дву- или трехраздельной.

По степени сложности выделяют четыре типа лопастных линий, сменяющих друг друга во времени: 1) *агонититовый* — с округлыми седлами и округлыми лопастями (D); 2) *гонититовый* — с округлыми седлами и заостренными лопастями (D—P); 3) *цератитовый* — с цельными округлыми седлами и зубчатными рассеченными лопастями (C₃—T); первые аммоноидеи с цератитовым типом лопастной линии появляются в позднем карбоне; седло, расположенное рядом с брюшной лопастью, может быть рассеченным; 4) *аммонитовый* — с рассеченными седлами и лопастями (T—K). В поздне меловую эпоху у некоторых аммонитов наблюдается упрощение лопастной линии и возврат к цератитовому типу (псевдоцератиты).

Аммоноидеи имели унаследованный от бактриитоидей узкий краевой сифон, располагающийся у большинства отрядов около наружной брюшной стороны. У палеозойских аммоноидей короткие *септальные трубки* направлены назад (*ретрохоанитовые*), а у мезозойских — вперед (*прохоанитовые*). У пермо-триасовых форм можно наблюдать переход от ретрохоанитовых септальных трубок к прохоанитовым (см. рис. 203, в).

У аммоноидей были обнаружены *аптихи*, *анаптихи* и *синаптихи*, длительное время трактовавшиеся как крышечки, закрывавшие в случае опасности устье. В настоящее время функциональное значение аптихов пересмот-

Подкласс Ammonoidea

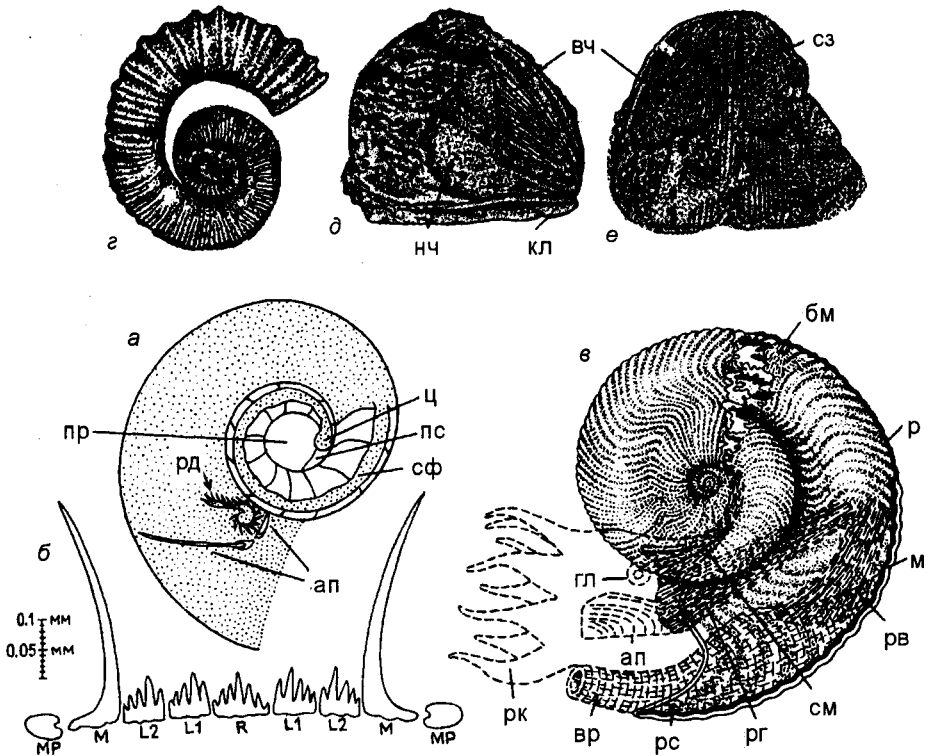


Рис. 205. Подкласс Ammonoidea (D—K).

a—в — Aconeceras (K.); *a* — поперечное сечение ювенильной раковины, *б* — строение радулы, *в* — реконструкция мускульной системы; *г—е* — гетероморфный меловой аммонит *Proaustraliceras* (K.); *г* — общий вид раковины, сильно уменьш., *д, е* — челюстной аппарат в двух положениях (*a—в — Doguzhaeva, Muivei, 1992; г—е — Михайлова, 2000*). Обозначения: ап — аптих; бм — брюшной мускул; вр — воронка; вч — верхняя челюсть (контраптих); гл — глаз; кл — клюв; м — мантия; нч — нижняя челюсть (аптих); пр — протоконх; пс — просифон; р — раковина; рв — мускулы воронки; рг — мускулы головы; рд — радула; рк — руки; рс — роостр; сз — симфиза; см — спинной мускул; сф — сифон; ц — цекум; R — рахиальный зубец; L1, L2 — первый и второй боковые зубцы; М — маргинальный зубец; МР — маргинальная пластина

рено и они рассматриваются как часть *челюстного аппарата*. Установлено, что имелись не только аптихи (*нижняя челюсть*), но и контраптихи (*верхняя челюсть*). Кроме этого для мономорфных аммонитов на образцах прекрасной сохранности из нижнемеловых отложений Ульяновского Поволжья была реконструирована *радула*, подобная по числу зубцов и их строению радуле современных осьминогов, а для гетероморфных аммонитов изучено строение *челюстного аппарата* (рис. 205).

Тело аммонитов прикреплялось к раковине с помощью мускулов трех типов, находящихся в задней части жилой камеры недалеко от последней перегородки (см. рис. 205, *в*), а также за счет тонких выростов мантии, расположенных в поровых каналах.

Аммоноидеи унаследовали от бактритоидей *протоконх* — первую начальную камеру, которая по форме резко отличается от второй и последующих камер. Форма протоконха изменялась от яйцевидной у девонских не полно-

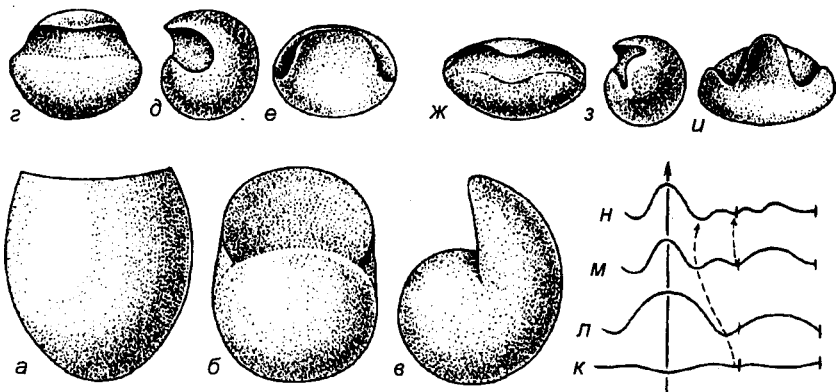


Рис. 206. Основные типы протоконхов и первых лопастных линий.

а-и — основные типы протоконхов: *а-в* — аселлятный (*а* — яйцевидный, *б, в* — субсферический); *г-е* — латиселлятный, эллипсоидный; *ж-и* — ангустиселлятный, веретеновидный (*б, г, ж* — вид со стороны первой перегородки; *в, д, з* — вид сбоку; *е, и* — вид с вентральной стороны); *к-н* — филогения первой лопастной линии — просутуры: *к* — аселлятная (*D₁*), *л* — латиселлятная (*D-T*), *м, н* — ангустиселлятная (*J-K*). Пунктиром обозначено появление лопастей

стью свернувшихся раковин до субсферической, далее эллипсоидной и веретеновидной (рис. 206). Протоконх ограничен первой перегородкой, край которой представляет собой первую лопастную линию. С течением времени изменялась гофрировка первой перегородки (*просепты*) и кривизна первой линии (*просутуры*). Яйцевидные и субсферические протоконхи получили название *аселлятные* (бесседельные), эллипсоидные — *латиселлятные* (широкоседельные); а веретеновидные — *ангустиселлятные* (узкоседельные). Названия отражают наличие и форму седла, представляющего срединный изгиб первой перегородки. На рис. 206, *к-н* показаны соответствующие типы первых лопастных линий. Вторая камера и отграничивающая ее вторая перегородка (*примасепта*) резко отличаются от первой. Это отчетливо проявляется на второй лопастной линии (*примасутуре*), так как в плоскости симметрии присутствует лопасть, а не седло.

В развитии аммоноидей выделяются эмбриональный и постэмбриональный периоды. В *эмбриональный период* в яйцевых оболочках формировались начальная камера — протоконх и первый оборот спирали (рис. 207). 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, одной или двух первых перегородок и жилой камеры, сложенных призматическим слоем. Аммонителла вела планктонный образ жизни: герметически закрытый протоконх представлял собой идеальный поплавок.

В *постэмбриональный период* стенку раковины слагают три слоя: два призматических и заключенный между ними перламутровый. Перламутровый

Подкласс Ammonoidea

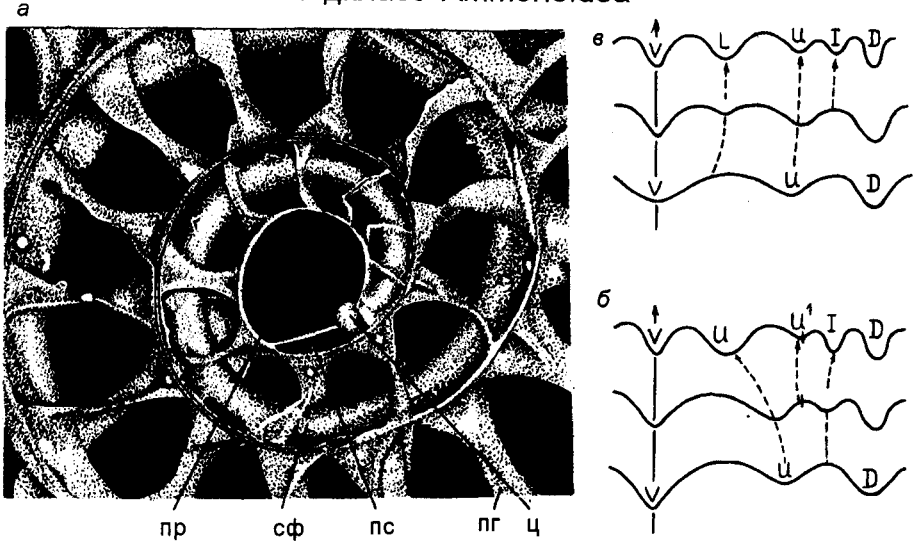


Рис. 207. Подкласс Ammonoidea (D—K)

a — *Hoplites* (K₁), строение начальных оборотов раковины; *б, в* — появление новых элементов в лопастной линии палеозойских аммоноидей (*a* — *Wiedmann et al.*, 1996). Обозначения: пг — перегородка; пр — протоконх; пс — просифон; сф — сифон; ц — цекум; лопасти: V — вентральная, или брюшная; L — латеральная, или боковая; U — умбиликальная, или пупковая; U¹ — первая умбиликальная, или первая пупковая; I — внутренняя боковая; D — дорсальная, или спинная

слой слагает все септы, за исключением двух первых. Важным моментом постэмбрионального периода является формирование воронки и в дальнейшем переход к nektonному 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. Рост раковины аммонитов идет за счет ее надстраивания, поэтому аммониты представляют собой идеальную группу ископаемых, при изучении которых можно применять *онтогенетический метод*. По мере нарастания оборотов усложняется лопастная линия, изменяется форма поперечного сечения, появляется скульптура. Чтобы проследить изменение различных признаков от протоконха до последнего оборота, необходимо «развернуть» аммонит, т.е. последовательно отделить все обороты. Серии онтогенезов документально отражают появление и становление новых признаков у родственных групп и тем самым позволяют наметить пути развития подкласса аммоноидей в целом.

На примере позднепалеозойских аммонитов показано два основных способа появления новых седел и лопастей (рис. 207, б, в). Вторая лопастная линия однотипна, в ней имеются три лопасти: V — *брюшная*, U — *пупковая* (находится около пупка) и D' — *спинная*. В первом варианте, характерном для отряда Prolescanitida, пупковая лопасть смещается к брюшной стороне и появляются *внутренняя* (I), а затем *первая пупковая* (U¹) лопасти. Во втором варианте появляются *боковая* (L) и *внутренняя* (I) лопасти.

Принципы классификации и систематика. Строение лопастной линии, ее изменение и усложнение в онто-филогенезе раковины, а также положение

Отряд Anarcestida

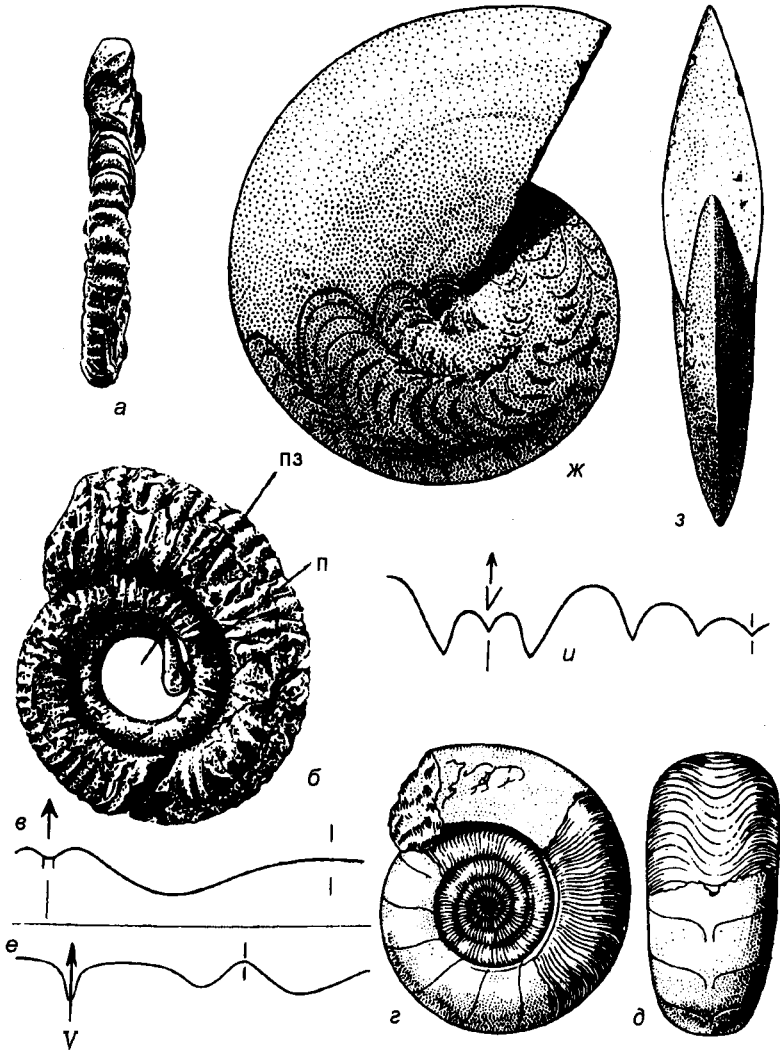


Рис. 208. Отряд Anarcestida (D).

a—в — Erbenoceras (D₁): *a* — вид со стороны устья, *б* — вид сбоку, в центре виден протоконх (п) и пупковое зияние (пз), *в* — лопастная линия; *г—е — Anarcestes* (D₁₋₂): *г* — вид сбоку, *д* — вид с брюшной стороны, *е* — лопастная линия; *ж—и — Timanites* (D₃): *ж* — вид сбоку, *з* — вид со стороны устья, *и* — лопастная линия (*a—в* — Богословский, 1980; *г—е* — Barrande, 1865—1870; *ж—и* — Основы палеонтологии, 5, 1962)

сифона лежат в основе разделения подкласса Ammonoidea на отряды. Ниже рассмотрено восемь отрядов: Anarcestida (D), Prolecanitida (C—T), Goniatitida (D₂—P), Clymeniida (D₃), Ceratitida (P—T), Phylloceratida (T—K), Lytoceratida (J—K), Ammonitida (J—K). У всех отрядов, кроме Clymeniida, сифон брюшной.

Отряд Anarcestida (греч. *a, an* — отрицание; *Anarcestes* — название рода). Раковины спирально-плоскостные, от эволютных до инволютных, гладкие, реже скульптурированные (рис. 208). У наиболее ранних форм раковина гетероморфная: обороты не соприкасаются на всех стадиях либо только на на-

Отряд Prolecanitida

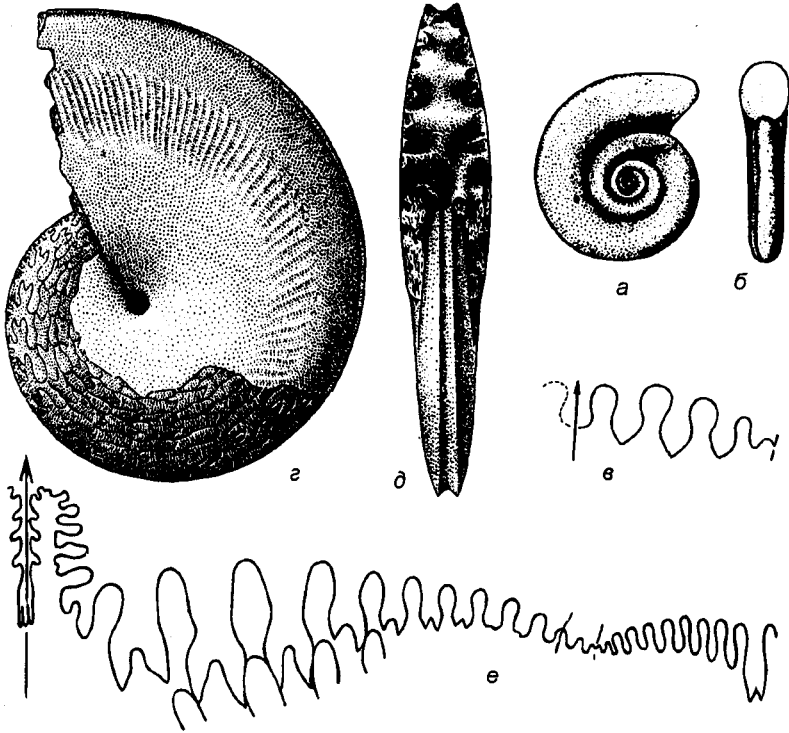


Рис. 209. Отряд Prolecanitida (C—T₁).

a—в — Prolecanites (C₁): a — вид сбоку, б — вид со стороны устья, в — лопастная линия; г—е — Medlicottia (P): г — вид сбоку, д — вид со стороны перегородки, е — лопастная линия (a—в — Руженцев, 1949; г—е — Основы палеонтологии, 5, 1962)

чальных, в центре остается пупковое (*умбиликальное*) зияние. Лопастная линия агониатитовая или гониатитовая, все седла цельные. Брюшная лопасть простая цельная или широкая трехраздельная. Девон.

Отряд Prolecanitida (лат. *pro* — раньше; *Lecanites* — название рода). Раковины мноморфные, спирально-плоскостные, от эволютных до инволютных, гладкие, реже скульптурированные (рис. 209). Лопастная линия гониатитовая или цератитовая. Брюшная лопасть трехраздельная, преимущественно узкая. Карбон — ранний триас.

Отряд Goniatitida (греч. *gonia* — угол). Раковины мноморфные от эволютных до инволютных, гладкие, реже скульптурированные (рис. 210). Лопастная линия гониатитовая или цератитовая с двураздельной брюшной лопастью. Средний девон — пермь.

Отряд Clymeniida (греч. *clymax* — лестница). Раковины мноморфные, обычно эволютные, с медленно возрастающими оборотами и очень широким пупком (рис. 211). Поперечное сечение округлое, реже угловатое. Клименииды отличаются от остальных отрядов тем, что сифон располагается около внутренней (спинной) стороны. Лопастная линия гониатитовая, в плоскости симметрии на брюшной стороне нередко наблюдается седло, тогда как у остальных аммонитов на этом месте находится лопасть. Поздний девон.

Отряд Goniatitida

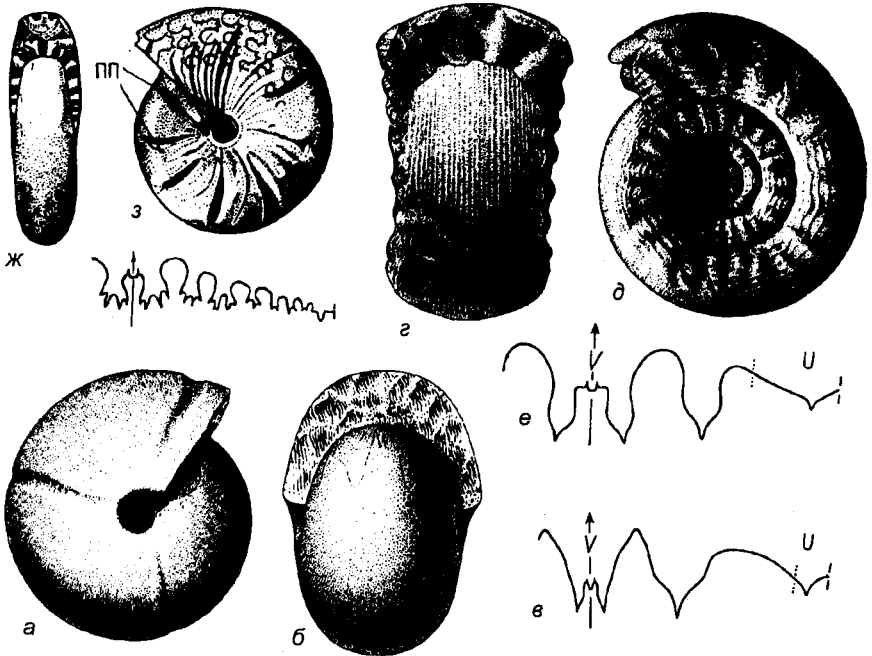


Рис. 210. Отряд Goniatitida (D-P).

a-e — *Goniatites* (C₁): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья, *в* — лопастная линия; *г-e* — *Paragastrioceras* (P): *г* — вид со стороны перегородки, *д* — вид сбоку, *е* — лопастная линия; *ж-и* — *Roranoceras* (P): *ж* — вид со стороны перегородки, *з* — вид сбоку, *и* — лопастная линия (*a-e* — Основы палеонтологии, 5, 1962; *ж-и* — Руженцев, 1956). Обозначения: лопасти: V — вентральная, U — умбиликальная; пп — поперечные пережимы

Отряд Clymeniida

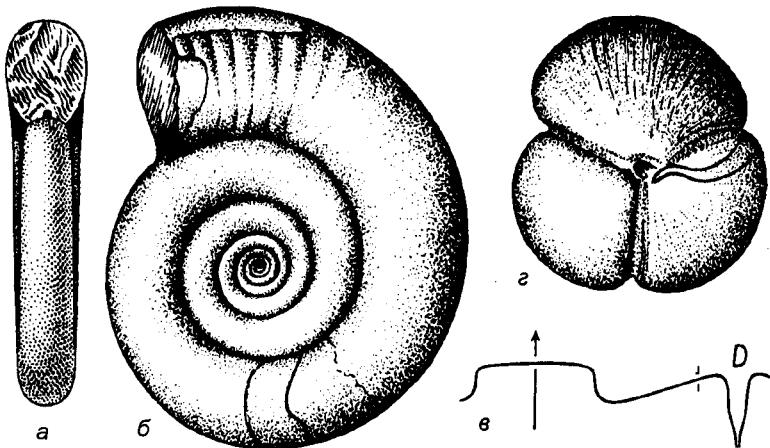


Рис. 211. Отряд Clymeniida (D.).

a-e — *Clymenia* (D₃): *a* — вид со стороны устья, *б* — вид сбоку, *в* — лопастная линия; *г* — *Parawocclumeria* (D₃), вид сбоку (*a-г* — Treatise..., L, 1957). Обозначения: D — спинная лопасть

Отряд Ceratitida

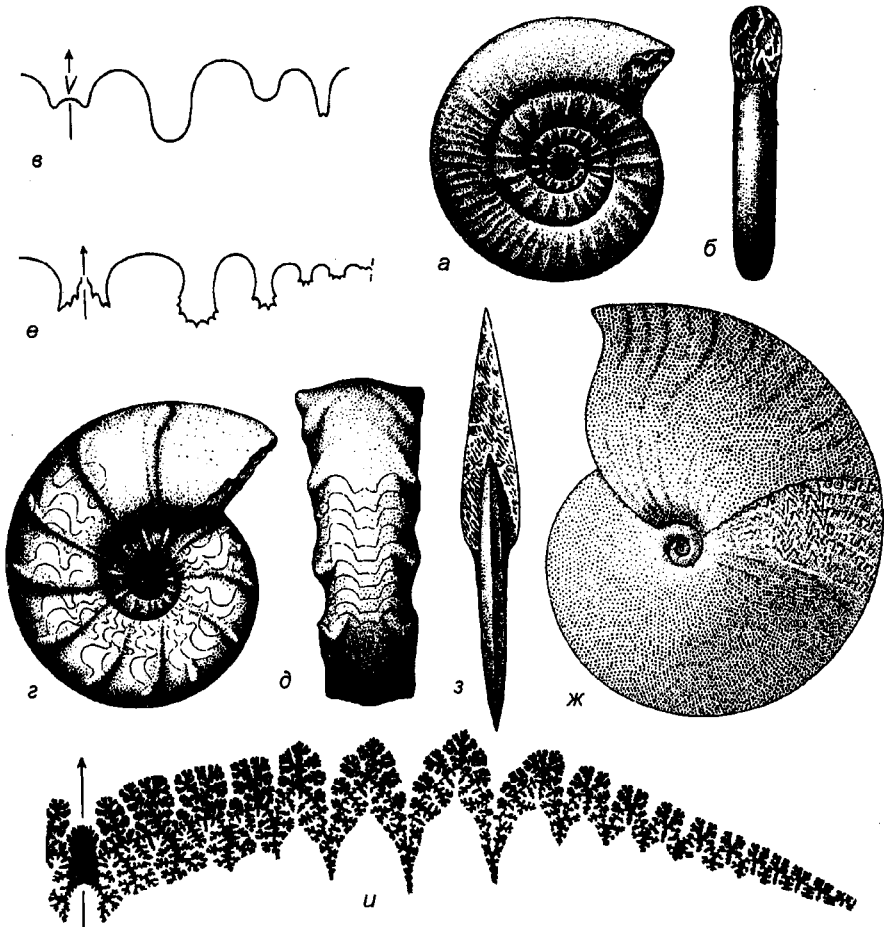


Рис. 212. Отряд Ceratitida (P—T).

a—в — *Paracelmites* (P): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья, *в* — лопастная линия; *г—е* — *Ceratites* (T₂): *г* — вид сбоку, *д* — вид с брюшной стороны, *е* — лопастная линия с мелкозубчатыми лопастями; *ж—и* — *Pinacoseras* (T₃): *ж* — вид сбоку, *з* — вид со стороны устья, *и* — лопастная линия (*a—в* — Основы палеонтологии, 6, 1958; *г—е* — Циммель, 1934)

Отряд Ceratitida (греч. *keras* — рог). Раковины мономорфные, гладкие или скульптурированные (имеются ребра, шипы, бугорки, кили и т.д.). Лопастная линия цератитовая с мелкозубчатым основанием лопастей, очень редко аммонитовая (рис. 212). В позднем триасе существовали немногочисленные цератиты с гетероморфной раковиной. Последние представлены формами прямыми, спирально-плоскостными, с несоприкасающимися оборотами, спирально-винтовыми и т.д. У гетероморф лопастная линия существенно упрощена. Пермь — триас.

Отряд Phylloceratida (греч. *phyllon* — лист, пластинка; *keras* — рог). Раковины мономорфные, обычно инволютные, как правило, гладкие или слабо скульптурированные (рис. 213). Лопастная линия аммонитовая, очень сложно рассеченная. В связи с инволютностью раковины на боковой стороне обра-

Отряд Phylloceratida

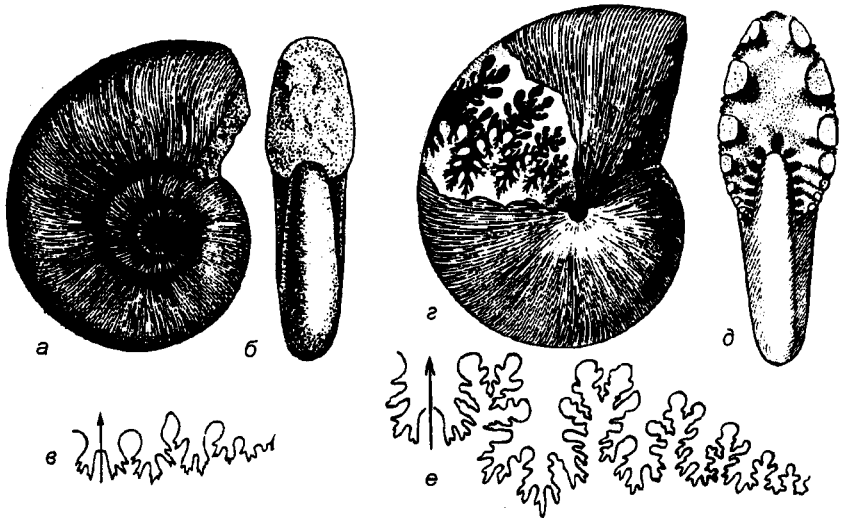


Рис. 213. Отряд Phylloceratida (Т—К).

a—в — *Monophyllites* (Т_{2,3}): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны устья, *в* — лопастная линия; *г, д* — *Phylloceras* (J—K₁): *г* — вид сбоку, *д* — вид со стороны перегородки; *е* — *Hypophylloceras* (К), лопастная линия (*a—в* — *Treatise ...*, L, 1957; *г, д* — *Цимтель*, 1934; *е* — *Пояркова и др.*, 1988)

зуются многочисленные трехраздельные лопасти, постепенно уменьшающиеся к шву. Вторичные седла с округлыми лепестковидными (филлоидными) окончаниями. Сифон расположен очень близко к брюшной стороне. Триас — мел.

Отряд *Lytoceratida* (греч. *litos* — неплотный; *keras* — рог). Раковины мноморфные и гетероморфные. Мономорфные раковины преимущественно эволютные, реже полуэволютные и полуинволютные, очень редко инволютные (рис. 214). Гетероморфные раковины характеризуются максимальным разнообразием типов навивания: от прямых до спирально-плоскостных с не-соприкасающимися оборотами, спирально-винтовых, клубкообразных, спирально-плоскостных на ранних и крючкообразных на поздних стадиях и т.д. (рис. 215). Недавно в верхнемеловых отложениях Антарктиды обнаружен гигантский гетероморфный аммонит *Diplomoceras*, общая длина которого составляет около 4 м, а длина последнего ствола приближается к 2 м. Мономорфные раковины преимущественно гладкие, гетероморфные, обычно скульптурированные.

Сифон литоцератид плотно прилегает к брюшной стороне. Аммонитовая лопастная линия сложнорассеченная, особенно у мономорф. Число лопастей невелико, что обусловлено округлым или округленно-квадратным сечением оборотов. На боковой стороне находится одна крупная двураздельная лопасть. Прочности эволютной раковины способствует возникновение *септальных крыльев*: концы спинной лопасти подходят к предыдущей перегородке и прикрепляются к ней. Таким образом, если лопастная линия — это линия прикрепления перегородки к раковине, то септальные крылья — след прикрепления спинной лопасти к предшествующей перегородке. В соответ-

Отряд Lytoceratida

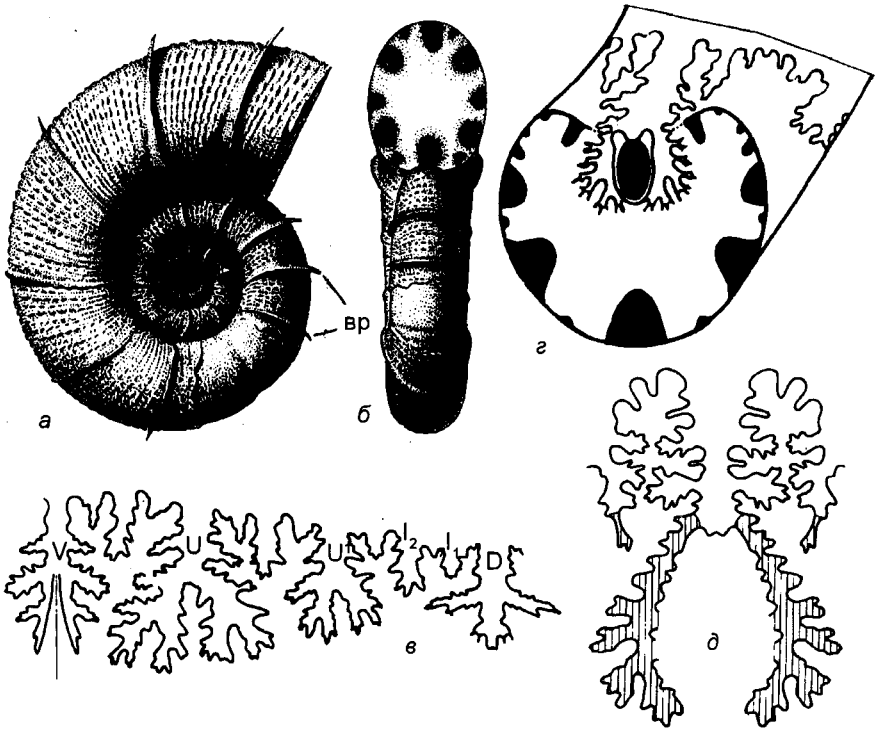


Рис. 214. Мономорфные юрско-меловые Lytoceratida.

a, б — *Lytoceras* ($J_{1,2}$): *a* — вид эволютивной раковины сбоку, *б* — вид со стороны перегородки; *в, г* — *Biasaloceras* (K_1): *в* — лопастная линия с крестообразной спинной лопастью, *г* — схема строения септалных крыльев; *д* — септалные крылья рода *Tetragonites* (K_1) (*a, б* — Основы палеонтологии, *б*, 1958; *в* — Друщица, 1956; *г* — Wiedmann, 1962). Обозначения: *вр* — воротники. Лопасти: *V* — брюшная; *U* — пупковая; U^1 — первая пупковая; I_2 — вторая внутренняя; I_1 — первая внутренняя; *D* — спинная

ствии с этим лопастная линия проектируется на внутреннюю поверхность оборота, а септалные крылья оставляют контур на поверхности перегородки (см. рис. 214). У литоцератид наблюдаются *воротники*, представляющие собой пластины, расположенные перпендикулярно к поверхности оборота. Устье простое, у небольшого числа литоцератид (род *Scaphites*) могут наблюдаться *ушки*, которые, видимо, являются половым признаком. Юра — мел.

Отряд Ammonitida. Раковины мономорфные, от эволютных до инволютных (рис. 216), реже гетероморфные, менее разнообразные по форме, чем гетероморфные литоцератиды, хотя среди них имелись прямые, спирально-плоскостные, с несоприкасающимися оборотами, спирально-конические и др. (рис. 217). Скульптура представлена разнообразными ребрами, шипами, бугорками. Устье обычно простое, у некоторых, в основном среднеюрских форм наблюдаются ушки, иногда присутствует брюшной (вентральный) выступ. Лопастная линия аммонитовая. Лопасть на боковой стороне трехраздельная. У некоторых позднемеловых аммонитид произошло упрощение лопастной линии (псевдоцератиты). Юра — мел.

Геологическая история. Аммоноидеи возникли от бактритоидей, давших в раннем девоне отряд Anarcestida. Бактритоидей и ранних аммоноидей сбли-

Отряд Lytoceratida

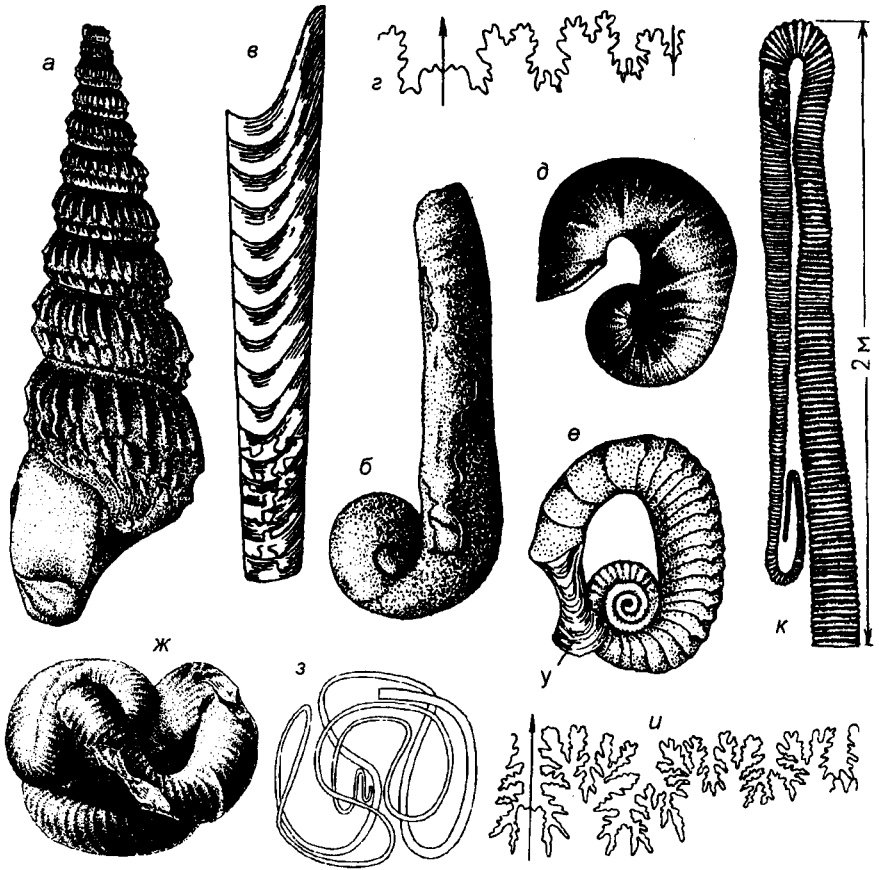


Рис. 215. Гетероморфные меловые Lytoceratida.

a — *Turrilites* (K_1), общий вид спирально-винтовой раковины; *б* — *Baculites codyensis* Reeside, начальная часть раковины, сильно увел. Поздний мел, сантонский век. США, штат Монтана; *в*, *г* — *Baculites* (K_2): *в* — часть ядра с жилой и несколькими гидростатическими камерами, *г* — лопастная линия; *д*, *е* — *Scaphites* (K_2), вид сбоку; *ж* — *и* — *Nipponites* (K_2): *ж* — общий вид клубкообразной раковины, *з* — схема расположения оборотов, *и* — лопастная линия; *к* — *Diplomoceras*, поздний мел, маастрихтский век, Антарктида (*a* — *d'Orbigny*, 1840—1842; *б* — *Klinger, Kennedy*, 2001; *д* — *Основы палеонтологии*, 5, 1962; *ж* — *Yabe*, 1904; *з* — *H.a. G. Termier*, 1960; *к* — колл. А. Олейника и В. Цинсмайстера). Обозначения: *у* — ушки

жает несколько признаков: узкий краевой сифон, наличие брюшной, а иногда и широкой боковой лопасти, а также сходная субсферическая форма начальной камеры (протоконха). Прослежен конкретный филогенетический ряд от прямых, слабосогнутых раковин бактриитоидей к свернутым раковинам аммоноидей, первоначально имевшим пупковое (умбиликальное) зияние (рис. 218). Анарцестиды представляли собой прогрессивную ветвь аммоноидей, давшую начало отрядам *Goniatitida*, *Clymeniida* и *Prolecanitida*. От последнего отряда в ранней перми возникли цератиты; максимального расцвета они достигли в триасе (рис. 219). К моменту обширной регрессии поздне триасового моря приурочены гетероморфные цератиты, которые в отличие от мо-

Отряд Ammonitida

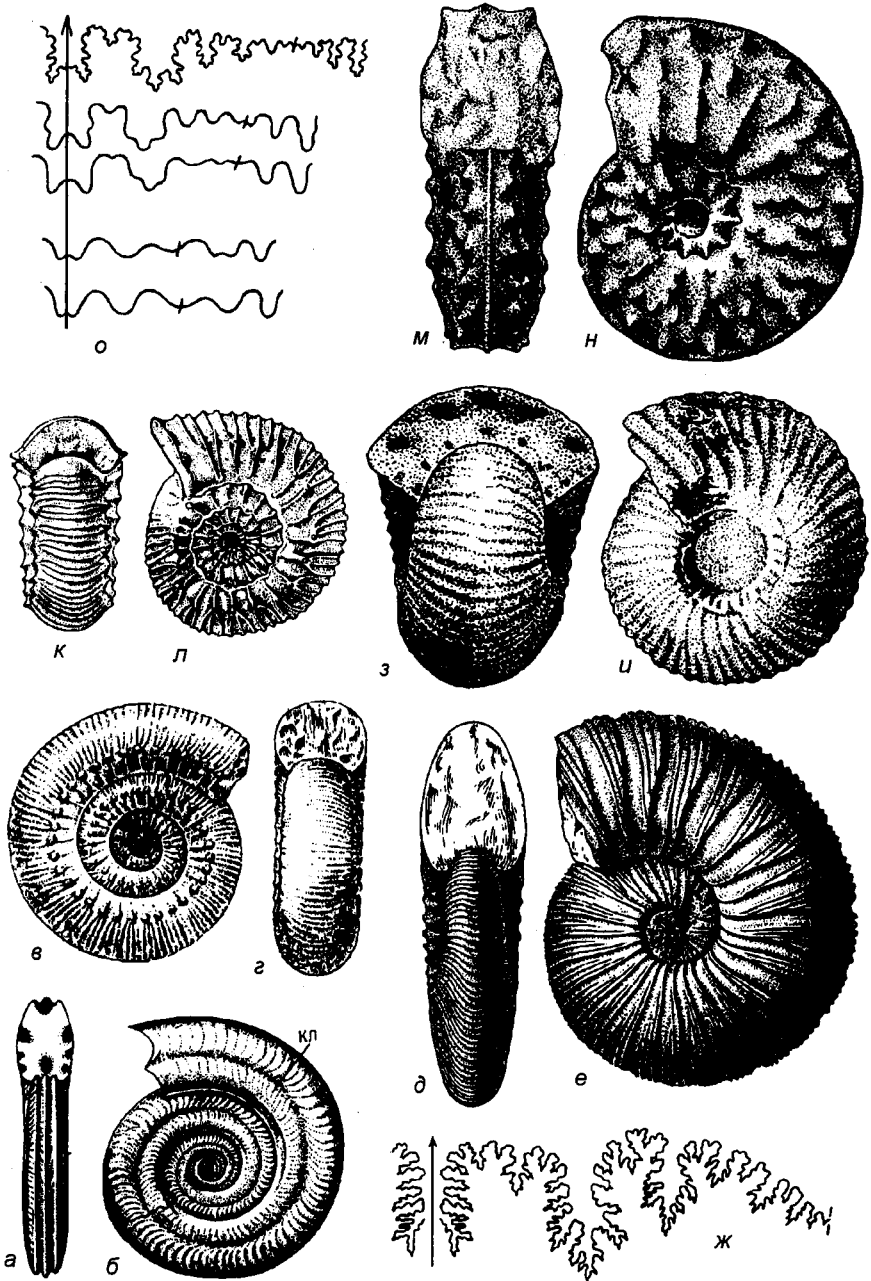


Рис. 216. Мономорфные юрско-меловые Ammonitida.

a, б — *Hildoceras* (J_1): *a* — вид со стороны перегородки, *б* — вид сбоку; *в, г* — *Stephanoceras* (J_2): *в* — вид сбоку, *г* — вид со стороны устья; *д-ж* — *Virgatites* (J_3): *д* — вид со стороны устья, *е* — вид сбоку, *ж* — лопастная линия; *з, и* — *Cadoceras* (J_2): *з* — вид со стороны перегородки, *и* — вид сбоку; *к, л* — *Simbirskites* (K_1): *к* — вид со стороны устья, *л* — вид сбоку; *м-о* — *Schloenbachia* (K_2): *м* — вид со стороны устья, *н* — вид сбоку, *о* — изменение лопастной линии в онтогенезе (*a, б* — Циммель, 1934; *в, г* — Основы палеонтологии, 6, 1958; *д, е* — Михальский, 1890; *к, л* — Pavlow, 1901; *з, и, м, н* — Treatise..., L, 1957). Обозначения: кл — коленчатый перегиб

Отряд Ammonitida

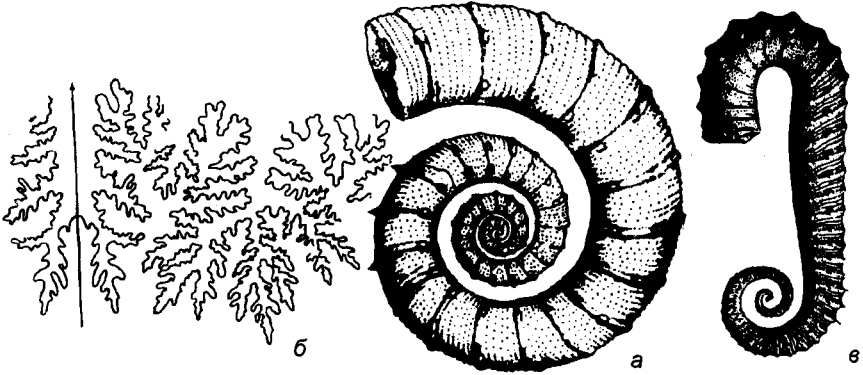


Рис. 217. Гетероморфные меловые Ammonitida.

a, б — *Crioceratites* (K_1): *a* — вид сбоку, *б* — лопастная линия; *в* — *Ancyloceras* (K_1): вид сбоку

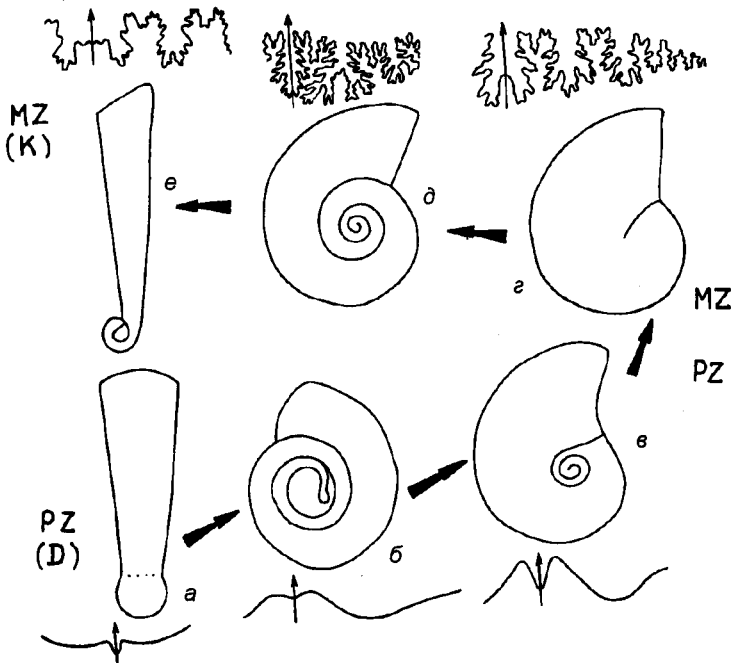


Рис. 218. Схема преобразований раковин и лопастных линий аммоноидей.

a — предполагаемый предок аммоноидей из подкласса Vactritoidea (род *Lobobactrites*); *б* — раннедевонский аммонит с умбиликальным зиянием (род *Erbenoceras*); *в*—*д* — различные мономорфные аммоноидеи; *е* — один из гетероморфных потомков (род *Baculites*)

номорфных собратьев, видимо, приспособились к бентосному или бентосно-пелагическому образу жизни. Филлоцератиды являются потомками цератитов. Двураздельность седел отряда Phylloceratida возникла не в результате деления седла, а за счет смещения вверх вторичного бокового выступа. Поэтому седла филлоцератид не являются истинно рассеченными — аммо-

Подкласс Ammonoidea

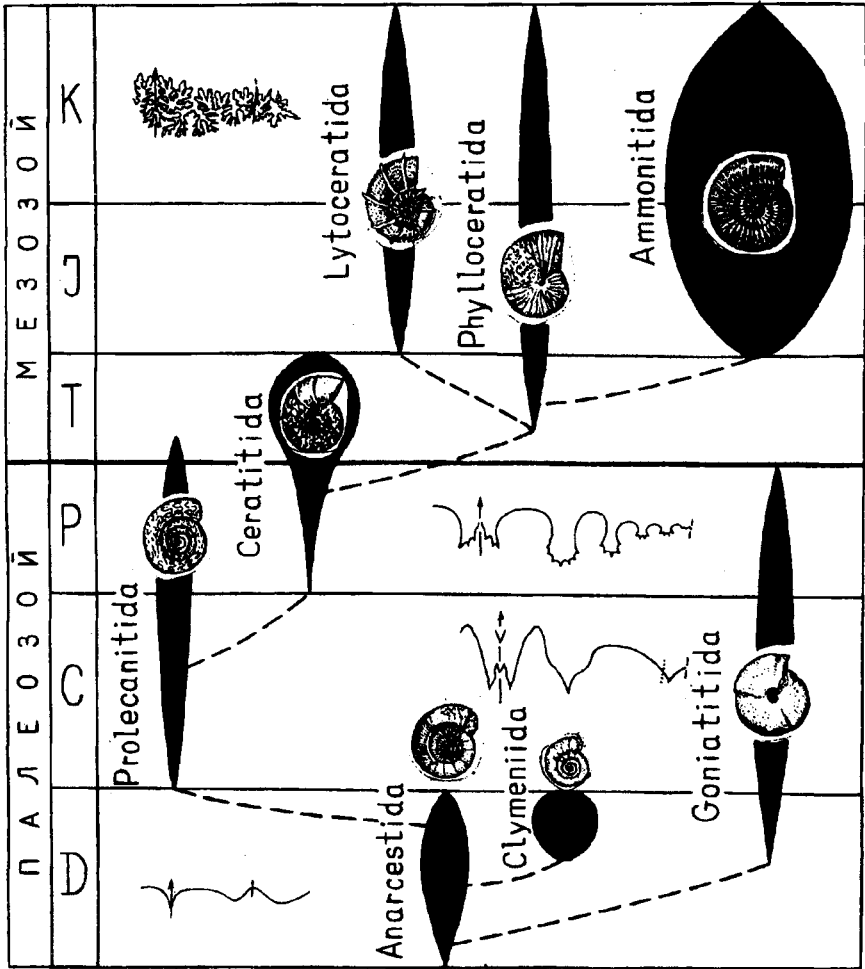


Рис. 219. Схема геохронологического распространения и родственные связи отрядов подкласса Ammonoidea

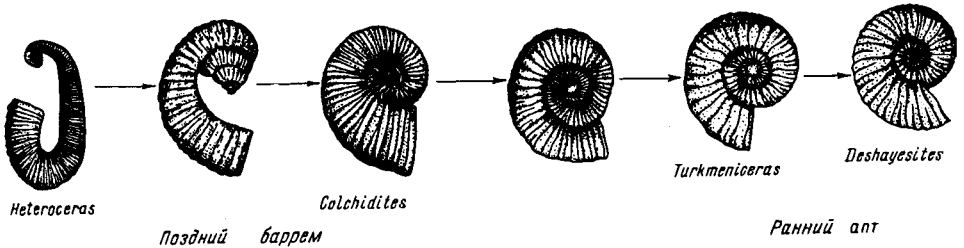


Рис. 220. Эволюционный ряд, отражающий переход от гетероморфных аммонитов к мономорфным

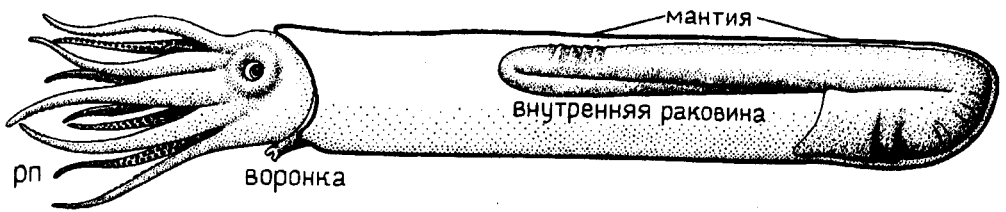


Рис. 221. Гипотетическая реконструкция аптского аммонита *Ptychoceras* с возможным внутренним положением раковины (ориг. Л.А.Догужаевой). Обозначения: рп — руки с присосками

нитовыми. В юре от филоцератид возникли литоцератиды и аммонитиды. Все юрские литоцератиды имели раковины мономорфные, в мелу появляются гетероморфы. Последние, видимо, приспособились к бентосному или бентосно-пелагическому образу жизни.

Аммонитиды в юре были представлены мономорфами, гетероморфы достаточно редки. В раннем мелу число и разнообразие гетероморф резко возрастают. Чрезвычайно интересны филогенетические ряды, иллюстрирующие переход от гетероморфных аммоноидей к мономорфным, прослеженные у некоторых раннемеловых групп (рис. 220). Не менее удивительной представляется возможность частичного или полного облекания мантией раковины снаружи (рис. 221).

Геологическое значение. Аммониты — архистратиграфическая группа морских ископаемых. Интенсивная эволюция аммоноидей, их быстрое расселение из ареала возникновения, независимость от фаций во многих группах, обусловленная пелагическим образом жизни, определили тот факт, что аммониты являются чрезвычайно важными ископаемыми. Комплексы этих организмов положены в основу выделения зон — наиболее дробных подразделений единой стратиграфической шкалы. Аммоноидеи позволяют проводить детальные региональные и межрегиональные корреляции. С девона (появление аммонитов) и до конца мела (их вымирание) они играют роль основной группы для датировки отложений. Особенно велико их значение для расчленения отложений юрской и меловой систем.

Подкласс Колеоидеи. *Subclassis Coleoidea*

Подкласс Coleoidea
Подотряд Belemnnoidea
Подотряд Decabrachia
Подотряд Octobrachia

Общая характеристика. К подклассу Coleoidea (греч. *koleos* — ножны, футляр) относятся высшие головоногие моллюски с хорошо обособленной головой и от-
лично развитыми органами чувств; у них имеется 8

или 10 рук, для дыхания служат две жабры; раковина внутренняя, нередко отсутствует, или сохраняются ее рудименты. Строение и форма раковины различны. Выше было сказано, почему пришлось отказаться от выделения двух подклассов (*Ectocochlia* и *Endocochlia*). После этого для второго подкласса было принято нейтральное название Coleoidea, предлагавшееся еще в XIX в. Девон?, карбон — современность.

К подклассу колеоидей принадлежат разнообразные современные осьминоги, каракатицы, кальмары, а также вымершие белемниты, имеющие

чрезвычайно важное значение для стратиграфии мезозойских отложений. У колеоидей хорошо развита воронка, это активные морские хищники, nektonные, временами донные организмы. Тело двустороннесимметричное различной формы. У хороших пловцов по бокам удлинненно-заостренного тела располагаются плавники. Наиболее крупные моллюски и крупнейшие беспозвоночные — гигантские кальмары, длина которых с учетом рук достигает 18 м.

Принципы классификации и систематика. Приходится признать, что разделение современных и ископаемых колеоидей на отряды базируется на различных признаках: для ископаемых — это строение скелета, для современных — строение мягкого тела. Среди колеоидей выделяются три надотряда: *Belemnoidea*, *Decabrachia*, *Octobrachia*.

Надотряд *Belemnoidea* (греч. *belemnion* — копьё, дротик). Вымершие колеоидеи с опорным внутренним скелетом, состоящим из трех частей: ростра, фрагмокона и проостракума. В ископаемом состоянии обычно сохраняется ростр, реже фрагмокон и в исключительных случаях проостракум (рис. 222). *Ростр* — основная часть внутреннего скелета белемнитов — представлял собой массивное цилиндрическое, субцилиндрическое или коническое образование. Заостренный суженный конец является задним, а расширенный — передним (ориентировка дается по отношению к головному отделу).

Слои кальцита, слагающие ростр, отлагались внутренней поверхностью мантии. В их расположении на поперечном разрезе видны концентрические линии нарастания, продольный разрез ростра отражает изменение его формы в онтогенезе. На поверхности ростра можно наблюдать борозды, различные по количеству, положению, глубине и протяженности, а также отпечатки кровеносных сосудов, что подтверждает его внутреннее положение.

Фрагмокон являлся камерной частью скелета белемнитов. Он имеет коническую форму и состоит из камер, разделенных между собой перегородками и пронизанных сифоном, прилежащим к брюшной стороне. Первая камера — *протоконх* — имела шаровидную форму. Фрагмокон располагался в *альвеоле* — углублении на переднем конце ростра. На продольном расколе ростра (в плоскости симметрии вдоль брюшной стороны) рядом с альвеолой может наблюдаться *спайка* — гладкая поверхность, легко отличающаяся от остальной части скола. Иногда от переднего конца ростра протягивалась брюшная щель, достигающая альвеолы, из-за чего она получила название *альвеолярная щель*. Поверхность альвеолярной щели чаще всего белесая, шероховатая. Фрагмокон белемнитов соответствует сумме всех камер остальных подклассов головоногих, за исключением жилой камеры. Строение фрагмокона белемнитов близко таковому у бактриитоидей (сферический протоконх и краевой сифон), которые являются предками колеоидей. *Проостракум* представляет собой тонкую пластинку; считалось, что она является продолжением спинной стороны фрагмокона, но последние электронно-микроскопические исследования выявили наличие тончайшего слоя проостракума, перекрывающего фрагмокон. Проостракум из-за хрупкости крайне редко сохраняется в ископаемом состоянии.

По немногочисленным отпечаткам можно судить о сходстве мягкого тела с современными колеоидеями. Форма тела и образ жизни белемнитов, видимо, приближались к таковому у кальмаров. Интервал существования на-

Отряд Belemnitida

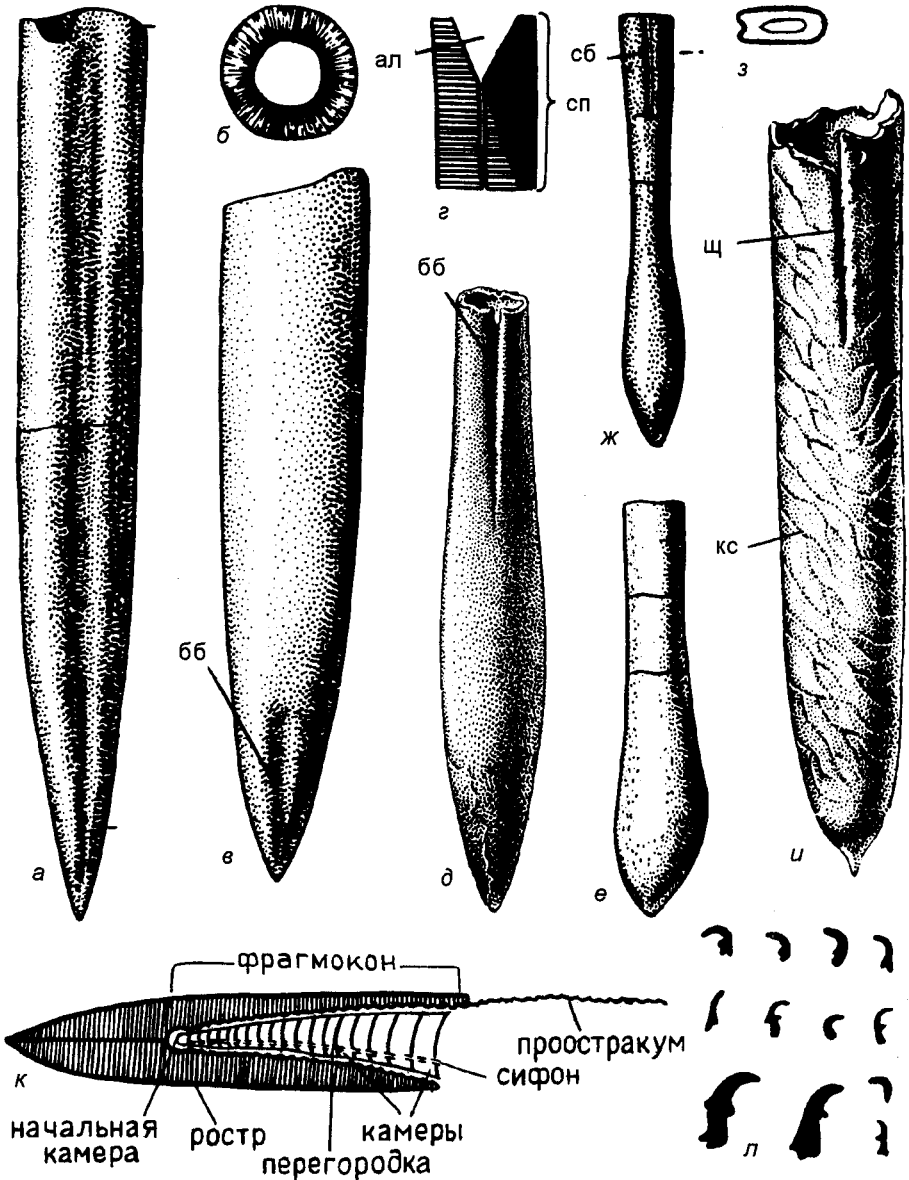


Рис. 222. Отряд Belemnitida (J—K).

а, б — *Cylindroteuthis* (J_2): *а* — вид с брюшной стороны, *б* — поперечное сечение передней части ростра, видно расположение кристаллов кальцита; *в* — *Pachyteuthis* (J_2-K_1), вид с брюшной стороны; *г* — *Hibolites* (J_2-K_1), схема продольного раскола; *д* — *Neohibolites* (K_1), вид с брюшной стороны; *е-з* — *Duvalia* (J_3-K_1); *е* — вид с уплощенной боковой стороны, *ж* — вид со спинной стороны, *з* — поперечное сечение передней части ростра; *и* — *Belemnitella* (K_2), вид с брюшной стороны, на заднем конце сохранился шип; *к* — схема соотношения ростра с фрагмоконом и проостракумом; *л* — онихиты — крючки органического состава (*г* — Циттель, 1934; *д* — Основы палеонтологии, 6, 1958; *и* — Палеонтология беспозвоночных, 1962; *л* — Геккер, 1955). Обозначения: ал — альвеола; бб — брюшная борозда; кс — отпечатки кровеносных сосудов; сб — спинная борозда; сп — спайка; щ — альвеолярная щель

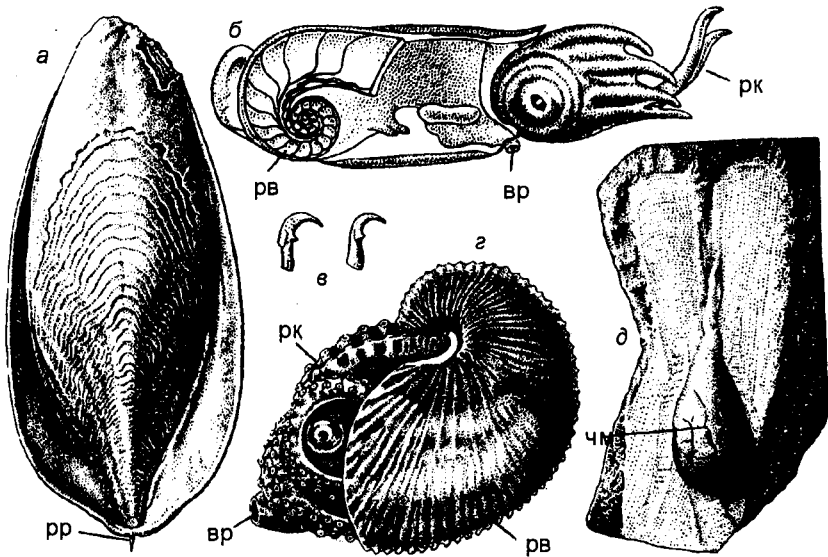


Рис. 223. Подкласс Coleoidea (D?, C—Q).

a — *Sepia*, сепион; *б* — *Spirula*, вскрыта мантия, видна раковина; *в* — онихиты ископаемых кальмаров; *г* — *Argonauta*, самка; *д* — *Parabelopeltis*, сохранился чернильный мешок (*д* — Основы палеонтологии. 6. 1958). Обозначения: вр — воронка; рв — раковина; рк — руки; рр — рудимент ростра; чм — чернильный мешок

дотряда Belemnioidea: девон?, карбон — мел, палеоген, а отряд Belemnitida ограничен юрой и мелом.

Надотряд Decabrachia (греч. *deca* — десять; *brachian* — рука). Преимущественно nektonные колеоидеи имеют десять рук, две ловчие руки значительно длиннее остальных. Форма тела, как правило, вытянутая. Раковина устроена различно. У кальмаров имеется тонкая пластинка — *гладус*, соответствующая проостракуму белемнитов. У каракатиц, или сепий, на спинной стороне располагается удлинненно-овальная известковая пластинка — *сепион*, соответствующая фрагмокону и рудиментам ростра белемнитов (рис. 223). Внутренняя раковина спираулы представляет собой спирально свернутую трубку, начинающуюся шарообразным протоконхом и разделенную на камеры, через которые проходит сифон. Юра — современность.

Надотряд Octobrachia (греч. *octo* — восемь; *brachian* — рука). Колеоидеи с восемью руками; это преимущественно донные животные, у которых отсутствует скелет (за исключением выводковых раковин самок аргонавтов). Средняя юра (келовей) — современность.

Геологическая история. Белемноидеи отделились от бактритоидей в девоне и вначале были немногочисленны. Их бурное развитие начинается с триаса. В юрский и меловой периоды представители отряда Belemnitida были широко распространены во всех палеозоогеографических областях. В конце мела происходит вымирание белемноидей, возможно, несколько переживших рубеж мезозоя и кайнозоя. Развитие декабрахий и октобрахий шло по пути редукции скелета. Десятиногие колеоидеи, видимо, произошли от белемнитид, но не исключено, что обе группы возникли от общего бактритидного предка. Наиболее молодыми являются восьмирукие, 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 drobных, иногда зональных подразделений.

Класс Тентакулиты. Classis Tentaculita

К классу *Tentaculita* (лат. *tentaculum* — щупальце) относятся вымершие морские организмы, обычно имевшие маленькие (от 2—5 до 30 мм) известковые раковины (рис. 224). Поверхность нередко с поперечной скульптурой в виде концентрических ребер и пережимов, изредка гладкая. Раковина разделена перегородками на камеры либо полая. Сифон у тентакулитов отсутствовал, и камеры в отличие от камер головоногих моллюсков не сообщались между собой.

Формы с «воздушными камерами», видимо, вели пелагический образ жизни. Они встречаются в различных литологических типах пород и нередко образуют массовые скопления. Некоторые тентакулиты с тонкостенными раковинами, не имевшие перегородок, вероятно, могли частично погружаться в грунт.

Положение тентакулитов в системе царства животных дискуссионно, так как отсутствуют данные о строении мягкого тела. Их сближают с конулятами, хиолитами, но чаще всего высказывается мысль об их близости к моллюскам. Одни исследователи рассматривают тентакулитов в качестве самостоятельного класса, как и принято в учебнике, другие сближают их с крылоногими гастроподами. Силур — пермь.

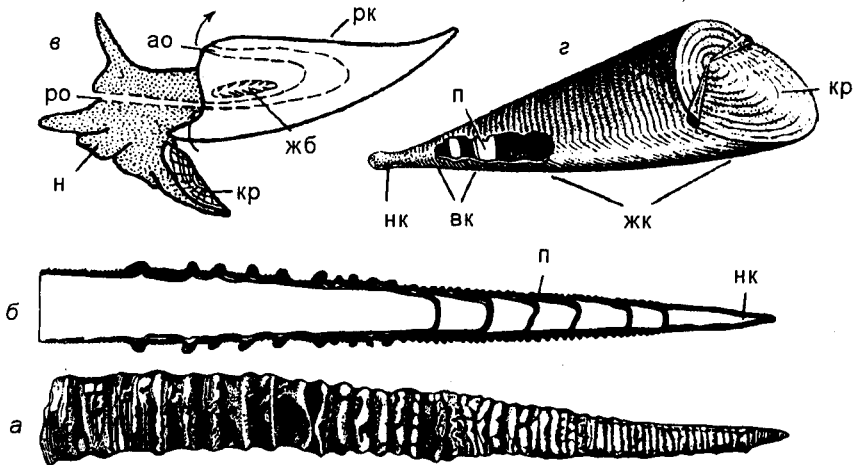


Рис. 224. Классы *Tentaculita* (S—P) и *Hyolitha* (Є—P).

а, б — *Tentaculites* (S—D), увел.: *а* — вид сбоку, *б* — продольный разрез; *в, г* — *Hyolithes* (O—S): *в* — реконструкция, *г* — схема строения раковины (*в* — Миссаржевский, 1969; *г* — Палеонтология беспозвоночных, 1962). Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *вк* — воздушные камеры; *жб* — жабры; *жк* — живая камера; *кр* — крышка; *н* — нога; *нк* — начальная камера; *п* — перегородки; *рк* — раковина; *ро* — ротовое отверстие

Класс Хиолиты. Classis Hyolitha

В класс *Hyolitha* (греч. *hyos* — побег; *lithos* — камень) включены вымершие организмы, условно относимые к типу моллюсков. От них сохранились двустороннесимметричные известковые раковины конической формы, уплощенные с брюшной стороны (рис. 224). Устье закрывалось крышечкой, на внутренней стороне которой имеются многочисленные отпечатки мускулов и различные отростки. Хиолитов иногда относят к кольчатым червям, крылоногим гастроподам, головоногим моллюскам, иногда выделяют в самостоятельный тип. Кембрий — пермь.

→ Моллюски в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

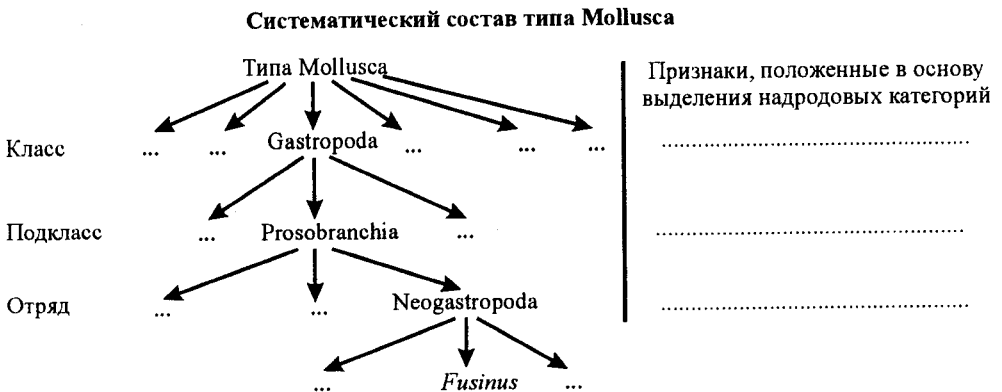
Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа моллюсков, вписав названия недостающих классов подобно тому, как дано на схеме 13.

Упражнение 2. Составьте сравнительную таблицу классов типа *Mollusca*, отразив следующие признаки: архитектоника раковины, положение раковины, форма ноги, наличие и число жабр, среда обитания, образ жизни, тип питания, наличие радулы. Материал расположите в соответствии с табл. 21.

Упражнение 3. Определите принадлежность данного образца к одному из классов типа моллюсков, руководствуясь схемой строения основных представителей (см. рис. 168) и ключом для определения моллюсков. Дальнейшее определение следует проводить по определительским ключам для классов: *Loricata*, *Monoplacophora*, *Scaphopoda*, *Bivalvia*, *Gastropoda* и *Cephalopoda*.

Упражнение 4 (класс *Bivalvia*). Составьте схему систематического состава класса двустворчатых моллюсков. Укажите признаки, положенные в основу выделения отрядных категорий, и состав изученных родов для каждого таксона. Для этого используйте материал, изложенный на лекциях и в учебнике.

Схема 13



Сравнение классов типа Mollusca

№	Признак	Loricata	Monoplacophora	Bivalvia	Scaphopoda	Gastropoda	Cephalopoda
1	Архитектоника раковины (единая, из двух створок, из восьми пластинок)						
2	Положение раковины (наружная, внутренняя)						
3	Нога и ее модификации						
4	Наличие и число жабр						
5	Среда обитания (водная, наземная)						
6	Образ жизни						
7	Тип питания						
8	Радула (есть — нет)						

Упражнение 5 (класс Bivalvia). Определите родовую принадлежность данного экземпляра, используя ключ для определения и руководствуясь объяснением основных признаков, данных на рис. 174 и 175.

Упражнение 6 (класс Bivalvia). Зарисуйте и опишите определенный экземпляр. Описание дайте в соответствии с рис. 174 и 175 по плану, в основном совпадающему с последовательностью признаков в определительском ключе. На рисунке покажите стрелками основные морфологические особенности и непременно подпишите, какая створка изображена (см. рис. 176). Для гладких раковин можно ограничиться рисунком внутреннего строения, для неравностворчатых непременно покажите соотношение створок, а для скульптурированных раковин нужно показать створку и с наружной, и с внутренней стороны.

Упражнение 7 (класс Bivalvia). Составьте диагнозы отрядных категорий, поместив их на заранее оставленное в тетради место. Для этого проанализируйте материал, определенный, описанный и зарисованный, а также используйте сведения, изложенные на лекциях и в учебнике.

Упражнение 8. Составьте самостоятельно схему строения изученных родов двустворчатых моллюсков. На ней необходимо указать основные признаки, использованные для определения данных родов.

Упражнение 9 (класс Bivalvia). Составьте сравнительную таблицу отрядов двустворчатых моллюсков в соответствии с признаками, данными в табл. 22.

Упражнение 10 (класс Gastropoda). Составьте схему систематического состава класса брюхоногих моллюсков, указав подклассы, отряды и рассмотренные вами роды. Укажите признаки, положенные в основу выделения подклассов и отрядов.

Упражнение 11 (класс Gastropoda). Определите родовую принадлежность данного экземпляра, используя ключ для определения и объяснение основных морфологических признаков, показанных на рис. 186.

Упражнение 12 (класс Gastropoda). Зарисуйте и опишите определенный экземпляр на оставленном в тетради месте. На рисунке покажите основные

Сравнение отрядов класса *Bivalvia*

№	Признак	Taxodonta	Dysodonta	Heterodonta	Schizodonta	Desmodonta	Pachyodonta
1	Раковина равностворчатая или неравностворчатая						
2	Зубной аппарат: отсутствует или имеется; тип зубного аппарата						
3	Связка (лигамент): простая (наружная или внутренняя); сложная или комбинированная						
4	Мускулы (число и размер)						
5	Мантийная линия (цельная или с синусом)						
6	Среда обитания и образ жизни						
7	Геологический возраст						
8	Названия изученных родов						

морфологические признаки, отраженные на рис. 186, и за счет этого сократите описание; укажите условия обитания и образ жизни.

Упражнение 13. Проанализируйте строение изученных родов и впишите их в соответствующие типы раковин, как показано на примере рода *Nerinea* на схеме 14.

Упражнение 14 (класс *Cephalopoda*). Составьте схему систематического состава класса головоногих моллюсков в соответствии со схемой 15. Укажите классификационные признаки, положенные в основу выделения подклассов.

Упражнение 15. Составьте схему систематического состава подкласса аммоноидей, показав отряды и характерные роды. Укажите признаки, положенные в основу выделения отрядов.

Упражнения 14 и 15 можно объединить.

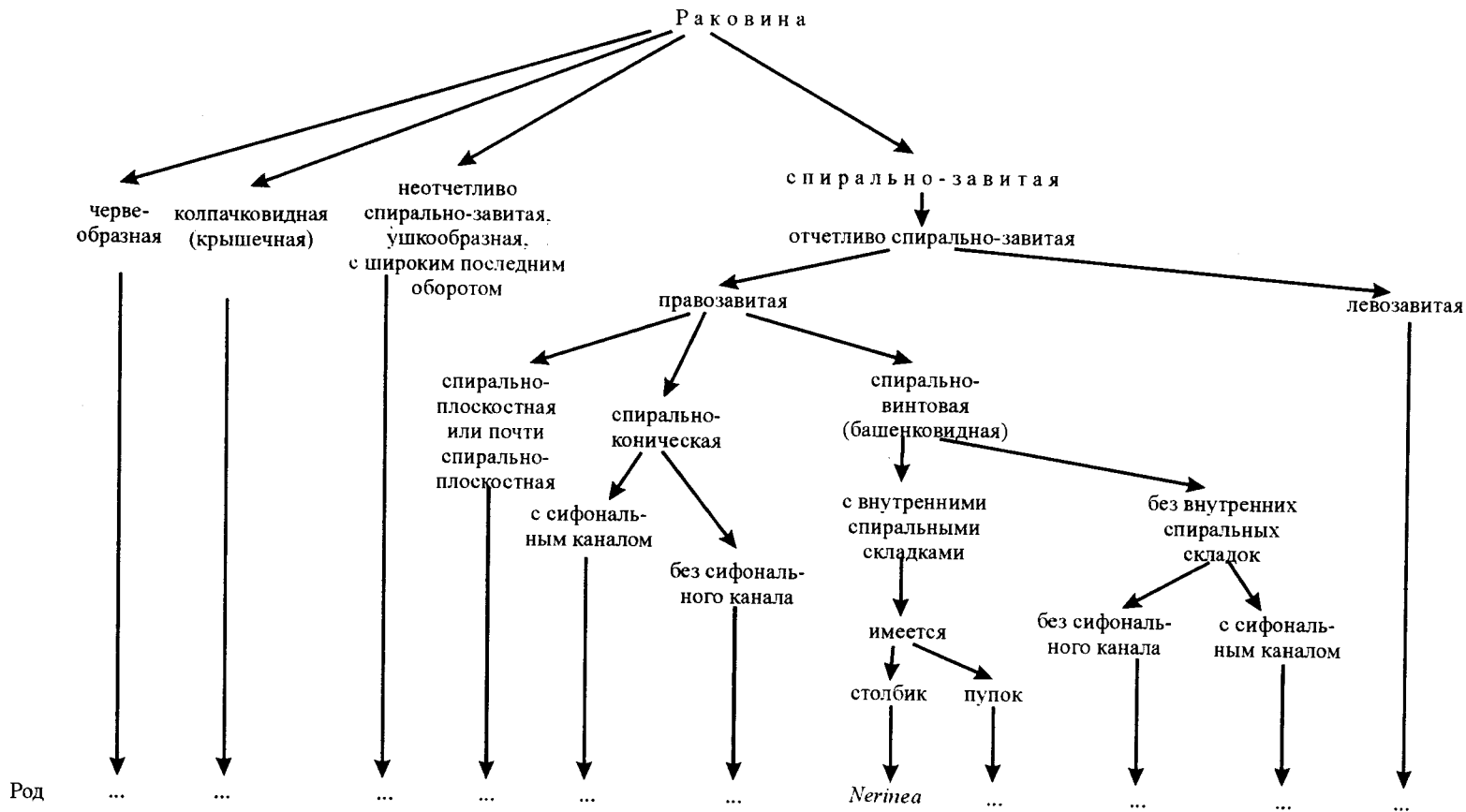
Упражнение 16 (класс *Cephalopoda*). Установите принадлежность данного экземпляра к одному из подклассов класса головоногих моллюсков, используя ключ для определения и объяснение основных морфологических признаков, отраженное на рис. 195 и 197.

Упражнение 17 (класс *Cephalopoda*). Определите родовую принадлежность данного экземпляра подкласса *Nautiloidea*, используя ключ для определения и объяснение основных морфологических признаков, данное на рис. 197.

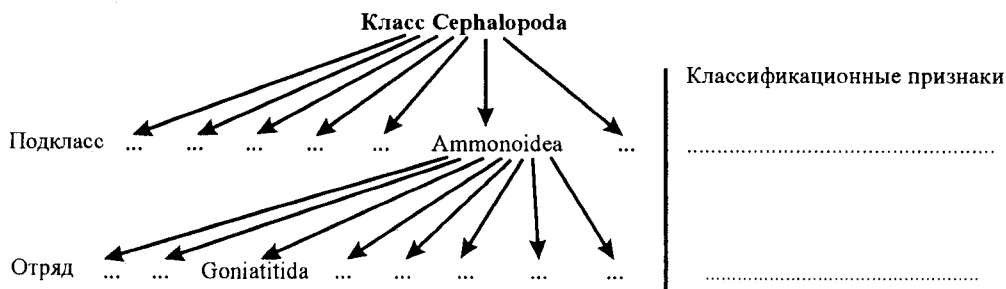
Упражнение 18 (класс *Cephalopoda*). Зарисуйте и опишите определенный экземпляр. На рисунке покажите стрелками основные морфологические признаки. Для аммонитов с гониатитовой и цератитовой лопастной линией нарисуйте лопастную линию или ее детали (см. рис. 203). Для форм с аммонитовой лопастной линией можно ограничиться схематическим отображением отрядных особенностей.

Упражнение 19 (класс *Cephalopoda*). Составьте диагнозы для подклассов и отрядов головоногих моллюсков, поместив их на оставленное в тетради ме-

Строение раковин изученных родов гастропод



Систематический состав класса Cephalopoda



сто. Для этого проанализируйте изученный материал, а также используйте сведения, изложенные на лекциях и в учебнике.

Упражнение 20 (класс Cephalopoda). Впишите изученные роды (и отряды) аммонитов в соответствующие типы строения раковин, как показано для рода *Phylloceras* (отряд Phylloceratida) на схеме 16.

Упражнение 21 (класс Cephalopoda). Составьте сравнительную таблицу подклассов головоногих моллюсков в соответствии с признаками, приведенными в табл. 23.

Упражнение 22. Составьте сравнительную таблицу отрядов аммоноидей, отразив основные признаки в соответствии с табл. 24.

Упражнение 23. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов двустворчатых моллюсков. Для этого используйте основные морфологические признаки моллюсков (см. рис. 174 и 175) и сравнительную таблицу отрядов (см. табл. 22).

Упражнение 24. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов брюхоногих моллюсков, для этого используйте основные морфологические признаки (см. рис. 186) и схему строения изученных родов гастропод (см. схему 14).

Упражнение 25. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов аммоноидей. Используйте для этого основные морфологические признаки аммоноидей (см. рис. 203) и схему строения изученных родов (см. схему 16).

Среда обитания и образ жизни

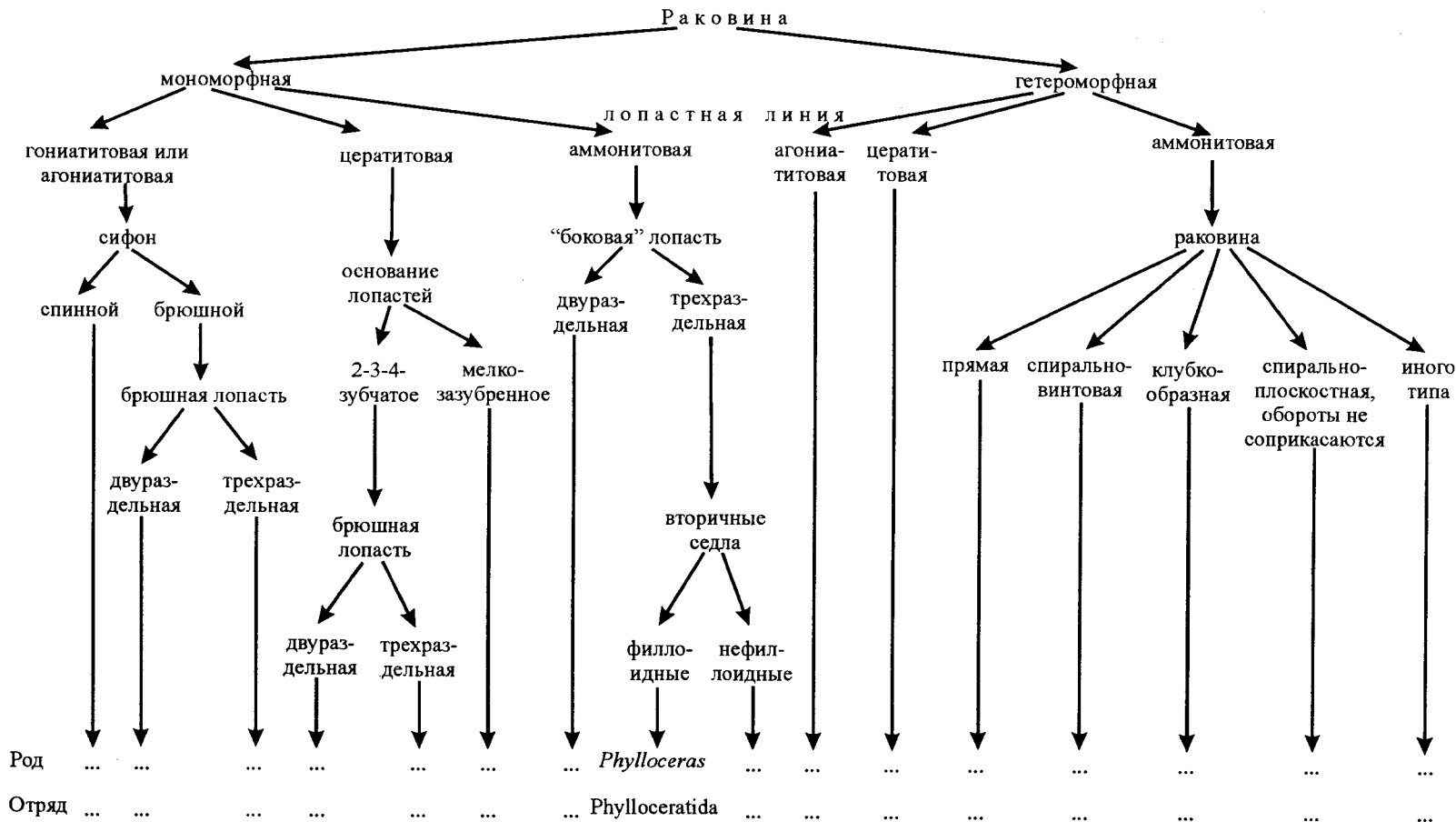
Упражнение 26. Проанализируйте среду обитания и образ жизни изученных родов брюхоногих, лопатоногих и панцирных моллюсков, выделив среди них формы водные и наземные, бентосные и планктонные, хищные и растительноядные. После этого впишите все изученные роды как это показано на схеме 17. Для каждого из родов укажите тип питания.

Упражнение 27. Проанализируйте рис. 184 и дайте перечень родов для каждой экологической группы. Укажите для каждой группы и те изученные роды, которые не нашли отражения на этом рисунке.

Упражнение 28. Распределите все изученные вами роды по группам гастропод в соответствии со схемой 17.

Упражнение 29. Проанализируйте образ жизни двустворчатых моллюсков в связи с морфологией раковины, используя результаты упражнения 27.

Строение изученных родов аммоноидей



Сравнение подклассов класса Cephalopoda

№	Признак	Nautiloidea	Orthoceroatoidea	Endoceroatoidea	Actinoceroatoidea	Bacritoidea	Ammonoidea	Coleoidea
1	Форма раковины							
2	Перегородочная линия (прямая, с некальной лопастью и т.д.)							
3	Положение сифона (центральное, субцентральное, краевое: брюшное или спинное)							
4	Строение сифона (простое или сложное)							
5	Септальные трубки (длинные, короткие и т.д.) и дополнительные образования (эндоконы, соединительные кольца и т.д.)							
6	Геологический возраст							

Примечание. Ответы на пункты № 1—5 желательно дополнить схематическими рисунками.

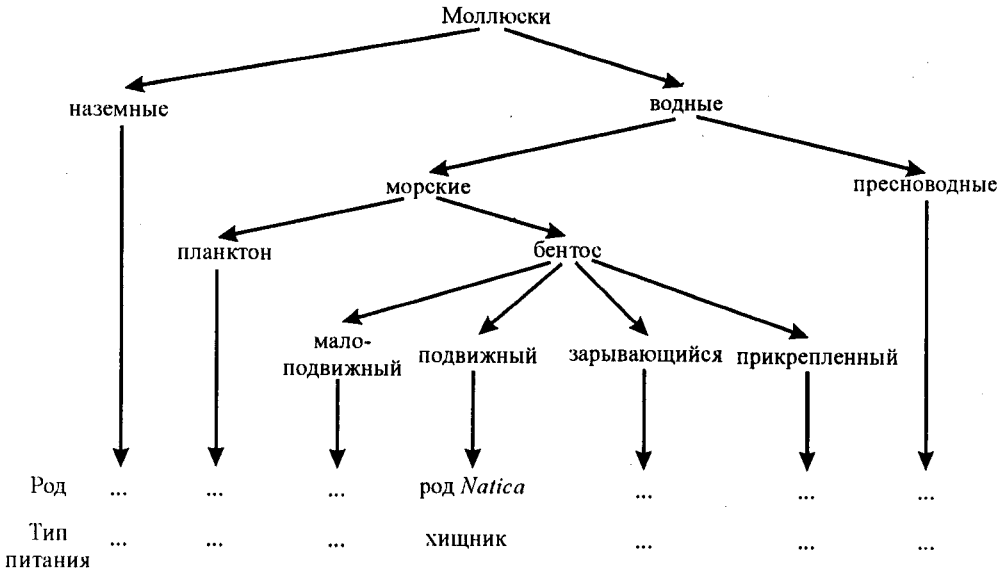
Сравнение отрядов класса Ammonoidea

№	Признак	Anarcestida	Prolecanitida	Goniatitida	Clymeniida	Ceratitida	Phylloceratida	Lytocerotida	Ammonitida
1	Форма раковины: мономорфная или гетероморфная								
2	Положение сифона: брюшной или спинной								
3	Лопастная линия: гониатитовая, цератитовая, аммонитовая								
4	Форма лопастей (двураздельные, трехраздельные) и седел (филлоидные, нефиллоидные)								
5	Геологический возраст								
6	Названия изученных родов								

Примечание. Ответы на пункты № 1—4 желательно дополнить схематическими рисунками.

После этого впишите изученные роды в соответствующие разделы схемы 18, показывающей образ жизни двустворок и его отражение на морфологии раковины.

Среда обитания и образ жизни брюхоногих, лопатоногих и панцирных моллюсков



Упражнение 30. Проанализируйте образ жизни современных головоногих моллюсков, используя экологические типы, показанные на рис. 25 и 196, и сведения, изложенные на лекциях и в учебнике.

Эволюция

Упражнение 31. Проанализируйте линии нарастания двустворки, изображенной на рис. 225, и охарактеризуйте изменение формы раковины в онтогенезе.

Упражнение 32. Проанализируйте раковину рода *Vermetus*, изображенную на рис. 189, и назовите конвергентно сходную форму среди кольчатых червей.

Упражнение 33. На рис. 203 показаны типы лопастных линий аммоноидей. Какие типы лопастной линии можно выделить на различных онтогенетических стадиях у юрских и меловых аммоноидей?

Упражнение 34. Проследите появление и становление скульптуры у позднемелового аммонита *Mantelliceras mantelli* (Sowerby) (рис. 226); наметьте стадии онтогенеза в соответствии с изменением скульптуры, указав, каким оборотам раковины они соответствуют.

Упражнение 35. На рис. 227 показано положение сифона у некоторых меловых аммоноидей. Определите принадлежность к отряду, руководствуясь тем, что у отряда *Lytocera* сифон в онтогенезе приближен к брюшной стороне значительно раньше, чем у отряда *Ammonitida*.

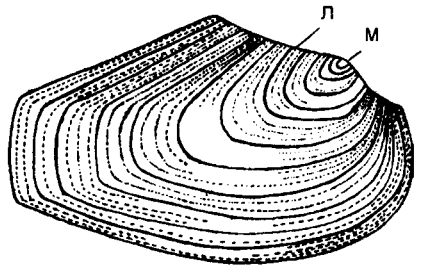


Рис. 225. Расположение линий нарастания на раковине двустворчатого моллюска.

л — линии нарастания, м — макушка

Строение раковины и образ жизни двустворчатых моллюсков

Мантийный синус (м.с.)

отсутствует

имеется

раковина равностворчатая

раковина неравностворчатая

м.с. мелкий

м.с. глубокий

разнообразно (иногда грубо) скульптурированная

обычно гладкая

створки умеренной толщины

толстостворчатая, массивная

раковина разнообразно скульптурированная

раковина тонкостворчатая

обычно гладкая

тонкоскульптурированная

ползающие

прикрепленные биссусом

временами плавающие или неподвижные, прикрепленные биссусом

неподвижные на протяжении всей жизни

полузарывающиеся

зарывающиеся в илисто-песчаные грунты

сверлящие

прикрепленные цементацией

свободнолежащие

каменоточцы

древоточцы

Род

...

...

...

...

...

...

...

...

...

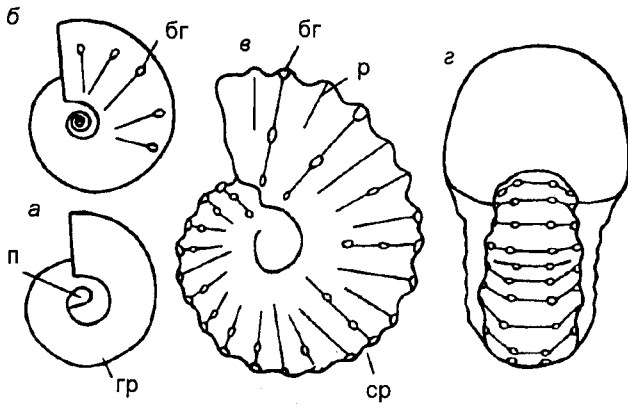


Рис. 226. Морфогенез скульптуры *Mantelliceras mantelli* (J.Sowerby).

a—г — раковина: *a* — 1,6 оборота, сильно увел., *б* — 3,6 оборота, сильно увел., *в*, *г* — 5,6 оборота, увел. Обозначения: бг — бугорки; гр — гладкая раковина; п — протоконх, или начальная камера; р — ребра; ср — скульптурированная раковина

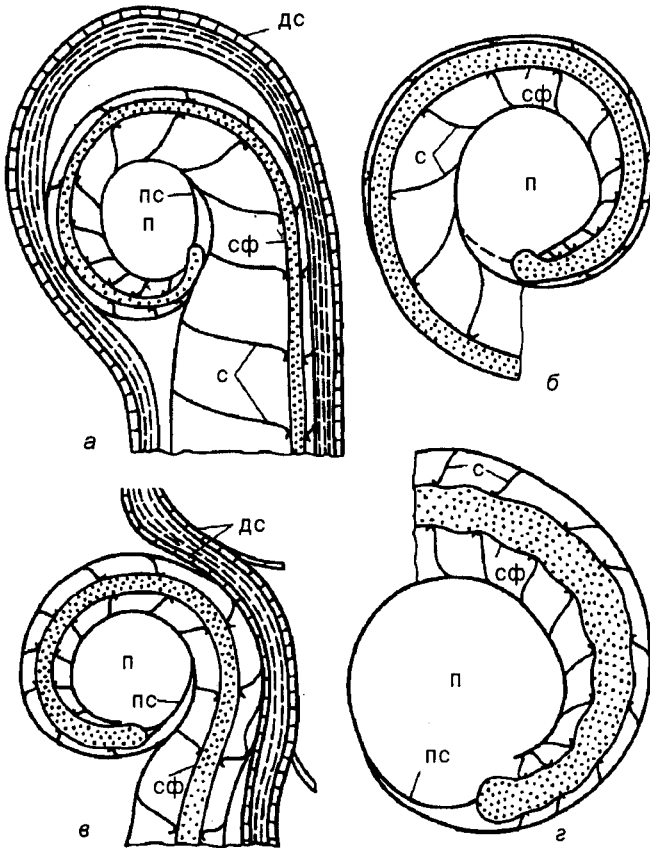


Рис. 227. Схема внутреннего строения начальных частей раковины аммонитов.

a — *Ptychoceras*, ранний мел, аптский век, Северный Кавказ; *б* — *Scaphites*, поздний мел, туронский век, Северо-Западная Камчатка; *в* — *Liprovica*, ранний мел, аптский век, Туркмения, Большой Балхан; *г* — *Colombiceras*, ранний мел, аптский век, Северный Кавказ. Обозначения: дс — дорсальная стенка; п — протоконх, или начальная камера; пс — просифон; с — септы; сф — сифон

Зоологическая номенклатура

Упражнение 36. Встречены виды *Arca noae* Linnaeus, *Turritella terebra* (Linnaeus), *Nipponites mirabilis* Yabe. Покажите их место в эволюционном древе царства животных, указав все промежуточные таксономические единицы. Постарайтесь дать перевод родовых и видовых названий. Поясните, почему фамилия автора вида в одних случаях приведена без скобок, а в других заключена в скобки.

Упражнение 37. Напишите названия изученных подклассов класса Cephalopoda, дайте их перевод и укажите принятые для них окончания.

Упражнение 38. Напишите названия изученных отрядов двустворчатых и головоногих моллюсков, дайте их перевод и подчеркните окончания отрядов.

Геохронология

Упражнение 39. Составьте геохронологическую таблицу отрядов двустворчатых моллюсков. Желательно показать в пределах отрядов распространение некоторых важнейших вымерших родов (см. рис. 185).

Упражнение 40. Составьте геохронологическую таблицу распространения брюхоногих, лопатоногих и панцирных моллюсков. Для брюхоногих моллюсков покажите время существования подклассов и в их пределах некоторые важнейшие вымершие роды, являющиеся руководящими ископаемыми.

Упражнение 41. Составьте геохронологическую таблицу распространения подклассов головоногих моллюсков. Используйте сведения, изложенные в учебнике и справочниках, и отразите родственные связи изученных подклассов.

Упражнение 42. Составьте геохронологическую таблицу распространения отрядов аммоноидей, используя рис. 219. Покажите время существования изученных родов, которые нередко имеют очень узкий интервал распространения. Желательно отразить в таблице время существования аммонитов с гониатитовой, цератитовой и аммонитовой лопастной линией.

Упражнение 43. Определите возраст отложений по комплексу двустворчатых моллюсков: *Nucula* (K—Q), *Chlamys* (T—Q), *Buchia* (J₂—K₁), *Pholadomya* (J—Q). Проанализируйте данный комплекс и установите интервал совместного существования родов.

Упражнение 44. Определите возраст отложений по комплексу брюхоногих моллюсков, состоящему не менее чем из четырех форм. Например, встречены *Ampullina* (J—N₁), *Aporrhais* (K—Q), *Haliotis* (K₂—Q), *Fissurella* (P₂—Q). Проанализируйте этот комплекс и установите интервал совместного существования перечисленных родов.

Упражнение 45. Определите возраст отложений по комплексу головоногих моллюсков: *Kionoceras* (O₂—P₁), *Pseudorthoceras* (D₃—P₁), *Metacoceras* (C—P), *Vactrites* (S? D—P). Проанализируйте этот комплекс и установите интервал совместного существования родов.

Упражнение 46 (обратная задача). Подберите среди изученных аммонитов комплексы, которые могут быть встречены совместно: 1) в девоне, 2) карбоне, 3) перми, 4) триасе, 5) юре, 6) мелу.

? Заключительная контрольная работа

Класс Bivalvia

Вариант 1. Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

- I. Класс *Bivalvia* делят на отряды на основании:
 1. Образа жизни. 2. Типа строения раковины. 3. Строения зубного аппарата. 4. Способа размножения.
- II. Какой отряд двустворчатых моллюсков является самым древним?
 1. *Taxodonta*. 2. *Dysodonta*. 3. *Schizodonta*. 4. *Pachyodonta* (*Rudistae*).
- III. У какого рода отсутствуют зубы?
 1. *Ostrea*. 2. *Cardium*. 3. *Mastra*. 4. *Diceras*.
- IV. У кого имеется один мускул?
 1. *Heterodonta*. 2. *Schizodonta*. 3. *Dysodonta*. 4. *Taxodonta*.
- V. Какой образ жизни характерен для двустворок, имеющих мантийный синус?
 1. Прикрепленный. 2. Плавающий. 3. Зарывающийся. 4. Ползающий.
- VI. У какого рода связка наружная и внутренняя?
 1. *Arca*. 2. *Glycymeris*. 3. *Cardium*. 4. *Pecten*.
- VII. У какого рода раковина равностворчатая?
 1. *Glycymeris*. 2. *Diceras*. 3. *Hippurites*. 4. *Ostrea*.
- VIII. У какого рода мантийная линия цельная?
 1. *Pholas*. 2. *Mya*. 3. *Arca*. 4. *Mastra*.
- IX. Какова функция мускулов?
 1. Закрывать створки. 2. Открывать створки. 3. Смещать створки по отношению друг к другу. 4. Управлять движением ноги.
- X. Назовите вымерший отряд двустворок.
 1. *Taxodonta*. 2. *Pachyodonta* (*Rudistae*). 3. *Schizodonta*. 4. *Desmodonta*.
- Вариант 2** (обратная задача). Составьте самостоятельно по образцу 1-го варианта контрольную работу из 10 вопросов. На каждый из вопросов дайте один правильный ответ и три неправильных, желательно правдоподобных.

Класс *Gastropoda*

Вариант 1. Ответьте на 6 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

- I. У какого рода были внутренние спиральные складки?
 1. *Cerithium*. 2. *Fusinus*. 3. *Ptygmatis*. 4. *Helix*.
- II. Какой род самый древний?
 1. *Turritella*. 2. *Spiratella*. 3. *Bellerophon*. 4. *Rapana*.
- III. У какого рода имеется мантийная полоска?
 1. *Bellerophon*. 2. *Cerithium*. 3. *Natica*. 4. *Fusinus*.
- IV. У какого рода раковина башенковидная?
 1. *Turritella*. 2. *Patella*. 3. *Helix*. 4. *Spiratella*.
- V. Какой род ведет прикрепленный образ жизни?
 1. *Rapana*. 2. *Nerinea*. 3. *Planorbarius*. 4. *Vermetus*.
- VI. Где в нашей стране распространен род *Rapana*?
 1. Оз. Байкал. 2. Охотское море. 3. Черное море. 4. Москва-река.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте по образцу 1-го варианта контрольную работу из 6 вопросов, предложив в качестве ответов один правильный и три неправильных, желательно правдоподобных.

Класс *Cephalopoda*

Вариант 1. Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных:

- I. Когда существовал подкласс Nautiloidea?
1. J—Q. 2. E—Q. 3. O—Q. 4. S—Q.
- II. У какого рода сифон занимает центральное положение?
1. *Bactrites*. 2. *Nautilus*. 3. *Virgatites*. 4. *Endoceras*.
- III. У какого рода лопастная линия гониатитовая?
1. *Virgatites*. 2. *Cardioceras*. 3. *Popanoceras*. 4. *Timanites*.
- IV. У какого рода имеется широкий сифональный комплекс?
1. *Orthoceras*. 2. *Phylloceras*. 3. *Endoceras*. 4. *Bactrites*.
- V. Когда существовали аммониты с аммонитовой лопастной линией?
1. S—P. 2. P—T. 3. T—K. 4. D—J.
- VI. Что такое воронка у головоногих?
1. Гомолог ноги других моллюсков. 2. Орган регулирования давления в камерах. 3. Компонент сифональной системы. 4. Часть кровеносной системы.
- VII. У какого рода раковина прямая?
1. *Nautilus*. 2. *Nipponites*. 3. *Bactrites*. 4. *Phylloceras*.
- VIII. Альвеолярная щель у отряда Belemnitida находится в:
1. Ростре. 2. Фрагмоконе. 3. Проостракуме. 4. Воронке.
- IX. Когда существовал род *Cardioceras*?
1. K₁. 2. C₃. 3. T. 4. J₃.
- X. Какая лопастная линия у рода *Phylloceras*?
1. Аммонитовая. 2. Гониатитовая. 3. Цератитовая. 4. Агонитовая.
- Вариант 2** (обратная задача). Самостоятельно по образцу 1 варианта составьте контрольную работу из 10 вопросов, предложив в качестве ответа один правильный и три неправильных, желательно правдоподобных.

Тип Мшанки. Phylum Bryozoa

Тип Bryozoa
Класс *Phylactolaemata*
Класс *Gymnolaemata*

Общая характеристика. Bryozoa (греч. *bryon* — мох; *zoa* — животные), или мшанки, — отдельная специфическая ветвь трехслойных первичноротых животных.

Мшанки — колониальные, донные, преимущественно неподвижные животные, с резко выраженным *полиморфизмом*, т.е. особи колонии отличаются друг от друга строением и функциями. Целостность колонии от этого не страдает; более того, иногда у полиморфных колоний образуется общая подошва, с помощью которой они ползают, внешне напоминая одиночных животных. Размеры зооидов, слагающих колонию, микроскопические, обычно менее 1 мм, размеры обрастающих колоний до 60 см и более, вертикально растущих — до 3 м. Общее число видов 12 000, из них около 8000 ископаемые.

Зооиды представлены автозооидами и гетерозооидами, различающимися морфологически и по функциям. *Автозооид* является полноценной особью, состоящей из полипида и цистиды. *Полипид* (греч. *poly* — много; *pi* — мн. число от *pus* — ноги) представлен петлевидно изогнутым кишечным трактом с многочисленными отростками — щупальцами — вокруг ротового отверстия. Остальная часть автозооида представлена цистидом. *Цистид* заполнен клетками, строящими различные комплексы и слои. Полипид закреплен в цистиде пучками мускулов, с помощью которых он втягивается внутрь или вы-

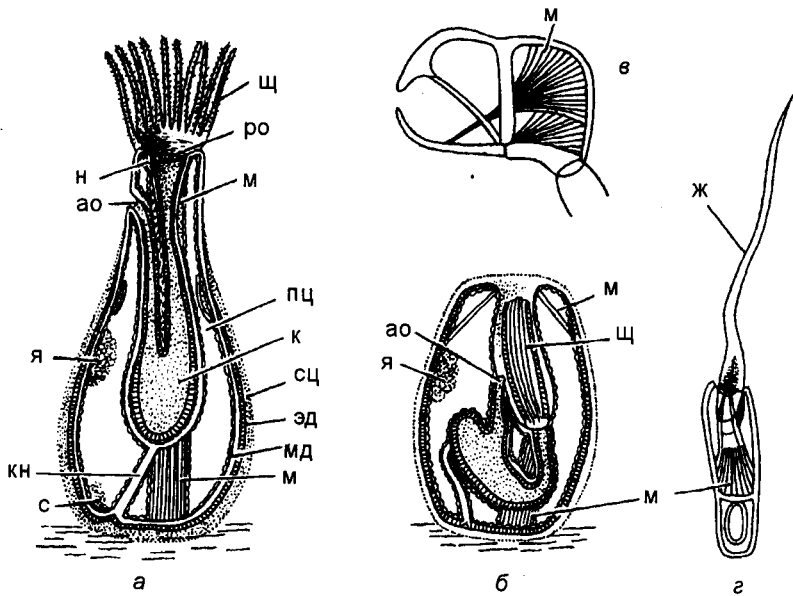


Рис. 228. Схема строения зоидов современных мшанок.

а, б — автозооид: *а* — в активном и *б* — пассивном состоянии; *в, г* — гетерозооиды: *в* — авикулярный, *г* — вибраккулярный. *Обозначения:* ао — анальное отверстие; ж — гут; к — кишечник; кн — канатик; м — мышцы; мд — мезодермальный слой; н — нервный узел; пц — полость цистида с разнообразными клетками; ро — ротовое отверстие; с — семенник; эд — эктодермальный слой; я — яичник

талкивается наружу (рис. 228). У некоторых современных мшанок в этом участвует так называемый компенсационный мешок. Основная функция автозооида — питание и распределение пищевых ресурсов в колонии.

С наружной стороны автозооид покрыт оболочкой, пропитанной, как правило, солями кальция. Известковую оболочку автозооида называют *автозооецием*, а его отверстие *устьем*. Форма автозооеций разнообразная: цилиндрическая (трубчатая), призматическая, колбовидная, грушевидная, бочонковидная, коробчатая и т.д. Иногда имеется крышечка, закрывающая ротовое отверстие автозооида. Поперечные сечения в шлифах соответственно тоже разнообразны. У колбовидных автозооеций в зависимости от места расположения поперечного сечения контур автозооеция изменяется от округлого до ромбического (см. далее рис. 231). В полостях автозооециев обычно имеются горизонтальные пластиночки: *диафрагмы* (полные) и *гемисепты* (неполные).

Гетерозооиды представляют собой видоизмененные модифицированные автозооиды. Известно около 50 вариантов гетерозооидов, большинство из них лишены полипида. Внешне они сильно отличаются, но по функциям образуют три группы: одна связана с половым размножением, другая — с защитой, третья — с механическим укреплением колонии. У современных мшанок *гонозооид* и *овицелла* выполняют половые функции. *Гонозооид* выглядит как асимметрично раздутая особь, *овицелла* — как куполообразное или мешковидное вздутие, расположенное впереди и над устьем автозооида. *Авикулярный* — особь защиты; внешне она напоминает птичью головку (рис. 228, *в*). Подвижная часть «клюва» представляет собой видоизмененную крышечку

автозооэция. У авикулярия отсутствует полипид, т.е. кишечный тракт с щупальцами, но хорошо развиты мускульные тяжи в цистиде, осуществляющие движение «клюва». *Вибракулярий*, так же как и авикулярий, — особь защиты, но другой морфологии и механизма поведения. У него имеются длинный жгут и мощные пучки мускулов в цистиде, осуществляющие волнообразные вибрирующие движения (рис. 228, з).

Скелеты гетерозооидов называют *гетерозооэциями*. У ископаемых мшанок гетерозооэция разнообразнее, чем у современных; основными являются следующие: гонозооэции, овицеллы, мезозооэции, эксильзооэции, акантозооэции, цистозооэции, кенозооэции и капилляры. *Гонозооэции* — скелеты особей, выполняющих функцию полового размножения. *Мезозооэции* — скелеты недоразвитых автозооидов, имеющие вид маленьких многогранных призм, пересеченных диафрагмами. Мезозооэции располагаются в промежутках между автозооэциями той же морфологии. В процессе роста мезозооэции могут трансформироваться в автозооэции и наоборот. *Эксильзооэции* — маленькие призматические трубочки, в отличие от мезозооэциев не имевшие диафрагм. *Акантозооэции* — мелкие шиповидные образования, располагающиеся в стенках автозооэциев и между ними. *Цистозооэции* — вертикальные колонны пузырьвидных образований между автозооэциями. Аканто- и цистозооэции, возможно, являются аналогами вибракюляриев современных мшанок, выполняющих функцию защиты. *Кенозооэции* — шиповидные, бугорчатые или сосочковидные известковые образования, выполняющие опорную и механическую функции. *Капилляры* — мельчайшие микроскопические трубочки (современный аналог — скелетики карликовых зооидов с одним щупальцем, но без пищеварительного тракта).

Автозооиды и гетерозооиды и их скелетики создают полиморфные колонии разной степени сложности: диморфные, триморфные, тетраморфные и т.д. По расположению зооэциев различают следующие типы колоний: кустистые, массивные, сетчатые и пленочные. В *кустистых* колониях зооэциев располагаются свободно, образуя однорядные или многорядные веточки, различно расходящиеся друг от друга. Кустистые колонии, как правило, стелются по субстрату, незначительно возвышаясь над ним и повторяя его рельеф. В *массивных* колониях зооэции плотно примыкают друг к другу, интенсивно растут вверх в центре колонии и более медленно по периферии. Форма массивных колоний разнообразная: лепешковидная, полусферическая, желваковидная с бугристыми и пальцевидными выростами, вплоть до цилиндрической и ветвистой. *Сетчатые* колонии состоят из прутьев, образованных 2—8 рядами зооэциев, плотно примыкающих друг к другу. Путья соединены перемычками или они соприкасаются друг с другом за счет волнообразных изгибов. Сетчатые колонии имеют уплощенную форму в виде вертикально стоящего веерообразного решетчатого образования. Изгибаясь, они образуют бокал, конус или винтовую спираль. *Пленочные* колонии состоят из плотно примыкающих зооэциев, образующих тонкие пластины. Большинство пленочных колоний нарастают на субстрат, повторяя его рельеф (инкрустирующие обрастающие колонии). У других пленочных мшанок тонкие пластины растут вверх, образуя пучки, как листья салата.

Мшанки распространены во всех водоемах: гиперсолёных, нормально-морских, солоноватых и пресных от тропиков до Арктики и Антарктиды. Глубины обитания — от мелководья до абиссали.

Условия существования и образ жизни. Мшанки — бентосные прикрепленные или свободно лежащие организмы, некоторые прикрепляются к плавающим предметам. Единичные могут ползать по дну за счет волнообразного сокращения общей мускулистой подошвы. Некоторые являются «сверлящими» (отряд *Stenostomida*); механизм сверления, вероятно, как у губки *Cliona* (см. с. 199). По типу питания мшанки — фильтраторы сестонофаги (греч. *sestos* — просеянный; *phagos* — пожиратель). Они отфильтровывают воду с помощью щупалец, на ресничках которых взвесь и микроорганизмы задерживаются, а затем передаются к ротовому отверстию.

Геологическое значение. Мшанки наряду с другими группами беспозвоночных используются в биостратиграфии и палеоэкологических реконструкциях. В тропических и субтропических морях прошлого мшанки участвовали в образовании рифов. Породы, сложенные ими, называют мшанковыми известняками. Ордовик — современность.

Систематика. Тип мшанок подразделяют на два класса: Покрыторотые — *Phylactolaemata* (Q) и Голоротые — *Gymnolaemata* (O—Q). Более половины видов составляют ископаемые голоротые мшанки.

Класс Покрыторотые. Classis Phylactolaemata

У класса *Phylactolaemata* (греч. *phylactos* — защищенный; *laimos* — глотка) ротовое отверстие прикрыто сверху выростом (*эпистом*); щупальца образуют полукольцо, располагаясь на подковообразном возвышении; анальное отверстие находится за пределами «подковы» щупалец; минеральный скелет отсутствует. Колонии диморфные, состоят из автозооидов и гонозооидов. Среда обитания покрыторотых мшанок — пресноводные водоемы.

Класс Голоротые. Classis Gymnolaemata

Класс Gymnolaemata
Отряд Tubuliporida
Отряд Cystoporida
Отряд Trepotomida
Отряд Rhabdomesida
Отряд Fenestellida
Отряд Cryptostomida
Отряд Cheilostomatida

Общая характеристика. У *Gymnolaemata* (греч. *gymnos* — голый; *laimos* — глотка) ротовое отверстие не прикрыто сверху выростом; щупальца образуют полное кольцо; анальное отверстие находится вне венчика щупалец; минеральный скелет известковый и хорошо развит, но иногда он отсутствует. Колонии полиморфные (диморфные, триморфные и т.д.), состоящие из разнообразных автозооидов и гетерозооидов, реже мономорфные, только из автозооидов. Среда обитания голоротых мшанок — морские бассейны различной солёности и глубин на всех широтах.

Принципы классификации и систематика. Классификация голоротых мшанок — предмет оживленной дискуссии. Выделяют от пяти до двадцати пяти отрядов. По форме автозооидов и положению устья их обычно объединяют в два подкласса: узкоглоточные — *Stenolaemata* (O—Q) и широкополостные — *Eurystomata* (O—Q). В учебнике рассмотрены семь отрядов, наиболее распространенных в геологическом прошлом. Шесть из них соответствуют подклассу *Stenolaemata* — отряды *Tubuliporida*, *Cystoporida*, *Trepotomida*, *Rhabdome-*

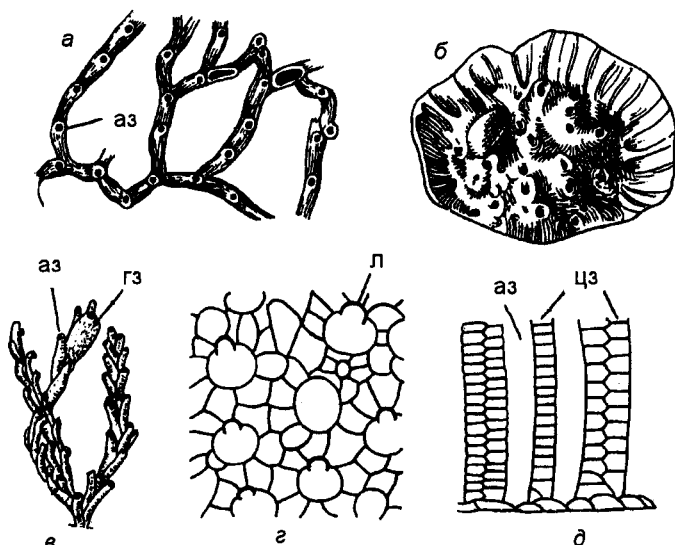


Рис. 229. Отряды Tubuliporida (O—Q) и Cystoporida (O—P).

a—e — отряд Tubuliporida, внешний вид: *a* — *Stomatopora* (J—Q), *б* — *Lichenopora* s. lato (K—Q), *в* — *Crista* (Q); *г, д* — отряд Cystoporida, *Fistuliporella* (S—D): *г* — поперечное, *д* — продольное сечение. Обозначения: аз — автосооцей; гз — гонозооцей; л — лунарий; цз — цистосооцей

sida, Fenestellida, Cryptostomida, а отряд Cheilostomida — подклассу Euryostomata. Ордовик — современность.

Отряд Tubuliporida (Cyclostomatida) (O—Q). Колонии кустистые, стелющиеся по субстрату, разнообразно ветвящиеся. Автосооцейи — цилиндрические трубчатые, отсюда название отряда (греч. *tubula* — трубка; *poros* — отверстие, пора). Гетеросооцейи представлены гонозооцейями и кеносооцейями. Колонии мономорфные, диморфные и триморфные (рис. 229). Ордовик — современность.

Отряд Cystoporida (греч. *kystis* — пузырь; *poros* — отверстие, канал). Колонии массивные, лепешковидной, полусферической, желваковидной, ветвистой и цилиндрической формы (рис. 229). Автосооцейи цилиндрические, гетеросооцейи представлены цистосооцейями, образующими вертикальные колонны пузырьревидных образований. Колонии диморфные. Название отряда дано по наличию цистосооцейи. Автосооцейи нередко имеют серповидные утолщения — *лунарии*. Ордовик — пермь.

Отряд Trepostomida (греч. *trepo* — поворачивать; *stoma* — рот). Колонии массивные, лепешковидной, полусферической, желваковидной, ветвистой и цилиндрической формы (рис. 230). Автосооцейи от призматических до цилиндрических; ориентированы в центральной части колонии вертикально и различно отогнуты к периферии. С этим связано название Trepostomida — Повернуторотые. Гетеросооцейи представлены мезосооцейями, эксилязооцейями и акантозооцейями. Колонии диморфные, триморфные и тетраморфные. Диафрагмы располагаются в мезосооцейях более часто, чем в автосооцейях. Кроме диафрагм в автосооцейях могут быть пузырьревидные пластинки — *цистифрагмы*. В колониях трепостомид выделяют две зоны: незрелую и зрелую. В незрелой зоне автосооцейи и мезосооцейи ориентированы вертикально, они тонкостенные, диафрагмы единичные и расположены редко. В

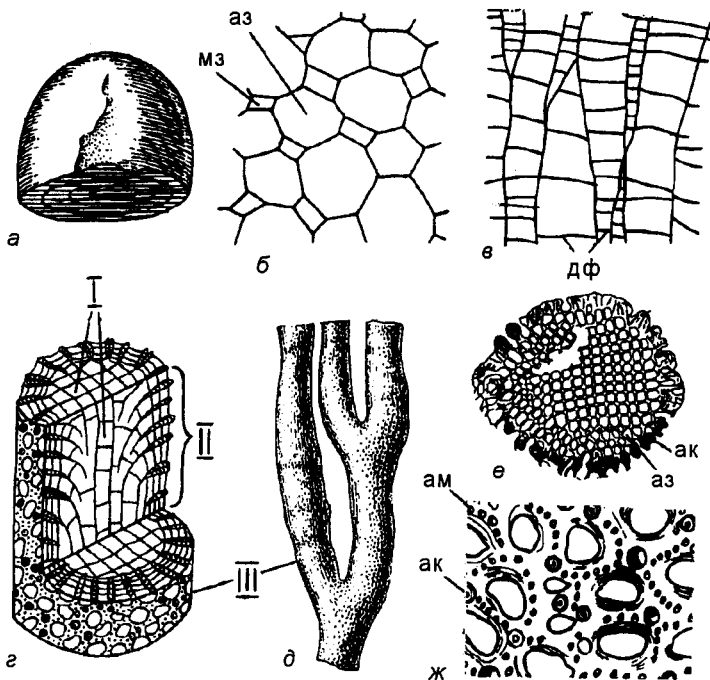


Рис. 230. Отряд Trepostomida (O—T).

a — внешний вид полусферической колонии; *б*, *в* — *Diplotrypa* (O), сильно увел.: *б* — поперечное, *в* — продольное сечение; *г*—*ж* — *Rhombotrypella* (C): *г* — блок-диаграмма, *д* — внешний вид ветвистой колонии, *е* — поперечное сечение, *ж* — внешняя поверхность веточки. Обозначения: аз — автозооций; ак — крупный акантозооций; ам — мелкий акантозооций; дф — диафрагмы; мз — мезозооций; I — поперечное и продольное сечения незрелой зоны; II — продольное сечение зрелой зоны; III — внешняя поверхность зрелой зоны

зрелой зоне автозооцении и мезозооцении отгибались к периферии, стенки становились толстыми, а диафрагмы частыми. В зрелой зоне по периферии ветвистых и цилиндрических колоний развивались также акантозооцении нередко дифференцированные на крупные и мелкие (рис. 230). Ордовик — триас.

Отряд *Rhabdomesida* (греч. *rhabda* — палка, сучок, прут). Колонии ветвистые, из тонких палочковидных и нитевидных прутиков. Автозооцении трубчатые и призматические. Гетерозооцении представлены разнообразными вариантами, в том числе крупными осевыми зооцениями. Колонии диморфные, триморфные и тетраморфные. Автозооцении и гетерозооцении расположены в колонии по спиральному плану. Незрелая и зрелая зоны колонии четко выражены. Ордовик — пермь.

Отряд *Fenestellida* (лат. *fenestrum* — окошечко; *fenestra* — решетка). Колонии преимущественно сетчатые, решетчатые, реже перистые. Автозооцении колбовидные, грушевидные, открываются устьями только в одну сторону, образуя один слой. Гетерозооцении представлены капиллярами, кенозооцениями, гонозооцениями, овицеллами и другими вариантами. Колонии диморфные и триморфные (рис. 231, *a—д*). Фенестеллиды начиная с силура образуют известняки, в том числе и рифовые. Средний ордовик — пермь.

Отряд *Cryptostomida* (греч. *cryptos* — скрытый; *stoma* — рот). Колонии от массивных, листоподобной формы, до сетчатых. В отличие от сетчатых фе-

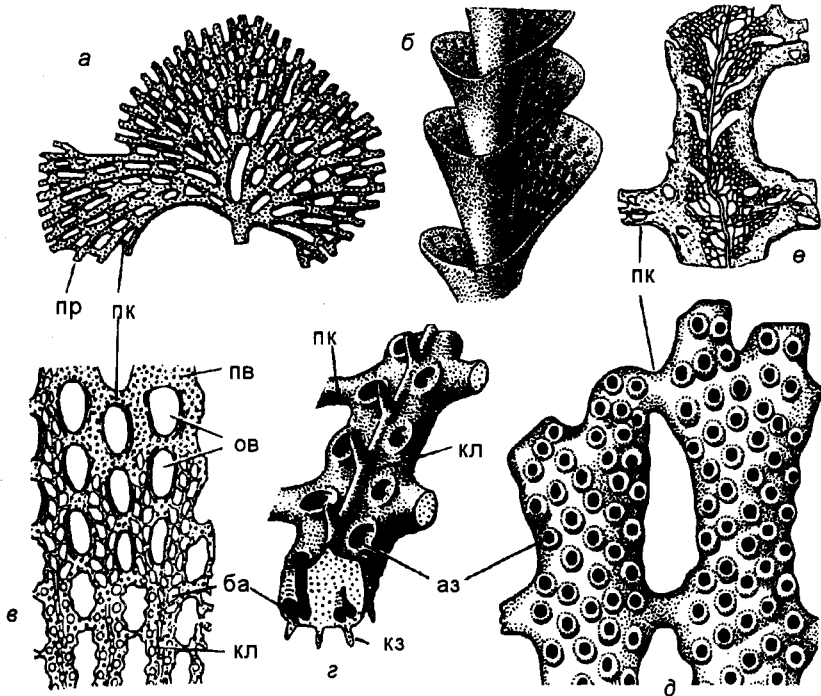


Рис. 231. Отряды Fenestellida (O_2-P) и Cryptostomida (O_2-P).

a-d — отряд Fenestellida: *a* — веерообразная колония, *б* — *Archimedes* ($C-P_1$), спирально-винтовая колония, *в, г* — *Fenestella* ($S-P$): *в* — тангенциальное сечение, *г* — реконструкция прута, *д* — *Polypora* ($S-P$); *е* — отряд Cryptostomida, *Ramipora* ($C-P_1$). *Обозначения:* аз — автозооций; ба — базис (основание) автозооция; кз — киль с шипами; кл — киль с шипами; ов — овальные отверстия между прутьями и перекладинами; пв — поверхность под автозооциями; пк — перекладина; пр — прут

нестеллид автозооции располагаются симметрично от срединной плоскости, открываясь по обе стороны прута (рис. 231, *е*). Автозооции преимущественно трубчатые прямые или в разной степени изогнутые. У некоторых форм внутри автозооциев присутствуют гемисепты, как бы скрывающие рот, отсюда название отряда — скрыторотые. Гетерозооции представлены мезозооциями, капиллярами и другими вариантами. Колонии диморфные и триморфные. Криптостомиды образуют в палеозое известняки, в том числе и рифовые. Средний ордовик — пермь.

Отряд Cheilostomida (греч. *cheilos* — губа, край; *stoma* — рот). Колонии пленочные, чаще всего нарастающие на субстрат и повторяющие его форму. Некоторые пленочные колонии растут вертикально, образуя пучок тонких листовидных пластин (рис. 232). Автозооции бочонковидные, коробчатые и яйцевидные. Некоторые автозооиды имеют компенсационный мешок. Вокруг устья автозооция имеется губовидный ободок, с чем связано название отряда — губоротые.

Гетерозооиды представлены авикуляриями, вибракуляриями, овицеллами и другими вариантами. Колонии мономорфные, диморфные и триморфные. Отряд Cheilostomida предлагают разделить на двенадцать самостоятельных отрядов. Хейлостомиды — процветающая и разнообразная группа мшанок, широ-

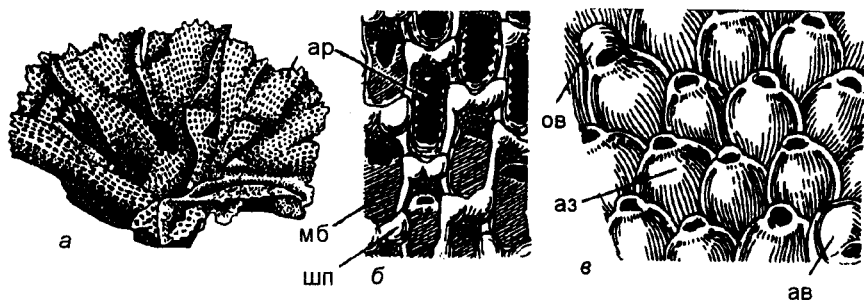


Рис. 232. Отряд Cheilostomida (J—Q).

а, б — *Membranipora* (K₂—Q): а — внешний вид колонии, б — ряды автозооциев при увеличении; в — *Microporia* (K—Q). Обозначения: ав — авикулярий; аз — автозооциев; ар — автозооциев с разрушенной стенкой; мб — органическая стенка (мембрана) автозооциев; ов — овицелла; шп — конические шипы

мшанок, широко представленная во всех современных морях. В неогене хейлостомиды участвовали в рифообразовании: в Подолии, Молдавии и на Таманском полуострове известны береговые и барьерные рифы; на Керченском полуострове (Казантип) находился мшанковый атолл. Основными рифостроителями были колонии рода *Membranipora*, по которому рифовые известняки называют мембранипоровыми. Юра — современность.

Геохронологическое распространение, появление, расцвет и вымирание голоротых мшанок показаны на рис. 233.

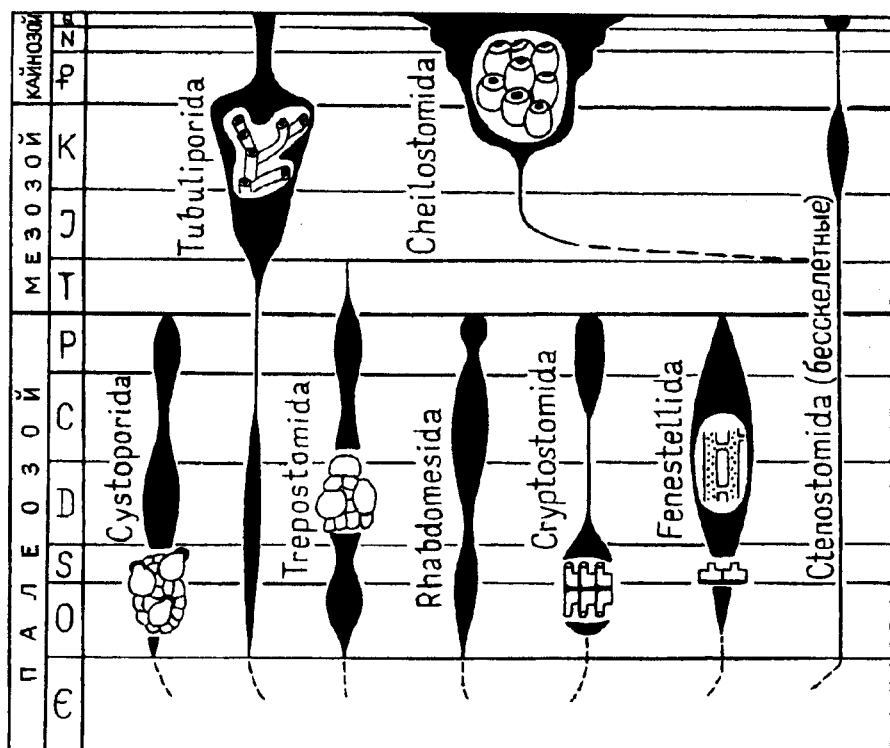


Рис. 233. Схема геохронологического распространения мшанок

→ Мшанки в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте схему систематического состава для типа мшанок, руководствуясь подобной схемой для простейших.

Упражнение 2. Определите родовую принадлежность данного образца, используя ключ для определения и руководствуясь принятой терминологией мшанок (см. рис. 229—232).

Упражнение 3. Нарисуйте и опишите определенный экземпляр на заранее оставленном в тетради месте. Покажите на рисунке стрелками основные морфологические особенности. Описание дайте по плану, совпадающему с признаками, приведенными на лекциях и в учебнике.

Упражнение 4. Составьте диагнозы отрядных категорий, поместив их на заранее оставленное в тетради место. Для этого проанализируйте изученные роды, а также используйте сведения из справочников и учебников.

Упражнение 5. Составьте сравнительную таблицу для подклассов и отрядов мшанок в соответствии с признаками, отраженными в табл. 25. Для этого используйте результаты упражнения 4, а также сведения, изложенные в учебнике и на лекциях.

Таблица 25

Сравнение подклассов и отрядов класса Gymnolaemata

№	Признак	Подкласс					
		Stenolaemata					Eurystomata
		Отряд					
		Tubuliporida	Cystoporida	Trepostomida	Rhabdomesida	Fenestellida	Cryptostomida
1	Тип колонии: кустистый, массивный, сетчатый, пленочный						
2	Форма колонии: желваковидная, спиральная, веерообразная, ветвистая и др.						
3	Автозооецци: форма, строение, функция						
4	Гетерозооецци: форма, строение, функция						
5	Степень полиморфизма						
6	Породообразующая роль						
7	Геологический возраст						
8	Названия изученных родов						

Геохронология

Упражнение 6. Составьте геохронологическую таблицу распространения изученных отрядов мшанок в соответствии с рис. 233.

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на 5 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных.

I. Цистозооэциии между автозооэциями развиты у рода:

1. *Polypora*. 2. *Membranipora*. 3. *Archimedes*. 4. *Fistuliporella*.

II. Когда существовал отряд *Cryptostomida*?

1. O—T. 2. O—P. 3. O—Q. 4. J—Q.

III. Автозооиды — это:

1. Перегородки внутри ячейки. 2. Особи — родоначальницы колонии.

3. Особи питания. 4. Особи защиты.

IV. Стелющаяся, дихотомически ветвящаяся колония характерна для рода:

1. *Stomatopora*. 2. *Fistuliporella*. 3. *Diplotrypa*. 4. *Polypora*.

V. В неогене основными рифостроителями были мшанки рода:

1. *Polypora*. 2. *Fenestella*. 3. *Diplotrypa*. 4. *Membranipora*.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно по образцу 1-го варианта контрольную работу из 5 вопросов, предложив один правильный ответ и три неправильных, желателно правдоподобных.

ПОДРАЗДЕЛ ВТОРИЧНОРОТЫЕ. SUBDIVISIO DEUTEROSTOMIA

Подраздел *Deuterostomia*

Tun Brachiopoda
Tun Echinodermata
Tun Pogonophorata
Tun Hemichordata
Tun Chordata

К подразделу *Deuterostomia* (греч. *deuteros* — второй, вторичный; *stoma* — рот) относятся трехслойные животные, у которых мезодерма закладывается энтероцельным путем, бластопор зародыша замыкается и ротовое отверстие взрослого животного возникает на другом месте. Скелет обычно внутренний, реже на-

ружный. Ниже рассмотрены основные типы: брахиоподы, иглокожие, погонофораты, полухордовые и хордовые. Тип *Brachiopoda* отнесен к вторичноротым по способу закладки мезодермы, хотя у него сохраняется первичное положение ротового отверстия.

Тип Брахиоподы. Phylum *Brachiopoda*

Tun Brachiopoda
Класс *Inarticulata*
Класс *Articulata*

Общая характеристика. К типу *Brachiopoda* (греч. *brachis* — плечо; *pous*, род.п. *podos* — нога) относятся одинокые трехслойные животные, обитающие на дне морских, значительно реже — солоноватоводных и опресненных бассейнов. Они имеют раковину, подобную двустворкам, но плоскость симметрии проходит не между створками, а поперек створок через макушки (рис. 234). В противоположность левой и правой створкам двустворчатых, у брахиопод створки называются *брюшная (педальная)* и *спинная (брахиальная)*. Размеры

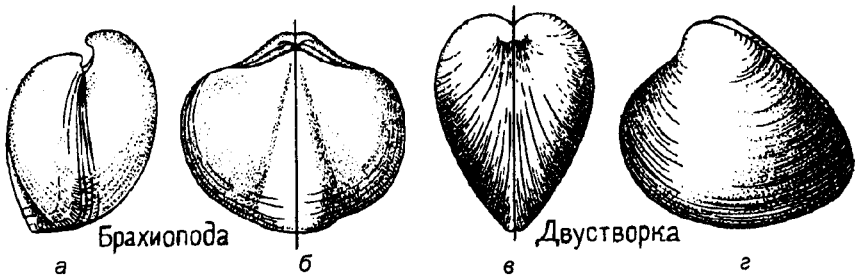


Рис. 234. Положение плоскости симметрии: у брахиопод — поперек створок; у двустворок — между створками (Каменная книга, 1997, с изменениями)

раковин изменяются от 0,1 до 40 см в длину, средние размеры 3—5 см. Брахиоподы известны начиная с кембрия и по настоящее время. Число вымерших видов (свыше 10 000) многократно превышает число современных (около 300).

Внутренняя полость раковины разделена поперечной перегородкой — *диафрагмой* — на две резко неравные части: большую переднюю и меньшую заднюю (рис. 235). Передняя часть раковины выстлана складками мантии и поэтому называется мантийной полостью. В ней находится *лофофор* — две спирально свернутые руки с щупальцами. Иногда руки поддерживает опорный скелет, получивший название *ручной аппарат* и имеющий различное строение. В диафрагме у основания рук расположено щелевидное ротовое отверстие, к которому вместе с током воды поступает пища, поэтому брахиоподы, подобно двустворкам, являются *фильтраторами*. У большинства брахиопод пищеварительная система оканчивается слепо, у меньшинства имеется анальное отверстие. Хорошо развита мускульная система; деятельность мускулов обеспечивает открывание и закрывание створок, а иногда и некоторое смещение их относительно друг друга. Отпечатки мускулов сохраняются на внутренней стороне створок. От задней части тела отходит *ножка*, с помощью которой брахиоподы прикрепляются к субстрату; иногда ножка отсутствует. В исключительных случаях ножка резко удлиняется и осуществляет функцию зарывания в грунт.

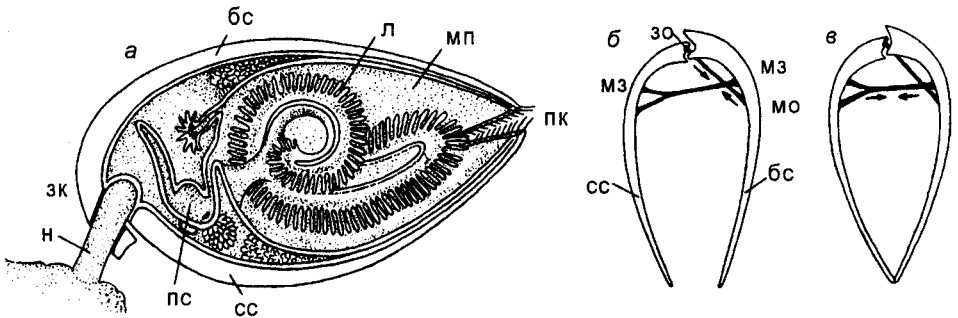
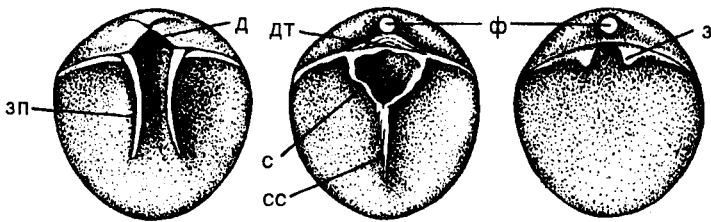
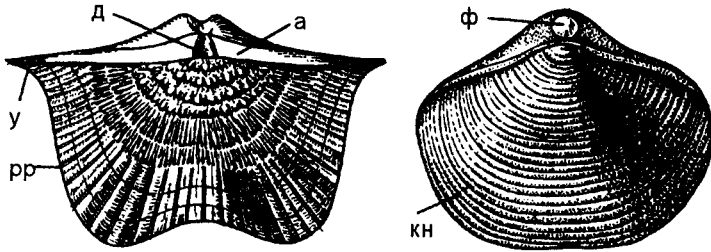


Рис. 235. Тип Brachiopoda (Е—Q)

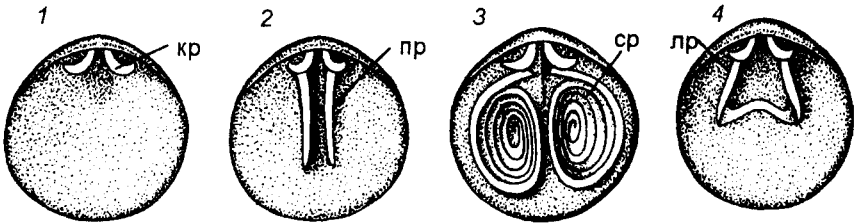
а — продольный разрез раковины и строение мягкого тела; *б, в* — взаимодействие мускулов у замковых брахиопод: *б* — при открывании створок, *в* — при закрывании створок. Обозначения: бс — брюшная створка; зк — задний край раковины; зо — замочный отросток; л — лофофор; мз — мускулы-замыкатели; мо — мускулы-отмыкатели; мп — мантийная полость; н — ножка; пк — передний край раковины; пс — пищеварительная система; сс — спинная створка



брюшная створка изнутри



внешний вид раковины



спинная створка изнутри

Рис. 236. Схема строения брахиопод.

Ручной аппарат: 1 — крючковидный (кр), 2 — пластиновидный (пр), 3 — спиральный (сп), 4 — петлевидный, или лентовидный (лр). Обозначения: а — аррея; д — дельтирий; дт — дельтидий; з — зубы; зп — зубные пластины; кн — концентрические ребра; рр — радиальные ребра; с — спондиллий; сс — срединная септа; у — ушки; ф — форамен

Мантия выделяет раковину, имеющую известковый, реже хитиновый и хитиново-фосфатный состав. Стенка раковины современных брахиопод независимо от состава имеет наружный органический слой — *периострак*, который не сохраняется в ископаемом состоянии. Наружная поверхность раковины гладкая или имеет различную, преимущественно радиальную скульптуру. Основные особенности строения створок замковых брахиопод приведены на рис. 236. Брюшная створка, как правило, крупнее спинной. В ней выделяются следующие элементы: под макушкой могут располагаться плоская треугольная площадка — *аррея*, треугольное (*дельтирий*) или круглое (*форамен*) отверстие для ножки. 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 спондиллия отходит *срединная септа* (*брюшная перегородка*). На спинной створке аррея и отверстие для ножки присутствуют

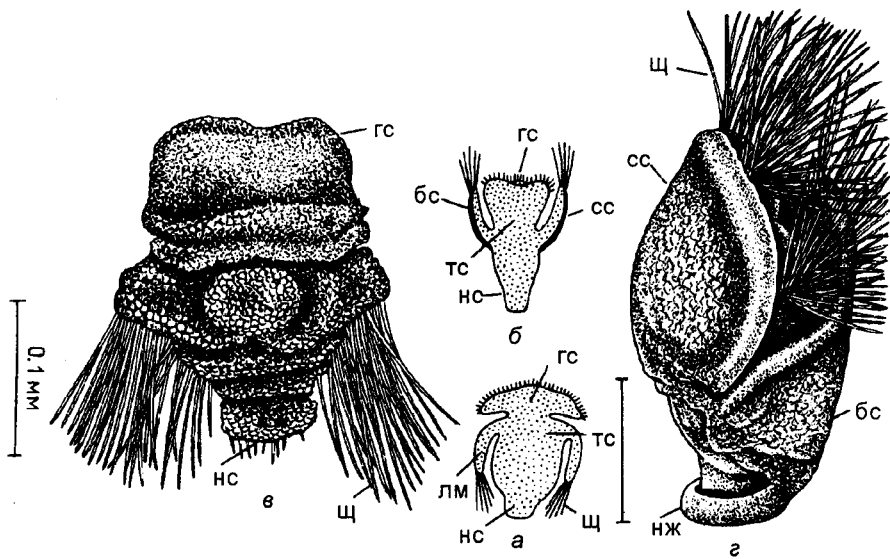


Рис. 237. Эмбриональное развитие замковых брахиопод.

а, б — схема продольного разреза личинки: *а* — до поворота мантии, *б* — после поворота мантии на 180°; *в* — личинка *Notosaria nigricans* до поворота мантии; *г* — эмбриональная раковина — протегулум рода *Terebratalia* после оседания на дно (*в* — *Hoverd, 1985*; *г* — *Treatise..., H.I, 2000*). Обозначения: бс — брюшная створка; гс — головной сегмент; лм — лопасть мантии; нж — ножка; нс — ножной сегмент; сс — спинная створка; тс — туловищный сегмент; щ — щетинки, или хеты

в исключительных случаях; у многих брахиопод имелся *ручной аппарат*, к которому прикреплялся *лофофор* — руки. На смычном крае этой створки обычно наблюдаются замочный отросток, а также две ямки, куда входят зубы брюшной створки (замок), благодаря чему осуществляется жесткое смыкание створок.

Принципы классификации и систематика. Наличие или отсутствие замка и ручного аппарата в сочетании с другими признаками положено в основу разделения брахиопод на два класса: *Inarticulata* — Беззамковые (E—Q) и *Articulata* — Замковые (E—Q). Эмбриональное развитие современных форм проходит по нескольким различным направлениям, что делает дискуссионным объединение брахиопод в один тип и тем более деление его на два класса.

Эмбриональное развитие большинства замковых брахиопод протекает следующим образом. В яйцевых оболочках формируется личинка, состоящая из головного, туловищного и ножного отделов и складки мантии вокруг туловищного отдела (рис. 237). Покинув материнский организм, личинка краткий период (примерно 30 часов) не питается, так как у нее отсутствуют ротовое отверстие и лофофор.

Лишь после оседания на дно и прикрепления ножным отделом происходит кардинальная перестройка, в том числе две обособившиеся лопасти мантии (спинная и брюшная) поднимаются на 180°, начинается формирование эмбриональной раковины (*протегулум*), закладываются ротовое отверстие и лофофор (рис. 238).

Эмбриональное развитие беззамковых брахиопод не сопровождается поворотом мантии. Уже на планктонной стадии личинка питается и у нее имеется раковинка.

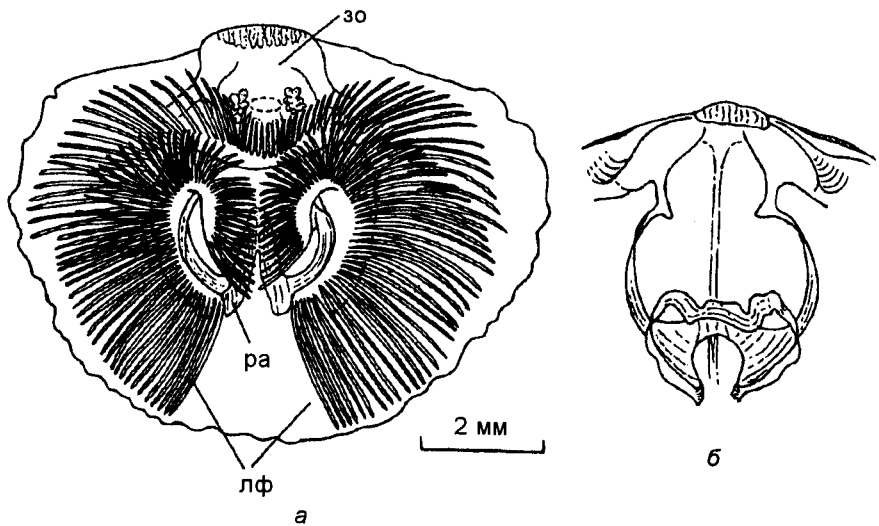


Рис. 238. Взаимоотношение лофофора и ручного аппарата у современной *Terebratalia transversa* (Atkins, 1959).

a — спинная створка при высоте 8,5 мм и ширине 8,7 мм, на ней между двумя спиралями лофофора частично виден ручной аппарат; *б* — петлевидный ручной аппарат при высоте створки 12,5 мм, ширине — 13,5 мм. *Обозначения:* зо — замочный отросток; лф — лофофор; ра — ручной аппарат

Класс Беззамковые. Classis Inarticulata

Класс Inarticulata
Отряд Lingulida
Отряд Craniida

Общая характеристика. Для класса Inarticulata (лат. *in* — отрицание; *articulus* сочленение) характерно:

1) отсутствие ручного аппарата, зубов, зубных пластин; 2) преимущественное отсутствие отверстия для ножки, которая обычно выходит между створками, иногда образуя на них желобок; 3) состав раковины хитиново-фосфатный или известковый; 4) на внутренней поверхности имеется сложная система отпечатков мускулов, кровеносной и половой систем; 5) пищеварительная система сквозная; имеется ротовое и анальное отверстия; 6) в эмбриогенезе не прослеживается разворот мантии, и раковинка присутствует уже на эмбриональной стадии.

Форма створок беззамковых брахиопод разнообразная: округло-линзовидная, удлинненно-язычковидная или лопатовидная, округло-четыреугольная. Размеры створок варьируют от почти равных до резко неравных. Соотношение створок двояковыпуклое или плосковыпуклое. Наружная поверхность гладкая, реже несет различную скульптуру.

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 ногой. Такие отпечатки имеют округлую или овальную форму. Другая часть отпечатков — разнообразно разветвленные желобки и валики — относится к кровеносной системе; обычно их называют системой мантийных каналов. Третья группа отпечатков, по-

Отряд Lingulida

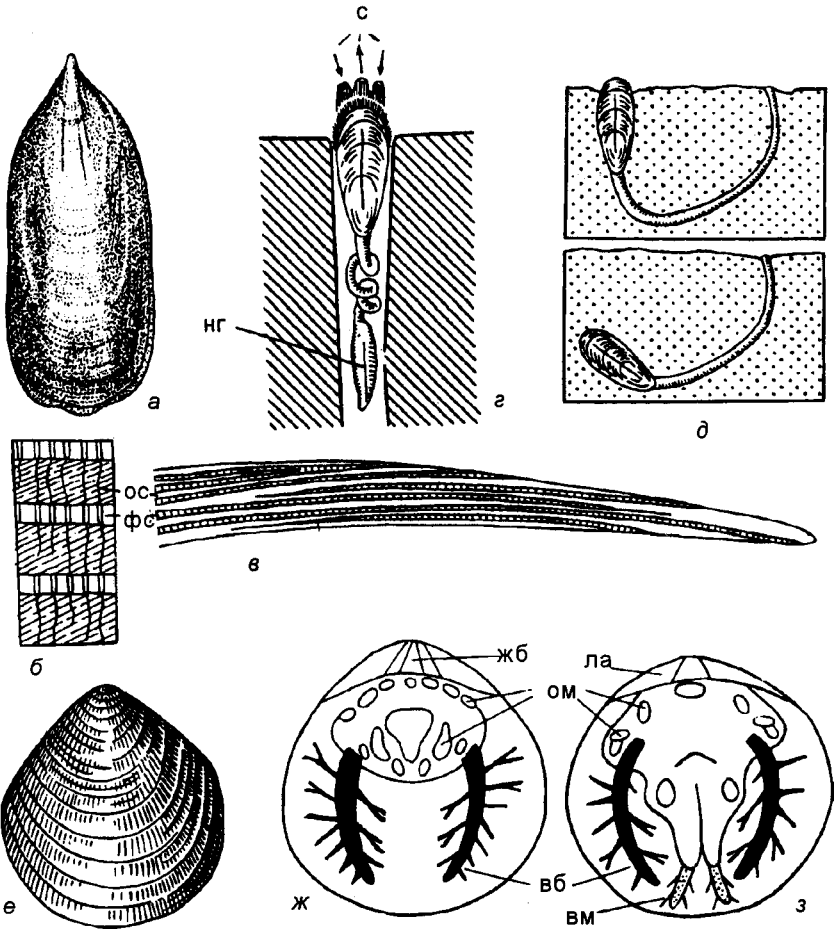


Рис. 239. Отряд Lingulida (Є—Q).

a—г — *Lingula* (S—Q): *a* — спинная створка снаружи, *б, в* — стенка раковины: *б* — поперечный, *в* — продольный разрез, *г* — схема образа жизни; *д* — зарывание лингулид; *е—з* — *Obolus* (Є₂—O₁): *е* — внешний вид, *ж, з* — схема расположения различных отпечатков на внутренней стороне брюшной (*ж*) и спинной (*з*) створок (*a* — *Treatise...*, Н, 1965; *д* — *Thayer, Steel-Petrovic, 1975*; *ж, з* — *Основы палеонтологии*, 7, 1960). Обозначения: *вб* — васкулярные боковые отпечатки (? отпечатки кровеносной системы); *вм* — васкулярные срединные отпечатки (? отпечатки половой системы); *жб* — желобок для ножки; *ла* — ложная арка; *нг* — нога; *ом* — отпечатки мускулов; *ос* — органический слой; *с* — сифоны; *фс* — фосфатный слой

видимому, связана с половой системой. Она представлена удлиненными крупными желобками или валиками, находящимися в средней части переднего края раковины.

Хитиново-фосфатные раковины, характерные для отряда *Lingulida*, у современных форм являются двухслойными. Наружный органический слой (периострак) сложен тонкими слоями хитина и протеина. Внутренний, основной слой, представляет собой чередование минеральных (фосфат кальция) и органических (хитин и протеин) полос, которые располагаются параллельно поверхности створок (рис. 239). У современных известковых

беззамковых брахиопод стенка трехслойная: наружный органический периструкт в основном состоит из протеина, средний слой тонкий, пористый, известковый, а внутренний с органической основой и известковыми фибрами. Брюшная и спинная створки могут отличаться по микроструктуре.

Принципы классификации и систематика. В классе Inarticulata традиционно на основании химического состава и строения раковины выделяли от 4 до 6 отрядов. Сравнительно-морфологические и биохимические исследования беззамковых брахиопод выявили необходимость подразделения этого класса на два подкласса: *Lingulata* и *Craniata*, включающие несколько отрядов. У первого из них раковина хитиново-фосфатная и присутствует ножка, у второго раковина известковая, а ножка отсутствует.

Наибольшее стратиграфическое значение беззамковые брахиоподы имеют для кембрия и ордовика; в целом класс существует с кембрия по настоящее время. Ниже рассмотрены два наиболее известных отряда: *Lingulida* (E—Q) и *Craniida* (O—Q).

Отряд *Lingulida* (лат. *lingula* — язычок) охватывает хитиновых и хитиново-фосфатных беззамковых брахиопод, имеющих удлинненно-язычковидную или округло-линзовидную раковину (рис. 239). Цвет раковин от коричневого (род *Lingula*) до почти черного (род *Obolus*) обусловлен в первом случае повышенным содержанием хитина, а во втором фосфатов. Створки равных или почти равных размеров, гладкие или с тонкими концентрическими и радиальными струйками. Сложная мускульная система, насчитывающая до шести пар мускулов, отражается в виде отпечатков на внутренней поверхности створок. Она выполняет функции открывания и закрывания раковины и некоторого скольжения створок относительно друг друга. На внутренней поверхности иногда четко распознаются отпечатки кровеносной и, возможно, половой систем. Ножка проходит между створками, отчего в примакушечной части образуется желобок. С помощью ножки лингулиды прикрепляются к дну либо зарываются в грунт и могут перемещаться в нем (рис. 239). Кембрий — современность.

Отряд *Craniida* (греч. *cranium* — череп) объединяет беззамковых известковых брахиопод, имеющих округло-четырёхугольную форму раковины (рис. 240). Створки конические неравных размеров: спинная створка низкоконическая, более выпуклая, чем брюшная. Отпечатки мускулов создают

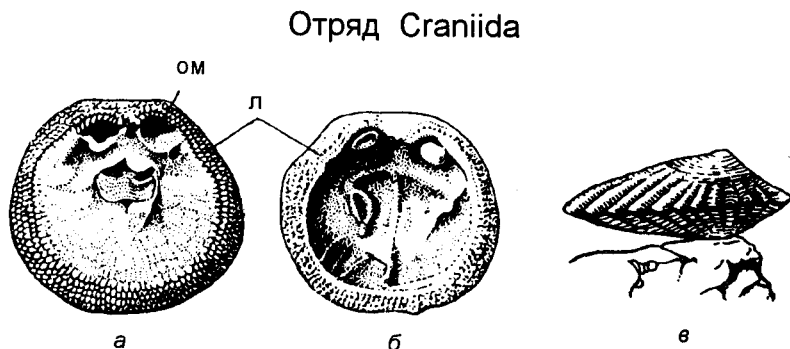


Рис. 240. Отряд *Craniida* (O—Q).

a—в — *Crania* (K—Q): *a* — брюшная створка изнутри, *b* — спинная створка изнутри, *в* — прижизненное положение (*a, б* — *Treatise...*, II, 1965). Обозначения: л — лимб; ом — отпечаток мускула

рисунок, напоминающий череп, что и определило название отряда. На внутренней поверхности вдоль края створок имеется уплощенная полоса — *лимба*. Ножка отсутствует, кранииды цементируются к дну макушкой спинной створки. Ордовик — современность.

Образ жизни и условия существования. Большинство беззамковых брахиопод прикрепляется к субстрату ножкой или цементацией. В отличие от них представители рода *Lingula* зарываются в грунт, обитая в песчаных или глинистых осадках и образуя норки, иногда сохраняющиеся в ископаемом состоянии. Традиционно считалось, что зарывание осуществляется с помощью длинной ножки. Наблюдения над современной лингулидной формой *Glottidia pyramidata* показали, что животное зарывается в грунт передним концом раковины, делая U-образные ходы (Thayer, Steel-Petrovic, 1975). Современные виды рода *Lingula* характерны преимущественно для литоральной зоны тепловодных бассейнов, но могут встречаться и на глубинах до 40—100 м. Они выдерживают значительное опреснение и загрязнение воды.

Породообразующая роль и геологическое значение. Некоторые ордовикские представители рода *Obolus* s.l. образуют массовые скопления, за что содержащие их породы получили название оболовых песчаников. В Прибалтике и Ленинградской обл. оболовые песчаники разрабатывают на фосфор. Это практически единственный случай, когда скопления брахиопод используют как полезное ископаемое.

Класс Замковые. Classis Articulata

Класс Articulata

Подкласс Orthata

Отряд Orthida

Отряд Pentamerida

Отряд Rhynchonellida

Подкласс Strophomenata

Отряд Strophomenida

Отряд Chonetida

Отряд Productida

Подкласс Spiriferata

Отряд Atrypida

Отряд Spiriferida

Отряд Athyridida

Подкласс Terebratulata

Отряд Terebratulida

Общая характеристика. Для класса Articulata (лат. *articulus* — сочленение) характерны: 1) различное развитие зубов, зубных пластин, иногда срастающихся в спондилей; 2) присутствие, как правило, ручного аппарата, иногда наблюдаются следы прикрепления рук; 3) раковина имеет известковый состав; 4) ножка (при наличии) выходит через специальное отверстие (круглое или треугольное); 5) отпечатки мускулов, кровеносной и половой систем имеются, но выражены иначе, иногда менее сложно, чем у беззамковых брахиопод; 6) пищеварительная система слепая, анальное отверстие отсутствует; 7) эмбриональное развитие протекает с разворотом мантии на 180°, а образование раковинки начинается после оседания личинки на дно.

Раковины замковых брахиопод известковые, двухслойные, содержащие от 94,6 до 98,6% карбоната кальция. Выделяется более тонкий наружный слой, в котором кристаллы кальцита располагаются перпендикулярно поверхности створки. Внутренний слой заметно толще, а слагающие его тонкие «кальцитовые волокна» — *фибры* ориентированы под небольшим углом. Только у современных форм в стенке раковины насчитываются три слоя: дополнительно к двум известковым слоям присутствует органический периострак, в составе которого имеется протеин, но отсутствует хитин.

Формирование стенки раковины показано на рис. 241. Мантия выстлана двумя слоями эпителия — наружным и внутренним. Поверхность наруж-

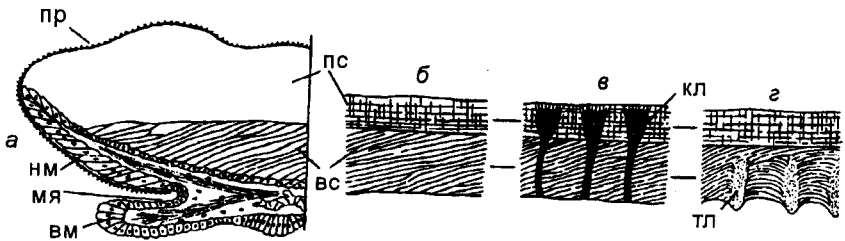


Рис. 241. Схема образования раковины брахиопод и типы строения стенки.

а — схематический разрез краевой части мантии и раковины; *б–г* — типы стенки: *б* — сплошной, *в* — пористый, *г* — ложнопористый (*а* — Основы палеонтологии, 7, 1960; *б–г* — Палеонтология беспозвоночных, 1962). Обозначения: вл — внутренняя лопасть мантии; вс — внутренний (вторичный) известковый (волоконистый) слой; кл — каналы; мя — мантийная ямка; нм — наружная лопасть мантии; пр — periostracum; пс — наружный (первичный) известковый слой; тл — талеолы

ного эпителия выделяет внутренний известковый слой, который продолжает нарастать в течение жизни животного и поэтому утолщается. Наружный известковый слой формируется только в результате деятельности краевого участка наружного эпителия, что и определяет его меньшую толщину. Тонкий periostracum перекрывает сверху наружный слой и подгибается до мантийной ямки.

По строению известковых слоев выделяются три типа стенки: сплошная, пористая и ложнопористая. *Сплошная стенка* характерна для большинства замковых брахиопод, в том числе для современных ринхонеллид. В *пористой стенке* имеются мельчайшие каналы, в которые заходил эпителий мантии. *Ложнопористая стенка* характеризуется наличием талеол — тонких стерженьков, обусловленных иным расположением кристаллов на этих участках.

Форма створок может быть округло-линзовидной, шаровидной, утолщенно-язычковидной, пластинчатой, округленно-треугольной и четырехугольной, полусферической, чашевидной, конической. Створки неравные, брюшная обычно крупнее спинной, с более резко выраженной макушкой. Соотношение створок разнообразное: двояковыпуклое, плоско-выпуклое, выпукло-плоское, вогнуто-выпуклое, плоскоконическое (первое слово относится к спинной створке, второе — к брюшной).

Встречаются створки, изогнутые в срединной плоскости, образуя синус и седло. *Синус* — прогибание брюшной створки в виде треугольной борозды, расширяющейся от макушки к краю створки (см. рис. 249). *Седло* — соответствующее возвышение спинной створки. Наличие синуса и седла способствовало обособлению трех полузамкнутых токов воды: двух входящих и одного выходящего.

Наружная поверхность створок гладкая (есть только линии и морщины роста) или скульптурированная радиальными и концентрическими ребрами, складками, шипами, чешуями, бугорками и иногда их сочетанием.

Брюшная и спинная створки отличаются несколькими признаками. Для брюшной створки характерны: более загнутая макушка; обычно имеются два зуба; могут присутствовать зубные пластины, при их срастании возникает спондиллий; иногда наблюдается синус. У спинной створки макушка выражена слабее; обычно имеются две ямки для зубов и замочный отросток; присутствует ручной аппарат четырех типов (крючковидный, пласти-

новидный, спиральный, петлевидный) или имеются следы прикрепления рук, может наблюдаться седло.

Через отверстие в брюшной створке выходила ножка, хотя у наиболее примитивных форм (род *Clitambonites*) подобное отверстие наблюдалось и на спинной створке. Треугольное отверстие в брюшной створке получило название *дельтирий*, а в спинной — *нототирий*. Нототирий имел треугольную форму, по мере роста раковины он обычно зарастал одной пластинкой, названной *хилидий*. Подобным образом треугольный дельтирий мог полностью закрываться единой пластинкой — *дельтидием*. Чаще зарастание дельтирия одной или двумя пластинками было неполным и возникало круглое отверстие — *форамен*. Таким образом, форма отверстия соответственно менялась от ромбовидной к треугольной и округлой.

Принципы классификации и систематика. Среди замковых брахиопод выделяют свыше 10 отрядов. Основными критериями для этого являются тип ручного аппарата, соотношение створок, форма отверстия для ножки и строение зубных пластин. Некоторые авторы предлагают использовать тип ручного аппарата для выделения *четырёх подклассов*: *Strophomenata*, *Orthata*, *Spiriferata* и *Terebratulata*.

Подкласс *Orthata* характеризуется наличием плосковыпуклых, вогнуто-выпуклых или двояковыпуклых раковин; ручной аппарат крючковидный, валиковидный или пластиновидный; отверстие для ножки ромбовидное, треугольное, округлое, иногда зарастающее с возрастом. К этому подклассу относятся отряды: *Orthida*, *Pentamerida*, *Rhynchonellida*. Кембрий — современность.

Отряд *Orthida* (греч. *orthos* — прямой, здесь: прямой смычный край) включает наиболее примитивных замковых брахиопод (рис. 242). Раковина двояковыпуклая, плосковыпуклая и вогнуто-выпуклая, т.е. от почти равностворчатой до резко неравностворчатой, с арями на одной или обеих створках. Форма створок от округло-линзовидной до четырехугольно-чашевидной. Скульптура радиальная, концентрическая и сетчатая. Отверстие для ножки ромбовидное (нототирий+дельтирий), треугольное (дельтирий) или округлое (форамен). Ромбовидное отверстие с возрастом закрывают пластинки: хилидий на спинной створке и дельтидий на брюшной створке. Имеются сросшиеся зубные пластины — спондиллий. Иногда присутствует замочный отросток. Ручной аппарат в виде небольших валиков. Кембрий — пермь.

Отряд *Pentamerida* (греч. *pente* — пять; *meros* — часть) охватывает брахиопод, имеющих двояковыпуклые, обычно сильно вздутые раковины (рис. 243). Створки гладкие или с радиальными ребрами, могут присутствовать небольшие синус и седло. Отверстие для ножки с возрастом зарастает. Брюшная створка несет два зуба. Отличительной чертой отряда является хорошо развитый спондиллий. Он состоит из двух длинных зубных пластин, которые на всем протяжении вдоль своего нижнего края срастаются как между собой, так и со срединной септой, т.е. брюшной перегородкой. В результате спондиллий оказывается приподнят над поверхностью створки на срединной септе. Нередко раковина раскалывается по плоскости симметрии вдоль срединной септы и одной из зубных пластин (рис. 243, *e*). Приподнятый спондиллий служил, видимо, местом прикрепления мускулов, сокращая расстояние между створками. Пластиновидный ручной аппарат состоит из двух длинных, почти параллельных пластин. Иногда раковины рода *Pentamerus* и

Отряд Orthida

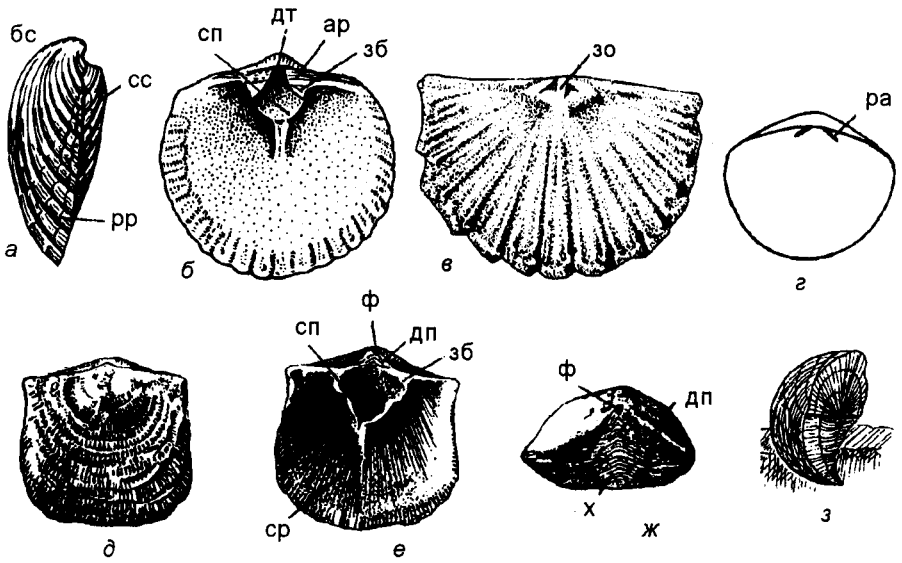


Рис. 242. Отряд Orthida (Є—Р).

a—в — Orthis (O_{1,2}): a — вид сбоку, *б* — брюшная створка изнутри, *в* — спинная створка изнутри; *г* — схема валиковидного ручного аппарата; *д—з — Clitambonites (O_{1,2}): д* — спинная створка снаружи, *е* — брюшная створка изнутри, *ж* — вид со стороны арки, *з* — образ жизни. *Обозначения:* ар — арка; бс — брюшная створка; дп — дельтидий; дт — дельтирий; зб — зубы; зо — замочный отросток; ра — ручной аппарат; pp — радиальные ребра; сп — спондилей; ср — срединная септа; сс — спинная створка; ф — форамен; х — хилидий

Отряд Pentamerida

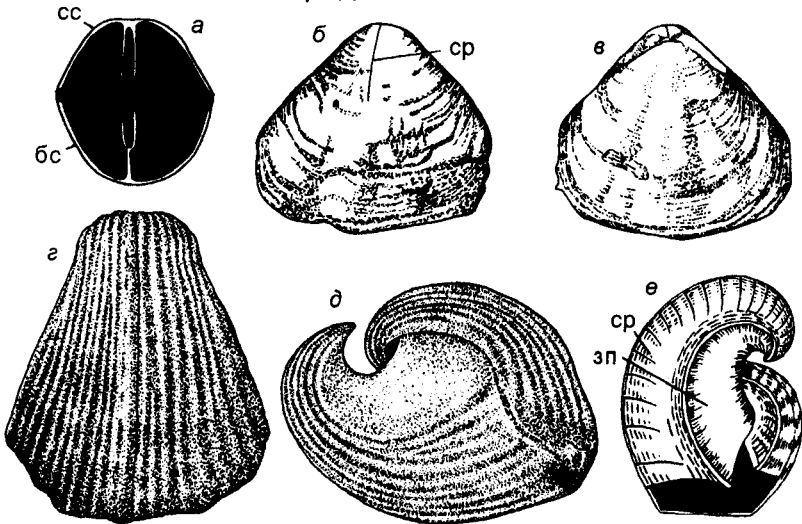


Рис. 243. Отряд Pentamerida (Є₂—Д).

а—в — Pentamerus (S): а — схематический поперечный разрез перпендикулярно створкам, *б* — вид со стороны брюшной створки, *в* — вид со стороны спинной створки; *г, д — Conchidium (S): г* — вид со стороны брюшной створки, *д* — вид сбоку; *е* — продольный скол через раковину (*б—д — Treatise ...*, Н, 1965). *Обозначения:* бс — брюшная створка; зп — зубная пластина; ср — срединная септа; сс — спинная створка

Отряд Rhynchonellida

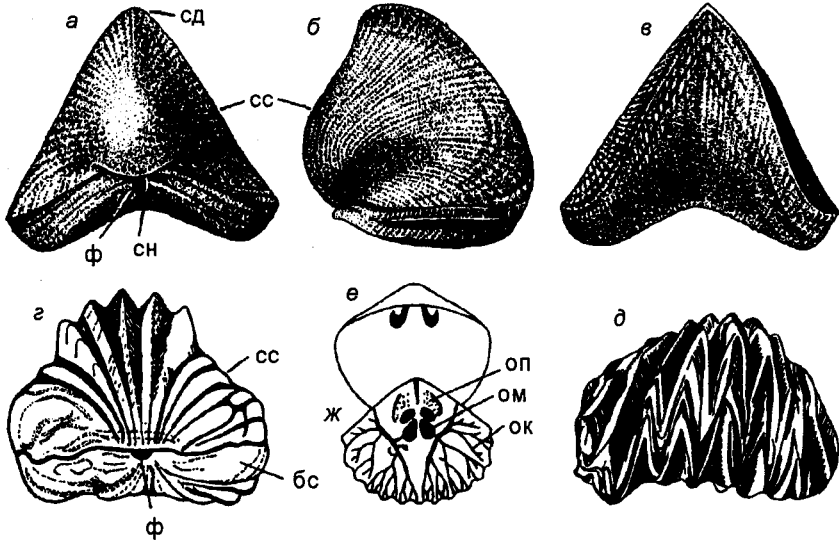


Рис. 244. Отряд Rhynchonellida (O_2-Q).

a-e — *Ladogia* (D_2): *a* — вид со стороны макушек, *б* — вид сбоку, *в* — вид со стороны переднего края; *г, д* — *Russirhynchia* (J_1): *г* — вид со стороны макушек, *д* — вид со стороны переднего края; *е* — схема крючковидного ручного аппарата; *ж* — схема расположения отпечатков у рода *Septaliphoria* (*a-e* — *Treatise...*, *H*, 1965; *г, д* — *Основы палеонтологии*, 7, 1960). Обозначения: бс — брюшная створка; ок — отпечатки кровеносной системы; ом — отпечатки мускулов; оп — отпечатки половой системы; сд — седло; сн — синус; сс — спинная створка; ф — форамен

Отряд Strophomenida

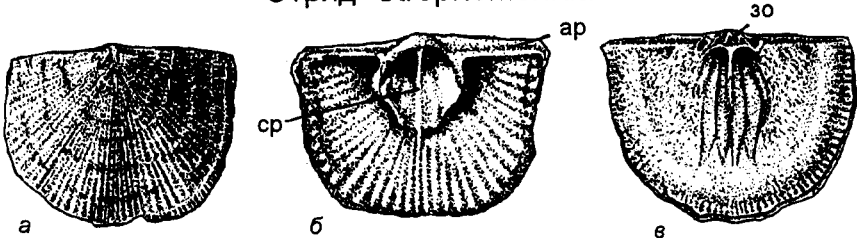


Рис. 245. Отряд Strophomenida ($O-J_1$).

a-e — *Strophomena* (O_2-S): *a* — спинная створка снаружи, *б* — брюшная створка изнутри, *в* — спинная створка изнутри (*Treatise...*, *H*, 1965). Обозначения: ар — арка; зо — замочный отросток; сп — срединная септа

близких ему родов образовывали массовые скопления, приведшие к возникновению пентамеровых известняков. Средний кембрий — девон.

Отряд Rhynchonellida (греч. *rhynchos* — клюв; *ella* — уменьшительное окончание) охватывает замковых брахиопод, у которых резко выражены синус и седло (рис. 244). Скульптура радиальная, тонкая или грубая, реже раковина гладкая. Смыкание створок гладкое или зубчатое. В брюшной створке имеются 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.

Подкласс *Strophomenata* отличают вогнуто-выпуклые раковины; как правило, имелась арея и отсутствовал известковый ручной аппарат. У строфоменат нередко редуцировалась ножка, они свободно лежали на дне либо фиксировались с помощью игл, а некоторые непосредственно цементировались к субстрату. К этому подклассу относятся отряды: *Strophomenida*, *Chonetida*, *Productida*. Ордовик — ранняя юра.

Отряд *Strophomenida* (греч. *strophos* — согнутый, скорчившийся; *mene*, род.п. *menos* — месяц) охватывает плосковыпуклые или слабодвояковыпуклые раковины, реже выпукло-вогнутые, имеющие прямой смычный край и низкие ареи на обеих створках (рис. 245). Стенка ложнопористая. Скульптура радиальная. Зубные пластины имеются. У некоторых форм был форамен, у большинства отверстие для ножки закрывается пластинками с образованием хилидия и дельтидия. Ручной аппарат отсутствует или зачаточный. Замочный отросток простой или сложный. Ордовик — ранняя юра.

Отряд *Chonetida* (лат. *chone* — чашка) объемлет плосковыпуклые, вытянутые в ширину раковины с длинным прямым смычным краем и слабо выступающими макушками (рис. 246). Ареи на обеих створках. Стенка ложнопористая. Скульптура в виде тонких радиальных ребер, вдоль замочного края ареи брюшной створки располагались косо ориентированные шипики. Брюшная створка с узкой ареей, дельтирием и двумя пластинчатыми зубами. Спинная створка с отчетливым замочным отростком, слабо выступающей срединной септой и следами прикрепления рук. На ранних стадиях хонетиды прикреплялись ножкой, а на более поздних свободно лежали на мягких грунтах. Иглы выполняли поддерживающую роль. Поздний ордовик — пермь.

Отряд *Productida* (лат. *productus* — продолженный, удлинённый) включает палеозойских брахиопод (рис. 247), у которых раковина вогнуто-выпуклая, плосковыпуклая, плоскоконическая. Стенка ложнопористая. Разнообразная скульптура в виде концентрических морщин, радиальных ребер и складок, игл и шипов. Створки резко неравные: брюшная — от выпуклой до конической, спинная — от плоской до вогнутой. Передние края створок нередко коленчато-изогнуты и сильно вытянуты с образованием *шлейфа*. Отверстие для ножки и зубы отсутствуют, хотя у наиболее древних продуктид имелись два зуба и две зубные пластинки. У более молодых форм на брюшной створке наблюдаются только отпечатки мускулов. На спинной створке

Отряд *Chonetida*

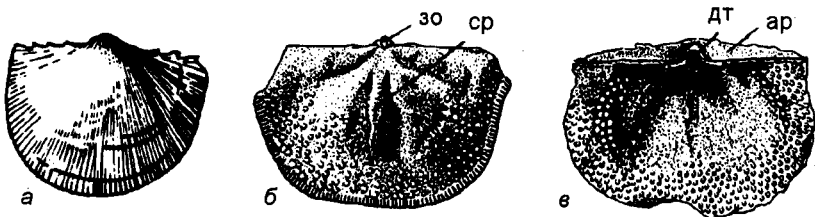


Рис. 246. Отряд *Chonetida* (O₃—P).

a — *Chonetes* s. lato (D—P), брюшная створка снаружи; *б, в* — *Rugosochonetes* (C₁): *б* — спинная створка изнутри, *в* — брюшная створка изнутри (*б, в* — *Treatise...*, H, 1965). Обозначения: ар — арея; ат — дельтирий; зо — замочный отросток; сп — срединная септа

Отряд Productida

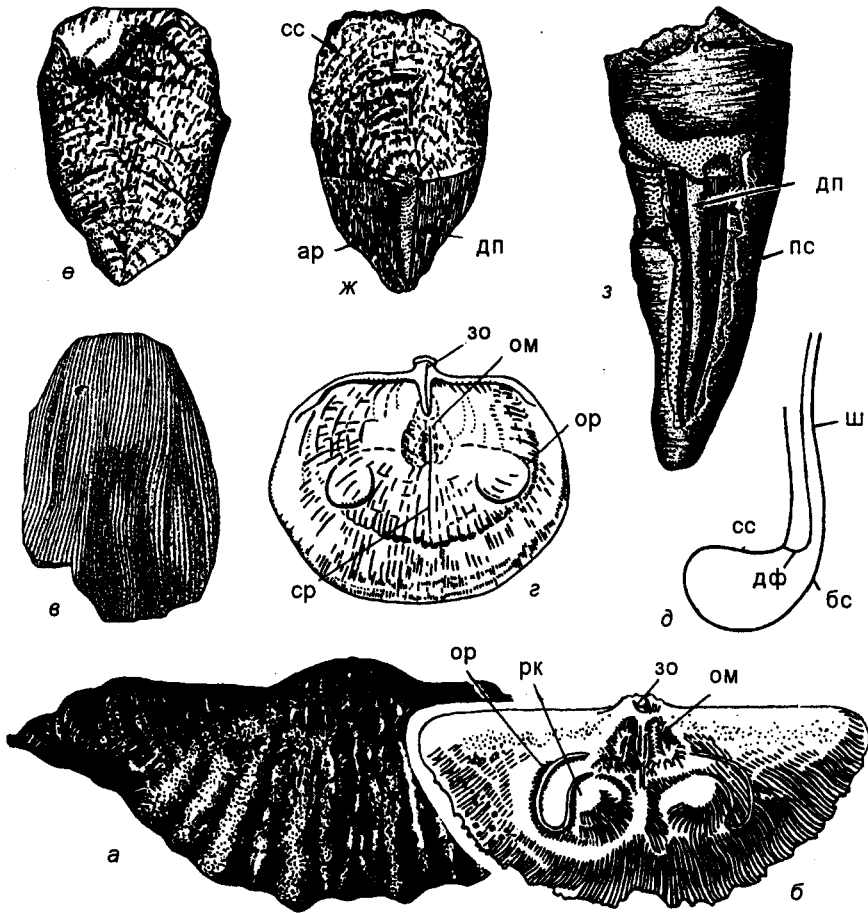


Рис. 247. Отряд Productida (D—P).

a, б — *Gigantoproductus* (C.); *a* — брюшная створка снаружи, *б* — спинная створка изнутри; *в-д* — *Productus* (C): *в* — брюшная створка снаружи, *г* — спинная створка изнутри, *д* — схема взаимоотношения брюшной и спинной створок; *е, ж* — *Aulosteges* (P), брюшная створка: *е* — снаружи, *ж* — со стороны арки; *з* — *Richthofenia* (P), брюшная створка с частично обломанным поверхностным слоем (*в* — *Treatise...*, H, 1965; *а, б, г-ж* — *Основы палеонтологии*, 7, 1960; *з* — *Цимтель*, 1934). Обозначения: ар — арка; бс — брюшная створка; дп — дельтидий; дф — диафрагма; зо — замочный отросток; ом — отпечаток мускула; ор — следы прирастания рук; пс — покровный слой; рк — ручные конусы; ср — срединная септа; сс — спинная створка; ш — шлейф

хорошо выражен замочный отросток, видны 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 осадка. На ранних стадиях продуктиды, видимо, прикреплялись с помощью ножки.

Специализированный образ жизни вели представители пермского рода *Richthofenia*, прирастая к дну макушкой брюшной створки и примакушечны-

Отряд Atrypida

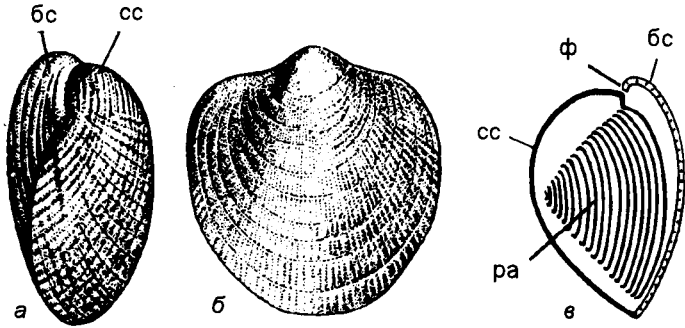


Рис. 248. Отряд Atrypida (O_2-D).

a-v — Atrypa (S—D): *a* — вид сбоку, *б* — брюшная створка снаружи, *в* — схема строения ручного аппарата (*a, б* — Палеонтология беспозвоночных, 1962; *в* — Основы палеонтологии, 7, 1960). Обозначения: бс — брюшная створка; ра — ручной аппарат; сс — спинная створка; ф — форамен

ми иглами. Не исключено, что ручной аппарат и руки отсутствовали. Ток воды в раковину, возможно, создавался за счет ритмичного движения спинной створки с помощью мускулов. Губчатый слой, расположенный выше спинной створки, выполнял роль своеобразного фильтра. Нередко рихтхофении поселялись группами, при этом раковины иногда срастались друг с другом, что могло приводить к искажению формы. Девон — пермь, расцвет в карбоне и перми.

Подкласс Spiriferata — относящиеся к нему брахиоподы имеют двояковыпуклые раковины; ареи развиты различно; ручной аппарат спиральный; отверстие для ножки треугольное или круглое. Прикреплялись к дну с помощью ножки либо свободно лежали на дне. К этому подклассу относятся три отряда: Atrypida, Spiriferida, Athyridida. Средний ордовик — юра.

Отряд Atrypida (греч. *a* — отрицание; *trypa* — отверстие) объемлет брахиопод с необычным соотношением створок: спинная более выпуклая, чем брюшная (рис. 248). Это определено тем, что ручной аппарат образован двумя спиральными конусами, обращенными в сторону спинной створки, а основанием в сторону брюшной. Стенка сплошная или пористая. Скульптура сетчатая, образованная сочетанием радиальных и концентрических ребер. Отверстие для ножки — небольшой слабо заметный форамен под макушкой брюшной створки. Средний ордовик — девон.

Отряд Spiriferida (лат. *spira* — изгиб, здесь спираль; *fero* — нести) включает брахиопод, имеющих ручной аппарат в виде двух спиральных конусов, вершины которых обращены в стороны (рис. 249). Раковина двояковыпуклая от округло-линзовидной до удлинненно-треугольной формы. Боковые концы створок могут вытягиваться вдоль смычного края, образуя *ушки*. Скульптура радиальная, от слабой до резкой. Различно развиты синус и седло. Брюшная створка имеет арею, треугольное отверстие для ножки — дельтирий, два зуба и две хорошо развитые зубные пластины.

Спирифериды прикреплялись к дну с помощью ножки. Арея скорее всего была расположена параллельно поверхности дна. Ножка, выходя через дельтирий, возможно, разделялась на две расходящиеся в стороны части, которые располагались на арее. Не исключено, что по краям ареи ножка для более плотного прикрепления к субстрату могла разветвляться. Крупное

Отряд Spiriferida

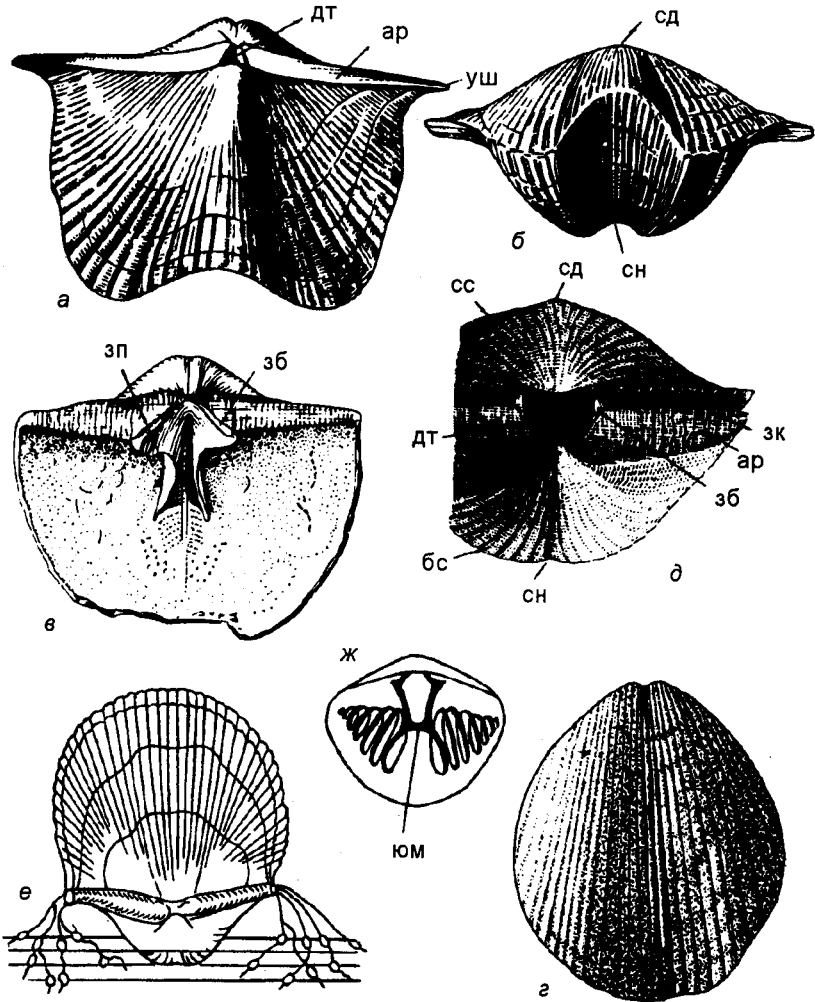


Рис. 249. Отряд Spiriferida (O_2-J_1).

a, б — *Cyrtospirifer* (D_3-C_1): *a* — вид со стороны спинной створки, *б* — вид с переднего края; *в—е* — *Choristites* ($C-P_1$): *в* — брюшная створка изнутри, *г* — брюшная створка снаружи, *д* — вид со стороны макушек, *е* — предполагаемый образ жизни; *ж* — схема ручного аппарата (*a—д* — *Основы палеонтологии*, 7, 1960; *е* — *Иванова*, 1949). Обозначения: ар — арка; бс — брюшная створка; ДТ — дельтирий; зб — зубы; зк — зубчатый смычковый край; зп — зубные пластины; сд — седло; сн — синус; сс — спинная створка; уш — ушки; юм — югум

треугольное отверстие спириферид можно интерпретировать по-иному. Возможно, они обладали длинной упругой ножкой, которая разветвлялась и закоривалась в грунт либо закреплялась на грунте, а животное было несколько приподнято над дном. Средний ордовик — ранняя юра.

Отряд Athyridida (греч. *a* — отрицание; *thyris* — маленькая дверь, щит) включает раковины двояковыпуклые, линзовидно-овальной формы. Ручной аппарат спиральный, между спиральями имеется сложная система дополнительных соединительных перемычек — югум (рис. 250). Скульптура концентрическая. Отверстие для ножки — форамен. Отряд Athyridida по

Отряд Athyridida

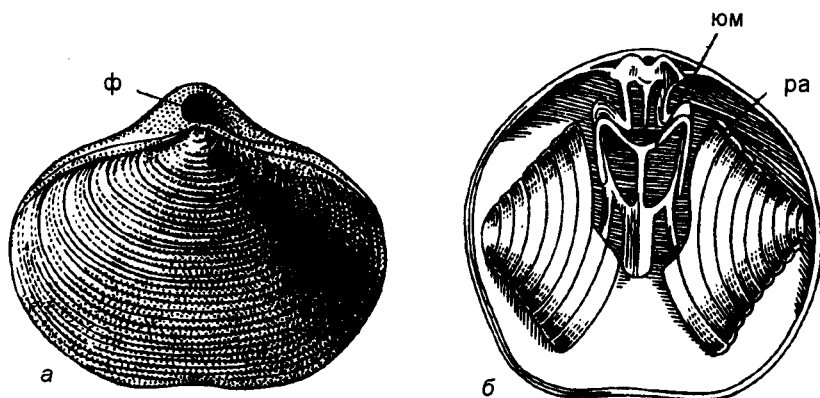


Рис. 250. Отряд Athyridida (O_2 —J).

a, б — Athyris (D—C₁): a — вид со стороны спинной створки, б — спинная створка изнутри (a, б — Давиташвили, 1949). Обозначения: ра — спиральный ручной аппарат; ф — форамен; юм — югум

строению спирального ручного аппарата приближается к отряду Spiriferida. Средний ордовик — юра.

Подкласс *Terebratulata* включает один отряд *Terebratulida*, отличающийся от других подклассов в первую очередь строением лентовидного ручного аппарата. Девон — современность.

Отряд *Terebratulida* (лат. *terebratus* — просверленный) охватывает раковины двояковыпуклые, овально-линзовидной формы, гладкие или с радиальными складками в передней части (рис. 251). Иногда раковина разделена на две лопасти, при сближении и соприкосновении 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. Представители отряда прикрепляются к дну при помощи ножки, обитая в бассейнах нормальной солёности. Девон — современность.

Образ жизни и условия существования. Замковые брахиоподы ведут бентосный образ жизни: большинство на протяжении всей жизни прикреплялось ножкой к твердым грунтам, другие с возрастом утрачивали ножку и свободно лежали на грунте, нередко под тяжестью тела частично погружаясь в него, некоторые брахиоподы прикреплялись к дну цементацией (рис. 252).

Геологическая история. Наиболее примитивные замковые брахиоподы — ортиды (E —P), появившиеся в раннем кембрии, имели ручной аппарат в виде небольших валиков, а у некоторых присутствовал спондиллий (рис. 253). Они явились исходной группой, от которой вело начало большинство других отрядов. В среднем кембрии возникли пентамериды (E_2 —D), просуществовавшие до девона, характеризующиеся гипертрофированным развитием спондиллия. Большинство отрядов замковых брахиопод появилось в ордовике: строфомениды (O —J₁), спирифериды (O_2 —J₁), атрипиды (O_2 —D), ринхонеллиды (O_2 —Q), атирииды (O_2 —J), хонетиды (O_3 —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

Отряд Terebratulida

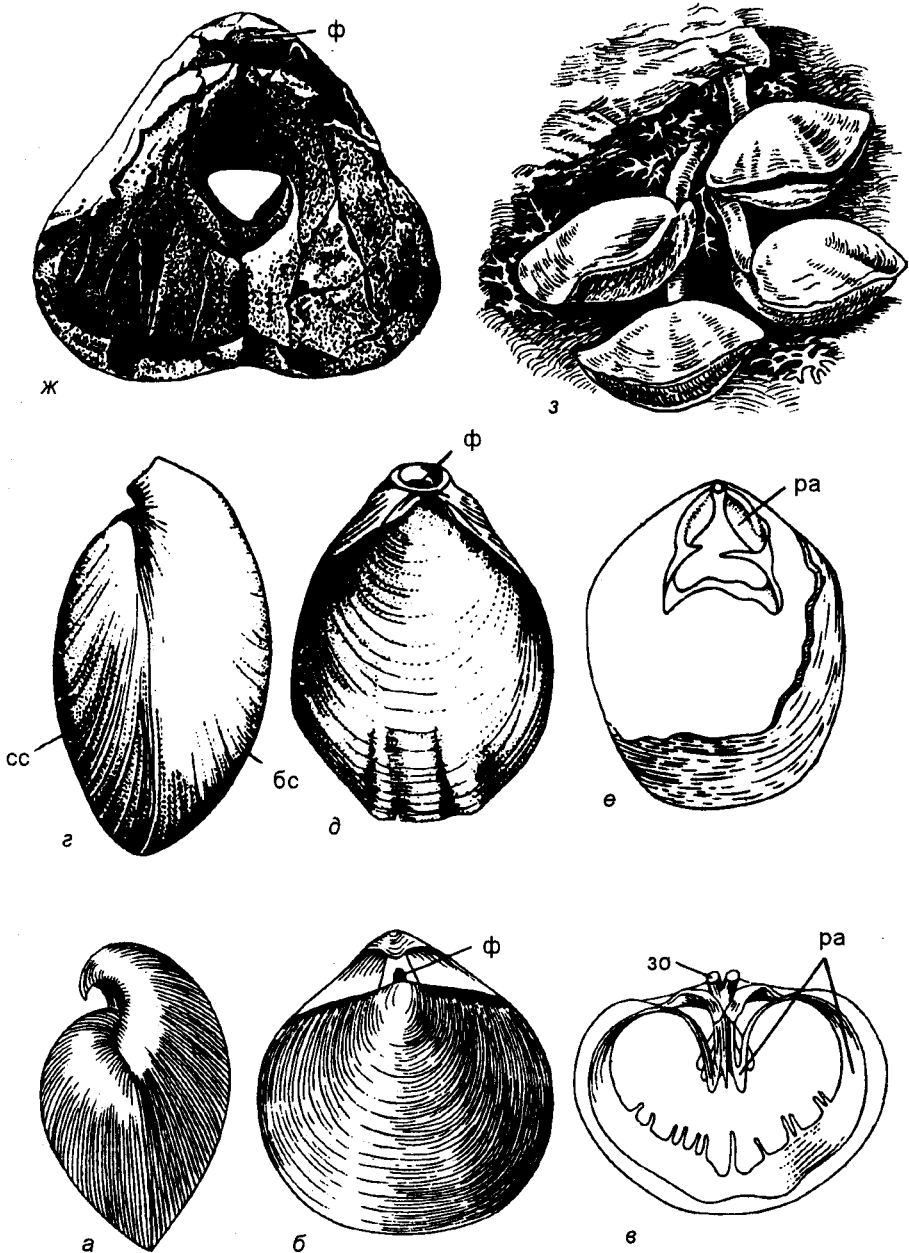


Рис. 251. Отряд Terebratulida (D—Q).

a—e — *Stringocephalus* (D₂): *a* — вид сбоку, *б* — вид со стороны спинной створки, *в* — спинная створка изнутри, виден лентовидный ручной аппарат; *z—e* — *Terebratulula* s. lato (P—N): *z* — вид сбоку, *д* — вид со стороны спинной створки, *е* — пеглевидный ручной аппарат; *ж* — *Rugose* (J₃—K₁), вид со стороны спинной створки; *з* — прижизненное положение современных теребратул (*a—в* — Циттель, 1934; *ж* — Основы палеонтологии, 7, 1960; *з* — Жизнь животных, 1, 1968). Обозначения: бс — брюшная створка; зо — замочный отросток; ра — ручной аппарат; сс — спинная створка; ф — форамен

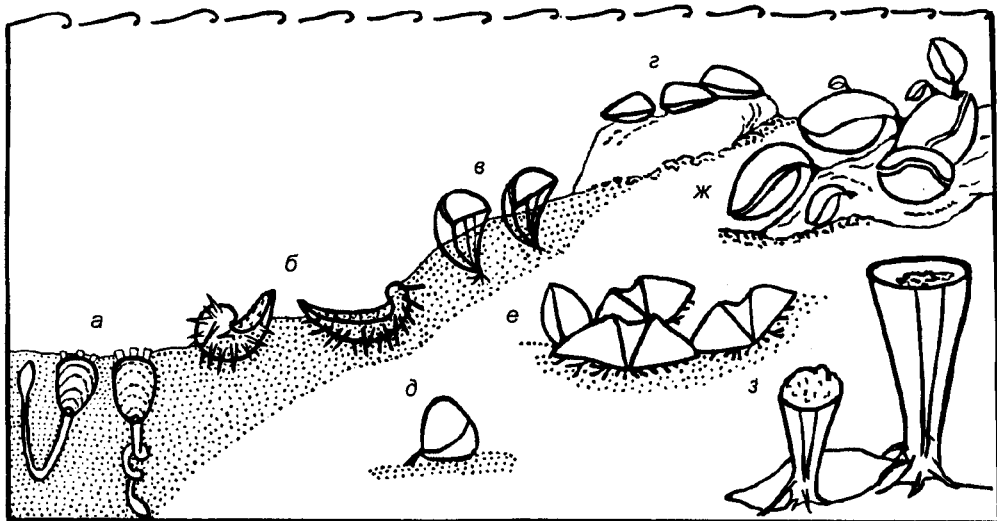


Рис. 252. Образ жизни брахиопод

Бентос: *a* — зарывающийся; *b, в* — полупогруженный (*b* — свободлежачий, *в* — прикрепляющийся ножкой); *г* — прикрепляющийся цементацией; *д-ж* — прикрепляющийся ножкой, *з* — прикрепляющийся цементацией и корнеподобными выростами

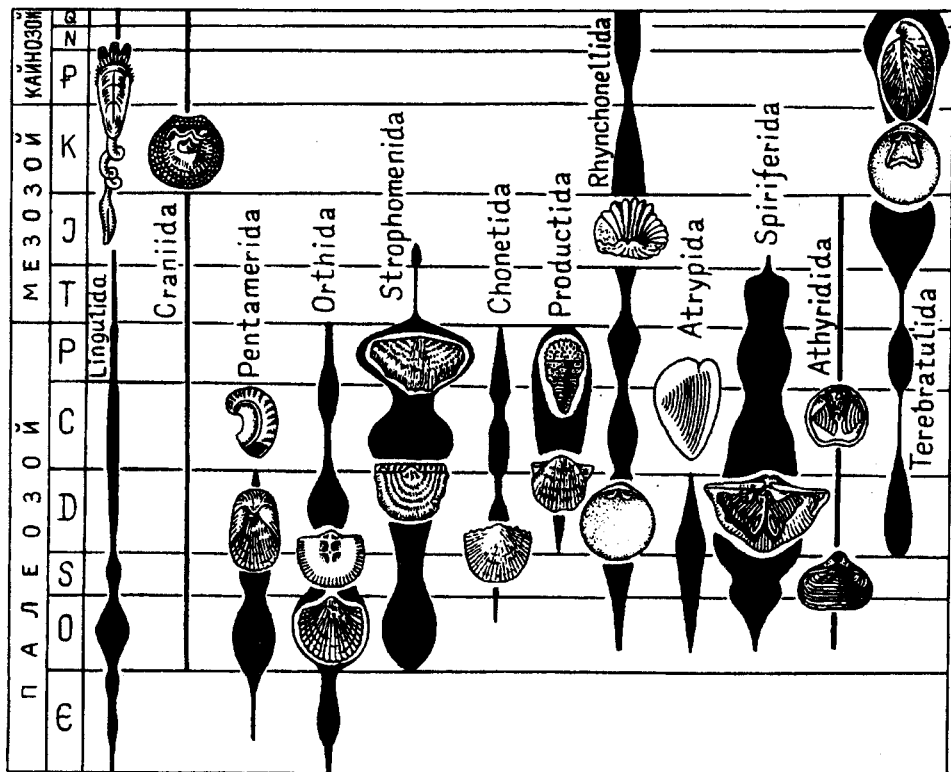


Рис. 253. Схема геохронологического распространения брахиопод

фиксированными следами прирастания рук (строфомениды и хонетиды). Новый отряд с крючковидным типом ручного аппарата — ринхонеллиды, отделившийся благодаря развитию резко выраженных синуса и седла. В девоне от хонетид произошли продуктиды (D—P), отличающиеся от них отсутствием отверстия для ножки, разнообразной скульптурой и радиальными иглами на отдельных участках или на всей поверхности брюшной створки при резком возрастании ее вздутости. В девонском периоде появился и последний отряд замковых брахиопод — теребратулиды (D—Q), у которых сформировался петлевидный или лентовидный ручной аппарат. В современных морях из всего палеозойского многообразия замковых брахиопод остались только ринхонеллиды и теребратулиды.

Породообразующая роль и геологическое значение. В палеозое брахиоподы обитали на мелководье, в мезозое и кайнозое основные экологические ниши, ранее занятые брахиоподами, освоили двустворчатые моллюски, постепенно вытеснив брахиопод. Палеозойские брахиоподы нередко поселялись группами, образовывали заросли, банки. Они были рифолюбями и участвовали в образовании органогенных построек. 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.

→ Брахиоподы в упражнениях и задачах

Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа *Brachiopoda* подобно схеме 3 для простейших. Справа укажите классификационные признаки, на которых основано деление типа на классы и классов на отряды.

Упражнение 2. Определите родовую принадлежность данного экземпляра, используя ключ для определения и объяснение основных морфологических признаков брахиопод (см. рис. 235 и 236).

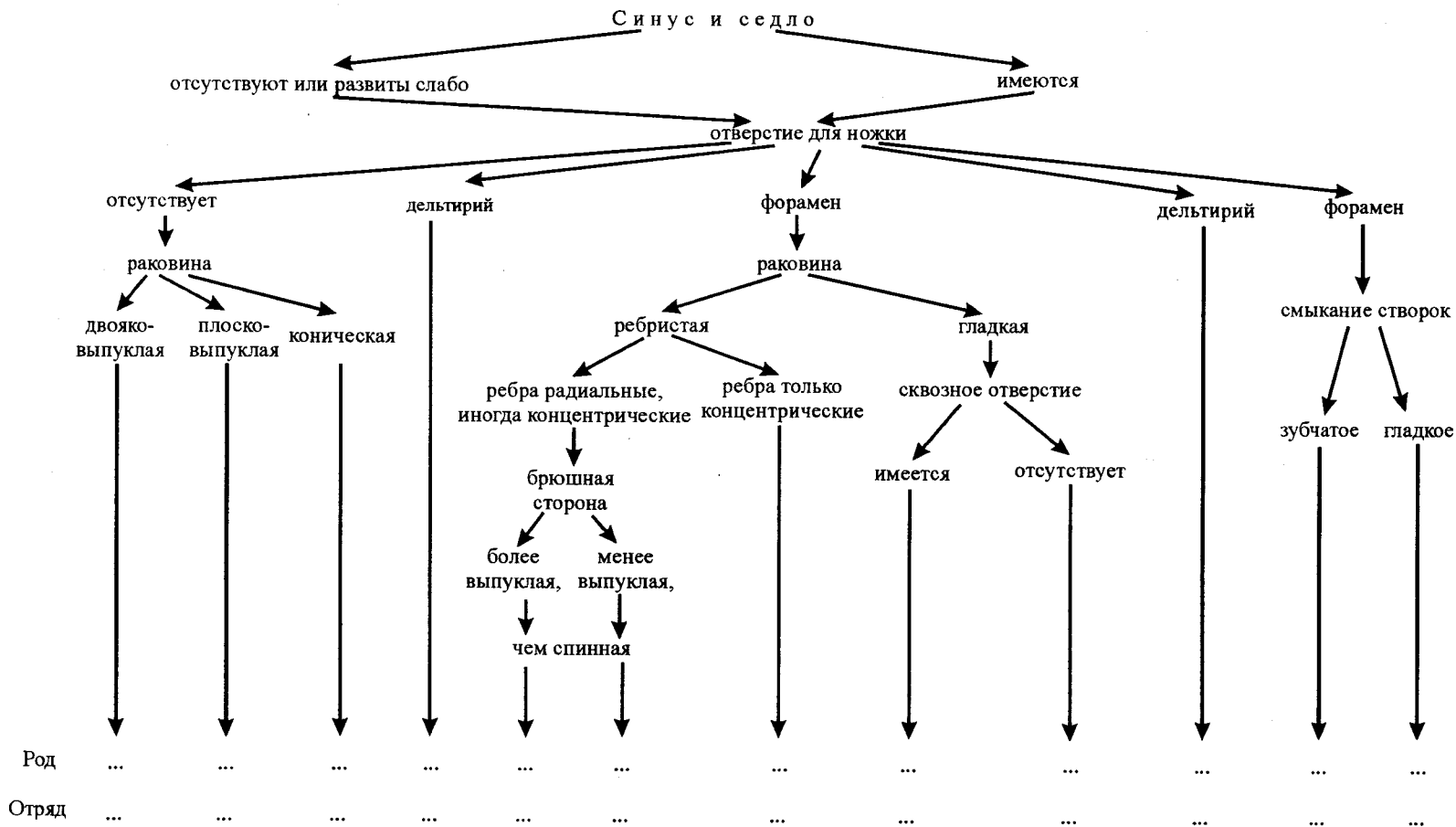
Упражнение 3. Зарисуйте и опишите определенный экземпляр на заранее оставленном в тетради месте. На рисунке покажите основные морфологические признаки: соотношение створок, скульптуру, особенности внутреннего строения брюшной и спинной створок и за счет этого сократите текстовое описание. Дополнительное описание дайте в соответствии с признаками, отображенными на рис. 236.

Упражнение 4. Впишите изученные роды замковых брахиопод в соответствующие типы раковин, руководствуясь схемой 19.

Упражнение 5. Составьте диагнозы надродовых категорий, поместив их на заранее оставленное место в тетради. Для этого проанализируйте изученные роды, а также привлечите материал, изложенный в учебнике и на лекциях.

Упражнение 6. Составьте сравнительную таблицу отрядов замковых брахиопод (класс *Articulata*) в соответствии с признаками, приведенными в табл. 26. Для этого используйте результаты упражнений 4, 5 и материал, изложенный в учебнике и на лекциях.

Строение изученных родов замковых брахиопод



Сравнение отрядов класса Articulata

№	Признак	Orthida	Pentamerida	Rhynchonellida	Strophomenida	Chonetida	Productida	Atrypida	Spiriferida	Athyridida	Terebratulida
1	Соотношение створок: двояковыпуклые, плосковыпуклые и др.										
2	Синус и седло: отсутствуют или имеются, степень развития										
3	Брюшная створка а — отверстие для ножки: отсутствует или имеются дельтирий, форамен б — зубы: отсутствуют или имеются в — наличие зубных пластин или спондилля										
4	Спинная створка а — ручной аппарат б — следы прикрепления рук в — замочный отросток										
5	Среда обитания и образ жизни										
6	Геологический возраст										
7	Названия изученных родов										

Примечание. Ответы на пункты № 1, 3, 4 желательно дополнить схематическими рисунками.

Упражнение 7. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов замковых брахиопод. Для этого проанализируйте основные морфологические признаки (см. рис. 236) и сравнительную таблицу отрядов замковых брахиопод (упр. 6).

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 8. Проанализируйте рис. 252, отражающий основные экологические группировки брахиопод, а также описание изученных отрядов и родов. Охарактеризуйте разнообразие образа жизни брахиопод и дополните сравнительную таблицу отрядов полученными сведениями об образе жизни (см. упр. 6).

Упражнение 9. По результатам предыдущего упражнения составьте текстовую схему, отражающую образ жизни и среду обитания брахиопод, сгруппировав изученные вами роды по основным экологическим группировкам.

Эволюция

Упражнение 10. Проанализируйте типы ручного аппарата изученных родов и отрядов и охарактеризуйте специфику, время становления и возможные связи между ними.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 11. Встречен вид *Choristites mosquensis* Fischer. Покажите его место в царстве животных, указав все промежуточные таксономические единицы и вписав их названия. Поясните, чем название вида отличается от названий более высоких таксонов.

Упражнение 12. Какие из изученных вами родов и видов были установлены нашими соотечественниками. Поясните происхождение родовых и видовых названий.

Геохронология

Упражнение 13. Составьте геохронологическую таблицу распространения изученных отрядов замковых и беззамковых брахиопод в соответствии с рис. 253. Для каждого изученного отряда покажите интервал распространения и отразите время появления брахиопод с различными типами ручного аппарата.

Упражнение 14. Определите возраст ископаемых по комплексу брахиопод, встреченных совместно. Заключение о возрасте дается на основе анализа геохронологического распространения каждой формы и установления интервала их совместного существования.

Вариант 1. Встречены отряды: Orthida, Productida, Spiriferida, Pentamerida.

Вариант 2. Встречены роды: *Lingula*, *Conchidium*, *Leptaena*, *Camarotoechia*.

Сначала определите интервал существования каждого отряда и рода по учебнику, а затем сделайте заключение о возрасте.

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных.

I. Какой род имеет хитиново-фосфатную раковину?

1. *Lingula*. 2. *Stringocephalus*. 3. *Conchidium*. 4. *Crania*.

II. Какой отряд имеет ручной аппарат в виде конусов, обращенных вершинами к спинной створке?

1. Spiriferida. 2. Terebratulida. 3. Rhynchonellida. 4. Atrypida.

III. Когда существовал отряд Productida?

1. O₃—J₁. 2. D—P. 3. O—T. 4. C—D.

IV. Что такое спондиллий?

1. Срастание зубных пластин и слияние их со срединной септой. 2. Срастание зубов. 3. Поддержка для лофофора. 4. Срастание дельтидиальных пластинок.

V. Когда появились брахиоподы со спиральным типом ручного аппарата?

1. S. 2. O. 3. C. 4. D.

VI. У какого отряда раковина двояковыпуклая?

1. Rhynchonellida. 2. Pentamerida. 3. Atrypida. 4. Productida.

VII. Для какого рода характерен зарывающийся образ жизни?

1. *Obolus*. 2. *Lingula*. 3. *Athyris*. 4. *Richthofenia*.

VIII. Для какого отряда характерно наличие игл на раковине?

1. Productida. 2. Orthida. 3. Terebratulida. 4. Pentamerida.

IX. У какого рода брюшная створка коническая бокаловидная?

1. *Conchidium*. 2. *Choristites*. 3. *Richthofenia*. 4. *Pygope*.

Х. У какого отряда имеется отверстие для ножки?

1. Productida. 2. Lingulida. 3. Craniida. 4. Rhynchonellida.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно контрольную работу из 10 вопросов, предложив на каждый вопрос четыре ответа: один правильный и три неправильных, желательно правдоподобных.

Тип Иглокожие. Phylum Echinodermata

Tun Echinodermata
Подтип Homalozoa
Подтип Crinozoa
Подтип Asterozoa
Подтип Echinozoa

Общая характеристика. К типу Echinodermata (греч. *echinos* — еж; *derma, dermatos* — кожа) относятся многоклеточные трехслойные вторичноротые животные, обладающие преимущественно пятилучевой симметрией и обитающие в морских бассейнах. Иглокожие,

видимо, появились в докембрии, и в раннем палеозое насчитывалось свыше 20 классов, большинство из которых не вышло за пределы палеозоя. В настоящее время существует пять классов: морские звезды, морские ежи, морские лилии, а также голотурии и офиуры (рис. 254). Современные формы живут преимущественно на дне, некоторые приспособились к пелагическому образу жизни. Пятилучевая симметрия наиболее наглядно проявляется у морских звезд, хотя и у них число лучей в исключительных случаях резко возрастает, достигая 50. Отличительной особенностью данного типа являются наличие амбулакральной системы, которая представляет собой систему каналов, выполняющих различные функции: движение, дыхание, осязание.

Иглокожие имеют скелет мезодермального происхождения, т.е. внутренний, однако по положению он является наружным, а сверху покрыт кожей. Скелет состоит из множества пластинок (табличек), подвижно или неподвижно сочлененных между собой. Это либо сплошной панцирь (морские ежи), либо чашечка (морские лилии), нередко снабженная стеблем и руками; у морских звезд скелет образован отдельными рассеянными элементами, у голотурий — спикүлоподобными образованиями. Нередко присутствуют дополнительные шипики и иглы, особенно характерные для морских ежей. По составу скелет известковый с примесью карбоната магния и фосфата кальция. Все элементы скелета (таблички, иглы, членики стебля, рук) обладают едиными кристаллографическими свойствами. Они подобно монокристаллу кальцита обычно раскалываются по ромбоэдру — шестиграннику со скошенными параллельными плоскостями. Этот признак проявляется у всех иглокожих, что позволяет даже по фрагментам отличать их от других ископаемых с известковым скелетом. Скелет иглокожих, *стереом* (греч. *stereo* — пространственный, твердый), не сплошной, а пористый, причем суммарный объем пустот может достигать 50%. Скелет на начальной стадии закладывается внутри клеток мезодермы (рис. 255). У многих иглокожих этот процесс установлен на стадии гастрюлы (образование *личиночного скелета*). У ископаемых форм в результате фоссилизации вторичный кальцит заполняет поры. Исследование ископаемых иглокожих проводится по двум основным направлениям: изучение целого скелета и разрозненных дискретных скелетных элементов.

Размеры иглокожих колеблются в значительных пределах: от минимальных (порядка 1 см) у офиур, морских звезд и «микроскопических» морских

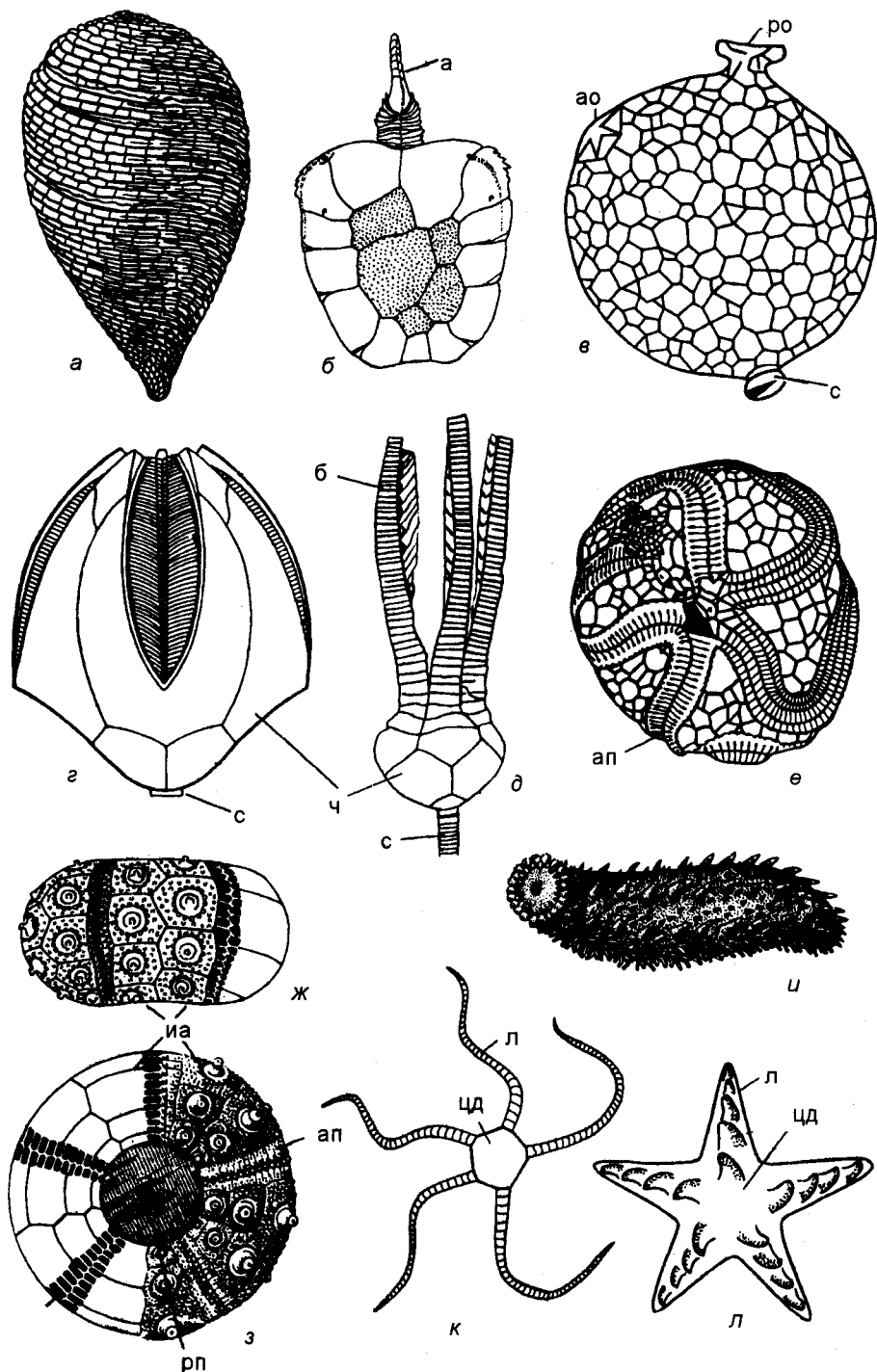


Рис. 254. Схема строения некоторых классов типа Echinodermata.

a — Helicoplacoidea; *б* — Stylophora; *в* — Cystoidea; *г* — Blastoidea; *д* — Crinoidea; *е* — Edrioasteroidea; *ж*, *з* — Echinoidea, сбоку и сверху; *и* — Holothuroidea; *к* — Ophiuroidea; *л* — Asteroidea. **Обозначения:** а — аулакофор; ао — анальная пирамидка; ап — амбулакральное поле; б — брахиоли (или руки); иа — интерамбулакральное поле; л — лучи; ро — ротовое отверстие; рп — ротовое поле; с — стембель; цд — центральный диск; ч — чашечка

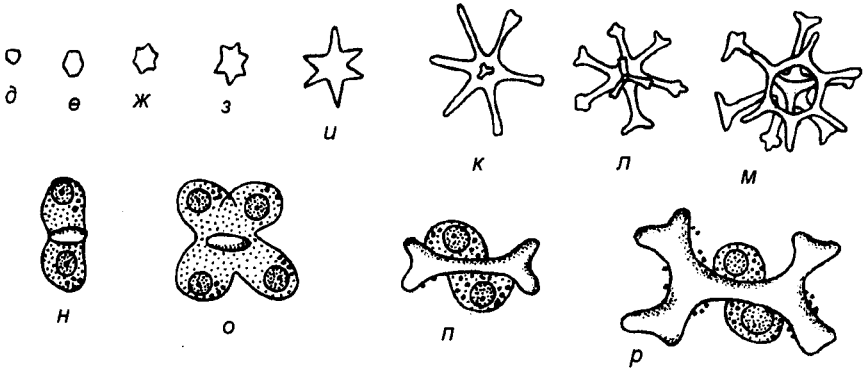
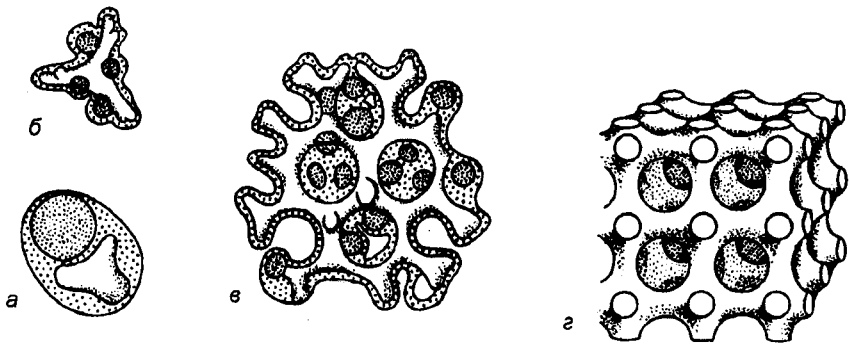


Рис. 255. Формирование внутреннего скелета иглокожих.

a-v — внутриклеточное заложение трехлучевой спикулы (*a, b*) и слияние спикул в решетку (*v*) у юной офиуры *Amphiphilis squamata* (Chiaje), сильно увел.; *z* — правильный стереом чашечки морской лилии *Holopus rangi* d'Orbigny, сильно увел.; *d-m* — формирование элементов иглы морского ежа, сильно увел.; *n-p* — стадии развития спикул у голотурии *Cucumaria* sp., сильно увел.

лилий до средних и крупных (порядка 1 м) у морских звезд, а максимальные размеры иглокожих (до 20 м) известны у некоторых ископаемых морских лилий мезозоя, имевших очень длинный стебель и длинные ветвящиеся руки.

Основные признаки типа иглокожих можно проиллюстрировать на примере современных морских ежей. Их панцирь состоит из большого числа пластинок, расположенных закономерными меридиональными рядами. Эти ряды слагают пять амбулакральных и пять интерамбулакральных полей. Амбулакры отражают положение под ними радиальных каналов, входящих в амбулакральную систему. На скелете это проявляется в виде совокупности мелких пор, ограничивающих амбулакральные поля.

На рис. 256 показан снизу и сверху панцирь нового правильного морского ежа рода *Cidaris* s. lato. В центре нижней стороны находилось ротовое поле — *перистом*, а в центре верхней стороны анальное поле, или *перунрокт*. Ротовое и анальное поля современных ежей покрыты кожистой перепонкой и по размерам значительно превосходят соответствующие отверстия ископаемых, особенно ротовое.

На продольном разрезе видно расположение внутренних органов. Пищеварительная система представлена длинной петлевидно изгибающейся

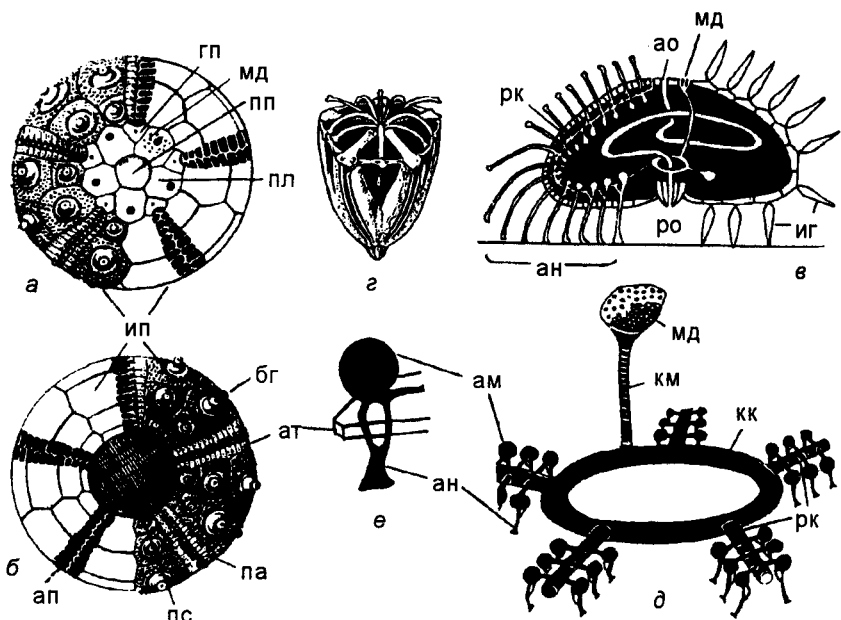


Рис. 256. Схема строения морских ежей.

а — вид сверху, со стороны верхинного щитка; *б* — вид снизу, со стороны ротового отверстия; *в* — продольный разрез; *г* — челюстной аппарат — аристотелев фонарь; *д* — амбулакральная система; *е* — амбулакральная ножка. *Обозначения:* ам — амбулакральная ампула; ан — амбулакральные ножки; ао — анальное отверстие; ап — амбулакральное поле; ат — амбулакральные таблички; бг — бугорки для игл; гп — глазные пластинки; иг — иглы; ип — интерамбулакральное поле; кк — кольцевой канал; км — каменистый канал; мд — мадрепорит; па — поры амбулакров; пл — половые пластинки; пп — перипрокт (анальное поле); пс — перистом (ротовое поле); рк — радиальный канал; ро — ротовое отверстие

трубкой, начинающейся внизу от ротового отверстия и заканчивающейся сверху анальным отверстием (рис. 256). Ротовое отверстие снабжено сложно устроенным челюстным аппаратом (*аристотелев фонарь*), в основе которого имеется пять подвижно сочлененных зубов. Далее следуют глотка, пищевод, желудок и кишечник. В расположении амбулакральной, кровеносной, нервной и половой систем отражена пятилучевая симметрия.

Амбулакральная, или водно-сосудистая, система, известная только у типа иглокожих, состоит у морских ежей из каменистого, кольцевого и пяти радиальных каналов. Осевой вертикальный *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. Каменистый канал сообщается с *кольцевым каналом*, от которого расходятся пять *радиальных каналов*. От каждого радиального канала отходят в две стороны амбулакральные ножки. Кольцевой канал окружает пищевод и располагается горизонтально недалеко ото рта. В промежутках между радиальными каналами могут находиться пять пузыревидных выростов — пузырей, вместилищ для амбулакральной жидкости. Радиальные каналы заканчиваются у пяти глазных пластинок светочувствительными «щупальцами», для выхода которых имеется по одному отверстию.

Амбулакральные ножки представляют собой трубочки, способные к значительному растяжению (и вытягиванию), сжатию (и укорачиванию) и присасыванию. Растяжение или сжатие ножки координируется с помощью дополнительных мелких «резервуаров» — ампул, а для присасывания на наружном конце ножки нередко имеются присоски. При одновременном вытягивании амбулакральных ножек в одном направлении, их присасывании к субстрату и последующем укорачивании животное подтягивается и перемещается в определенном направлении.

Для выхода каждой амбулакральной ножки наружу на пластинках панциря имеются две поры, поэтому ножки и ампулу соединяет двойной петлеобразный канал (рис. 256). Общее число амбулакральных ножек может превосходить тысячу. Таким образом, амбулакральная система иглокожих выполняет не только функции движения, дыхания и осязания, но и функцию зрения (светоощущения).

Необходимо подчеркнуть, что в отличие от сквозной пищеварительной системы, имеющей входное (рот) и выводное (анус) отверстия, амбулакральная система является слепой и сообщение с внешней средой происходит только через мадрепоровую пластинку, или мадрепорит.

Кровеносная, нервная и половая системы тоже имеют радиальный план строения. Ниже кольцевого канала амбулакральной системы располагается околоротовое кольцо кровеносной системы, а под ним лежит подобное кольцо нервной системы, от которого отходят 5 кровеносных и нервных стволов. Кровеносная система помимо этого имеет осевой ствол (параллельный каменистому каналу) и верхнее кольцо, находящееся недалеко от верхней стороны панциря. Половая система представлена пятью половыми железами (*гонадами*) гроздевидной формы, расположенными на верхней стороне животного.

Радиальная (пятилучевая) симметрия отчетливо проявляется и в строении панциря. Панцирь, как сказано выше, сложен пятью амбулакральными и пятью интерамбулакральными меридиональными полями. *Амбулакральные поля* находятся над радиальными каналами амбулакральной системы, между ними располагаются *интерамбулакральные поля*. У рода *Cidaris* амбулакральные поля узкие, а интерамбулакральные — широкие и снабжены бугорками для прикрепления игл. Число пластинок в одном ряду составляет несколько десятков. Амбулакральные поля заканчиваются у небольших *глазных пластинок*, а интерамбулакральные — у *половых*, под которыми находятся гонады, и поэтому пластинки получили название половых. На них имеются отверстия для выхода половых продуктов; одна из половых пластинок одновременно является мадрепоровой. Глазные и половые пластинки образуют *вершинный щиток*, кольцом окружающий анальное отверстие.

Условия существования и образ жизни. Иглокожие — стеногалинные организмы, они живут в морских бассейнах, чутко реагируя на изменение солёности. Поэтому они разнообразны и многочисленны только в наших северных и восточных морях, редко встречаются в Черном море, причем исключительно мелкие реликтовые формы, в Балтийском море известен лишь один вид, а в Каспийском море иглокожие отсутствуют. Формы, приспособившиеся к существованию как при пониженной, так и при повышенной солёности, представляют собой исключение.

По способу питания иглокожие — детритофаги или растительноядные организмы (морские ежи), а также хищники (морские звезды).

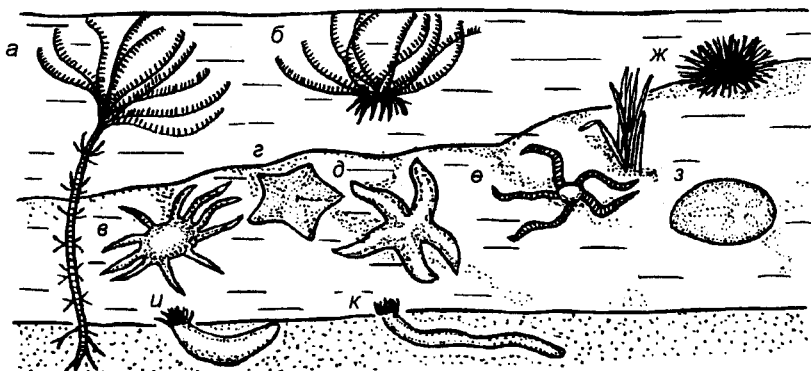


Рис. 257. Образ жизни иглокожих.

а — прикрепленный бентос, морские лилии; *б* — планктон, морские лилии; *в-з* — подвижный бентос: *в-д* — морские звезды, *е* — офиуры, *ж, з* — морские ежи; *и, к* — зарывающийся бентос, голотурии

Глубина обитания — от литорали до абиссали, и в настоящее время они составляют один из основных элементов донной фауны (рис. 257). Вместе с тем некоторые морские лилии приспособились к жизни в пелагиали (планктон или псевдопланктон). Бентосные иглокожие либо передвигаются по дну, реже зарываются в мягкие грунты, либо ведут неподвижный образ жизни, чаще всего прикрепляясь к дну с помощью стебля.

Принципы классификации и систематика. Сказанное выше определило длительно существовавшее разделение этого типа на стебельчатых, или прикрепленных (*Pelmatozoa*), и свободноживущих, или неприкрепленных (*Eleutherozoa*), однако геологическая история иглокожих, начавшаяся очень давно, скорее всего в венде, в действительности выявила значительно большее разнообразие, обусловившее необходимость пересмотра системы в целом.

В настоящее время тип *Echinodermata* подразделяется на четыре подтипа: *Homalozoa* (E—C), *Crinozoa* (E—Q), *Asterozoa* (O—Q), *Echinozoa* (V?, E—Q). Возможные вендские иглокожие принадлежат к подтипу *Echinozoa*, тогда как более примитивные *Homalozoa* известны начиная с кембрия. Из-за неполноты геологической летописи начальная страница истории иглокожих фрагментарна,



Малые классы	Средние классы	Большие классы
<i>Stenocystoidea</i>	<i>Stylophora</i>	<i>Crinoidea</i>
<i>Homostelea</i>	<i>Homoiostelea</i>	<i>Echinoidea</i>
<i>Parablastoidea</i>	<i>Eocrinoidea</i>	<i>Asteroidea</i>
<i>Paracrinoidea</i>	<i>Rhombifera</i>	<i>Ophiuroidea</i>
<i>Coronata</i>	<i>Diploporita</i>	<i>Holothuroidea</i>
<i>Helicoplecoidea</i>	<i>Blastoidea</i>	
<i>Campylostromatoidea</i>	<i>Edriosteroidea</i>	
<i>Edrioblastoidea</i>		
<i>Syclocystoidea</i>		
<i>Ophiocystoidea</i>		
<i>Hemistreptocrinoidea</i>		

Рис. 258. Распространение во времени малых, средних и больших классов иглокожих (*Rozhnov, 2003*)

спорной является и принадлежность вендских находок к типу иглокожих.

В последние годы наметился возврат к разделению типа Echinodermata на подтипы *Pelmatozoa* и *Eleutherozoa* с добавлением третьего подтипа *Carpozoa* (Rozhnov, 2003).

Эволюция иглокожих на ранних этапах развития впечатляет числом высших таксонов в ранге класса. В кембрии существовало 12 классов, в ордовике 17, в силуре суммарное число классов сокращается, составляя в силуре 14, в девоне 13, в карбоне 9, в перми — 7 (число и объем классов даны по Rozhnov, 2003). Причем, как видно на рис. 258, сокращение затрагивает сначала малые классы (насчитывающие менее 10 родов), а затем и средние (с числом родов от 10 до 100). До сегодняшнего дня доживают только те пять классов, появившиеся в ордовике, число родов в составе которых превышает 100. Ниже рассмотрены четыре подтипа и десять классов согласно принятой систематике.

Подтип Гомалозои. *Subphylum Homalozoa*

Скелет подтипа *Homalozoa* (греч. *homalos* — плоский; *zoa* — животные) состоит из теки с одним-двумя дополнительными выростами (или без таких) и членистого придатка, называемого по-разному (рис. 259). Тека (чашечка) имеет разнообразную, нередко асимметричную форму и обычно характеризуется уплощенной нижней и слегка приподнятой верхней стороной. Многочисленные многоугольные таблички теки могут группироваться по размерам: мелкие обычно концентрируются в средней части, а более крупные располагаются по краям.

Наличие в теке уплощенной нижней и выпуклой верхней стороны свидетельствует о ее горизонтальном прижизненном положении. Различной длины членистый придаток — *аулакофор* — функционально трактуется по-разному. В одних случаях его рассматривают как стебель, служивший для прикрепления к дну или закоривания на дне. По другой трактовке аулакофор был приподнят над текой подобно двухрядной руке (у его основания, возможно, располагался рот) и служил для улавливания и сбора пищи.

Гомалозои являлись наиболее примитивной группой вымерших иглокожих, у которых отсутствовала пятилучевая симметрия. Этот подтип включает не менее трех вымерших классов, ограниченных интервалом распространения от кембрия до карбона.

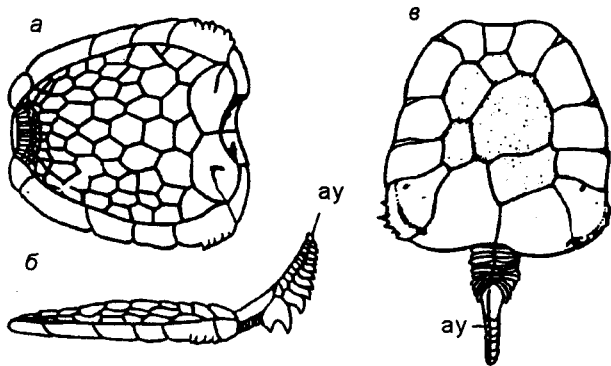


Рис. 259. Подтип *Homalozoa* (E—C), класс *Stylophora* (E—D₁, ?D₂—C).

a—c — *Mitrocystites* (O₂₋₁): *a* — вид сверху, *b* — вид сбоку, *c* — вид снизу. Обозначения: *ay* — аулакофор

Подтип Кринозои. *Subphylum Crinozoa*

Подтип Crinozoa
Класс Eocrinoidea
Класс Cystoidea
Класс Blastoidea
Класс Crinoidea

Общая характеристика. К подтипу Crinozoa (греч. *kri-nos* — лилия; *zoa* — животные) относятся как вымершие (Cystoidea, Blastoidea, Eocrinoidea), так и современные (Crinoidea) иглокожие. Кринозои вели как бентосный, так и планктонный образ жизни. Их объе-

диняет сходный план строения скелета: наличие чашечки, стебля и рук (см. рис. 254). Чашечка, или тека, имеет шаровидную, овальную, бутанообразную, коническую и полусферовидную форму. Она образована плотно срастающимися табличками различной формы и размеров. Число табличек изменяется от 10—15 до нескольких сотен. В одних случаях они располагаются закономерно, образуя 2—3 горизонтальных пояса, в других хаотично. Пятилучевая симметрия в строении чашечки наблюдается у бластоидей, криноидей, а также в строении отдельных элементов у цистоидей.

В чашечке размещаются внутренние органы животного. В центре ее верхней стороны располагается ротовое отверстие, на некотором расстоянии от него, но тоже на верхней стороне чашечки (обычно в интеррадиусе) находится анальное отверстие. Для сбора пищи и ее передачи к ротовому отверстию у Crinozoa имеются членистые придатки — руки или брахиоли, число которых колеблется от 1—5 до нескольких сотен. Брахиоли и руки принципиально отличаются друг от друга. *Руки* морских лилий представляют выросты тела и поэтому имеют срединный (пищевой) желобок. Они состоят из подвижно сочлененных элементов (члеников) и несут краевые членистые придатки — *пиннулы*. Руки благодаря этому изгибаются, нередко ветвятся и могут достигать большой длины. *Брахиоли* тоже имеют желобок для сбора пищи, но это короткие, тонкие, прямые членистые образования без дополнительных придатков. Брахиоли не являются продолжением полости тела. Они группируются вокруг ротового отверстия, а при наличии на теке приповерхностных пищевых желобков связаны с ними (например, у цистоидей) либо образуют целостную систему (например, у бластоидей). Число, строение, расположение брахиолей и рук существенно изменяются у различных классов. Функцию прикрепления животного к субстрату выполняет стебель, состоящий из подвижно соединенных члеников. Он может быть коротким, длинным, иногда отсутствует.

Принципы классификации и систематика. В основу выделения классов положены строение чашечки, степень развития пятилучевой симметрии, строение амбулакральной системы и ее аналогов, число, строение и расположение брахиолей (или рук).

К подтипу Crinozoa относится более 5 классов, наиболее известны: Eocrinoidea (E—O), Cystoidea (O—D), Blastoidea (S—P) и Crinoidea (O—Q). У класса Cystoidea в строении чашечки прослеживается появление и становление пятилучевой симметрии, чашечки двух других классов обладают пятилучевой симметрией, которая может незначительно нарушаться.

Класс Эокриноидей. Classis Eocrinoidea

К классу Eocrinoidea (греч. *eos* — восток, заря, утро + *Crinoidea* — название класса) относятся вымершие раннепалеозойские иглокожие. Они имели теку, брахиоли и различной длины стебель (рис. 260). Тека конической, округлой или вытянутой субцилиндрической формы состояла из большого числа многоугольных табличек, либо число табличек было небольшим и они располагались упорядоченно. Ротовое отверстие находилось в центре верхней стороны, иногда было несколько смещено. Стебель либо очень короткий, либо достаточно длинный. Первоначально он имел многочисленные мелкие таблички, которые позднее упорядочивались, преобразовывались в членики, состоящие из пяти частей. Анальное отверстие находилось на боковой стороне теки на некотором отдалении от ротового. У эокриноидей

Класс Eocrinoidea

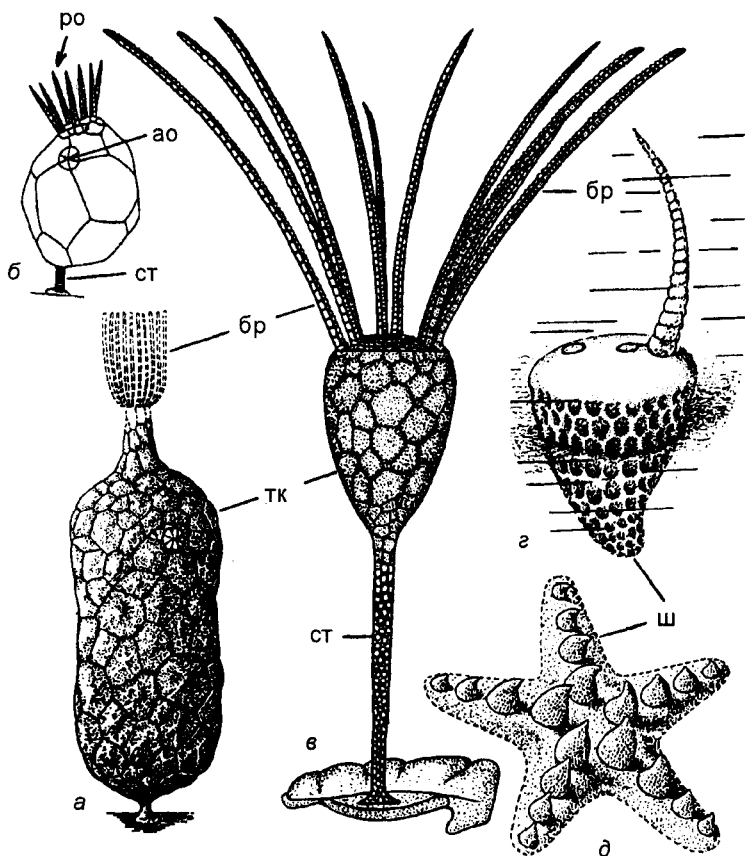


Рис. 260. Класс Eocrinoidea (Є—О).

а — *Bockia* (O_{1,2}); *б* — *Cryptocrinites* (O₂), реконструкция; *в* — *Gogia* (Є₂), реконструкция; *г*, *д* — *Volboporites* (O_{1,2}), реконструкции: *г* — самостоятельный организм, *д* — шип морской звезды (*а* — *Основы палеонтологии*, 10, 1964; *б*, *в* — *Рожнов*, 2003; *г* — *Рожнов*, *Кушлина*, 1994). Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *бр* — брахиоли; *ро* — ротовое отверстие; *ст* — стебель; *тк* — тека; *ш* — шип

были зачатки амбулакальной системы, о чем свидетельствует наличие гидророры, а поэтому, видимо, имелся кольцевой канал. Эокриноидеи, вероятно, являются предками цистоидей, бластоидей и криноидей, так как у них проявляются отдельные признаки, свойственные перечисленным классам.

Эокриноидеи вели прикрепленный образ жизни. Они существовали с кембрия по ордовик. К ордовику приурочены находки, получившие название *Bolboporites* (рис. 260). Известковые образования конической формы с ячеистой поверхностью, до недавнего времени рассматривавшиеся как шипы морских звезд и условно включавшиеся в их состав. Основание конуса крепилось на лучах звезды сверху. Последние исследования российских палеонтологов выявили значительно большее морфологическое разнообразие большопоритов. Среди них встречаются высоко-, средне- и низкокониические формы, а главное, основание конуса имеет различное строение: наблюдаются одно или два углубления, соединенных вместе, либо серия разнообразно расположенных углублений. Видимо, они представляли собой места прикрепления брахиолой, поэтому современная реконструкция *Bolboporites* принципиально иная: большопорит был самостоятельным организмом, ведущим неподвижный донный образ жизни (рис. 260, з).

Класс Морские пузыри, или Цистоидеи.

Classis Cystoidea

Класс *Cystoidea*

Подкласс *Diploporita*

Подкласс *Rhomboporita*

Общая характеристика. Класс *Cystoidea* (греч. *kystis* — пузырь) включает вымершие организмы, скелет которых представлен чашечкой, стеблем и изредка сохраняющимися брахиолями (рис. 261). Число табличек варьирует от нескольких сотен (максимально — 2000) до 19. При небольшом фиксированном числе табличек они располагались горизонтальными рядами. Размеры чашечки невелики и составляют 2—8 см. Чашечка чаще всего имела шарообразную, иногда несколько уплощенную, реже грушевидную форму. Ротовое отверстие находилось в центре верхней стороны. Анальное отверстие, расположенное на боковой стороне чашечки, нередко было прикрыто пятью треугольными табличками (*анальная пирамидка*). Между ротовым и анальным отверстием были еще одно или два отверстия, служившие для газообмена (*гидророра*) и выхода половых продуктов (*гонопора*). От нижней стороны чашечки мог отходить различного строения и длины членистый стебель.

Для цистоидей характерны пронизанные порами таблички чашечки. Поры объединены каналами в ромбовидные системы (*ромбовые поры*) либо в пары (*двойные поры*).

Каналы первого типа располагались закономерно. Они проходили с одной таблички на другую и имели различную длину: наибольший канал пересекал границу табличек в середине, а минимальные по краям. Серия параллельно расположенных каналов вписывалась в ромб. Каналы открывались порами, которые оконтуривают ромбы, поэтому первая система получила название ромбовые поры. Число ромбовых пор различно. Каналы могли располагаться почти под всеми пластинками чашечки и тогда число ромбовых пор очень велико, либо число каналов и соответственно ромбовых пор резко сокращено, и они группируются около ротового отверстия и недалеко от стебля в количестве двух-трех.

Класс Cystoidea

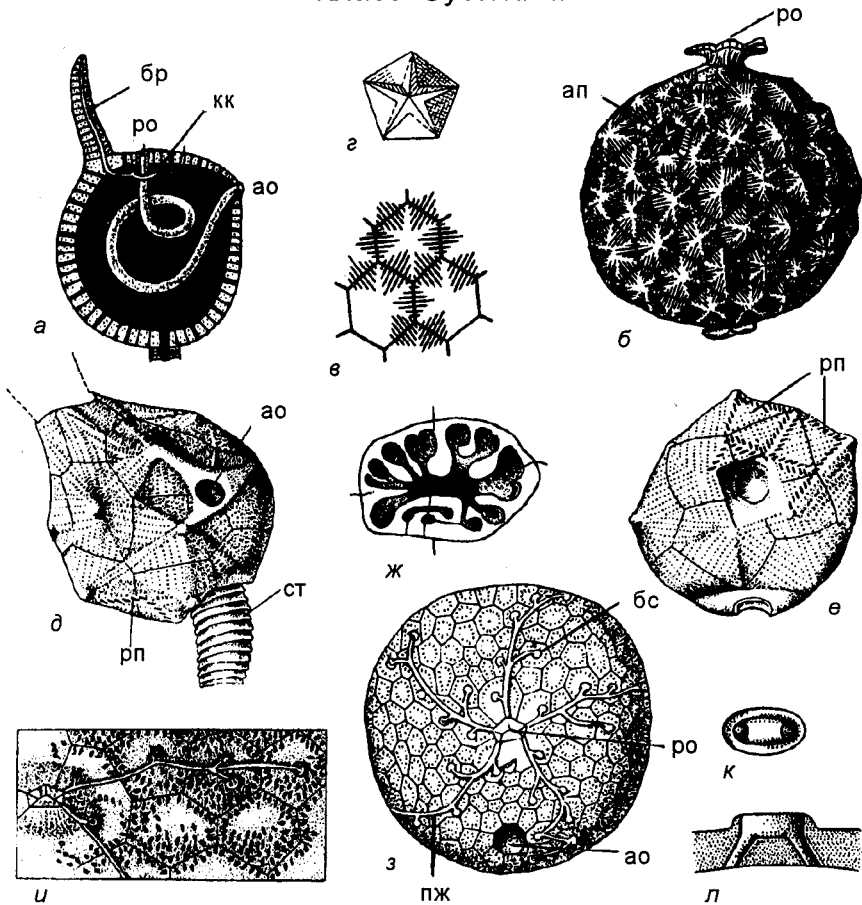


Рис. 261. Класс Cystoidea (O—D).

a — продольный разрез чашечки и брахиоли; *б–z* — *Echinospaerites* ($O_{2,3}$): *б* — вид сбоку, *е* — поровые ромбы при сильном увеличении, *z* — анальная пирамидка при сильном увеличении; *д–ж* — *Echinoencrinites* (O_1): *д* — вид сбоку, *е* — вид снизу, *ж* — вид сверху, видны места расположения (прикрепления) брахиолей; *з, и* — *Glyptosphaerites* (O): *з* — чашечка сверху, *и* — детали строения приротовой части чашечки; *к, л* — схема строения двойных пор (*a–z, ж, и* — *Treatise...*, S. 1, 1967; *д, е, з* — *Основы палеонтологии*, 10, 1964). Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *ап* — анальная пирамидка; *бр* — брахиоли; *бс* — следы прикрепления брахиолей; *кк* — кольцевой канал; *пж* — пищевые желобки; *ро* — ротовое отверстие, прикрытое табличками; *рп* — поровые ромбы; *ст* — стебель

Каналы второго типа находились в пределах одной таблички, не переходя на соседние. Они имели постоянную длину, были короткими, обычно концентрировались в краевых частях табличек, где каналы открывались парными порами.

Несомненно, что основная, а возможно, единственная функция системы каналов — газообмен. Для ввода воды в эту систему имелась *гидропора* (прообраз мадрепорита). Каково значение пор (возможно, выходили «амбулакральные» ножки) и как были соединены каналы в единую систему, сказать трудно.

Образ жизни и пороодообразующая роль. Цистоидеи обитали в нормально-морских бассейнах, где свободно лежали на дне, как перекасти-поле, либо прикреплялись к субстрату стеблем. Они 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 амбулакальной системы.

Скопления цистоидей в ордовике образовали в Ленинградской обл. и Прибалтике эхиносферитовые известняки. Они характеризуют нормально-морской режим ордовикского палеобассейна.

Принципы классификации и систематика. Класс *Cystoidea* на основании строения системы каналов подразделяется на два подкласса: *Rhomboporita* (O—D) и *Diploporita* (O—D₂), которые некоторые исследователи рассматривают в ранге классов (см. рис. 258).

Геологическое значение. Особенно важное стратиграфическое значение цистоидеи имеют для ордовикских отложений. Возможно, что они возникли несколько раньше: не совсем достоверные находки указываются из кембрийских отложений. По-видимому, подкласс парнопоровых появился раньше подкласса ромбопоровых. Доказательством может служить то, что у некоторых цистоидей каналы двойных пор пересекают пластинки чашечки перпендикулярно подобно каналам ромбовых пор. Основные направления в развитии цистоидей заключались в следующем: 1) уменьшалось число пластинок в чашечках (от 2000 до 19), одновременно их расположение становилось более закономерным; 2) усиливалась пятилучевая симметрия; 3) уменьшалось число ромбовых пор; 4) упорядочивалось расположение парных пор; 5) усиливалась самостоятельность стебля. Цистоидеи, вероятно, произошли от эокриноидей. Ордовик — девон.

Геологическое значение. Цистоидеи являются указателями возраста для ордовикских отложений и индикаторами сублиторали нормально-морских бассейнов.

Подкласс Парнопоровые. *Subclassis Diploporita*

Парнопоровые цистоидеи (греч. *diploos* — двойной; *poros* — отверстие, канал) обладали чашечкой шарообразной или грушевидной формы 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. Пятилучевая симметрия проявлялась в форме пятиугольного ротового отверстия, от которого отходили пять ветвящихся пищевых желобков. Ордовик — силур.

Подкласс Ромбопоровые. *Subclassis Rhomboporita*

Ромбопоровые цистоидеи (греч. *rhombos* — ромб; *poros* — отверстие, пора) характеризуются закономерным расположением каналов и пор. Чашечки раз-

личны — от шарообразных до бутонообразных, поперечником до 4 см. Они могли состоять из многочисленных беспорядочно расположенных табличек, под всей поверхностью которых находились каналы водно-сосудистой системы. Иногда таблички образуют четыре горизонтальных пояса и число их резко ограничено: 4 таблички в первом, нижнем поясе (*основные*, или *базальные*) и по 5 табличек в следующих трех поясах (*боковые*, или *латеральные*), общее число табличек равно 19. У таких цистоидей наблюдаются два ромба около стебля и один на границе двух верхних рядов боковых табличек. Элементы пятилучевой симметрии проявляются в наличии пятиугольной анальной пирамидки или в расположении табличек чашечки при ограниченном числе последних. Стебель отсутствовал либо был выражен конусовидным выступом, редко он представлял собой самостоятельный длинный отросток, сходный со стеблем морских лилий. Ордовик — девон.

Класс Морские бутоны, или Бластиоидеи. Classis Blastoidea

Общая характеристика. Небольшой по объему класс своеобразно устроенных вымерших прикрепленных иглокожих, скелет которых состоял из округлой или бутонообразной чашечки (греч. *blastos* — росток, бутон), стебля и брахиолей (рис. 262). Чашечка имела отчетливую пятилучевую симметрию. Она состояла 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 представлен пятью наиболее крупными *радиальными табличками*, контуры которых существенно варьируют в зависимости от формы и величины заходящих в них пищевых желобков. При наличии узких длинных пищевых желобков радиальные таблички имеют очень глубокий врез (радиальный синус) и приобретают вилообразную форму. Третий пояс состоит из пяти небольших *дельтоидальных (интеррадиальных)* табличек. Таким образом, общее число табличек (3 основные + 5 радиальных + 5 дельтоидальных) равно 13.

В центре верхней стороны находилось ротовое отверстие, к которому сходились пять амбулакров с пищевыми желобками. Каждый пищевой желобок состоит из двух рядов табличек, зигзагообразно сочленявшихся между собой по срединной линии. Таблички имели небольшие краевые возвышения, к которым прикреплялись членистые придатки — брахиоли. Пища, собиравшаяся с помощью брахиолей, поступала по пищевым желобкам к ротовому отверстию.

Под каждым пищевым желобком находились два складчатых канала (*гидроспиры*). Вода поступала в гидроспиры через многочисленные мелкие отверстия — поры, расположенные на границе пищевого желобка и чашечки, и выходила вблизи рта через пять отверстий, получивших название *спиракули*. Не исключено, что спиракули были вводными (выводными) отверстиями гидроспир, а через многочисленные поры выходили слепые окончания гидроспир — некие подобия амбулакральных ножек. Положение гидроспир под пищевыми желобками и их строение свидетельствуют о наличии у бластоидей амбулакральной системы. Наружный ток воды с пи-

Класс Blastoidea

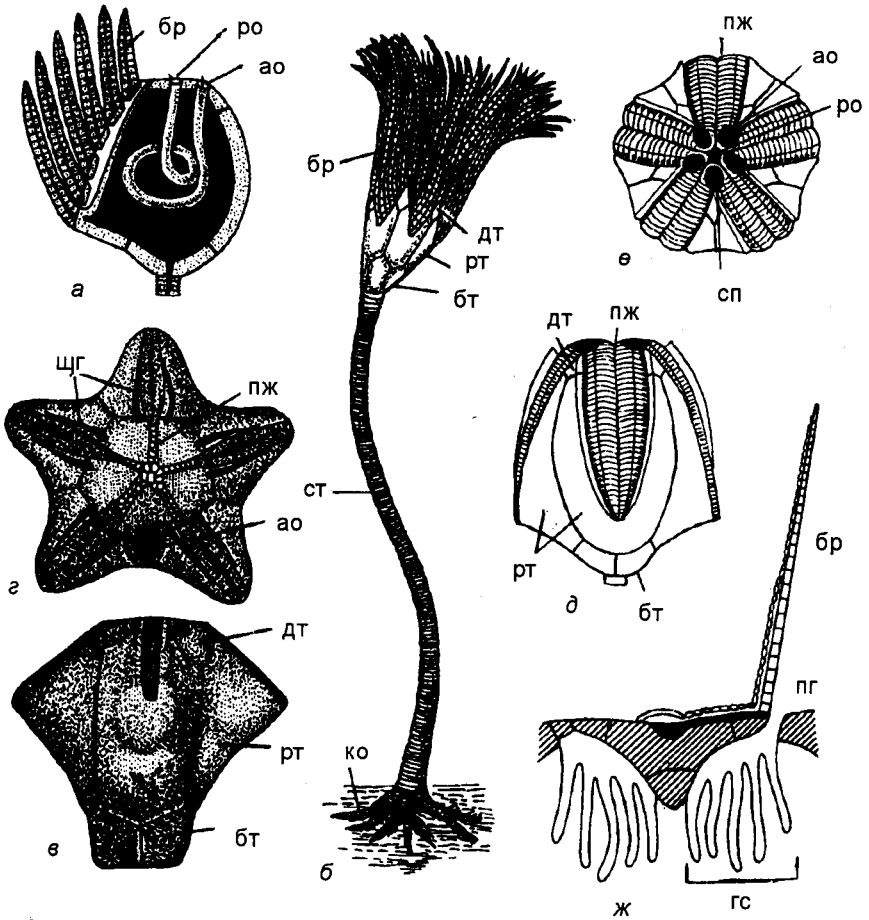


Рис. 262. Класс Blastoidea (S—P).

a — продольный разрез бластоидей; *б–г* — *Orophocrinus* (C_1): *б* — реконструкция, *в* — вид сбоку, *г* — вид сверху; *д–ж* — *Pentremites* (C_1): *д* — вид сбоку, *е* — вид сверху, *ж* — схема строения пищевого желобка и гидроспир (*a* — Moore et al., 1952; *б, ж* — Циттель, 1934; *в, г* — Treatise..., S. 2, 1967). Обозначения: ао — анальное отверстие; бр — брахиоли; бт — базальные таблички; гс — гидроспиры; дт — дельтоидальные таблички; ко — корневидные образования; пг — поры гидроспир; пж — пищевые желобки; ро — ротовое отверстие; рт — радиальные таблички; сп — спиракули; ст — стебель; шг — щелевидные отверстия гидроспир

щевыми частицами обеспечивает подачу пищи, а внутренний ток воды (возможно, только пульсация) — газообмен. Пищеварительная система заканчивается анальным отверстием, которое сливается с одной из спиракул в единое несколько более крупное отверстие.

Образ жизни, условия существования и геологическая история. Бластоидеи обитали в нормально-морских условиях, они прикреплялись к дну с помощью стебля, который имел членистое строение и поэтому мог наклоняться в разные стороны. Они, видимо, произошли от эокриноидей, интервал их существования ограничен палеозоем (S—P); некоторые каменноугольные формы имеют важное стратиграфическое значение.

Класс Морские лилии, или Криноидеи. Classis Crinoidea

Морские лилии (греч. *krinon* — лилия) — единственный из трех классов подтипа Crinozoa, существующий до настоящего времени. Морские лилии многочисленны и разнообразны. Их скелет состоит из чашечки, стебля и рук (рис. 263).

Чашечка имеет различную форму: округлую, овальную, полушаровидную или коническую. Наиболее просто устроена чашечка, образованная двумя

Класс Crinoidea

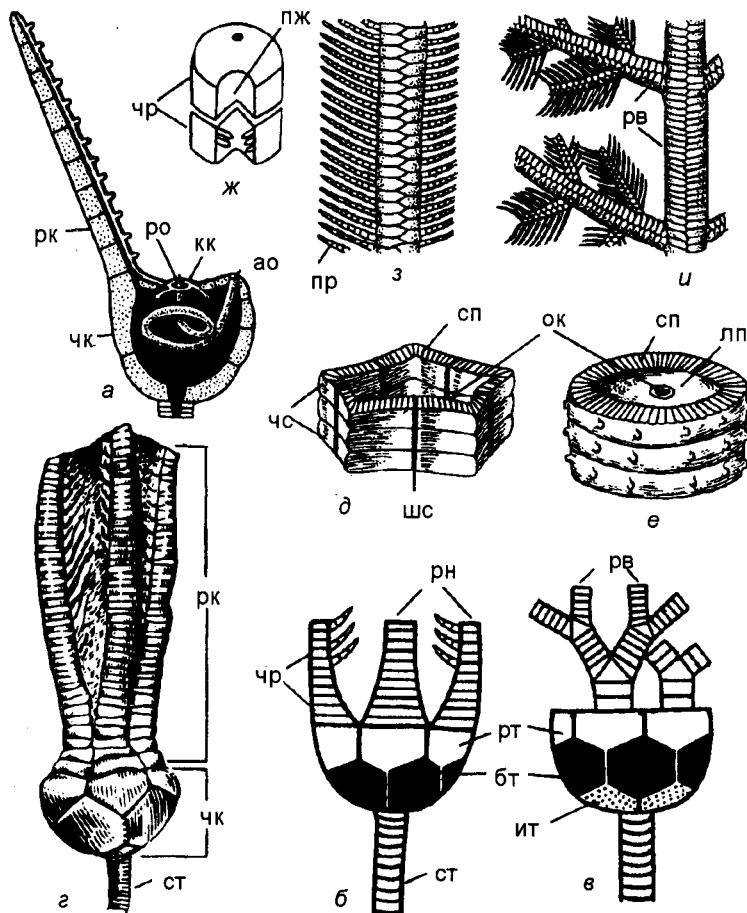


Рис. 263. Схема строения скелета морских лилий.

а — продольный разрез морской лилии; *б, в* — чашечки: *б* — моноциклическая, *в* — дициклическая; *г* — *Moscovitinus* ($C_{2,3}$), вид сбоку; *д, е* — схема строения членников стебля: *д* — пятиугольного, *е* — круглого; *ж* — членники рук; *з, и* — строение рук морских лилий (*а* — Moore et al., 1952; *з, и* — Каменная книга, 1997). Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *бт* — базальные (основные) таблички; *ит* — инфрабазальные (нижнеосновные) таблички; *кк* — кольцевой канал; *лп* — лигаментное поле; *ок* — осевой канал; *пж* — пищевой желобок; *пр* — пиннулы рук; *рв* — руки ветвящиеся; *рк* — руки; *рн* — руки неветвящиеся; *ро* — ротовое отверстие; *рт* — радиальные таблички; *сп* — сочленовная поверхность; *ст* — стебель; *чк* — чашечка (тека); *чр* — членники рук; *чс* — членники стебля; *шс* — швы сегментов

или тремя поясами табличек (в каждой по пять табличек). Таблички одного или двух нижних поясов называются основными, а таблички верхнего пояса радиальными. По числу поясов основных табличек чашечки морских лилий подразделяются на *моноциклические*, в состав основания которых входят только собственно *основные*, или *базальные*, *таблички*, и *дициклические*, имеющие также *нижнеосновные*, или *инфрабазальные*, *таблички*. В верхнем поясе помимо пяти радиальных иногда наблюдаются три *анальные таблички*, а пластинки в основании чашечки могли попарно сливаться. Нередко в состав чашечки входили дополнительные пояса табличек, за счет этого мог существенно увеличиваться объем чашечки.

Чашечка ограничена табличками с боков и снизу, а сверху она обычно закрыта кожистой перепонкой. Лишь у некоторых морских лилий чашечка прикрыта сверху *ротовыми (оральными) табличками* либо системой мелких известковых чешуеподобных табличек.

Руки отходят от радиальных табличек, они состоят из подвижно сочлененных элементов — члеников и поэтому способны изгибаться. Руки ветвятся, иногда многократно, в результате резко возрастает площадь сбора пищи. В центральной части руки располагается пищевой желобок, а по краям дополнительные членистые придатки — *пиннулы*. Иногда первые членики руки (*брахиальные таблички*) входят в состав чашечки, при этом между ними возникают дополнительные интеррадиальные таблички. Если руки ветвятся, то после ветвления появляются и *интербрахиальные таблички*. За счет этого число дополнительных поясов табличек может превышать 10, сами таблички становятся при этом все мельче, в ряде случаев они переходят на верхнюю сторону чашечки.

Стебель морских лилий имеет различную длину (до 20 м) и состоит из подвижно сочлененных члеников, что позволяет ему изгибаться и частично поворачиваться. *Членики стебля* в отличие от *члеников рук* обычно обладают радиально-лучевой симметрией. Строение члеников стеблей у морских лилий очень разнообразно (рис. 263). Форма и размеры членика, центрального осевого канала и лигаментного поля, включая скульптуру сочленовой поверхности, являются предметом специального изучения (рис. 263). Так, форма члеников изменяется от звездчатых до округленно-пятиугольных и круглых, а также округло-четыреугольных и овальных, т.е. не имеющих пятилучевой симметрии. Осевого канала может быть округлым, пятилучевым, четырехлучевым и т.д.).

Образ жизни и геологическая история. Морские лилии обособились от эокриноидей в ордовике и в морях позднего палеозоя достигли большого разнообразия. Они вели неподвижный образ жизни, прикрепляясь к дну и приподнимаясь над ним с помощью стебля (рис. 264). В мезозое появились формы, которые утратили стебель и перешли к планктонному или псевдопланктонному образу жизни. Иногда исчезновение единого стебля сопровождалось возникновением многочисленных членистых придатков — *цирри*. Подобно рукам, цирри способствуют приспособлению лилий к обитанию в пелагиали. Моменты движения сменяются моментами покоя, и тогда цирри временно обвивают плавающие предметы или неровности дна.

Среди современных морских лилий господствуют бесстебельчатые формы. На их долю приходится не менее 85% от общего числа современных ви-

Класс Crinoidea

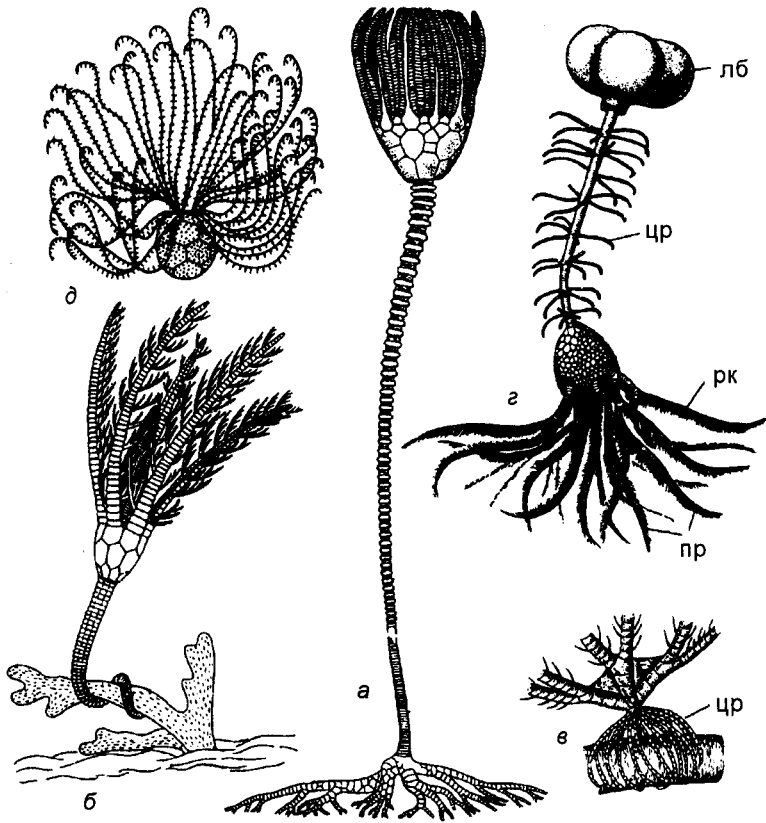


Рис. 264. Образ жизни морских лилий.

а — *Eucalyptocrinites* (S), реконструкция; *б* — *Eifelocrinus* (D) на колонии мшанок, реконструкция; *в* — современный *Antedon* с усиками-цирри; *г* — *Scyphocrinites* (S—O), реконструкция; *д* — *Marsupites* (K₂), реконструкция (*а* — Каменная книга, 1997; *б*, *г* — Основы палеонтологии, 10, 1964). Обозначения: лб — лоболиты; пр — пиннулы рук; рк — руки; цр — цирри-усики

дов. На небольших глубинах такие лилии составляют постоянный компонент морской фауны. Стебельчатые морские лилии в современных бассейнах составляют не более 15% от общего числа современных видов. Они переместились на большие глубины, и, видимо, поэтому первые экземпляры стебельчатых лилий были выловлены и описаны лишь во второй половине XVIII в., т.е. значительно позднее, чем бесстебельчатые формы. Сейчас установлено, что стебельчатые морские лилии обитают на глубинах до 10 000 м. Их стебель имеет длину не более 1 м, тогда как у их ископаемых предков он мог достигать 20 м, в результате чего ископаемые лилии входят в группу наиболее крупных беспозвоночных наряду с современными внутреннераквинными головоногими (гигантские кальмары, до 18 м в длину). Массовые скопления члеников стеблей морских лилий приводили к образованию криноидных известняков. Чашечки морских лилий в породах сохраняются редко.

Подтип Астерозоо. Subphylum Asterozoa

Подтип Asterozoa
Класс Asteroidea
Класс Ophiuroidea

Общая характеристика. К подтипу Asterozoa (греч. *aster* — звезда, светило; *zoa* — животные) относятся классы Asteroidea и Ophiuroidea — морские подвижные иглокожие, обладающие пятилучевой симметрией. Их тело состоит из *центрального диска* и *лучей*, различно обособленных друг от друга (рис. 265, 266). Размеры тела вместе с лучами могут достигать до 0,5 м и более. Ротовое отверстие располагается в центре нижней стороны. У класса Asteroidea (морские звезды) центральный диск нерезко обособлен от лучей, которых чаще всего пять, но может быть и больше (до 50). Некоторые морские звезды имеют пятиугольную форму со слабовыступающими лучами-руками. Морские звезды — хищники. За ротовым отверстием следуют пищевод, крупный желудок и короткий кишечник.

Класс Asteroidea

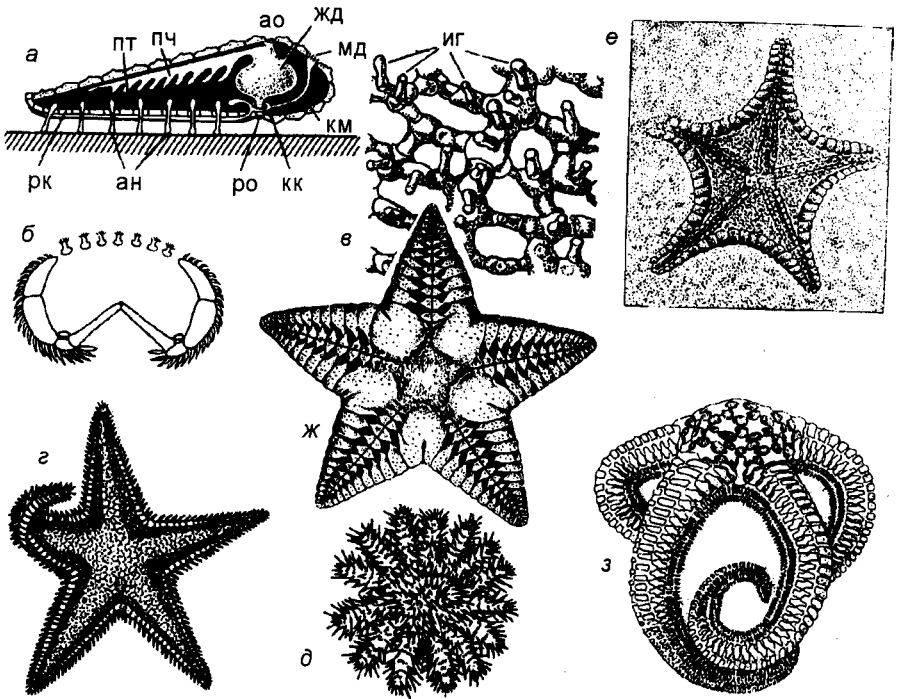


Рис. 265. Класс Asteroidea (O—Q).

a — схема строения морской звезды, продольный разрез; *б* — поперечное сечение луча; *в* — известковый скелет верхней стороны морской звезды; *з* — *Astropecten* (Q); *д* — *Acanthaster* (Q); *е* — звезда, видимо, из семейства *Goniasteridae* (P₁); *ж* — *Staraster* (O); *з* — *Calliasterella* (C₂), Подмоскowie (a — Moore et al., 1952; в — Treatise..., U. 3, 1966; г, д — Биологический энциклопедический словарь, 1989; е — Иванов и др., 2002; з — Schondorf, 1909). Обозначения: ан — амбулакральные ножки; ао — анальное отверстие; жд — желудок; иг — иглы; кк — кольцевой канал; км — каменный канал; мд — madreporite; пт — полость тела; пч — печень; рк — радиальный канал; ро — ротовое отверстие

Класс Ophiuroidea

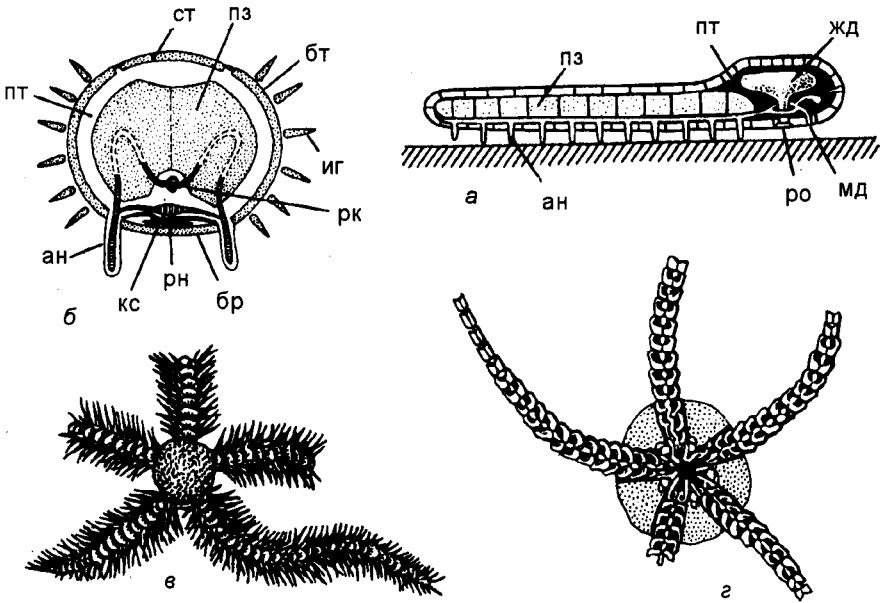


Рис. 266. Класс Ophiuroidea (O—Q).

a — схема строения офиуры, продольный разрез; *б* — поперечное сечение луча; *в* — *Ophiacantha* (Q); *г* — *Stephanouira* (D.) (*a* — Moore et al., 1952; *б* — Руководство по зоологии, 3, 1951; *в* — Биологический энциклопедический словарь, 1989; *г* — Treatise..., U. 3, 1966). Обозначения: бр — брюшные таблички; бт — боковые таблички; кс — кровеносный сосуд; пз — позвонок; рн — радиальный нерв; ст — спинные таблички. Остальные объяснения см. на рис. 265

У класса Ophiuroidea (офиуры, или змеехвостки) центральный диск и лучи (5 или 10) обособлены резко, лучи гибкие и могут ветвиться. В отличие от звезд анальное отверстие отсутствует.

Мадрепорит, через который амбулакральная система сообщается с внешней средой, у морских звезд располагается на верхней стороне диска, а у офиур — на нижней, на одной из табличек вблизи ротового отверстия. Амбулакральная система звезд служит для движения и дыхания, а у офиур для дыхания и осязания. Звезды перемещаются по дну с помощью системы амбулакральных ножек, тогда как офиуры благодаря изгибающимся лучам.

Астерозоа не имеют сплошного скелета. Отдельные скелетные элементы (таблички) могут образовывать каркас, более прочный на нижней стороне диска (см. рис. 265). Закономерно расположенные таблички защищают лучи морских звезд. У них имеются и другие скелетные элементы: разнообразные шипы и иглы, в том числе педицеллярии — видоизмененные иглы, преобразованные в подобие щипчиков.

У офиур и диск и лучи покрыты сверху (под кожей) пластинками, которые имеют вид чешуек, а лучи кроме этого имеют внутренний скелет (см. рис. 266). Он состоит из многочисленных элементов — позвонков; подвижное сочленение между ними позволяет лучам изгибаться в различных плоскостях либо только в горизонтальной. Способ движения офиур за счет скорости изгибания лучей достаточно «быстроходный», и они оказались наиболее подвижными среди иглокожих (до 140 см в минуту) (Циттель, 1934).

Условия существования и образ жизни. Морские звезды и офиуры — постоянные и нередко многочисленные компоненты донной фауны морских бассейнов от сублиторали до батииали и абиссали. Понижение солёности ведет к резкому сокращению таксономического разнообразия.

По способу питания морские звезды являются хищниками. Особенность их пищеварительной системы состоит в том, что ротовое отверстие может сильно растягиваться и желудок способен частично выворачиваться наружу, облекая пищу для переваривания (без заглатывания). Анальное отверстие, находящееся почти в центре верхней стороны, столь мало, что основная часть непереваренных остатков удаляется через ротовое отверстие. Например, род *Asterias* — обычная морская звезда северных и дальневосточных морей — питается двустворчатыми моллюсками (мидиями, устрицами, гребешками). Правда, иногда и сам *Asterias* подвергается нападению со стороны более крупной многолучевой звезды — *Crossaster*. Печально прославилась многолучевая тропическая морская звезда *Acanthaster planci* («терновый венец»), обитающая на коралловых рифах Тихого и Индийского океанов и поедающая полипы. Офиуры всеядные или детритофаги; они питаются мелкими животными и фитопланктоном, отлавливая пищу с помощью лучей.

Ордовик — современность. Условно шипами морских звезд считали ордовикские конические образования — *Bolboporites*; сейчас их рассматривают как самостоятельный организм в классе Eocrinioidea.

Подтип Эхинозоу. Subphylum Echinozoa

Подтип Echinozoa
Класс Edrioasteroidea
Класс Echinoidea
Класс Ophiocystioidea
Класс Holothuroidea

Подтип Echinozoa (греч. *echinos* — еж; *zoa* — животные) включает иглокожих, тело которых имеет шаровидную, шаровидную, бочонковидную, веретеновидную или иную форму. Нередко оно заключено в панцирь и не имеет по сравнению с Asterozoa лучей, а по сравнению с Crinozoa — рук и стебля. К этому подтипу относится не менее семи классов, ниже рассмотрены четыре. Вероятно, первые эхинозои появились в венде (Edrioasteroidea, V?, E—C). В ордовике появились Ophiocystioidea, вымершие в среднем девоне, и Echinoidea, существующие до настоящего времени. Сведения об ископаемых голотуриях в известной степени проблематичны, хотя, видимо, они появились не позднее девона.

Класс Эдриоастероидеи. Classis Edrioasteroidea

К классу Edrioasteroidea (греч. *edraios* — устойчивый, постоянный; *aster* — звезда, светило) принадлежат вымершие морские формы, которые, видимо, вели неподвижный образ жизни и подобно кринозою имели ротовое отверстие в центре верхней стороны, но строение панциря и особенно амбулакральных полей сближает их с морскими ежами.

Панцирь округлой или округленно-пятиугольной формы с выпуклой верхней и плоской нижней стороной (рис. 267). От ротового отверстия отходили пять (возможно, три) прямых или изогнутых амбулакральных полей.

Класс Edrioasteroidea

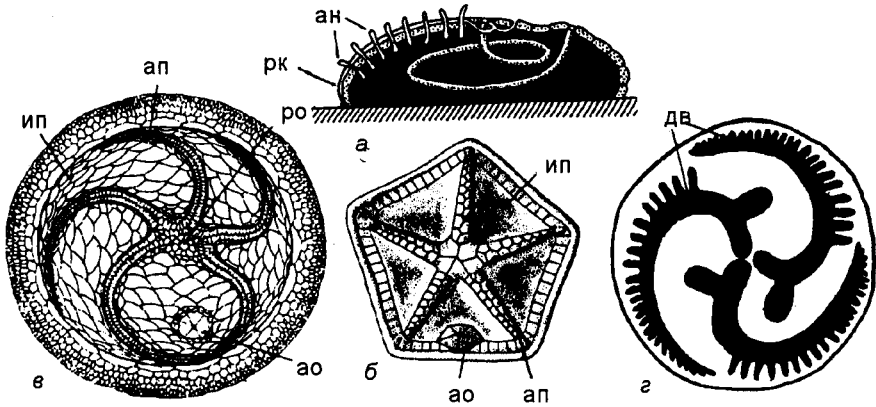


Рис.267. Класс Edrioasteroidea (V?, E – C₁).

a — схема строения; *б* — *Cyathocystis* (O_{2,3}); *в* — *Lepidodiscus* (D₂–C₁); *г* — *Tribrachidium* (V) (*a* — Moore et al., 1952). Обозначения: ан — амбулакральные ножки; ао — анальное отверстие; ап — амбулакральное поле; дв — дуговидные валики или борозды (амбулакральные поля?); ип — интерамбулакральное поле; рк — радиальный канал; ро — ротовое отверстие

Расположенные между ними интерамбулакры были сложены мелкими полигональными или чешуйчатыми многочисленными табличками, которые черепицеобразно налегали друг на друга. Краевая зона (за пределами амбулакров) панциря образована наиболее мелкими табличками.

В заднем интерамбулакре находилось анальное отверстие, а недалеко от него располагалась гидropopora, через которую поступала вода в амбулакральную систему. Амбулакральные поля состояли из двух рядов табличек, чередующихся между собой. На самих табличках либо на их границе с панцирем имелись поры для выхода амбулакральных ножек. Центральная часть амбулакрального поля представляла собой пищевой желобок и сверху, по-видимому, была покрыта кроющими табличками.

Эдриоастероидеи неподвижно лежали на дне подобно тем цистоидеям, которые имели очень короткий стебель. Они появились в докембрии, если к этому классу относить вендских *Tribrachidium*, и существовали до раннего карбона.

Класс Эхиноидеи. Classis Echinoidea

Класс Echinoidea

Подкласс Perischoechnoidea

Отряд Bothriocidaroida

Отряд Melonechinoidea

Отряд Cidaroida

Подкласс Euechinoidea

Отряд Diadematoidea

Отряд Holoctypoida

Отряд Clypeasteroidea

Отряд Spatangoida

Общая характеристика. К классу Echinoidea (греч. *echinos* — еж) относятся стеногалинные подвижные иглокожие, появившиеся в ордовике. Строение морских ежей было рассмотрено выше (см. рис. 256).

Панцирь морских ежей подразделяется на 5 амбулакральных и 5 интерамбулакральных полей, начинающихся от глазных и половых пластинок, сгруппированных в вершинный щиток (рис. 268). Амбулакральные поля могут состоять из простых или

Класс Echinoidea

Вершинный щиток

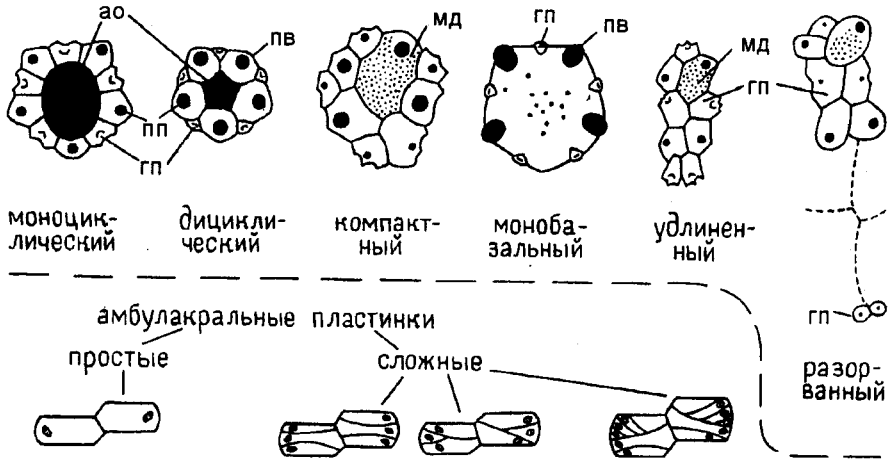


Рис. 268. Вершинный щиток и амбулакральные пластинки морских ежей.

Обозначения: ао — анальное отверстие; гп — глазные пластинки; мд — madreporite; пв — поры для выхода половых продуктов; пп — половые пластинки

сложных пластинок. *Простые пластинки* пронизаны двумя порами, *сложные пластинки* возникли за счет слияния простых и несут по несколько пар пор. Интерамбулакральные поля образованы более крупными пластинками, на которых находятся бугорки для прикрепления игл. Бугорки дифференцированы по размерам: в центре пластинки возвышается крупный бугорок, вокруг него располагается кольцо мелких бугорков. С крупным бугорком сочленялась крупная игла, а ее основание было прикрыто системой мелких игл, прикрепляющихся к серии небольших бугорков. В ископаемом состоянии иглы обычно сохраняются отдельно от панциря (см. рис. 11). В строении амбулакральной, нервной, кровеносной и половой систем прослеживается пятилучевая симметрия. Панцирь ежа отделяется от ротового и анального отверстий кожистыми площадками. Ротовое отверстие окружено *ротовым полем (перистом)*, а анальное — *анальным полем (перипрокт)*. Ротовое отверстие морских ежей первоначально располагалось в центре нижней, а анальное — в центре верхней стороны.

Вершинные щитки (половые плюс глазные пластинки) имеют различное строение. У палеозойских морских ежей 5 половых и 5 глазных пластинок подходят к анальному отверстию, вершинный щиток такого типа получил название *моноциклического*. У более молодых ежей вокруг анального отверстия группируются только половые пластинки, а глазные образуют второй цикл; такой тип вершинного щитка называется *дициклическим*. В ходе эволюции у многих ежей анальное отверстие сместилось из центра верхней стороны панциря назад (между двумя рядами пластинок заднего интерамбулакра). При этом редуцировались одна половая железа (*гонада*) и соответственно одна половая пластинка, оставшиеся четыре половые пластинки сомкнулись на вершине панциря на месте бывшего анального отверстия. Более мелкие глазные пластинки располагаются на стыке половых, а две задние глазные

пластинки соприкасаются между собой. Таким образом сформировался *компактный вершинный щиток*. В результате дальнейших преобразований возникли еще два типа вершинных щитков — монобазальный и удлинённый.

У *монобазального вершинного щитка* границы половых пластинок исчезают, и в центре щитка возникает единая пятиугольная прободенная пластинка (мадрепорит), по четырем углам которой находятся овальные поры для выхода половых продуктов; глазные пластинки мелкие. Во втором варианте (*удлинённый, или интеркалярный, вершинный щиток*) между двумя парами половых пластинок вклиниваются (интеркалируют) две глазные пластинки, в результате группировка пластинок приобретает вытянутый двусторонне-симметричный облик.

Наконец, благодаря отделению от основной части удлинённого вершинного щитка двух задних глазных пластинок сформировался *разорванный вершинный щиток*. Это обусловлено тем, что два задних амбулакра не подходят к вершине панциря, а соединяются между собой на его склоне, образуя так называемый *бивиум*, в противоположность трем другим амбулакрам, группирующимся в *тривиум*. *Мадрепоровая пластинка* всегда располагается сверху справа.

Принципы классификации и систематика. Классификация морских ежей основана на следующих признаках: положение ротового и анального отверстий, строение амбулакральных и интерамбулакральных полей, тип вершинного щитка и характер симметрии. Именно у морских ежей прослеживается изменение типа симметрии и переход от *симметрии пятилучевой* к *двусторонней*. Параллельно существуют две классификации: естественная, представляющая деление морских ежей на отряды, и искусственная, сводящаяся к выделению нескольких групп без учета филогенеза.

В соответствии с естественной систематикой класс Echinoidea разделяется на два подкласса: Perischoechinoidea и Euechinoidea. К первому подклассу отнесены отряды морских ежей, появившиеся в палеозое; один из них — Cidaroida — существует с позднего силура до настоящего времени. Второй подкласс объединяет морских ежей, появившихся в мезозое и продолжающих существовать в современных морях.

Подкласс Перишэхиноидеи. Subclassis Perischoechinoidea

Отряд Bothriocidaroida (греч. *bothrios* — ямка + родовое название *Cidaris*). Панцирь маленький, жесткий, шаровидной формы, состоящий из срастающихся шестиугольных пластинок (рис. 269). Ротовое поле (перистом) в центре нижней и анальное поле (перипрокт) в центре верхней стороны. Амбулакральные поля состоят из двух рядов пластинок (двухрядные), интерамбулакральные — однорядные, суммарное число рядов пластинок равно 15. Каждая амбулакральная пластинка в середине пронизана парой пор, ориентированных вертикально и напоминающих по строению двойные поры цистоидей. Поры соседних пластинок обычно располагаются друг под другом, образуя срединные меридиональные ряды. Однорядные интерамбулакральные поля не подходят к ротовому отверстию. Поверхность панциря покрыта бугорками, к которым только на амбулакральных полях (!) прикреплялись небольшие иглы.

Отряд Bothriocidaroida

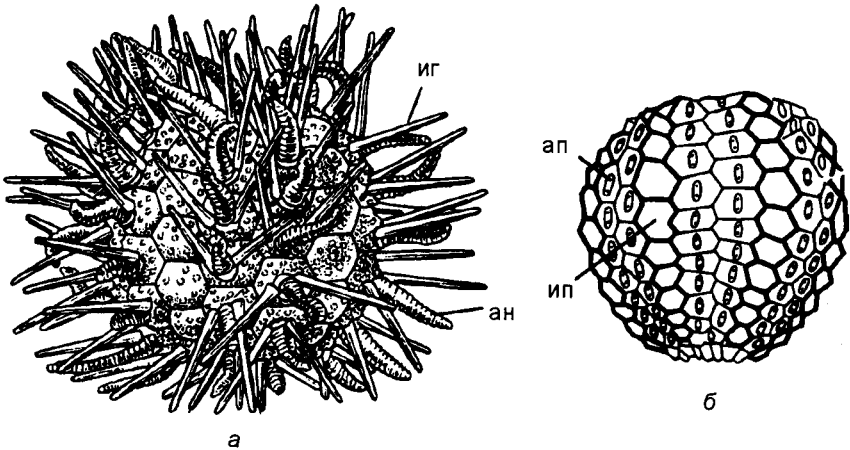


Рис.269. Отряд Bothriocidaroida (O_{2-3}).

a, б — *Bothriocidaris* (O_{2-3}): *a* — реконструкция, *б* — вид сбоку (*a* — Wyatt Durham, 1966; *б* — Цумтель, 1934). Обозначения: ан — амбулакральные ножки; ап — амбулакральное поле с двойными порами; иг — иглы; ип — интерамбулакральное поле

Строение вершинного щитка (*апикального поля*) очень своеобразно. Имеются по пять больших половых (?) и глазных пластинок; самая крупная из половых является мадрепоритом. Между ними находятся мелкие, неоднородные по размерам пластинки. Средний — поздний ордовик.

Отряд *Melonechinoidea* (от греч. *melon* — дыня; *echinos* — еж). Панцирь жесткий, шаровидный, с ротовым полем, расположенным в центре нижней и анальным в центре верхней стороны. Каждое амбулакральное поле состоит из двух и более рядов пластинок, пронизанных горизонтально ориентированными двойными порами (рис. 270). Срединная часть амбулакрального поля иногда приподнята, а края углублены, в результате чего возникает меридиональная «ребристость», с чем связано название отряда. Каждое интерамбулакральное поле состоит из 3—11 (редко из одного) рядов шестиугольных пластинок, несущих мелкие бугорки для прикрепления игл.

Моноциклический вершинный щиток образован пятью глазными и пятью половыми пластинками, слагающими кольцо вокруг анального поля. Половые пластинки крупнее глазных и несут от трех до пяти пор для выхода половых продуктов; одна из половых пластинок, видимо, являлась мадрепоровой. От глазных пластинок протягиваются амбулакральные, от половых — интерамбулакральные поля, имеющие такую же или несколько большую ширину. Видимо, имелся аристотелев фонарь. Силур — пермь.

Отряд *Cidaroida* (греч. *cidaris* — тюрбан персидских царей). Панцирь шаровидный, несколько уплощенный (рис. 271). Ротовое отверстие располагалось в центре нижней стороны, оно было снабжено аристотелевым фонарем, а анальное — в центре верхней стороны. Амбулакральные поля узкие лентовидные, а интерамбулакральные — широкие.

Амбулакральные пластинки простые. Интерамбулакральные поля сложены четырьмя рядами пластинок у палеозойских форм и двумя у мезокай-

Отряд Melonechinoida

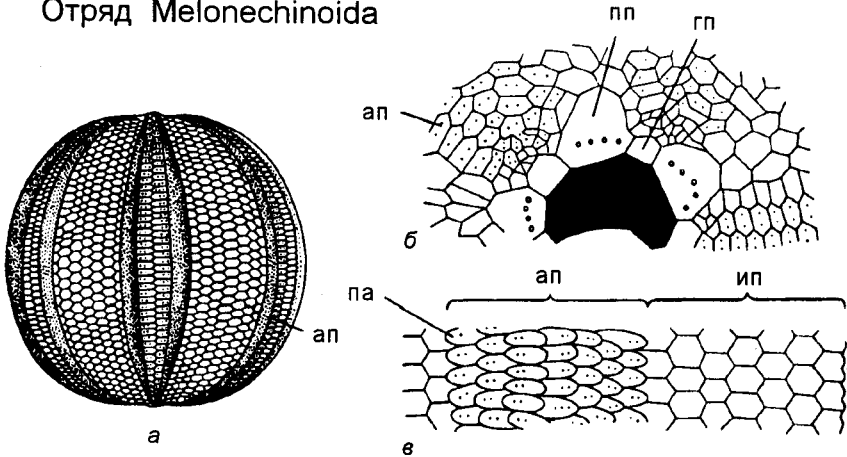


Рис. 270. Отряд Melonechinoida (S—P).

a—v — Melonechinus ($C_{1,2}$): *a* — внешний вид сбоку, *б* — схема строения верхинного щитка, *в* — схема строения амбулакальных и интерамбулакальных полей (Циттель, 1934). Обозначения: ап — амбулакральное поле; гп — глазные пластинки; ип — интерамбулакральное поле; па — поры амбулакров; пп — половые пластинки

Отряд Cidaroida

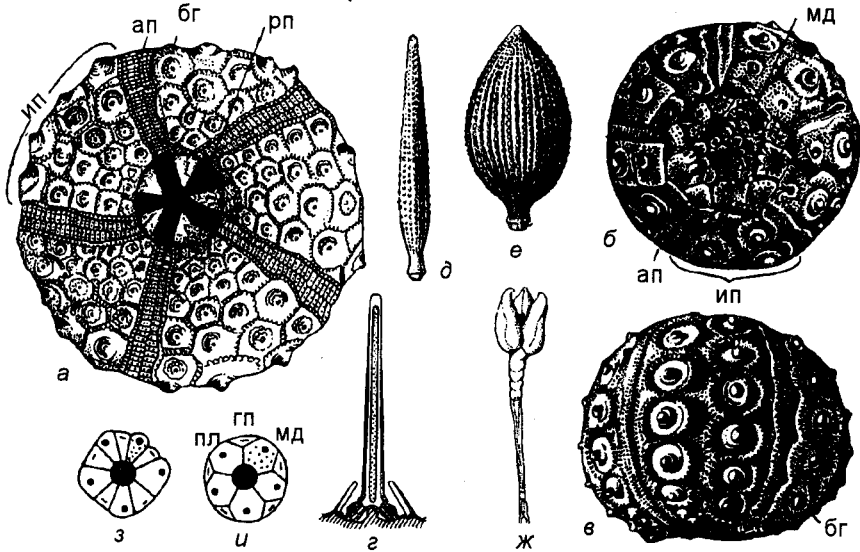


Рис. 271. Отряд Cidaroida (S_2-Q)

a — Archaeocidaris (C—P), вид снизу; *б, в — Cidaris s.lato* (T—Q): *б* — вид сверху со стороны верхинного щитка, *в* — вид сбоку; *г* — схема строения крупной иглы в окружении мелких игл; *д, е* — иглы; *ж* — педицилярия; *з, и* — верхинные щитки: *з* — моноциклический, *и* — дициклический (Основы палеонтологии, 10, 1964; Treatise..., U. 3, 1966). Обозначения: ап — амбулакральное поле; бг — бугорки для прикрепления крупных игл; гп — глазные пластинки; ип — интерамбулакральное поле; мд — madreporite; пп — половая пластинка; рп — ротовое поле

нозойских. Циклический верхинный щиток двух типов: моноциклический у палеозойских и дициклический у мезокайнозойских. У первой группы пластинки налегают друг на друга, у второй срастаются в жесткий панцирь, поэтому палеозойские цидароиды чаще всего сохраняются в виде разрознен-

ных пластинок и игл, а более молодые представлены преимущественно панцирями.

Цидароиды по сравнению с другими отрядами имеют наиболее крупные длинные иглы, за что и получили название «копьеносные». Длина крупных игл в 2—2,5 раза может превосходить размеры панциря. Иглы не только осуществляют функцию защиты (такого «дикобраза» сложно схватить и невозможно проглотить), но и участвуют в перемещении ежа по дну. Это достигается с помощью сложной системы связей, обеспечивающей подвижность игл. Некоторые мелкие иглы преобразованы в *педицеллярии* — видоизмененные хватательные иглы, представляющие собой подвижные щипчики, приподнятые на стебельке. Педицеллярии служат для защиты и предотвращения разрывания панциря. Поздний силур — современность.

Подкласс Эуэхиноидеи. Subclassis Euechinoidea

Отряд *Diadematoidea* (*diadema* — диадема, драгоценное головное украшение). Панцирь шарообразный, значительно уплощенный с обеих сторон (рис. 272). Ротовое и анальное отверстия располагаются, как у *Cidaroida*, и подобно последним у диадематоеид имеется вертикально расположенный аристотелев фонарь. Вершинный щиток дициклический. Амбулакральные поля очень широкие, незначительно уступающие ширине интерамбулакальных полей. Амбулакральные пластинки сложные: они состоят из нескольких полупластинок, пронизанных несколькими парами пор и кроме того снабженных бугорками для игл. Иглы менее дифференцированные, чем у цидароид, но зато располагаются и на амбулакрах, и на интерамбулакрах. Длинные тонкие иглы могут иметь размер до 30 см. Поздний триас — современность.

Отряд *Holactyopoida*. Панцирь от низкой полушаровидной до конической формы с плоской нижней стороной (рис. 273). Ротовое отверстие находится в центре нижней стороны, а анальное в различной степени смещено назад. Вершинный щиток компактный, madreporовая пластинка резко увеличена по сравнению с остальными, иногда восстанавливается пятая половая пластинка. Амбулакры узкие, интерамбулакры более широкие. Амбулакральные пластинки в пределах одного амбулакального поля могут быть как простыми, так и сложными. У большинства родов имелся наклонно расположенный аристотелев фонарь, у меньшинства отсутствовал. Юра — современность.

Отряд *Clypeasteroidea* (греч. *clypeus* — щит, диск; *aster* — светило, звезда). Панцирь дисковидный, с плоской или вогнутой нижней и слабовыпуклой верхней стороной. Снаружи панцирь покрыт многочисленными мелкими бугорками для прикрепления маленьких игл. Ротовое отверстие находится в центре нижней стороны, а анальное преимущественно на перегибе верхней и нижней сторон (рис. 274). Имеется аристотелев фонарь с наклонно, почти горизонтально ориентированными челюстями. Вершинный щиток монобазальный. Клипеастероиды ведут малоподвижный образ жизни, обитая как в мягких грунтах, так и на поверхности дна. Это, видимо, обусловило резкую дифференциацию амбулакальных ножек на нижней и верхней сторонах панциря и повлекло различие в строении амбулакальных пластинок и амбулак-

Отряд Diadematoida

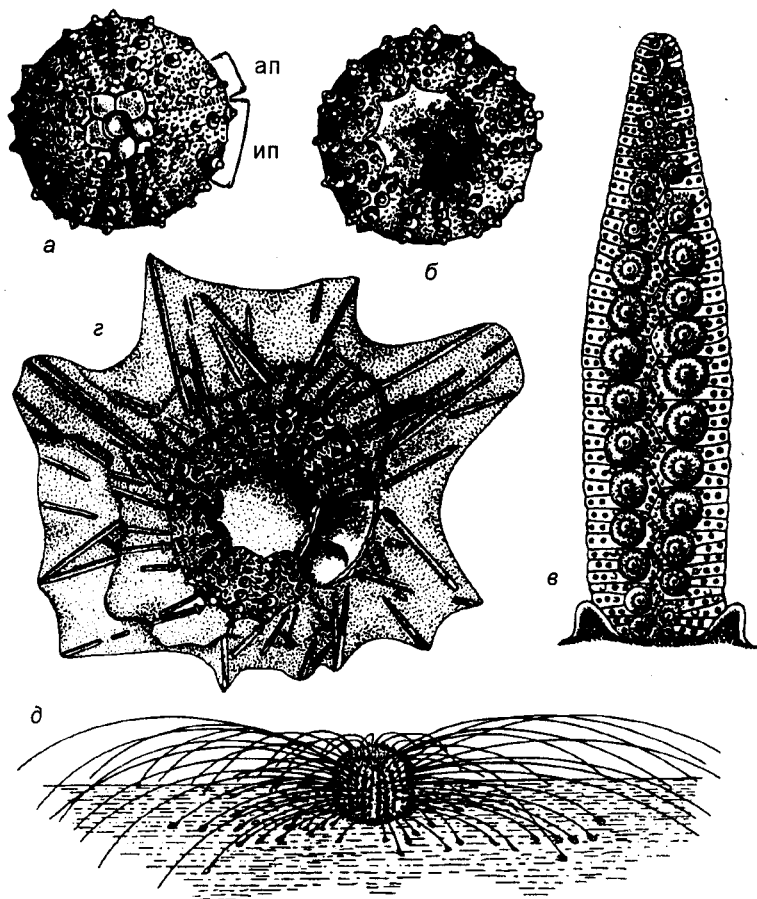


Рис. 272. Отряд Diadematoida (Т₃—Q).

a, б — *Pseudodiadema* (J—K): *a* — вид сверху, *б* — вид снизу со стороны ротового поля; *в* — амбулакральное поле, состоящее из сложных пластинок; *г* — панцирь с иглами в породе; *д* — современная *Plesiodiadema* с длинными тонкими иглами (*a—г* — Treatise..., U. 3, 1966; *д* — Mortensen, 1923). Обозначения: ап — амбулакральное поле, ип — интерамбулакральное поле

ральных полей. На верхней стороне панциря амбулакральные поля *петалоидные* — лепестковидные, за пределами петалоидов они резко расширяются, превосходя у края верхней стороны ширину интерамбулакральных полей. В середине амбулакров нижней стороны панциря располагаются простые или ветвящиеся у краев пищевые желобки. Амбулакральные ножки на верхней стороне клипеастероид служили для дыхания и осязания, а на нижней стороне панциря принимали участие в сборе пищи.

Внутри панциря присутствуют дополнительные скелетные структуры, видимо, обеспечивающие достаточную прочность для обитания на мелководье. Поздний мел — современность.

Отряд Spatangoida. Панцирь низкий или высокий двусторонне-симметричный, с уплощенной нижней стороной, имеющий сверху овальное или сердцевидное очертание (рис. 275). Ротовое отверстие приближено к пере-

Отряд Holoctypoida

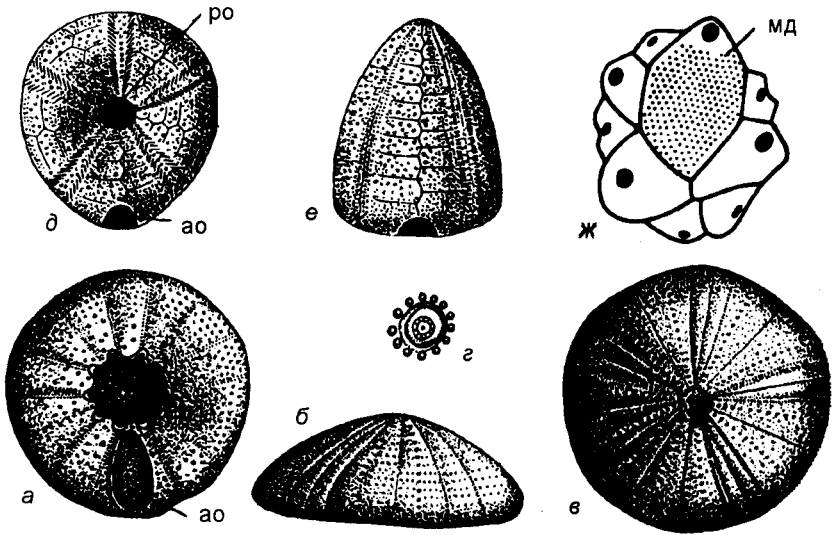


Рис. 273. Отряд Holoctypoida (J—Q).

a—z — *Holoctypus* (J—K): *a* — вид снизу, *б* — вид сбоку, *в* — вид сверху, *z* — главный бугорок, окруженный вторичными, увел. 7; *д—ж* — *Conulus* (K₂): *д* — вид снизу, *е* — вид сзади, *ж* — вершинный щиток (*a—z* — Wright, 1857—1878; *д—ж* — Палеонтология беспозвоночных, 1962). Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *мд* — мадрепорит; *ро* — ротовое отверстие

днему краю, а анальное либо приближено к границе нижней и верхней сторон, либо располагается несколько выше. Челюстной аппарат отсутствует. Вершинный щиток компактный, удлинённый или разорванный. Амбулакры петалоидные или непеталоидные, иногда три передних амбулакра сходятся на вершине панциря (тривиум), а два задних несколько смещены назад (бививиум). Так как амбулакральные и интерамбулакральные поля начинаются от вершины панциря и заканчиваются около ротового отверстия, смещение ротового отверстия вперед привело к укорачиванию на нижней стороне панциря переднего амбулакра и возрастанию заднего интерамбулакра. Эта часть заднего интерамбулакра называется *пластрон*. Строение пластрона может быть различным. *Амфистернальный тип* характеризуется наличием двух крупных удлинённых пластинок, составляющих основную часть пластрона, а *меридостернальный* — двухрядным расположением чередующихся пластинок. Юра — современность.

Искусственная систематика морских ежей проста и удобна для понимания и использования. В соответствии с ней выделяются ежи древние (O—P) и новые (T—Q). *Древние палеозойские морские ежи* отличаются от новых мезозойских тем, что число рядов пластинок в интерамбулакральном и амбулакральном полях нередко больше двух, в минимуме составляет один ряд, а в максимуме свыше 15. Таким образом, суммарное число рядов пластинок у древних ежей больше или меньше 20, а у новых — равно 20. Многие древние ежи имели гибкий панцирь, в одних случаях он состоял из черепицеобразно налегающих пластинок, а в других — из несоприкасающихся пластинок, сочленённых с помощью связок. Вершинный щиток обычно моноциклический. После гибели ежа панцирь распадался на отдельные элементы и лишь в

Отряд Clypeasteroida

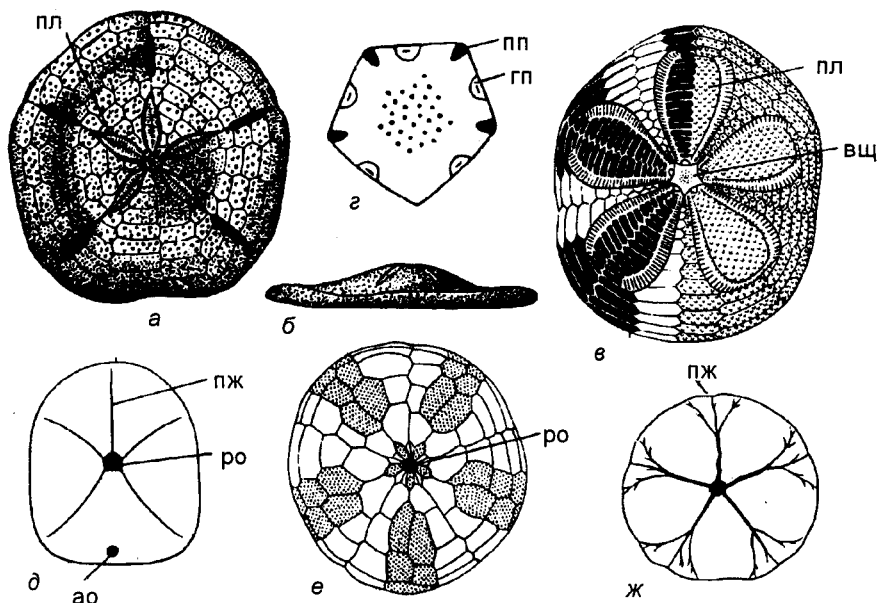


Рис. 274. Отряд Clypeasteroida (K_2-Q).

a-d — *Clypeaster* (P_2-Q): *a* — вид сверху, *б* — вид сбоку, *в* — схема панциря сверху, *г* — вершинный щиток, *д* — схема расположения пищевых желобков; *e, ж* — *Echinarachnius* ($N-Q$): *e* — схема панциря снизу, *ж* — схема строения пищевых желобков. Обозначения: ао — анальное отверстие; вщ — вершинный щиток; гп — глазные пластинки; пж — пищевые желобки; пл — петалоидные амбулакры; пп — поры для выхода половых продуктов; ро — ротовое отверстие

исключительных случаях мог сохраняться полностью. В современных морях существуют несколько глубоководных форм с гибким панцирем, но с упорядоченным двухрядным строением полей.

Новые морские ежи подразделяются на две группы: *правильные* ($T-Q$) и *неправильные* ($J-Q$). Для правильных морских ежей, как и для древних, характерно центральное положение ротового и анального отверстий, поэтому у правильных ежей вершинный щиток тоже циклический. Они в полной мере обладают пятилучевой симметрией, имеют вертикально расположенный аристотелев фонарь, с помощью которого собирают пищу, в первую очередь водоросли.

У неправильных морских ежей смещено анальное отверстие. Эта группа разделяется на *челюстных* (рот остается в центре нижней стороны, аристотелев фонарь имеет наклонное положение или отсутствует) и *бесчелюстных* (рот смещен вперед, челюстной аппарат отсутствует). У челюстных ежей пятилучевая симметрия нарушается смещенным положением анального отверстия, а у бесчелюстных — смещенным положением ротового и анального отверстия, а также двусторонне-симметричной формой панциря — овальной или сердцевидной (рис. 275).

Образ жизни и геологическая история. Почти все современные ежи живут группами, своеобразными сообществами, насчитывающими десятки, сотни, а иногда и тысячи экземпляров. Древние морские ежи, появившиеся в ордовике, имели специфические особенности, о которых сказано выше. Допол-

Отряд Spatangoida

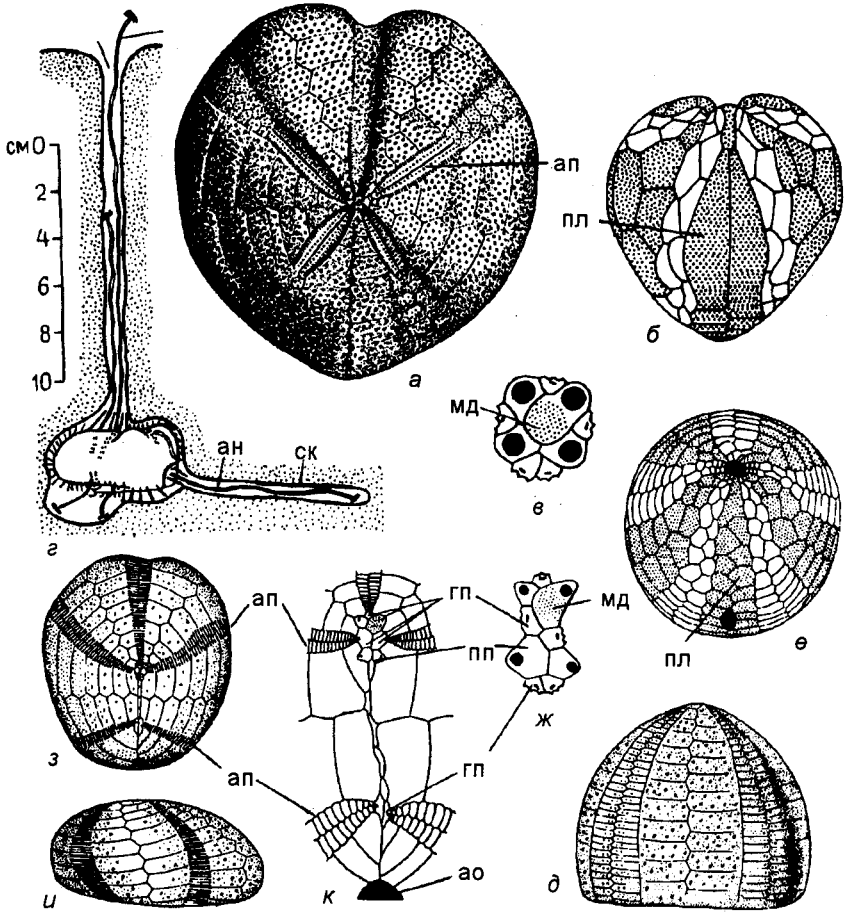


Рис. 275. Отряд Spatangoida (J—Q).

a—в — *Micraster* ($K_2—P_1$): *a* — вид сверху, *б* — вид снизу, *е* — вершинный щиток; *г* — положение ежа в норке; *д—ж* — *Echinocorys* ($K_2—P_1$): *д* — вид сбоку, *е* — вид снизу, *ж* — вершинный щиток; *з—к* — *Collurites* ($J_{1,2}$): *з* — вид сверху, *и* — вид сбоку, *к* — вершинный щиток (*a* — *Treatise...*, U. 3, 1966; *б—к* — *Основы палеонтологии*, 10, 1964). Обозначения: ан — амбулакральная ножка; ао — анальное отверстие; ап — амбулакральное поле; гп — глазная пластинка; мд — madreporит; пл — пластрон; пп — половая пластинка; ск — санитарный канал

нительно к этому следует упомянуть, что для них характерны однообразные иглы, а амбулакральные ножки, видимо, еще не приобрели способность присасываться.

К концу палеозоя приурочено массовое вымирание. Этот рубеж преодолел только отряд Cidaroida и, что особенно примечательно, только один, единственный род этого отряда — *Miocidaris*.

Фактически геологическая история мезо-кайнозойских морских ежей началась почти с «чистого листа». Дополнительно к отряду Cidaroida появился отряд Diadematoidea, принципиально отличающийся наличием сложных амбулакральных пластинок, расширением за счет этого амбулакральных полей и увеличением суммарного числа амбулакральных ножек, а значит, и способности присасывания ко дну. Это привело к тому, что современные диа-

дематойды распространены значительно шире, чем цидаройды, так как могут обитать и в спокойных, и в достаточно гидродинамически активных участках бассейнов. Правильные морские ежи обитают преимущественно на скалистых грунтах. В юре появляются неправильные морские ежи, у которых сместилось анальное отверстие. При этом у отряда *Holactypoida* ротовое отверстие осталось в центре нижней стороны, а у отряда *Spatangoida* оно сместилось вперед. Отряд *Holactypoida* представляет собой вымирающую группу, расцвет которой приходился на юрский и меловой периоды. При общем числе родов около 30 в современных морях живут всего два.

Сптангоиды обитают на мягких грунтах и ведут малоподвижный образ жизни. Нередко они поселялись в норках, иногда зарывались в грунт на глубину до 20 см. Это сопряжено с утратой челюстного аппарата, смещением ротового отверстия вперед, а заграбление грунта осуществляется с помощью одной или двух выступающих губ.

В меловое время появился отряд *Clupeasteroida*. Подобно другим неправильным морским ежам клипеастероиды (американское просторечие — «песчаные доллары») обитают на мягких илистых грунтах, либо медленно ползют в приповерхностном осадке, либо лежат неподвижно, наклонно или почти вертикально по отношению к встречному потоку воды.

Класс Офиоцистиоидеи. Classis Ophiocystioidea

Небольшой класс *Ophiocystioidea* включает вымерших палеозойских иглокожих, имевших низкоконический или шлемообразный панцирь, закрывающий дисковидное мягкое тело только сверху (рис. 276). Он состоял из приподнятой центральной части, сложенной разнотипными многоугольными табличками, иногда имелось краевое кольцо, образованное десятью одинаковыми табличками. Анальное отверстие располагалось на склоне верхней стороны панциря в заднем интеррадиусе. Оно было окружено кольцом более крупных табличек и прикрыто сверху множеством (до 20) мелких табли-

Класс Ophiocystioidea

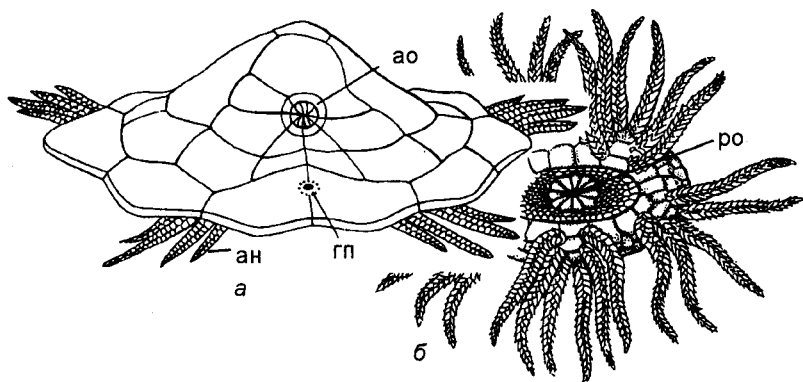


Рис. 276. Класс *Ophiocystioidea* (O—D₂).

a — *Volchovia* (O), реконструкция, вид сбоку; *б* — *Sollasina* (S₂), реконструкция, вид снизу (*б* — Основы палеонтологии, 10, 1964). Обозначения: ан — амбулакральные ножки; ао — анальное отверстие; гп — гонопора (или гидропора); ро — ротовое отверстие

чек, образующих пирамидку. Недалеко от анального отверстия на границе периферических табличек имелось небольшое отверстие, скорее всего это была гидропора или гонопора. Пятилучевая симметрия хорошо выдерживается в периферической части панциря, в центральной части ее нарушает положение анального отверстия и окружающих его табличек. О строении нижней (оральной) стороны можно судить предположительно. Так, у позднесилурийского рода *Sollasina* ротовое отверстие располагалось в центре нижней стороны, присутствовал хорошо развитый челюстной аппарат типа аристотелева фонаря.

Офиоцистиоидеи не имели рук, но у них присутствовали крупные длинные амбулакральные ножки, выполнявшие функцию движения. Ножки были скелетизированы и на некоторых реконструкциях несколько напоминают лучи офиур. Они были подвижными хищниками палеозоя (ордовик — средний девон).

Класс Голотурии. Classis Holothuroidea

К классу Holothuroidea (греч. *holothurion* — морской огурец) относятся иглокожие, имеющие цилиндрическую, веретено- или червеобразную форму тела, обладающие двусторонней, а не радиальной симметрией. Размеры голотурий изменяются от нескольких миллиметров до десятков сантиметров, гиганты достигают 2 м, средние размеры составляют 10—40 см. Ротовое отверстие находится на переднем, анальное — на заднем конце. Рот окружен венчиком шупалец, с помощью которых голотурии собирают пищу; кишечник, как и у других иглокожих, образует петлю. Радиальные каналы с амбулакральными ножками протягиваются от переднего к заднему концу тела (рис. 277). Три из них группируются ближе к брюшной стороне (тривиум), а два оставшихся располагаются на спинной стороне (бивиум). Амбулакральные ножки тривиума выполняют функцию передвижения, а бивиума — га-

Класс Holothuroidea

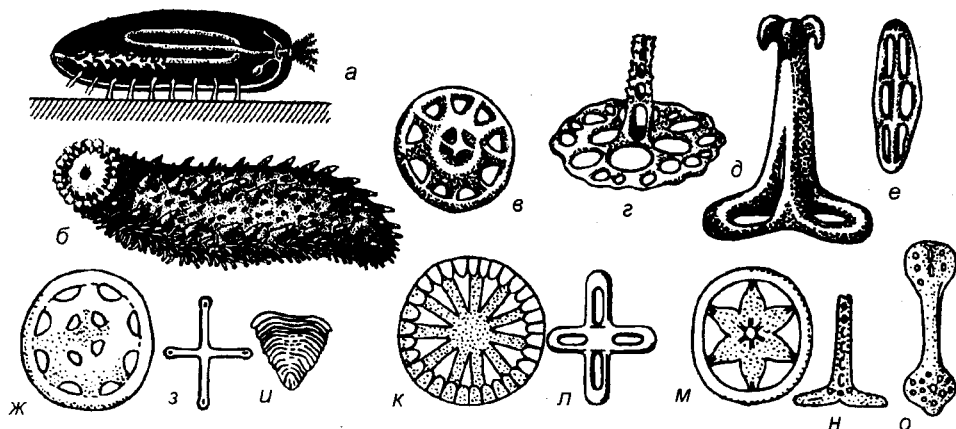


Рис. 277. Класс Holothuroidea (D—Q).

a — продольный разрез; *б* — общий вид; *в—о* — склериты голотурий: *в—е* — современные, *ж—и* — каменноугольные, *к—л* — юрские, *м—о* — палеогеновые

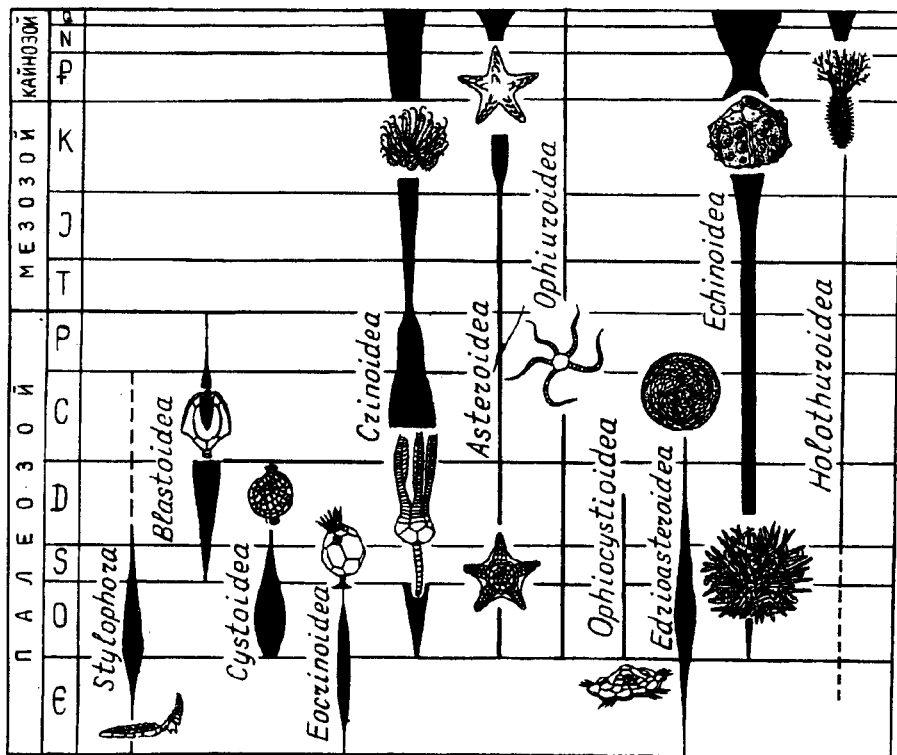


Рис. 278. Схема геохронологического распространения основных классов типа иглокожих

зообмена и осязания. Тело голотурий покрыто кожей, содержащей мельчайшие известковые элементы — склериты. Форма склеритов чрезвычайно разнообразна (рис. 277): среди них наблюдаются пористые круглые, овальные, гладкие и с различными выростами, игольчатые (спикулоподобные) и т.д. Склериты могут сохраняться в ископаемом состоянии. Они классифицируются по форме и подразделяются на искусственные группировки. Подобным образом группируются и членики морских лилий, о чем говорилось выше.

Голотурии — преимущественно детритофаги, обитающие на различных глубинах, вплоть до абиссальных. Они ведут бентосный или пелагический образ жизни; среди бентосных имеются и зарывающиеся, и передвигающиеся по дну. Сбор пищи происходит с помощью притовых щупалец, представляющих собой видоизмененные амбулакральные ножки, некоторые формы пропускают через кишечник грунт. Съедобные голотурии называют трепангами.

Голотурии, видимо, появились в раннем палеозое, хотя достоверные склериты этих животных известны с девона. Можно ожидать, что некоторые микроскопические известковые образования неясного систематического положения в дальнейшем будут отнесены к элементам кожного скелета голотурий.

Геологическая история типа иглокожих (рис. 278). Иглокожие достоверно известны с кембрия, однако, судя по большому разнообразию классов, логично предположить, что они не только появились раньше, но и дифферен-

циация их началась в докембрии. Ранний палеозой представляет собой экспериментальный этап становления одних классов на фоне быстрого угасания и вымирания других. Максимальное число классов — 20 — приходится на ордовик, когда возникли все пять классов, существующие по сей день: морские лилии, морские звезды, офиуры, морские ежи и голотурии.

Ранний палеозой (Є—О) — время средних и малых классов, многие из которых еще не имели не только пятилучевой, но и двусторонней симметрии (класс *Stylophora* и др.). Для подтипа *Crinozoa* характерно проявление элементов пятилучевой симметрии у *Eocrinoidea*, наследование этих элементов и появление новых признаков у *Cystoidea*, становление отчетливо выраженной пятилучевой симметрии у *Blastoidea* и *Crinoidea*.

Удивительные необычные иглокожие *Helicoplacoidea* со спиральным типом симметрии были в большом числе встречены в нижнекембрийских отложениях Калифорнии (рис. 254, а). У них имелся гибкий веретеновидный панцирь размером до 3 см, состоящий из спирально расположенных рядов табличек (амбулакральных и интерамбулакральных). На одном конце находилось ротовое отверстие, положение анального отверстия пока спорно. Возможно, геликоплакоидеи свободно лежали на дне, либо закреплялись или зарывались в грунт, не исключено, что они могли перемещаться на короткие расстояния.

Если ранний палеозой являет собой господство классов, ведущих неподвижный образ жизни (подтипы *Nomalozoa* и *Crinozoa*), то мезозойский этап разительно отличается существованием преимущественно подвижных форм *Echinozoa* (ежи и голотурии) и *Asterozoa* (звезды и офиуры). Более того, и среди морских лилий в конце мезозоя появляются бесстебельчатые планктонные и псевдопланктонные формы, число которых со временем возрастает, и в настоящий момент они превосходят исходный стебельчатый тип.

Среди подвижных форм наиболее быстроходны офиуры, передвигающиеся при помощи своих лучей. Разнообразные донные экологические ниши освоили в процессе эволюции морские ежи. Некоторые, утратив челюстной аппарат (отряд *Spatangoida*), перешли к зарывающемуся образу жизни; их панцирь имеет двустороннюю симметрию.

Состав иглокожих на сегодняшний день отражает их существенную роль в бентосной фауне морских бассейнов.

→ Иглокожие в упражнениях и задачах

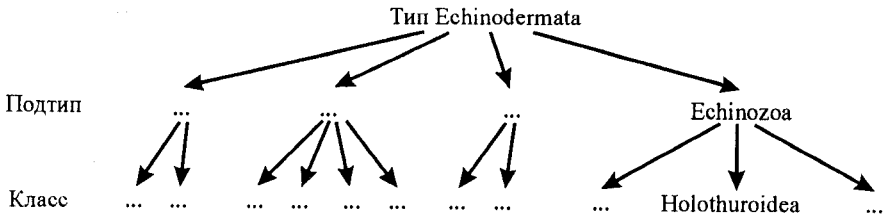
Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа иглокожих в соответствии со схемой 20, укажите недостающие таксоны, а также перечислите основные классификационные признаки. Если изучен большой материал, то целесообразно ограничить схему только подтипами и классами, а состав некоторых классов рассмотреть отдельно.

Упражнение 2. Составьте схему систематического состава класса *Cystoidea*, приведя таксоны более низкого ранга до рода включительно и указав классификационные признаки.

Упражнение 3. Составьте схему систематического состава класса *Echinoidea*, приведя таксоны более низкого ранга и указав классификационные признаки.

Систематический состав типа Echinodermata



Упражнение 4. Определите систематическую принадлежность данного экземпляра к одному из классов типа иглокожих, используя определительские ключи и схему строения некоторых классов типа иглокожих (см. рис. 254).

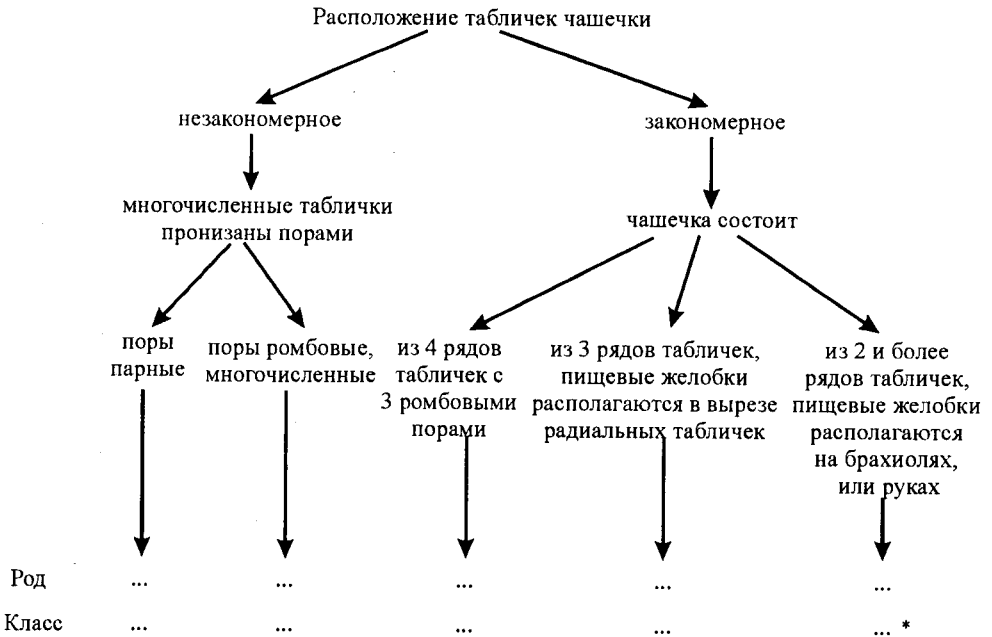
Упражнение 5. Определите принадлежность данного экземпляра к одному из родов типа иглокожих, используя определительские ключи и объяснения основных морфологических признаков, данные на рис. 254—277.

Упражнение 6. Зарисуйте и опишите определенный экземпляр. На рисунке покажите основные морфологические признаки, за счет чего можно значительно сократить описание.

Упражнение 7. Составьте диагнозы всех надродовых категорий. Для этого проанализируйте материал предыдущих упражнений и используйте сведения из лекций и учебника.

Упражнение 8. Впишите изученные классы и роды в схему 21, отражающую строение некоторых Crinozoa. В случае необходимости самостоятельно дополните и детализируйте схему.

Строение некоторых классов подтипа Crinozoa



* Для этого класса самостоятельно дополните схему и отразите все изученные роды.

Сравнение основных классов типа иглокожих

№	Признак	Подтип							
		Homa-lozoa		Crinozoa		Asterozoa		Echinozoa	
		класс							
		Stylophora	Cystoidea	Blastoidea	Crinoidea	Asteroidea	Ophiuroidea	Edrioasteroidea	Echinoidea
1	Симметрия								
2	Амбулакральные поля: имеются или отсутствуют								
3	Форма чашечки или панциря								
4	Число и расположение табличек чашечки или пластинок панциря								
5	Стебель: имеется или отсутствует								
6	Система газообмена: поры, каналы, гидроспиры и др.								
7	Среда обитания и образ жизни								
8	Породообразующая роль								
9	Названия изученных родов								
10	Геологический возраст								

Примечание. Ответы на пункты № 3 и 6 желательно дополнить схематическими рисунками.

Упражнение 9. Составьте сравнительную таблицу основных классов типа иглокожих в соответствии с признаками, приведенными в табл. 27. Если вы знакомы с большим числом классов, чем дано в таблице, то дополните и детализируйте ее самостоятельно.

Упражнение 10. Впишите изученные роды в схему строения морских ежей, как показано для рода *Cidaris* на схеме 22. Дополните схему сведениями о типе вершинного щитка и принадлежности к искусственной группе.

Упражнение 11. Составьте схему строения морских ежей по искусственным группировкам (древние и новые, правильные и неправильные, челюстные и бесчелюстные). Для этого можно воспользоваться схемой к предыдущему упражнению.

Вариант 1. На схеме 22 после указания родов вместо отрядных категорий впишите искусственные группировки, подчеркнув признаки, достаточные для выделения этих группировок.

Вариант 2. Составьте новую схему, ограничив ее признаками, по которым выделяются искусственные группы.

Упражнение 12. Составьте схему строения вершинных щитков морских ежей. Для этого нарисуйте горизонтальный ряд вершинных щитков всех изученных родов. Над рисунками впишите названия типов вершинных щитков, а под рисунками — названия соответствующих родов, отрядов, искусствен-

Строение изученных родов морских ежей

П а н ц и р ь

число рядов пластинок в каждом поле

больше или меньше двух

равно двум

анальное отверстие в центре верхней стороны

анальное отверстие смещено назад

амбулакральные пластины простые

амбулакральные пластины сложные

ротовое отверстие в центре нижней стороны

ротовое отверстие смещено вперед

панцирь полушаровидный или конусовидный

панцирь дисковидный

амбулакры петалоидные

амбулакры непеталоидные

анальное отверстие около верхнего щитка

анальное отверстие на границе нижней и верхней сторон

петали открытые

петали закрытые

амбулакры сходятся на вершине панциря

два задних амбулакры отделены от трех передних

Род ...

Cidaris

Отряд ...

Cidaroida

Сравнение отрядов морских ежей

№	Признак	Bothriocidaroida	Melonechinoida	Cidaroida	Diadematoida	Holctypoida	Clypeasteroida	Spatangoida
1	Общее число рядов пластинок (>20 или =20)							
2	Положение анального отверстия							
3	Положение ротового отверстия							
4	Амбулакральные пластинки: простые или сложные							
5	Строение вершинного щитка							
6	Форма панциря сбоку							
7	Образ жизни и условия обитания							
8	Геологический возраст							
9	Названия изученных родов							

Примечание. Ответы на пункты № 2—6 дополните схематическими рисунками.

ных групп. При выполнении этого упражнения воспользуйтесь результатами упражнения 9 и рис. 268.

Упражнение 13. Составьте сравнительную таблицу для отрядов морских ежей в соответствии с признаками, приведенными в табл. 28.

Упражнение 14. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов морских ежей. Для этого можно использовать определительские ключи, ограничив их изученными родами и за счет этого упростив, однако лучше, опираясь на собственный материал, предложить новый вариант.

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 15. Составьте схему, отражающую образ жизни современных и ископаемых иглокожих, сгруппировав роды (и более высокие таксоны) по следующим категориям: бентос (зарывающийся, подвижный, прикрепленный), планктон, псевдопланктон. Для этого проанализируйте материал, изложенный на лекциях и в учебнике.

Эволюция

Упражнение 16. Проанализируйте основные направления в развитии члеников стебля морских лилий (рис. 279). Дайте описание изменений осевого канала, лигаментного поля, сочленовой поверхности и контура поперечного сечения члеников стеблей. Укажите, какие изменения являются параллельными в каждой из трех ветвей.

Упражнение 17. Составьте схему, отражающую становление у иглокожих пятилучевой симметрии и вторичный переход к двусторонней симметрии. Для этого проанализируйте изученные классы и роды и проследите для них отсутствие пятилучевой симметрии (подтип Nomalozoa), элементы ее станов-

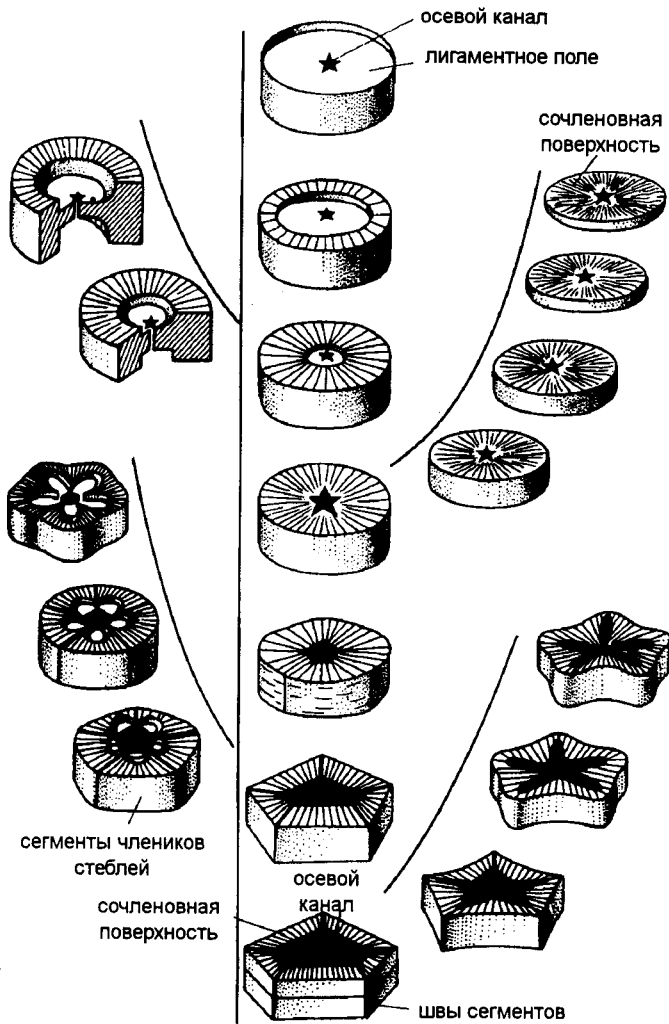


Рис. 279. Основные направления развития члеников стеблей морских лилий (Стукалина, 1966)

ления (классы Eocrinoidea и Cystoidea), отклонения в числе табличек, брахиолей и др. (классы Blastoidea и Crinoidea). Опишите радиальную симметрию подтипа Asterozoa. Проследите у класса Echinoidea переход к двусторонней симметрии. Непременно включите данные о голотуриях. Схему желательно представить в виде индивидуальных или обобщающих рисунков с минимальными текстовыми пояснениями.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 18. Подберите пример бинарной номенклатуры для типа иглокожих, используя видовые названия из учебника.

Упражнение 19. Покажите положение вида *Cidaris cidaris* (Linnaeus) в системе органического мира, перечислив все таксоны от царства до вида. Поясните, почему фамилия автора заключена в скобки.

Упражнение 20. Проанализируйте названия классов иглокожих; укажите признаки, положенные в их основу, используя переводы латинских названий.

Упражнение 21. Проанализируйте названия всех изученных родов и выделите наиболее употребительные окончания, сопроводив их переводом.

Геохронология

Упражнение 22. Составьте геохронологическую таблицу распространения классов типа иглокожих. Желательно показать в этой таблице родственные связи отдельных классов, используя материал из лекций и учебника (см. рис. 278).

Упражнение 23. Определите возраст отложений по комплексу иглокожих, состоящему не менее чем из четырех форм. Например, встречаются роды *Pygaster*, *Toxaster*, *Holactypus*, *Echinocorys*. Для составления заключения о возрасте необходимо сначала выяснить время существования перечисленных родов и после этого определить интервал их совместного существования.

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных.

I. Время существования класса Crinoidea?

1. D—T. 2. O—Q. 3. T—Q. 4. E—D.

II. Для какого рода характерны двойные поры?

1. *Pentremites*. 2. *Echinoencrinites*. 3. *Echinospaerites*. 4. *Glyptosphaerites*.

III. Какие ископаемые образуют криноидные известняки?

1. Морские лилии. 2. Морские ежи. 3. Морские звезды. 4. Трепанги.

IV. У какого рода отсутствовал стебель?

1. *Marsupites*. 2. *Dicromyocrinus*. 3. *Moscovicrinus*. 4. *Pentremites*.

V. У какого рода имеются анальные таблички?

1. *Marsupites*. 2. *Cupressocrinites*. 3. *Platycrinites*. 4. *Dicromyocrinus*.

VI. Интервал существования новых морских ежей?

1. D—Q. 2. T—Q. 3. K—Q. 4. O—P.

VII. У какого рода разорванный вершинный щиток?

1. *Pseudodiadema*. 2. *Echinarachnius*. 3. *Collyrites*. 4. *Echinocorys*.

VIII. У какого рода амбулакральные пластинки сложные?

1. *Cidaris*. 2. *Echinocorys*. 3. *Holactypus*. 4. *Pseudodiadema*.

IX. Для какого рода характерен зарывающийся образ жизни?

1. *Cidaris*. 2. *Micraster*. 3. *Pseudodiadema*. 4. *Conulus*.

X. Как попадает вода в амбулакральную систему?

1. Через глазные пластинки. 2. Через мадрепоровую пластинку. 3. Через поры на амбулакральных пластинках. 4. Через ротовое отверстие.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте контрольную из 10 вопросов, предложив в качестве ответа один правильный и три неправильных, желательно правдоподобных.

Тип Погонофораты. Phylum Pogonophorata

Общая характеристика. Тип Pogonophorata (греч. *pogon* — борода; *phoros* — несущий) установлен в середине XX в. (А.В.Иванов, 1955, 1957), раньше по-

Тип Pogonophorata

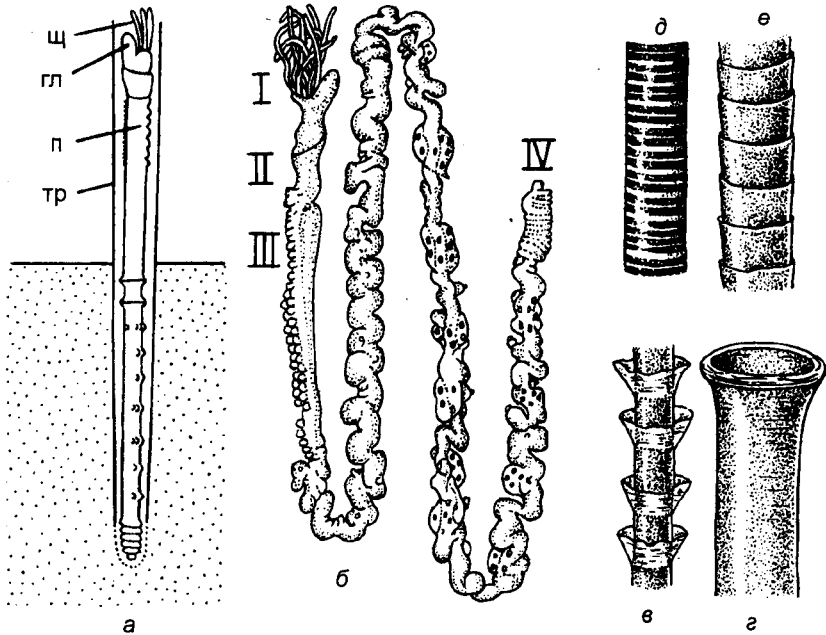


Рис. 280. Тип Pogonophorata (S—Q).

а — прижизненное положение в субстрате; *б* — мягкое тело вне трубки; *в—г* — внешний вид трубок современных погонофорат (*в—г* — Жизнь животных, 2, 1988). Обозначения: гл — головная лопасть; п — папиллы; тр — трубка; щ — щупальца; I—IV — отделы мягкого тела

гонофорат рассматривали как класс непонятого систематического положения (? черви). Тип входит в раздел трехслойных вторичноротых животных вместе с иглокожими, полухордовыми и хордовыми, о чем свидетельствует общность эмбрионального развития,

Погонофораты имеют нитевидное или шнуровидное тело длиной до 300 см при поперечнике до 5 см. Благодаря мышечной системе оно может растягиваться, на что указывает длина хитиноидной трубочки. Тело погонофорат состоит из четырех основных отделов. Первый отдел на переднем конце несет спинную головную лопасть и нитевидные отростки — щупальца (от 1 до 268), напоминающие бороду, что отражено в русском переводе — борононосцы. Второй отдел тела погонофорат обычно имеет кутикулярные гребни (*уздечки*), третий — сосочки (*папиллы*), четвертый — *щетинки* и кольчатое строение (рис. 280). По наличию или отсутствию уздечек выделяют два подтипа: *Frenulata* — Уздечковые (>150 видов) и *Afrenulata* — Безуздечковые, или *Vestimentifera* (>20 видов).

Погонофораты обладают мышечной, нервной, кровеносной и половой системами. Кровь насыщена гемоглобином больше, чем у человека. Кишечный тракт отсутствует, хотя у личинки он имеется в виде трубки с ротовым и анальным отверстиями, но впоследствии рассасывается и исчезает. Захват пищи, переваривание и всасывание осуществляют щупальца. Захват пищи происходит благодаря отфильтровыванию щупальцами взвеси. Переваривание идет в межщупальцевом пространстве за счет секреторной деятельности «желез». Всасывание осуществляется ворсинками, покрывающими повер-

хность щупалец. Кроме того, погонофораты вовлекают внутрь своих клеток бактериальную взвесь через поверхность тела, минуя щупальца. Щупальца выполняют также функцию дыхания. Кровеносная система распределяет полученный материал по всему телу. Избавление от конечных продуктов жизнедеятельности происходит в переднем отделе тела через органы выделения, состоящие из каналов и полостей.

Основным продуктом питания погонофорат являются автотрофные хемосинтезирующие бактерии, образующие с ними характерный симбиоз. В 1 см³ может находиться до 35 млрд бактерий. Бактерии живут в различных полостях тела и в вакуолях внутри клеток. Источником питания погонофорат служат аминокислоты (протеины) хемосинтезирующих бактерий. Разные группы погонофорат имеют свой набор бактерий: для подтипа *Vestimentifera* характерны серные бактерии (поглощают H₂S), для подтипа *Frenulata* — метановые (поглощают CH₄).

Тело погонофорат заключено в узкую эластичную трубку, обычно имеющую кольцевое строение (рис. 280). Трубка открыта с обоих концов. Состав трубки хитиноподобный, с различным содержанием белкового компонента.

Образ жизни. Погонофораты ведут неподвижный образ жизни в морях нормальной солёности. Они предпочитают илистый грунт, зарываясь в него задним концом тела через открытый конец трубки. Глубины обитания от 20 (сублитораль) до 10 000 м (ультраабиссаль). Особенно многочисленны погонофораты в денсали вокруг «курильщиков» рифтовых зон. Уже при температуре 40°С они образуют кольцо массовых поселений до 100 особей на 1 м². Долгое время считали, что погонофораты могут существовать только при температуре не выше 14°С.

Ареалы массового распространения погонофорат совпадают не только с денсалью, но и с разнообразными зонами сероводородного и метанового заражения, в том числе и с нефтегазовыми месторождениями. Таким образом, погонофорат можно использовать как биоиндикаторы при поисках нефти и газа.

Геологическое значение. Ископаемые трубки погонофорат (см. рис. 8), обогащенные сульфидами, обнаружены в сульфидных и медноколчеданных месторождениях Урала (силур, девон), Кипра, Омана (мел), в свинцово-цинковых и сульфидных рудах Ирландии (карбон). Силур — современность.

Тип Полухордовые. Phylum Hemichordata

Tun Hemichordata
Класс *Enteropneusta*
Класс *Pterobranchia*
Класс *Graptolithina*

Общая характеристика. Название типа *Hemichordata* (греч. *hemi* — приставка полу-, половина; *chorde* — струна) связано с тем, что хорда в отличие от настоящих хордовых представлена не длинным тяжем, а только небольшим спинным выростом кишечного тракта в области глотки (*нотохорд*, *стомохорд*). С боков глотка несет щелевидные (жаберные) отверстия. Полухордовые вместе с иглокожими, погонофоратами и хордовыми входят в раздел трехслойных вторичноротых животных.

Полухордовые представлены одиночными и колониальными формами. Для палеонтологии наибольший интерес имеют современные колониальные *Pterobranchia* — крыложаберные, служащие моделью для реконструк-

Тип Hemichordata

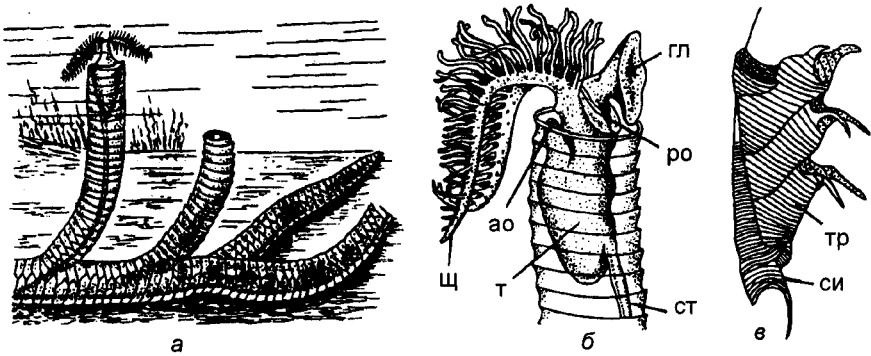


Рис. 281. Тип Hemichordata: классы Pterobranchia (O—Q) и Graptolithina (E—C).
а, б. — современная птеробранхия *Rhabdopleura*: а — прижизненное положение, б — строение зооида; в — строение сикулы и тек граптолита *Pristiograptus* (S). Обозначения: ао — анальное отверстие; гп — головной щит (хобот); ро — ротовое отверстие; си — сикула; ст — стебель, или ножка; т — туловище; тр — трубочка-тека; щ — крыловидные «руки» с щупальцами

ции ископаемых граптолитов. В этом качестве обычно рассматривают колонии рода *Rhabdopleura*, состоящие из множества цилиндрических трубочек — *тек* (рис. 281). В теках находятся червеподобные зооиды длиной около 0,5 мм, диаметром менее 1 мм. Теки состоят из лентовидных полуколец, объединенных по зигзагообразному шву в единый цилиндр. Стелющиеся трубочки *Rhabdopleura* образуют основание колонии, достигающее в поперечнике 10 см, а трубочки, поднимающиеся вертикально, — остальную часть колонии высотой до 6 см. Трубочки по химическому составу склеропротеиновые, хотя внешне напоминают хитин. Схема строения зооида, находящегося в трубочке, показана на рис. 281, а, б.

Колония *Rhabdopleura* растет благодаря почкованию столонов. Почки по мере роста прорывают стенку и превращаются в полноценные зооиды (*перфорирующее почкование*). У крыложаберных имеется пищеварительная, мышечная, нервная, кровеносная, половая системы и органы выделения. Функцию дыхания выполняют *щупальца* и полости вдоль глотки, связанные обычно через жаберные отверстия с кишечным каналом и внешней средой.

Образ жизни. Современные полухордовые являются донными животными, обитающими в морских бассейнах всех климатических зон на глубинах до 8000 м.

Тип полухордовых состоит из трех классов: Кишечнодышащие — Enteropeustea (юра — современность), Крыложаберные — Pterobranchia (кембрий — современность) и граптолиты — Graptolithina (кембрий — карбон).

Класс Граптолиты. Classis Graptolithina

Класс Graptolithina
Подкласс Stereostolonata
Подкласс Graptoloidea

Общая характеристика. Граптолиты, или Graptolithina (греч. *graptos* — нарисованный, начертанный; *lithos* — камень), сохранились в виде маленьких трубочек, объединенных в различные колонии размером до 10 см. Трубочки-теки (ячейки) серебристого или хитиноподобного облика, по составу склеропро-

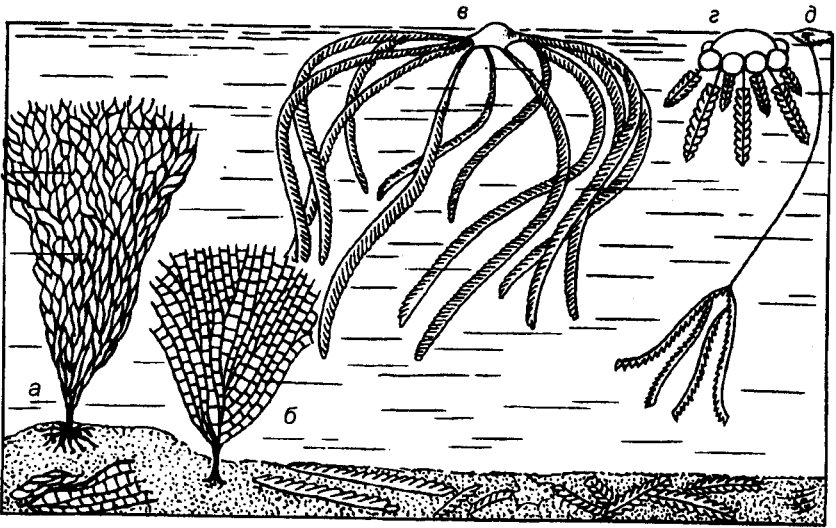


Рис. 282. Образ жизни граптолитов.
а, б — бентос; в, г — планктон; д — псевдопланктон

теиновые (уплотненные полимеры белка), а не хитиновые (полимеры углеводов), как думали раньше. Теки достигают в поперечнике до 1 мм, а в длину до 4 мм, но обычно меньше. Форма тек цилиндрическая, коническая, клювовидная, крючковидная. Устье тек гладкое или с шиповидными отростками, стенки сплошные или сетчатые из нитевидных волокон. Сплошные стенки состоят из колец и полуколец, как у крыложаберных (рис. 281). Первая тека колонии — *сикула* (греч. *sicula* — маленький кинжал) узкоконическая, с нитевидным отростком на одном конце и устьем на другом. В результате перфорирующего почкования сикулы и последующих тек образуются колонии.

Образ жизни. Граптолиты — обитатели морей нормальной солёности, по образу жизни — бентос, планктон и псевдопланктон (рис. 282). У бентосных и псевдопланктонных колоний сикула имеет нитевидный отросток или базальную пластинку, с помощью которых она прикрепляется к дну или любым плавающим предметам. У некоторых планктонных колоний граптолитов присутствуют *воздушные пузыри*. Массовые скопления граптолитов встречаются в глинистых сланцах, аргиллитах и алевролитах (отсюда название «графтолитовые сланцы»), реже в известняках и песчаниках.

Систематика. В современной классификации граптолитов относят к полухордовым на основании сходства строения и состава скелета с крыложаберными. В первой половине XX в. граптолитов рассматривали в классе Hydrozoa (тип Cnidaria). Класс Graptolithina состоит из двух подклассов: Stereostolonata (E—C) и Graptoloidea (O—D₁).

Подкласс Стереостолонаты. *Subclassis Stereostolonata*

Колонии подкласса Stereostolonata (греч. *stereos* — пространственный; лат. *stolo* — отросток) полиморфные, т.е. состоят из тек разной морфологии, выполняющих разные функции. Устья сикулы и последующих тек ориентированы в одну сторону. Наиболее многочисленны и разнообразны колонии от-

Подкласс Stereostolonata

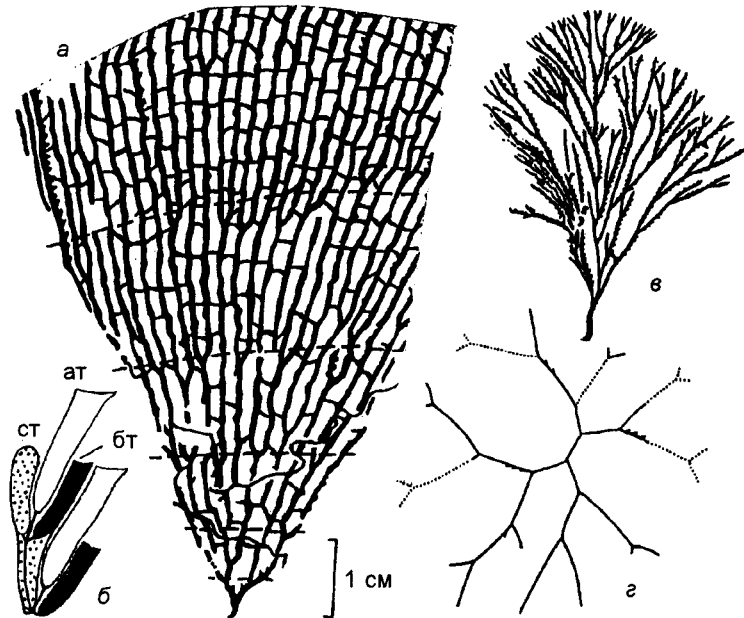


Рис. 283. Подкласс Stereostolonata (Є—С): отряд Dendrida (Є—С).

a — *Dictyonema* (Є₃—С), стадии роста показаны пунктиром; *б* — схема образования и строения триад у древовидных граптолитов; *в* — *Dendrograptus* (Є₃—С); *г* — *Clonograptus* (О_{1,2}). Обозначения: ат — автотека; бт — битека; ст — столотека

ряда Dendrida — древовидные. Они состоят из многочисленных веточек, расходящихся дихотомически. Веточки свободные или объединены перемычками, реже волнисто-изгибающиеся и многократно соприкасающиеся. Форма колоний веерообразная, плоская или свернутая в полуконус, реже пауковидная с веточками, радиально расходящимися от сикулы (рис. 283). Колонии дендрид обычно *триморфные* (без учета сикулы), состоящие из тек трех вариантов: *столотеки* (особь бесполого размножения), *автотеки* (особь питания и полового размножения) и *битеки* (особь защиты и нападения или ? мужская особь). Столотеки, почкуясь, дают начало *триаде тек*: автотеке, битеке и новой столотеке. По размеру автотека крупнее битеки. Такое триморфное строение имеют колонии рода *Dictyonema*, массовые скопления которых создают диктионемовые сланцы. Сетчатые колонии *Dictyonema* внешне сходны с сетчатыми колониями мшанок, особенно с *Fenestella*. В отличие от них у *Dictyonema*, как и у всех граптолитов, состав скелета склеропротеиновый (а не известковый), строение колонии иное.

Стереостолонаты — бентосные формы, прикрепленные или свободно стелющиеся по субстрату. Кембрий — карбон.

Подкласс Грантолоидеи. Subclassis Graptoloidea

Колонии подкласса Graptoloidea (греч. *graptos* — нарисованный, начертанный; *lithos* — камень) в отличие от стереостолонат *мономорфные*. Устья

Подкласс Graptoloidea

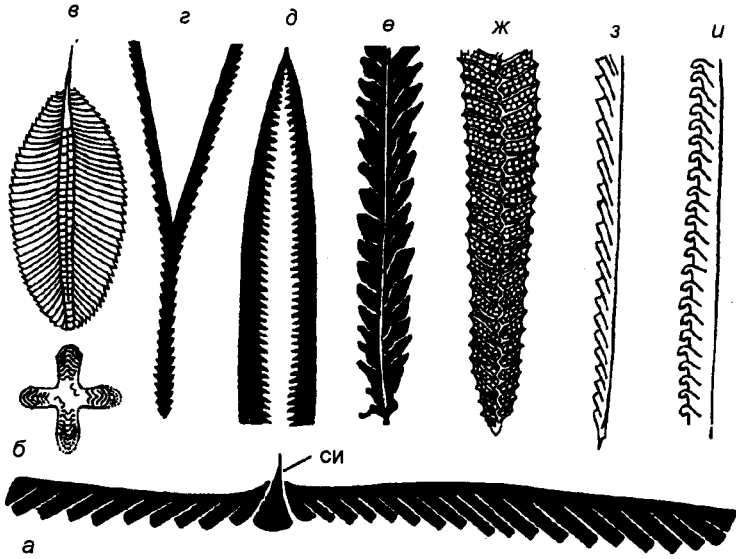


Рис. 284. Подкласс Graptoloidea (O—D₁).

а — *Expansograptus* (O_{1,2}); *б, в* — *Phyllograptus* (O_{1a}—O_{2l}), колония из четырех сросшихся ветвей сверху и сбоку; *г* — *Dicranograptus* (O_{2c}); *д* — *Didymograptus* (O_{1a}—O_{2l}); *е* — *Diplograptus* (O_{2l}—S_{1l}); *ж* — *Retiolites* (S_{1l}—w); *з* — *Pristiograptus* (S); *и* — *Monograptus* (S—D₁). Обозначения: си — сикула

Подкласс Graptoloidea

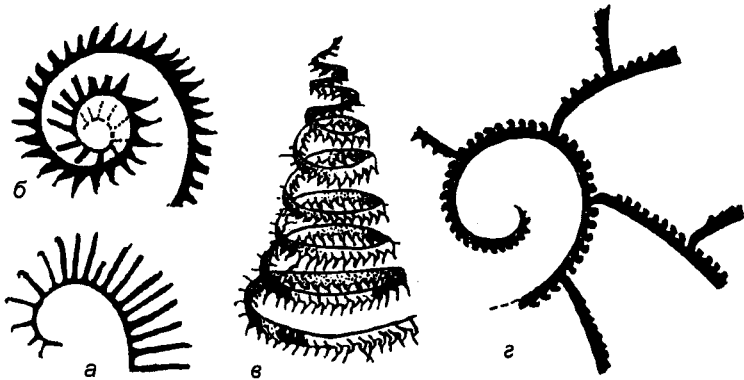


Рис. 285. Подкласс Graptoloidea (O—D₁): дуговидно изогнутые, спирально-плоскостные и спирально-винтовые колонии.

а — *Rastrites* (S_{1l}); *б* — *Demirastrites* (S_{1l}); *в* — *Spirograptus* (S_{1w}); *г* — *Cyrtograptus* (S_{1w})

сикул и тек ориентированы в одну или противоположные стороны. Граптолиты состоят, как правило, из одной веточки. Веточки имеют один, два и четыре ряда тек, различно срастающихся друг с другом. Для древних ордовикских граптолоидей характерны двурядные и четырехрядные колонии (рис. 284), а для силурийских и раннедевонских — однорядные (рис. 285). Веточки обычно имеют вид прямых прутиков, реже это дуговидные и спирально изогнутые конструкции. Форма тек, формирующих веточки, разнообразная:

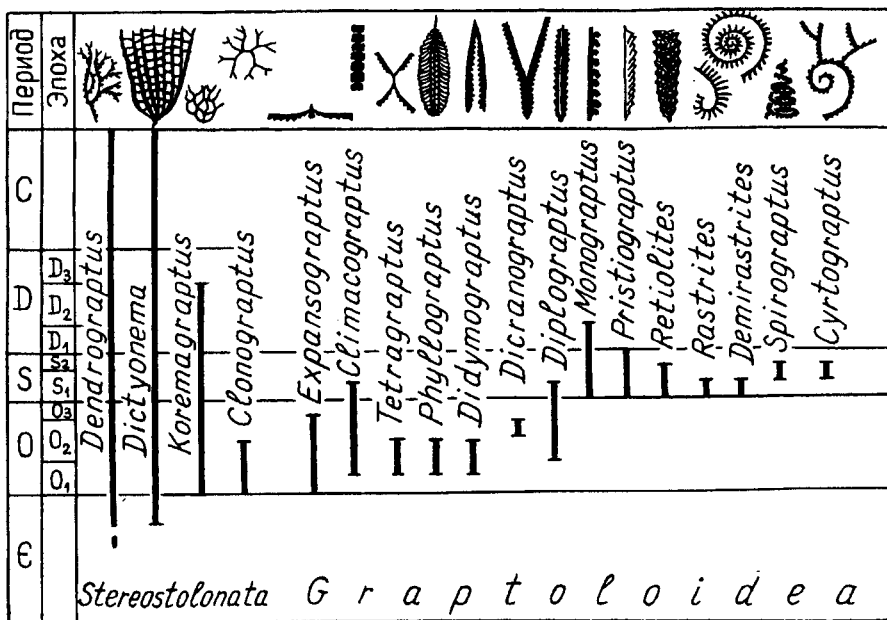


Рис. 286. Схема геохронологического распространения основных родов граптолитов

цилиндрическая, крючковидная, в виде птичьей головки и т.д. Стенки тек сплошные или состоят из отдельных волокон, образующих ажурный сетчатый каркас. Некоторые колонии граптолоидей имели воздушные пузыри, что свидетельствует о планктонном образе жизни. Другие граптолоидеи с помощью нитевидных отростков могли прикрепляться к плавающим предметам и вести псевдопланктонный образ жизни. Глинистые сланцы с граптолоидеями называют граптолитовыми сланцами. Считают, что илы, давшие начало таким сланцам, формировались на значительных глубинах Мирового океана.

Граптолоидеи имеют большое стратиграфическое значение для ордовика и силура (рис. 286). Они быстро эволюционируют, распространены планетарно, образуют массовые скопления. Ордовик — ранний девон.

➔ Граптолиты в упражнениях и задачах

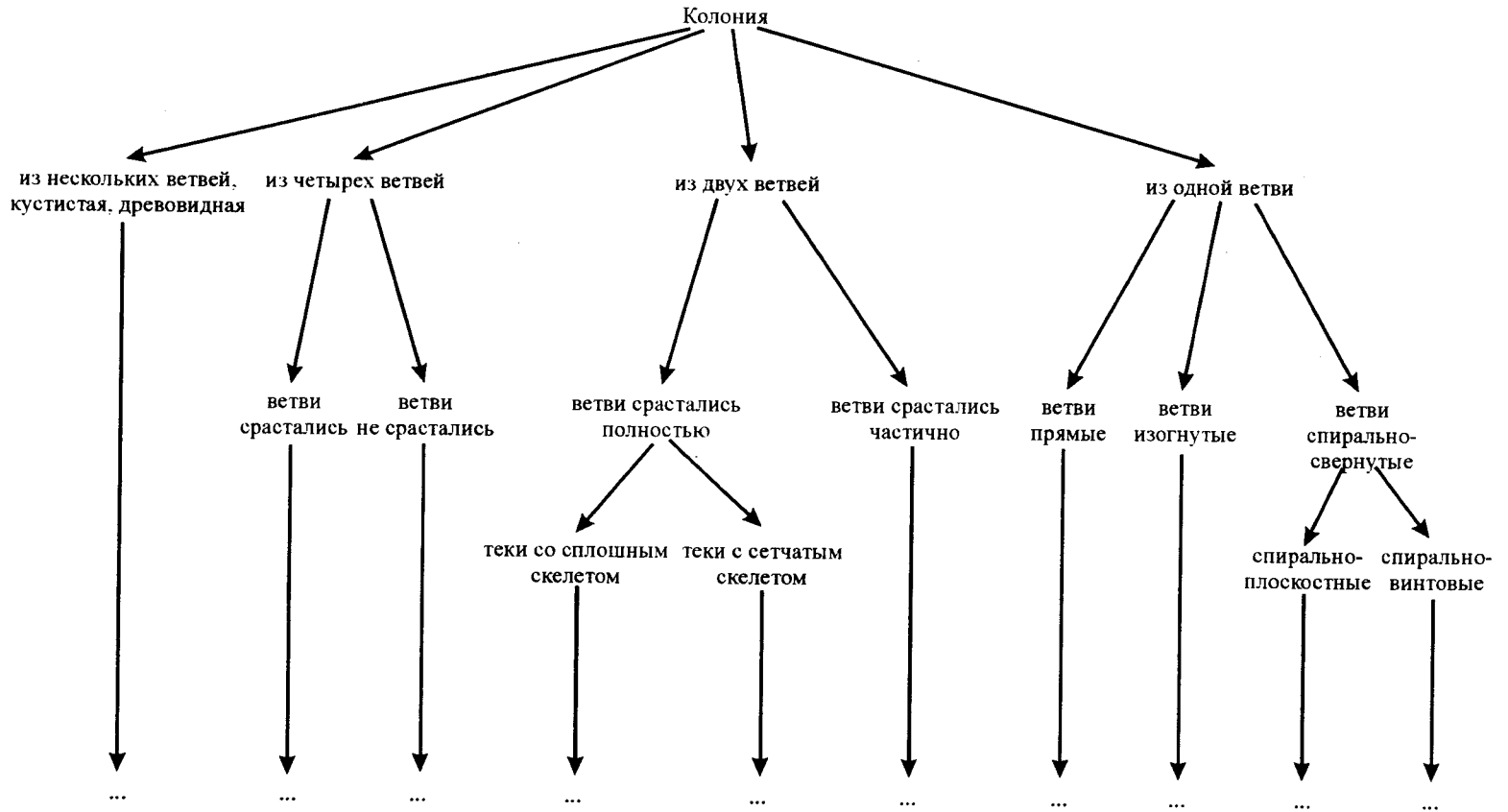
Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Определите родовую принадлежность данного экземпляра, используя ключ для определения и объяснение основных морфологических признаков, показанных на рис. 283—285:

Упражнение 2. Зарисуйте и опишите определенный экземпляр на заранее оставленном в тетради месте. Описание дайте в соответствии с признаками, отраженными в ключе для определения и показанными на рис. 283—285. На рисунке покажите основные морфологические особенности.

Упражнение 3. Составьте диагнозы надродовых категорий, поместив их на заранее оставленное в тетради место. Для этого проанализируйте опре-

Строение изученных родов граптолитов



Род

деленные и описанные роды, а также привлечите материал из лекций и учебника.

Упражнение 4. Впишите изученные роды в соответствующие типы колоний, как это показано на схеме 23 для рода *Monograptus*.

Упражнение 5. Составьте самостоятельно ключи для определения изученных родов граптолитов. Для этого используйте план описания и результаты предыдущих упражнений.

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 6. Составьте текстовую схему, отражающую среду обитания и образ жизни граптолитов, сгруппировав роды по следующим категориям: бентос, планктон, псевдопланктон. Для этого проанализируйте рис. 282 и материал, изложенный на лекциях и в учебнике.

Эволюция

Упражнение 7. Проследите и опишите стадии образования ветвей в астогенезе колонии *Dictyonema flabelliforme* (Eichwald), изображенной на рис. 287. Для ясности стадии выделены пунктиром.

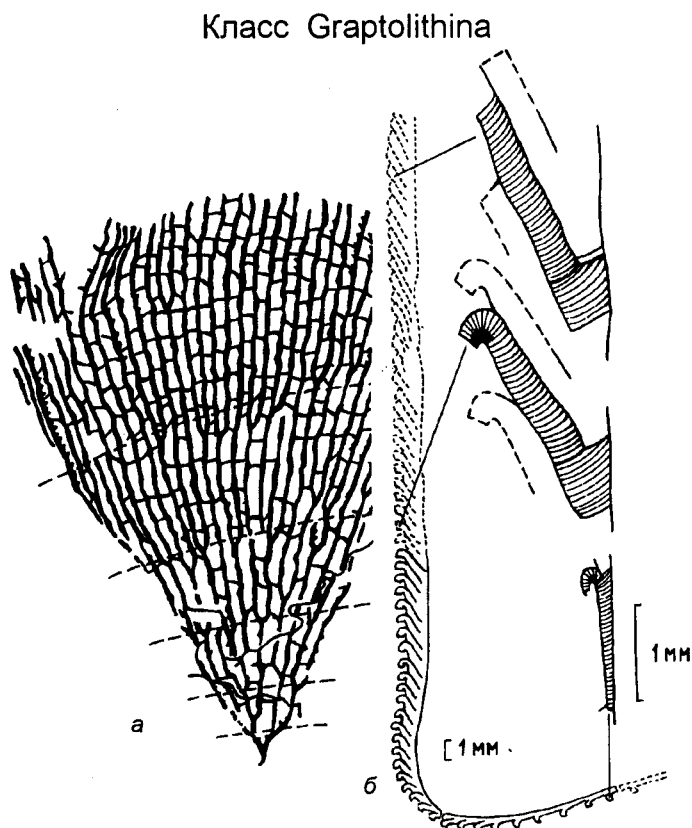


Рис. 287. Класс Graptolithina (С—С).

a — стадии образования ветвей в астогенезе колонии *Dictyonema flabelliforme* (Eichwald); *б* — изменение формы и частоты расположения тек в астогенезе колонии *Monograptus argenteus* (Nich.)
(*a* — *Treatise...*, V, 1970)

Упражнение 8. Проследите и опишите изменение формы тек в астогене-зе колонии *Monograptus argenteus* (Nicholson). Дайте характеристику каждой стадии, обратив особое внимание на частоту и расположение тек (рис. 287).

Зоологическая номенклатура

Упражнение 9. Проанализируйте названия перечисленных видов: *Phyllograptus typus* Hall, *Monograptus priodon* (Bronn.) и *Spirograptus turriculatus* (Barrande) и поясните, почему фамилии второго и третьего авторов заключены в скобки. Покажите положение любого из приведенных видов в системе царства Животные. Выделите наиболее употребительные окончания у изученных родов граптолитов и дайте их перевод. Для каких более высоких таксонов использовано это греческое слово?

Геохронология

Упражнение 10. Определите возраст отложений по комплексу граптолитов, состоящему из четырех родов: *Dictyonema*, *Diplograptus*, *Dendrograptus*, *Monograptus*. Для установления возраста необходимо выяснить время существования каждой формы и определить интервал их совместного существования.

?

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на 5 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных.

I. Когда существовал подкласс Graptoloidea?

1. O. 2. O—D₁. 3. O—S. 4. S.

II. Граптолиты имеют скелет:

1. Кремневый. 2. Известковый. 3. Роговой. 4. Склеропротеиновый.

III. У какого рода колония триморфная?

1. *Retiolites*. 2. *Diplograptus*. 3. *Dictyonema*. 4. *Rastrites*.

IV. У какого рода имелось два ряда тек?

1. *Diplograptus*. 2. *Pristiograptus*. 3. *Rastrites*. 4. *Monograptus*.

V. У какого рода ветви изогнутые?

1. *Monograptus*. 2. *Pristiograptus*. 3. *Retiolites*. 4. *Rastrites*.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте самостоятельно контрольную работу из 5 вопросов. Для этого используйте материал, изученный на практических занятиях, а также сведения, изложенные на лекциях и в учебнике.

Тип Хордовые. Phylum Chordata

Tun Chordata
Подтип Tunicata
Подтип Acrania
Подтип Vertebrata

Общая характеристика. Тип Chordata (греч. *chorde* — струна) вместе с полухордовыми, иглокожими и погонофоратами входят в раздел трехслойных вторичноротых животных. Для хордовых характерно наличие следующих особенностей: 1) хорды (*chorda dorsalis* — спинная струна); 2) спинная нервная трубка; 3) сегментация (метамерность) мускулатуры и других структур; 4) жаберные отверстия — от округлых до щелевидных.

Хорда представляет собой хрящеподобную или студнеобразную несегментированную струну, тянущуюся вдоль тела между кишечным трактом и спинным нервным тяжем. Хорда имеет энтодермальное (энтодермальное) происхождение, образуясь в эмбриогенезе в результате спинного отщуривания энтодермальной первичной кишки. Хорда состоит из специфических клеток, имеющих множество внутриклеточных полостей — *вакуолей*, заполненных лимфоподобной жидкостью. Вакуолизованные клетки окружены чехлом, состоящим из одного-двух слоев эластичной ткани. Благодаря такому специфическому строению хорда обладает большой упругостью, а ее расположение вдоль тела делает ее уникальным опорно-двигательным аппаратом. На эмбриональной стадии хорда имеется у всех хордовых животных, на взрослой — только у некоторых (круглоротые, бесчелюстные и рыбы — двоякодышащие, цельноголовые и осетровые).

Центральная нервная система хордовых имеет вид трубки, проходящей над хордой по спинной стороне тела (*спинномозговой канал*). Нервная трубка в эмбриогенезе возникает за счет эктодермы.

Для хордовых характерна *метамерность (сегментация)*, проявляющаяся в наличии серий одинаковых структур, последовательно и обычно попарно располагающихся вдоль тела. Такие продольные серии образуют позвонки, ребра, мускулатура, жаберные щели, выделительные (*нефридии*) и половые (*гонады*) структуры. Череп на эмбриональной стадии также состоит из метамерных структур. Метамерность структур, особенно мускулатуры, хорошо сохраняется в ископаемом состоянии.

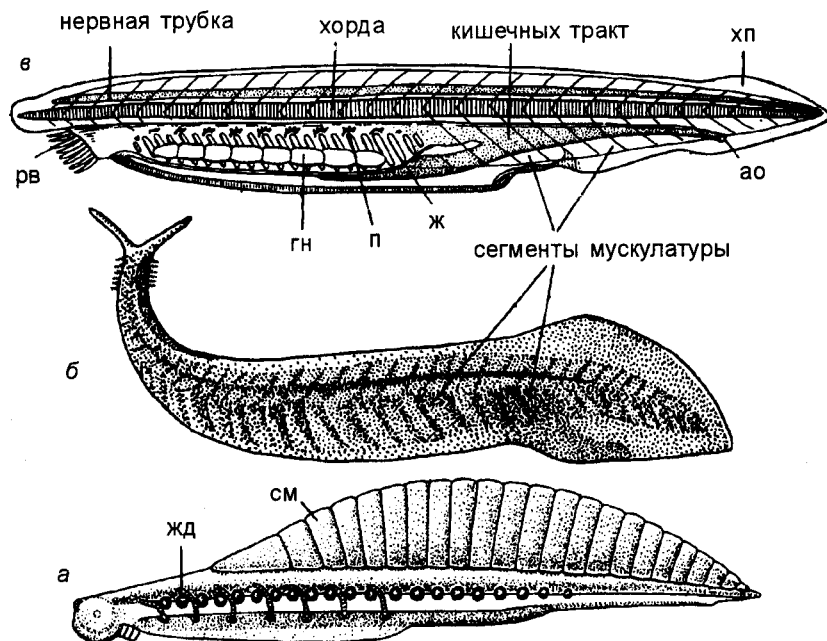


Рис. 288. Ископаемые и современные примитивные хордовые.

a — *Yunnanzoon* (Є₁), реконструкция, длина тела 3,7 см; *б* — *Pikaia* (Є₂), реконструкция; *в* — схема строения современного ланцетника *Amphioxus* (*a* — Dzik, 1995; *б* — Gould, 1989). Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *гн* — гонады; *ж* — жаберные щели; *жд* — жаберные дуги; *п* — почки; *рв* — ротовая воронка с щупальцами; *см* — сегменты мускулатуры; *хп* — хвостовой плавник

Принципы классификации и систематика. Современных хордовых подразделяют на три подтипа: Tunicata — Оболочники ($V?$, $S_2?$, $N_1?$, современность), Acrania — Бесчерепные ($V?$, E_2 — современность), Vertebrata — Позвоночные, или Черепные ($E_{1,2}?$, E_3 — современность). Они резко различаются на взрослой стадии, но в эмбриогенезе имеют общие черты, характерные для типа хордовых. Отнесение ископаемых хордовых к тому или иному подтипу встречает большие трудности (рис. 288). Скорее всего кембрийские хордовые образуют самостоятельные подтипы, имеющие общие признаки с позвоночными и бесчерепными, но отличающиеся от них другими особенностями строения. У раннекембрийского хордового *Yunnanzoon* из Китая наблюдается обособленный головной отдел, склеритовые окологлазные кольца, жаберные дуги, прямые сегменты мускулатуры, что сближает их с примитивными позвоночными. У среднекембрийского хордового *Pikaia* из Канады имеются ланцетовидный хвостовой плавник и V-образные сегменты мускулатуры, как у ланцетника из подтипа бесчерепных, но головной отдел обособлен, как у позвоночных, и т.д. К примитивным хордовым некоторые относят вендских ископаемых рода *Dickinsonia*, систематическое положение которых до сих пор дискуссионно: ?медузы, ?кольчатые черви, ?членистоногие, ?хордовые (см. рис. 10). Венд?, кембрий — современность.

Подтип Оболочники. Subphylum Tunicata

Оболочники, или Tunicata (лат. *tunicatus* — снабженный оболочкой, *tunica* — одежда у древних римлян), — морские низшие хордовые мешковидной формы, одиночные (длина 0,1 мм—50 см) и колониальные (длина до 4—20 м). Внешняя поверхность тела (оболочка) жесткая, хрящевидная или студенистая, содержит вещество, близкое к клетчатке растений. Большинство оболочников (сальпы, огнетелки, бочоночники, аппендикулярии) свободноплавающие формы, меньшинство (асцидии) — прикрепленный бентос. Асцидии способны абсорбировать ванадий. Венд?, поздний силур?, ранний неоген?, современность.

Подтип Бесчерепные. Subphylum Acrania

Общая характеристика. Бесчерепные, или Acrania (греч. *a*, *an* — отрицание; *cranion* — череп), — морские низшие хордовые, имеющие рыбообразное тело длиной до 8 см. Наиболее известным и изученным бесчерепным является современный ланцетник, получивший видовое название *Amphioxus lanceolatus* (Pallas, 1774) за форму хвостового плавника, напоминающего плоский обоюдозаостренный медицинский инструмент ланцет. Длина тела ланцетника достигает 7,5—8 см, внешне он сходен с мальком или маленькой рыбкой, сильно сплюсненной с боков. Тело ланцетника прозрачное, с однослойным эпителием. Его строение отражает характерные особенности хордовых (см. рис. 288). У ланцетника вдоль спинной стороны протягивается нервная трубка, ниже ее хорда, а под ней — пищеварительная трубка с передним

и задним отверстиями. Нервная трубка (спинномозговой канал) не доходит до переднего конца тела, головное расширение мозга и череп отсутствуют, что отражено в названии подтипа — *Ascrania* (Бесчерепные). Пищеварительная трубка начинается с предротовой воронки, окруженной короткими отростками — щупальцами. Воронка ведет в рот, далее находится глотка с многочисленными жаберными щелями. Выделительные (почки) и половые (гонады) структуры также располагаются метамерно. Многочисленные мышечные сегменты имеют по бокам характерный V-образный изгиб.

Образ жизни и геологическое распространение. Большинство бесчерепных — свободноплавающие формы. Ланцетник ведет бентосный образ жизни, погружаясь задним концом в грунт, непродолжительное время может плавать или ползать. Глубины обитания ланцетника — от литорали до верхней сублиторали. Способ питания — сосуще-всасывающий через ротовую воронку с щупальцами. Венд?, средний кембрий — современность

Подтип Позвоночные, или Черепные. ***Subphylum Vertebrata, или Craniata***

Подтип Vertebrata
Инфратип Agnatha
Инфратип Gnathostomi

Общая характеристика. Подтип *Vertebrata* (лат. *vertebrae* — позвонок), или *Craniata* (греч. *kranion*, лат. *cranium* — череп), отличается от подтипов *Tunicata* и

Ascrania прежде всего развитием позвоночного столба и черепной коробки. Они, вероятно, появились в конце раннего кембрия и существуют до настоящего времени (рис. 289).

У позвоночных хорда замещается позвонками разной степени окостенения (рис. 290). Промежуточные хрящевидные диски *позвоночного столба* сохраняют гибкость и двигательную функцию, а его жесткие позвонки усиливают опорную функцию бывшей хорды. Основной план строения отдельных позвонков совпадает. Каждый *позвонок* состоит из тела и трех отростков (за исключением первого шейного позвонка — *атланта*). Строение сочленовной поверхности тел позвонков отличается у разных групп позвоночных. Двояковогнутые (*амфицельные*) тела позвонков характерны для рыб, но встречаются и у древних земноводных, пресмыкающихся и птиц. Седловидные позвонки (*гетероцельные*) известны только у птиц. Плоские тела позвонков (*платицельные*) характерны для млекопитающих, но встречаются и у некоторых групп пресмыкающихся, переходных к млекопитающим. Изменение сочленовной поверхности тел позвонков отражает разные эволюционные пути их окостенения. Одновременно с этим процессом происходила дифференциация позвоночного столба на отделы. Сначала возникли два отдела: туловищный и хвостовой (рыбы). Затем обособились еще два и стало 4 отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой (земноводные). У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих число отделов достигло пяти: *шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой*.

Скелет позвоночных подразделяют на внутренний и наружный. Состав внутреннего скелета (*эндоскелета*) может изменяться от полностью органического хрящеподобного (например, хорда) до минерально-органического костного с разнообразными переходами между ними. Хрящеподобный скелет состоит из соединительной ткани, которая в костном скелете замещается карбонатами и фосфатами кальция. К внутреннему скелету позвоночных

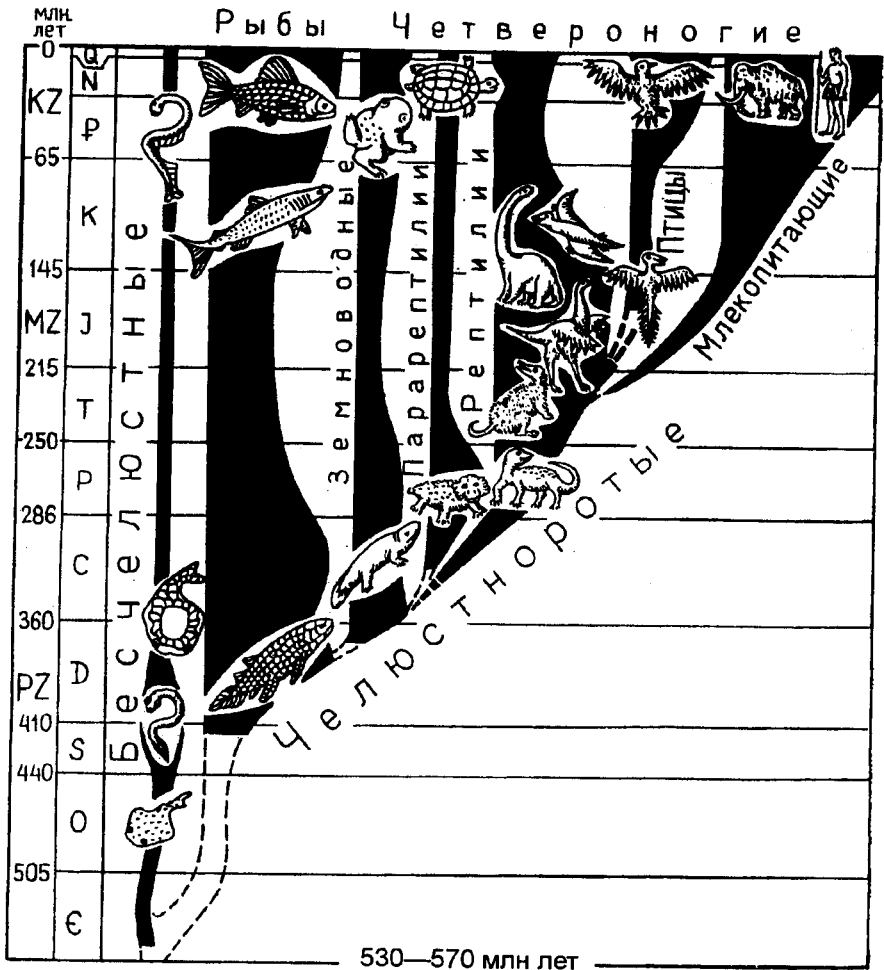


Рис. 289. Геохронологическое распространение позвоночных

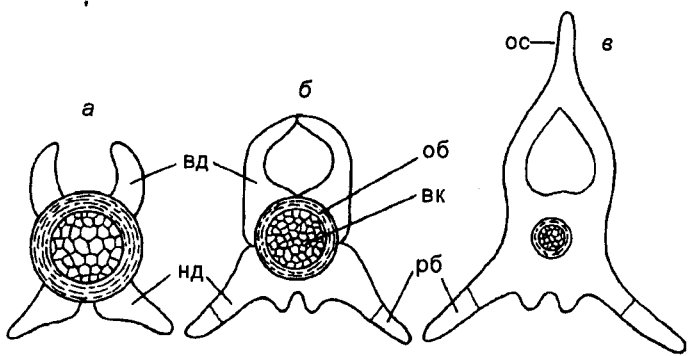


Рис. 290. Схема образования позвонков вокруг хорды (Основы палеонтологии, 11, 1964).
 Обозначения: вд — верхние дуги; вк — вакуолизированные клетки хорды; нд — нижние дуги; об — оболочка хорды; ос — остистый отросток; рб — ребра

кроме хорды, позвоночного столба, ребер и грудины относят скелет головы и пояса конечностей (плечевой и тазовый).

Наружный скелет (*экзоскелет*) позвоночных представлен *кожными костями* (они не имеют хрящевых предшественников), шипиками, зубами, пластинами, щитками, чешуями, перьями, шерстью, волосами и рогами. Кожные кости экзоскелета могут срастаться с внутренними костями эндоскелета, создавая единые функциональные конструкции. Примером таких конструкций являются панцири черепах и плечевые пояса четвероногих позвоночных, у которых ключица является кожной костью, а также череп, состоящий из внутренних и кожных костей.

Зародыши позвоночных окружены различными оболочками, защищающими их от воздействия внешней среды, что важно для сохранения потомства. У парарептилий, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих имеется зародышевая оболочка *амнион*, за что они получили название *Amniota* (греч. *amnion* — оболочка пузыря, заполненного околозародышевой жидкостью). Кроме того, у амниот имеется зародышевая оболочка *аллонтаис*, принимающая участие в образовании плаценты. У круглоротых (миноги, миксины), рыб и земноводных оболочки амнион и аллонтаис отсутствуют, эти животные входят в группу *Anamnia* (греч. *a, an* — отрицание). Анамнии тесно связаны с водной средой (*первичноводные*), амниоты — с сушей и реже с водой (*вторичноводные*).

Необходимо также остановиться на строении хвостового плавника, действующего при движении как руль. По отношению к осевому скелету и числу лопастей выделяют несколько вариантов хвостового плавника, но базисными являются два — *протоцеркальный* и *гетероцеркальный*. В протоцеркальном хорда и позвоночный столб на всем протяжении расположены горизонтально, в гетероцеркальном они заггибаются в хвостовой части тела вверх или вниз (рис. 291).

Среда обитания. Ареалы обитания позвоночных широчайшие: они успешно освоили водное, наземное, воздушное и космическое пространство. Такое широкое распространение стало возможным благодаря высокому уровню морфофизиологического развития всех функциональных систем, что отразилось в сложности поведения и большой приспособляемости (адаптации) к разным средам обитания.

Принципы классификации, систематика и геологическое распространение. Подтип Позвоночные разделяют на инфратипы: Бесчелюстные — *Agnatha* ($\epsilon_{1,2}?$, ϵ_3 —Q) и Челюстноротые — *Gnathostomi* (S_2 —Q). У первых рот работает как сосущее-всасывающий аппарат, у вторых — как капкан. Ранний — средний кембрий?, поздний кембрий — современность.

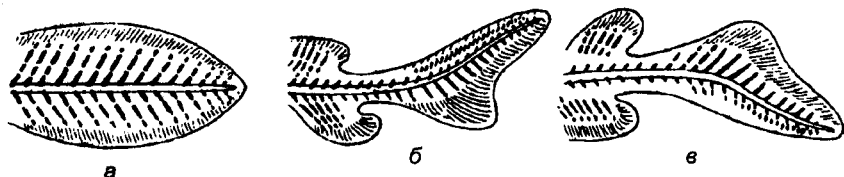


Рис. 291. Положение осевого скелета в хвостовом плавнике.
а — прямолинейное, б — изогнутое вверх, в — изогнутое вниз

Инфратип Бесчелюстные. Infraphylum Agnatha

Инфратип Agnatha
Класс Diplorhina
Класс Monorhina

Общая характеристика. Основным признаком инфратипа Agnatha (греч. *a, an* — отрицание; *gnathos* — челюсть) — отсутствие челюстей, поэтому захват пищи сосуще-всасывающий. У бесчелюстных хорда развита на протяжении всей жизни; скелет внутренний, включая *хрящевой череп*; мешкообразные жаберы эндодермального происхождения; жаберные отверстия варьируют от округлых до щелевидных числом от 1 до 15; парные плавники отсутствуют (у некоторых имеются аналоги в виде парных грудных придатков, функционально действующие как плавники). Перечисленные признаки четко отличают рыбоподобных бесчелюстных от настоящих (челюстных) рыб, хотя некоторые черты строения и разнообразие внешнего вида совпадают. У бесчелюстных кроме двух глаз развит срединный светочувствительный орган (теменной «глаз»). У многих в передней части тела имеются *сенсорные каналы — органы боковой линии*. Они связаны с регистрацией давления и, возможно, с выработкой электрических импульсов, как это наблюдается у современных рыб. Вымершие бесчелюстные имели внешний скелет из разнообразных кожных костных образований. Кожа современных бесчелюстных покрыта только слизью. Максимальная длина тела у ископаемых достигает 2 м, у современных — 1 м.

Условия существования и образ жизни. Бесчелюстные относятся к эвригаллиным формам, обитавшим в морских, солоноватых и пресных водах. Они живут преимущественно в придонных слоях мелководья, реже в пелагиали Мирового океана. По типу питания — илоеды, падалееды, сестонофаги.

Принципы классификации, систематика и геологическое распространение. К бесчелюстным позвоночным относят классы: Парноноздревые — Diplorhina (E_3-D), Одноноздревые — Monorhina (S_2-Q) и условно класс Конодонтоносители — Conodontophorata (E_3-T). Возможно, к бесчелюстным следует относить *Yunnanzoon* (E_1) (подробнее см. с. 428 и рис. 288). Ранний — средний кембрий?, поздний кембрий — современность.

Класс Парноноздревые. Classis Diplorhina

Класс Diplorhina
Подкласс Thelodonti
Подкласс Heterostraci

Общая характеристика. Класс Diplorhina (греч. *diplos* — двойной; *rhis, rhinos* — нос) назван по присутствию двух обонятельных (носовых) капсул, которые открывались в крышку ротовой полости. Класс вымерший, от него сохранились единичные ядра с отпечатками внутренних органов и многочисленные кожные элементы и комплексы, которые обычно называют зубами, чешуями, пластинами, щитами и панцирями. Кожные образования имели простую однослойную и двухслойную либо сложную трехслойную структуру. Хвостовой плавник дополнялся обычно спинным, но парные боковые плавники отсутствовали. Форма тела от уплощенной до веретеновидной, максимальная длина до 2 м. Рот преимущественно щелевидный.

Принципы классификации, систематика и геологическое распространение. Парнооздревые представлены двумя подклассами: Телодонты — *Thelodonti* (O—D₁) и Разнощитковые — *Heterostraci* (Є₃—D).

Подкласс Телодонты. *Subclassis Thelodonti*

Общая характеристика. В подклассе *Thelodonti* (греч. *thele* — сосок; *odus*, *odontos* — зуб) кожные скелетные образования располагались изолированно, реже плотно, но не срастались в единые комплексы и панцири. Они имели разнообразную форму: уплощенно-чешуевидную, шиповидную, коническую, зубовидную или игольчатую. Прimitивные кожные образования состояли только из дентина, более сложные — из дентина и тонкого слоя эмали. Сложные образования относят к плакоидной группе чешуй (см. с. 443). Телодонты имели преимущественно уплощенную форму тела, реже веретеновидную, максимальная длина 40 см. Характерными родами подкласса являются *Thelodus* и *Phlebolepis* (рис. 292). У телодуса уплощенное тело длиной до 20—25 см, сильно расширено в первой трети и несущее боковые заостренные выросты; чешуи изолированные, уплощенные, гладкие; форма чешуи изменяется по направлению к хвосту от округлой и овальной до каплевидной и четырехугольной. У флеболеписа тело веретеновидное, длиной до 7 см; чешуи с продольными гребнями, черепацеобразно налегающие друг на друга.

Класс Diplorhina

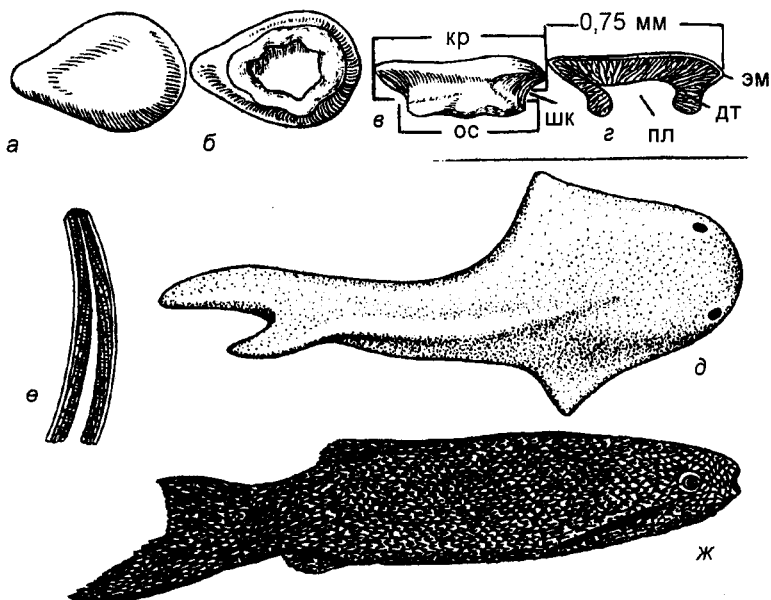


Рис. 292. Подкласс *Thelodonti* (O—D₁).

a—d — *Thelodus* (O—S): *a—г* — чешуя (*a* — сверху, *б* — снизу, *в* — сбоку, *г* — сечение), *д* — реконструкция, длина тела 20 см; *е* — *Archodus* (O₁), конический кожный зуб; *ж* — *Phlebolepis* (S₂), реконструкция, длина 7 см. Обозначения: дт — дентин; кр — коронка; ос — основание; пл — полость пульпы; шк — шейка; эм — эмаль

Образ жизни и геологическое распространение. Телодонты обитали в мелководье прибрежно-морских, лагунных и солонатоводных бассейнов, вели малоподвижный придонный образ жизни. Ордовик — ранний девон.

Подкласс Разнощитковые. Subclassis Heterostraci

Общая характеристика. В подклассе Heterostraci (греч. *heteros* — разный; *ostracon* — панцирь) кожные скелетные образования располагались компактно и были представлены в передней части тела панцирем, а в остальной — чешуями и зубами. *Панцирь* состоял из небольшого числа крупных пластин, щитов и различного числа более мелких пластин, примыкающих и срастающихся друг с другом. Панцирь закрывал голову и переднюю часть туловища, у него имелись парные и непарные выросты. В эволюции подкласса четко наблюдается усиление целостности панциря за счет уменьшения числа пластин и исчезновения швов между ними. Чешуи, покрывавшие среднюю и заднюю части туловища и хвост, налегали друг на друга или топорщились косо вверх. Форма чешуй и кожных зубов разнообразная: округлая, многоугольная, эллиптическая, ромбовидная, прямоугольная, различно вытянутая и изогнутая. Верхняя поверхность чешуй и пластин бугорчатая или ребристая, редко гладкая. Чешуи и кости панциря имеют сложное трехслойное строение: верхний слой — *дентин* и эмалеподобное вещество; средний — зубчатый или с призматическими «пустотами» — *аспидин*; нижний — из горизонтальных пластинок — *изопедин*.

Разнощитковые имели преимущественно веретеновидную форму тела с более или менее уплощенными спинной и брюшной сторонами, максимальная длина до 2 м. Внутреннее строение головного отдела разнощитковых довольно сложное, с хорошо развитой центральной нервной системой и разнообразными чувствительными каналами.

Характерными родами подкласса являются девонские *Drepanaspis*, *Poraspis* и *Pteraspis* (рис. 293). У порасписа тело веретеновидной формы, длиной до 24 см; число основных пластин шесть; две самые крупные пластины образуют спинной и брюшной щиты; спинной щит с крупными порами чувствительных каналов и небольшим полукруглым выступом впереди и сзади; чешуи в туловищном отделе косо топорщатся. У птерасписа веретеновидное тело длиной до 30 см; панцирь состоит из десяти основных пластин, три самые крупные пластины — это спинной и брюшной щиты и вытянутая треугольная «лицевая» пластина с передним заострением. Панцирь впереди имеет по одной пластине, а сзади спинную пластину. Чешуи в туловищном отделе плотно налегают друг на друга. У дрепанасписа тело длиной до 60 см сильно расширено в передней части, уплощенное сверху и выпуклое снизу.

Условия существования, образ жизни, геологическое значение. Разнощитковые обитали в мелководье краевой зоны моря, лагунах, дельтах и руслах рек, вели малоподвижный придонный образ жизни, но некоторые были довольно активными пелагическими формами. Разнощитковые имеют большое значение для корреляции морских и континентальных отложений верхнего силура и нижнего—среднего девона, особенно в тех случаях, когда другая фауна отсутствует. Поздний кембрий — девон.

Класс Diplorhina

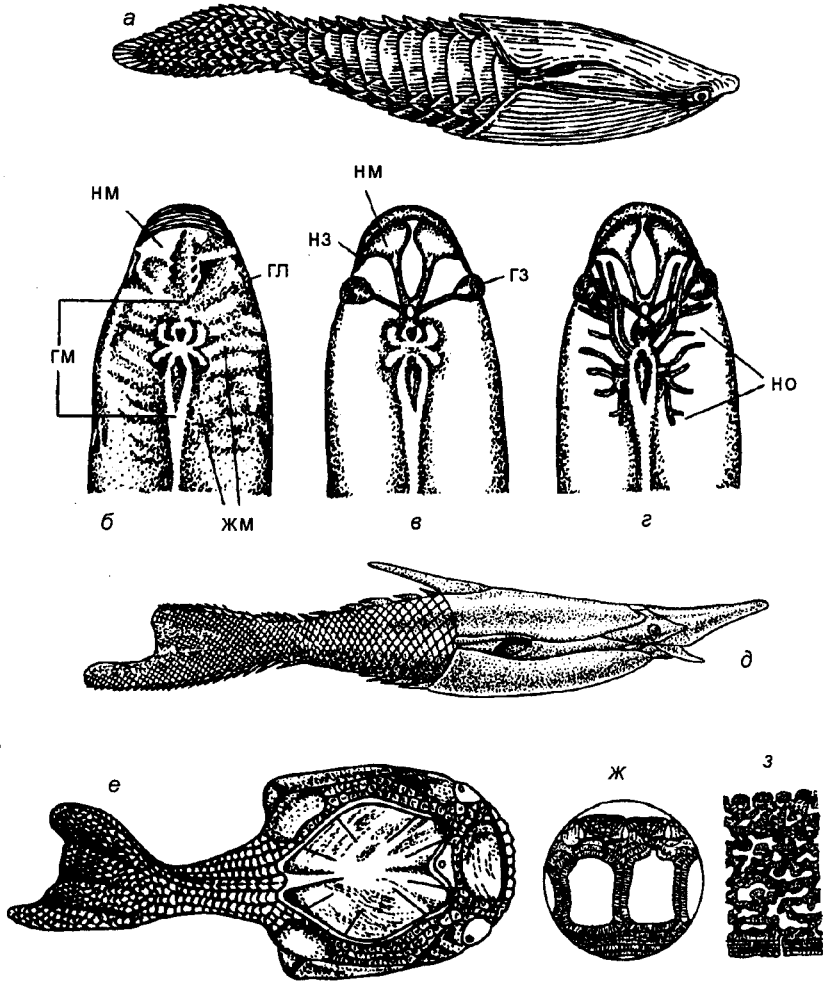


Рис. 293. Подкласс Heterostraci (Є₃-D).

a-z — *Poraspis* (D₃): *a* — реконструкция, длина тела до 24 см, *б-г* — строение головного отдела: *б* — внутреннее ядро, *в, г* — реконструкции; *д* — *Pteraspis* (D₁), реконструкция, длина тела до 30 см; *е* — *Drepanaspis* (D₁), реконструкция, длина тела до 60 см; *ж, з* — микроструктура: *ж* — щита *Poraspis*, *з* — пластинки *Psammolepis* (Основы палеонтологии, 11, 1964; Новицкая, Каратаютте-Талимаа, 1989).
 Обозначения: *гз* — глаза; *гл* — глазницы; *гм* — отделы головного мозга; *жм* — жаберные мешки; *нз* — ноздри; *нм* — носовые мешки; *но* — нервные ответвления

Класс Одноноздревые. Classis Monorhina

Класс *Monorhina*
 Подкласс *Anaspidia*
 Подкласс *Osteostraci*
 Подкласс *Cyclostomi*

Общая характеристика. Класс *Monorhina* (греч. *monos* — один; *rhus, rhynos* — нос) назван по наличию одной обонятельной капсулы. У вымерших форм наружный костный скелет состоял из разнообразных пластин и чешуй, расположенных компактно, вплоть до образования панциря; у современных кожа «голая» (рис. 294). Структура костных образова-



Рис. 294. Класс Monorhina (S_2-Q).

a — *Pharingolepis* (D_1), реконструкция, длина тела до 25 см; *б-г* — *Hemicyclaspis* (D_1): *б, в* — реконструкция, длина тела до 40 см, сбоку (*б*) и сверху (*в*), *г* — расположение нервных окончаний в сенсорном поле головного отдела; *д, е* — современная минога *Lampetra*: *д* — со стороны рта, *е* — общий вид сбоку, длина тела до 1 м. Обозначения: *вп* — верхняя пластинка; *жо* — жаберные отверстия; *нп* — нижняя пластинка; *рз* — роговые зубы; *сп* — сенсорное поле; *яз* — язычковая пластинка

ний сложная — от трехслойной до вторично-упрощенной. Имеются пара брюшных складок, непарный спинно-хвостовой плавник и редко — пара грудных выростов, напоминающих плавники. У некоторых однооздревых имелся язык с роговыми зубчиками. Тело — от веретеновидного до змеевидного, обычно сжатое с боков, максимальная длина до 1 м. Рот — от щелевидного до округлого и грушевидного. Однооздревые, вероятно, произошли от парнооздревых телодонтов.

Систематика. Однооздревые представлены тремя подклассами: Беспанцирные (S_2-D), Костнопанцирные (S_2-D) и Круглоротые ($S?$, $C?$, Q).

Подкласс Беспанцирные. Subclassis Anaspida

В подклассе Anaspida (греч. *a, an* — отрицание; *aspis* — страшилище, изображенное на щитах воинов), или Беспанцирные, наружный кожный скелет состоял из различных чешуевидных пластинок, но головной щит и панцирь

отсутствовали. Тело веретеновидное, максимальная длина 25 см. Поздний силур — девон.

Подкласс Костнопанцирные. ***Subclassis Osteostraci***

Подкласс *Osteostraci* (греч. *osteon* — кость; *ostracon* — панцирь) — костнопанцирные, или *Cephalaspides*, имел наружный кожный скелет, представленный головным щитом, на остальной части тела — *чешуевидными пластинами*. По бокам щита располагались полосы из мелких пластинок, где, вероятно, находились органы чувств, регистрирующие давление и т.д. У некоторых родов, например *Hemicyclaspis*, развивалась одна пара грудных выростов, внешне и функционально сходных с плавниками настоящих рыб (рис. 294, б—г). Спинная сторона тела гемицикласписа уплощенная, максимальная длина 40 см. Формы малоподвижные, придонные, могли, вероятно, закапываться в ил. Поздний силур — девон.

Подкласс Круглоротые. ***Subclassis Cyclostomi***

Подкласс *Cyclostomi* (греч. *cyclos, kyklos* — круг, колесо; *stoma* — рот) — Круглоротые — представлен современными миногами и миксинами. Кожа у них «голая», без скелетных образований. Парные плавники отсутствуют. В ротовой полости и на языке многочисленные роговые зубовидные образования в виде конусов и гребневидных пластин (рис. 294, д, е). Форма тела змеевидная, максимальная длина 1 м. У миног и низших рыб (например, акул) внутри толстой кишки есть спиральный канал, внутреннее ядро которого иногда встречается в ископаемом состоянии. Миксины и миноги — морские и пресноводные хищники, реже паразиты; это преимущественно проходные формы, заходящие в пресные воды для размножения. Силур?, карбон?, современность.

Класс Конодонтофораты. **Classis Conodontophorata**

Общая характеристика. *Conodontophorata* (лат. *conus* — конус; греч. *odus, odontos* — зуб; *phoros* — несущий), или конодонтоносители, — вымершая группа, представленная преимущественно маленькими, обычно микроскопическими зубовидными образованиями. Зубы впервые описал и дал название *Conodonta* более ста лет назад российский ученый Х.Пандер (1856). Он обнаружил их в отложениях карбона на окраине Москвы у Дорогомилловской заставы. Первый отпечаток тела конодонтоносителя с зубовидными образованиями в головном отделе нашли в 1983 г. в отложениях карбона Шотландии (рис. 295). Согласно реконструкции Е.Дзика (Dzik, 1995), *конодонтоноситель* имел узкое тело с непарными плавниками длиной около 3,2—4 см, сходное по форме с современными круглоротыми миногами и миксинами. В головном отделе находились концентрически расположенные зубовидные *конодонтовые элементы*; они частично выступали наружу. Строение ротово-

Класс Conodontophorata

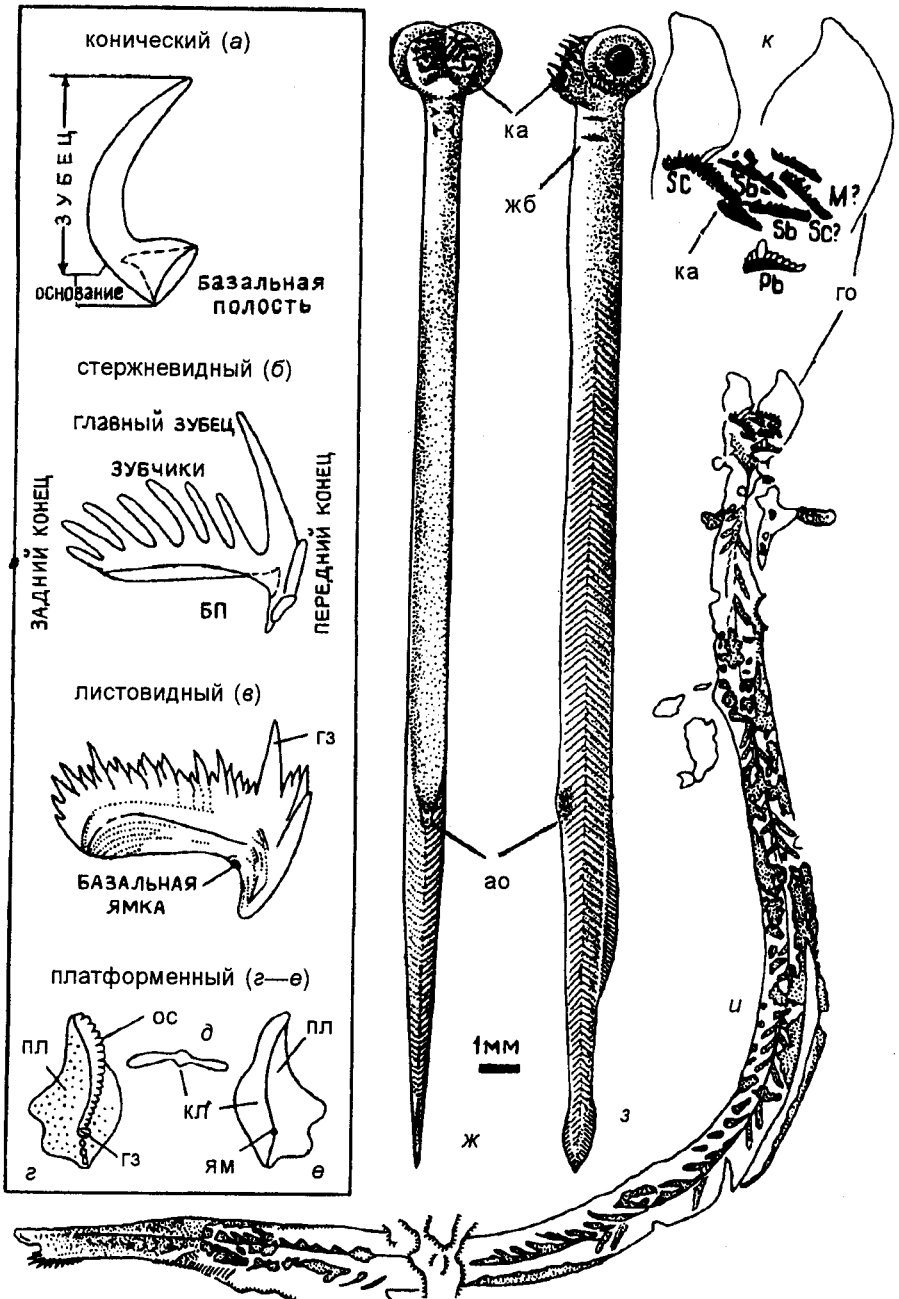


Рис. 295. Класс Conodontophorata (Є₃-Т).

a-e — схема строения конодонтовых элементов: *a-e* — сбоку, *г* — сверху, *д* — поперечное сечение, *е* — снизу; *ж, з* — реконструкция конодонтоносителя: *ж* — вид снизу, *з* — вид сбоку; *и* — отпечаток конодонтоносителя в нижнекаменноугольных породах Шотландии; *к* — головной отдел, сильно увел. (Dzik, 1986; *и* — Briggs et al., 1983). Обозначения: *ао* — анальное отверстие; *бп* — базальная полость; *гз* — главный зубец, или бугор; *го* — головной отдел; *жб* — жаберные щели; *кл* — киль; *ка* — конодонтовый аппарат; *ос* — осевой гребень; *пл* — платформа; *ям* — базальная ямка; *M, Sb, Sc, Pb* — индексы конодонтовых элементов

го отдела совпадало с сосущо-всасывающим ротовым аппаратом круглоротых. По бокам головы конодонтоносителя располагались два огромных глаза со склеротическими кольцами. Сегменты мускулатуры имели V-образный изгиб, как у ланцетника. На отпечатках конодонтоносителей виден также узкий тяж, идущий вдоль спинной стороны тела (? хорда). Через десять лет после первой находки обнаружили еще 15 отпечатков ордовикских конодонтоносителей в Южной Африке (1993, 1995), сохранивших склеротические окологлазничные кольца и другие особенности строения передней части тела. Предполагают, что длина ордовикских конодонтоносителей достигала 34 см.

Химический анализ зубовидных образований (именно их называют *конодонтами*) показал, что они состоят из сложного фосфата кальция группы апатита (как у позвоночных). Цвет зубов преимущественно серый, желтый и коричневый разной насыщенности и оттенков. Размеры зубов — от долей миллиметра до 3—5 мм. По морфологии зубы подразделяют на простые и сложные. *Простые конодонты* представлены конусовидными образованиями, изогнутыми дуговидно или крючковидно (рис. 295). В основании конического зуба имеется базальная полость, в которой при жизни находилась мягкая ткань (аналог пульпы млекопитающих). От простых конодонтов произошли *сложные* — стержневидные, листовидные и платформенные.

Листовидные конодонты имеют вид зазубренной пластины, у которой высота зубца меньше или равна высоте основания. Каждый зубец представляет собой верхнюю часть бывшего конического зуба, сплющенного с боков. У *стержневидных конодонтов* в отличие от листовидных высота зубца больше высоты основания. Главный зубец определяется положением под ним базальной полости, или ямки, он обычно крупнее остальных.

При горизонтальном расширении основания листовидного конодонта образуется единая уплощенная пластина, в результате чего возникает *платформенный конодонт*. В средней части платформы проходит срединный, или осевой, гребень (лист), сходный по плану строения с теми или иными листовидными конодонтами. Ширина платформы варьирует от узкой до широкой; ее боковые стороны обычно асимметричны. Верхняя поверхность платформы, как правило, несет шипики, бугорки и ребра, которые по направлению к срединному гребню могут становиться более пологими. Нижняя поверхность платформы практически гладкая, но вдоль основания *срединного гребня* развит киль, а под главным зубцом находится *базальная ямка*, или полость. По морфологии нижней стороны платформенные конодонты подразделяют на планатные и скафатные. *Планатные* (лат. *planus* — плоский, ровный) имеют плоскую платформу с базальной ямкой или небольшой базальной полостью. У *скафатных* (греч. *skaphe* — ладья, челнок) платформа выпуклая, основание вогнутое с глубокой базальной полостью.

Кроме многочисленных изолированных находок конодонтов найдены единичные серии конодонтовых элементов, образующих определенные совокупности, названные *конодонтовым аппаратом*. По общепринятым реконструкциям расположение конодонтовых элементов в аппарате двустороннесимметричное. В соответствии с этим они находились линейно внутри рта и глотки вдоль оси тела (рис. 296). Элементы конодонтового аппарата получили буквенные латинские индексы. В передней части аппарата находились разнообразнообразные стержневидные и листовидные конодонтовые элементы (M, Sa, Sb, Sc, Sd), в задней — платформенные элементы Pb и Pa (в аппарате после-

Класс Conodontophorata

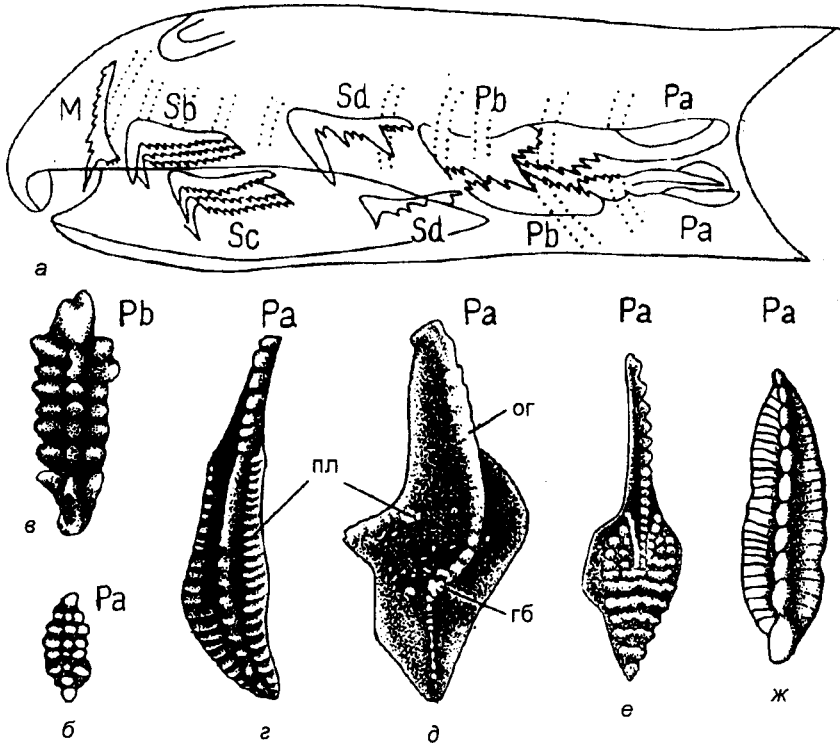


Рис. 296. Класс Conodontophorata (Є₃-Т).

a — реконструкция конодонтового аппарата и его положение в головном отделе, вид сбоку; *б-ж* — платформенные конодонтовые элементы, вид сверху, сильно увел.: *б, в* — *Icriodus* (S₂-D), *г* — *Polygnathus* (D-C₁), *д* — *Palmatolepis* (D₃), *е* — *Idiognathodus* (C₂-P₁), *ж* — *Gondolella* (C₂-P₁) (*a* — Nicoll, 1984). Обозначения: гб — главный бугор; ог — осевой гребень; пл — платформа. Индексы конодонтовых элементов: М — листовидный, Sb, Sc, Sd — стержневидные, Pb, Pa — платформенные варианты

дний). У элемента Pb платформа узкая, зачаточная. На рассмотренной выше реконструкции Е.Дзика (см. рис. 295, ж) при сохранении двусторонне-симметричного плана строения перечисленные конодонтовые элементы располагались концентрически и только в ротовом отделе, частично выходя наружу.

Для классификации конодонтоносителей (и для биостратиграфии) наибольшее значение имеют платформенные конодонты. Конодонтовый аппарат служил для захвата и удержания пищи. Функция перетирания пищи под вопросом, так как неизвестно строение ротового отдела. Скорее всего его строение аналогично современным бесчелюстным круглоротым, у которых ротовой отдел выполняет сосуще-всасывающую, а не жевательную функцию.

Образ жизни и условия существования. Конодонтофораты вели nektonный пелагический или придонный, возможно, и донный образ жизни в морских акваториях. Выявлены определенные экологические группировки конодонтофорат — от глубоководных до мелководных вплоть до рифовых сообществ.

Изменение окраски конодонтов в зависимости от степени метаморфизма пород
(*Treatise...*, W, 1981; *Петросянц, Овнатанова, 1985*)

Индекс окраски конодонтов (ИОК)	Цвет конодонтов	Температура, °С	Тип скопления
1	светло-желтый, прозрачный	50—80	газ
1,5	светло-желтый, почти прозрачный	50—90	газ
2	желто-коричневый	60—140	нефть
3	темно-коричневый	110—200	конденсат
4	темно-коричневый, пятнистый	190—300	газ
5	темно-серый, почти черный	300—480	газ
6	черный с белесостью	360—550	углеводороды разрушаются, нельзя ожидать углеводородных скоплений
7	белый молочный	480—720	
8	белый молочный, опокovidный	800	

Систематическое положение. Особенности строения конодонтоносителей заставляют относить их к типу хордовых (сегменты мускулатуры с V-образным изгибом) и подтипу позвоночных (строение и апатитовый состав зубов, склеротические окологлазничные кольца). Среди позвоночных положение конодонтофорат неясное, скорее всего они относятся к инфратипу бесчелюстных, как и современные миноги. Конодонтовые элементы сравнивали с зубным аппаратом червей (сколекодонты, см. рис. 151, e), радулой гастропод (см. рис. 187, z) или рассматривали их как элементы, сходные с щетинками морских стрелок — тип *Chaetognatha*. Некоторые ученые рассматривали конодонтовые элементы как фрагменты внешней скульптуры неизвестных вымерших животных.

Геологическая история. Геологическая история конодонтофорат прослежена с позднего кембрия по триас. Из кембрия известны только простые конические конодонты. В ордовике кроме простых встречались сложные конодонты стержневидного и листовидного вариантов. В силуре появились первые платформенные конодонты, достигшие максимального биоразнообразия в девоне, карбоне и перми.

Геологическое значение. Конодонтофораты — важная группа для биостратиграфии палеозоя, нередко более значимая, чем граптолиты, фузулиниды и остракоды. Конодонтовые элементы нашли специфическое неожиданное применение при поисках нефти и газа. Во время геологических работ в нефтегазоносных провинциях Северной Америки заметили, что окраска конодонтов изменялась по мере увеличения палеотемператур катагенеза. Экспериментальные лабораторные работы подтвердили это наблюдение. Оказалось, что при температурах от 360 до 800°С цвет конодонтов меняется от черного с белесостью до белого молочного опокovidного. Конодонты такой окраски указывают, что отложения, их содержащие, неперспективны на поиски нефти и газа, так как при температурах выше 360°С углеводороды разрушаются. Конодонты иной окраски, наоборот, тесно связаны с перспективными скоплениями углеводородов (табл. 29). Поздний кембрий — триас.

Инфратип Челюстноротые. Infraphylum Gnathostomi

Инфратип Gnathostomi
Надкласс Pisces
Надкласс Tetrapoda

Общая характеристика. Основной признак инфратипа Gnathostomi (греч. *gnathos* — челюсть; *stoma* — рот) — не просто наличие нижней и верхней челюстей, а их подвижное сочленение, позволяющее захватывать и удерживать пищу по принципу капкана. У челюстноротых в отличие от бесчелюстных хорда, как правило, имеется только на ранних стадиях развития; внутренний скелет, включая и череп, преимущественно окостеневший; жабры перистые, эктодермального происхождения; жаберные отверстия числом 1—7 щелевидные; имеются парные конечности разнообразного строения и функций. У рыб парные конечности представлены грудными и брюшными плавниками, у птиц — крыльями и нижними конечностями, у земноводных, рептилий и большинства млекопитающих — передними и задними конечностями, у приматов — руками и ногами. У древних и примитивных челюстноротых сохраняются некоторые черты бесчелюстных (например, хрящевой скелет, сенсорные органы боковых каналов, теменной «глаз», примитивные кожные пластинки), но наличие подвижной нижней челюсти их четко отличает. Размеры тела челюстноротых колеблются от 1 см до 33 м. Максимальные размеры у китообразных — 33 м, а минимальные у колибри — 5,7 см, землероек — 4 см, у филиппинских бычковых рыб — 1 см.

Среда обитания. Челюстноротые освоили водную, наземную и воздушную среду. В водной среде они обитают в гиперсолёных, нормально-солёных и пресноводных бассейнах на всех глубинах; в наземной среде — от болот и пустынь до горных ледников, от экватора до полюсов. Воздушная среда является местом временного обитания птиц и некоторых млекопитающих (летучая мышь и др.). Человек активно осваивает космическое пространство.

Принципы классификации, систематика и геологическое распространение. Предками челюстноротых считают бесчелюстных телодонтов из класса парноноздревых. Инфратип челюстноротых подразделяют на две группы в ранге надклассов — рыбы (Pisces) и четвероногие (Tetrapoda). Поздний силур — современность.

Надкласс Рыбы. Superclassis Pisces

Надкласс Pisces
Класс Placodermi
Класс Acanthodei
Класс Chondrichthyes
Класс Osteichthyes

Общая характеристика. К надклассу Pisces (лат. *pisces* — рыбы) относится многочисленная и разнообразная группа челюстноротых, обитающих только в водной среде, имеющих жабры в течение всей жизни; парные (грудные и брюшные) и непарные (хвостовой, спинной, анальный) плавники; два отдела позвоночного столба (туловищный и хвостовой); кожный скелет. Для рыб характерны также наружное оплодотворение, наличие сенсорных каналов и внутреннего уха в головном отделе. Форма тела рыб преимущественно веретеновидная или торпедообразная, длина колеблется от нескольких миллиметров до 20 м. У большинства рыб

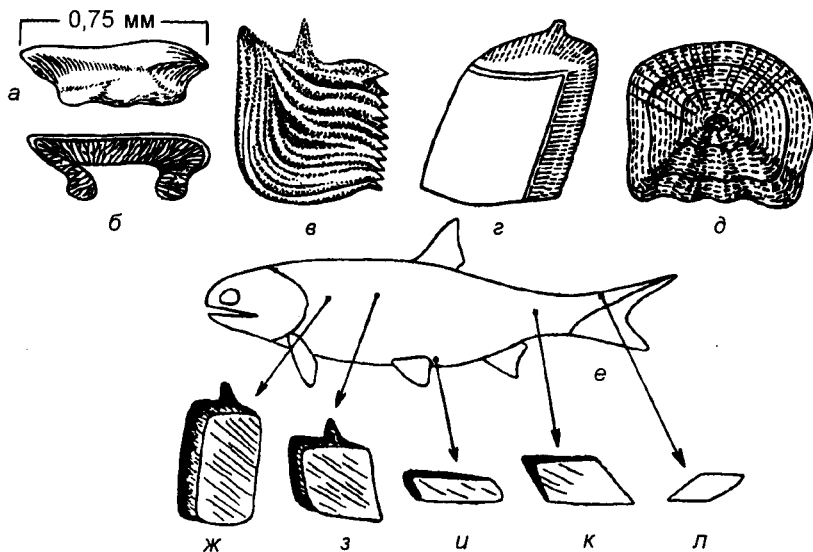


Рис. 297. Типы чешуй у рыб.

a, б — плакоидная; *в* — ганоидная; *г* — космоидная; *д* — костная циклоидного варианта; *е-л* — строение ганоидной чешуи на различных участках тела палеонисков (Д.Н.Есин, 1995)

кожный скелет представлен чешуями или окостеневшими пластинками, реже кожа голая и слизистая.

Чешуя имеет мезодермальное происхождение и сложное внутреннее строение. По степени сложности выделяют четыре основных типа: плакоидный, ганоидный, космоидный и костный (рис. 297). *Плакоидная чешуя* состоит из дентина и эмали, имеющих различные модификации в зависимости от группы позвоночных. *Дентин* строит основание, шейку и коронку чешуи; тонкий слой *эмали* покрывает коронку сверху. Внутри чешуи имеются полость или несколько каналов, в которые заходит мягкая ткань — *пульпа* с множеством кровеносных канальцев и нервных окончаний. Верхняя поверхность *коронки* плоская или шиповидная, шип направлен назад. В течение жизни плакоидная чешуя периодически сбрасывается и вновь восстанавливается. Чешуя имеет форму толстых пластин, преимущественно округлого или овального очертания. Шиповидная плакоидная чешуя характерна для хрящевых рыб. Плакоидная чешуя дала начало остальным типам чешуй, а также зубам позвоночных.

Ганоидная чешуя состоит из сросшихся первичных плакоидных чешуй. Для нее характерны пластинчатая ромбическая или прямоугольная форма, скульптурированная наружная поверхность и наличие шипа, входящего в выемку вышележащей чешуи. Ганоидная чешуя не сбрасывается, а растет в течение всей жизни. Она свойственна некоторым ископаемым и современным лучеперым рыбам, особенно костным ганоидам и вымершим палеонискам. У космоидной чешуи в отличие от ганоидной наружная поверхность без скульптуры. *Космоидная чешуя* имеет ромбическую форму, она характерна для кистеперых и двоякодышащих рыб. *Костная чешуя* состоит из тонкой пластинки округлого или почти четырехугольного очертания. Костные чешуи черепицеобразно налегают друг на друга. Передняя часть костной чешуи по-

гружена в выемку — карман мягкой ткани, задняя, внешняя, выступает наружу. В чешуе различают гомогенный крышечный слой и волокнистый базальный. Костная чешуя растет в течение всей жизни не сменяясь. По характеру роста и строению внешнего края выделяют два варианта костной чешуи: *циклоидный* и *ктеноидный*. Начальная точка роста циклоидной чешуи находится в центре; внешний край чешуи ровный или волнистый, редко зазубренный. Начальная точка роста ктеноидной чешуи расположена асимметрично вне центра; внешний край чешуи зазубренный или шипастый.

Рост чешуи идет с разным темпом, отчего образуются годовичные кольца. По ним восстанавливают форму и скорость роста чешуи на разных стадиях жизни. Это особенно важно при реконструкции ископаемых рыб вплоть до определения продолжительности их жизни. Скульптура, толщина, размеры, форма и возраст чешуи отличаются между собой в головном, туловищном и хвостовом отделах тела рыбы (топографическая изменчивость).

Принципы классификации и систематика. Подразделение рыб на классы дискуссионно, обычно выделяют четыре класса: Пластинокожие (S_2-D), Акантоды (S_2-P), Хрящевые (D_2-Q) и Костные рыбы ($D-Q$).

Геологическая история. Рыбы составляют значительную часть водных биоценозов, особенно по биомассе. Первая вспышка биоразнообразия наблюдается в среднем девоне, вторая в среднем карбоне, третья началась в позднем мелу и продолжается до сих пор (см. рис. 289). Поздний силур — современность.

Класс Пластинокожие. Classis Placodermi

Класс Placodermi
Подкласс Arthrodira
Подкласс Antiarchi

Общая характеристика. Класс Placodermi (греч. *plax*, *plakos* — плоскость, пластина; *derma*, *dermatos* — кожа) характеризуется наличием панциря, состоящего из

Класс Placodermi

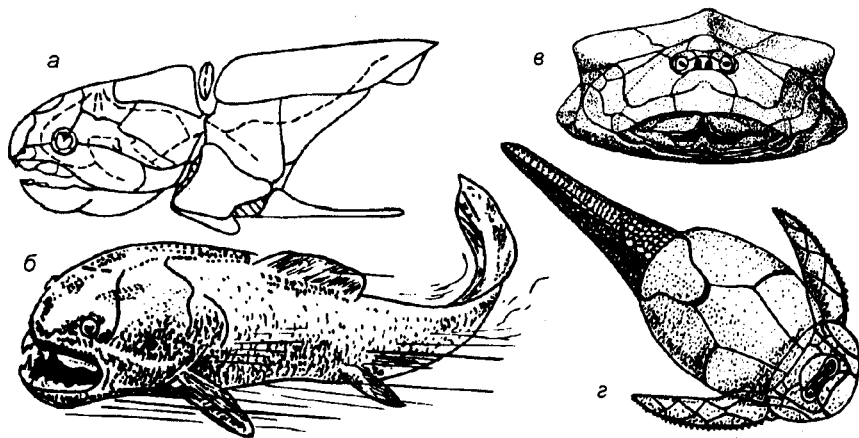


Рис. 298. Класс Placodermi (S_2-D).

a, б — подкласс Arthrodira (S_2-D): *a* — *Plourdosteus* (D_3), панцирь из головного и туловищного отделов, *б* — *Dinichthys* (D_3), реконструкция, длина тела более 1 м; *в, з* — подкласс Antiarchi (D_{2-3}), *Bothriolepis* (D_3), реконструкция панциря, длина тела 1,4 м: *в* — спереди, *з* — сверху (*Основы палеонтологии*, 11, 1964; Ивахненко, Коробельников, 1987)

головного и грудного отделов, сочлененных, как правило, подвижно. Оба отдела панциря возникли за счет слияния костных пластинок. Внешняя поверхность пластинок несла шипики, бугорки и валики, образующие различный орнамент, специфический для разных групп пластинокожих. Челюсти имеют вид различно заостренных костных пластинок (рис. 298). Пластинокожие, или панцирные, рыбы внешне похожи на костнопанцирных бесчелюстных, включая присутствие сенсорных каналов и борозд на головном панцире (конвергенция). Отличий между ними гораздо больше, наиболее принципиальны два: наличие челюстей и парных плавников у пластинокожих и отсутствие таковых у костнопанцирных.

Систематика, условия обитания и геологическое распространение. Класс пластинокожих состоит из двух подклассов: *Arthrodira* (S_2-D) и *Antiarchi* (D_{2-3}). Среда обитания пластинокожих — мелководье пресных, опресненных и морских бассейнов. Образ жизни — придонные хищники. Поздний силур — девон.

Подкласс Сочлененношейные, или Артродиры. ***Subclassis Arthrodira***

Общая характеристика. Подкласс *Arthrodira* (греч. *arthro* — сочленять; *dier* — шея) — наиболее разнообразная группа пластинокожих. Головной и грудной отделы панциря состояли из многочисленных пластинок различного размера, обычно с бугорчатой внешней поверхностью. Глаза находились по бокам, глазницы окружены кольцом мелких костных пластинок (*склеротическое кольцо*). Челюсти в виде зазубренных острых, хорошо развитых пластинок (рис. 298).

Условия существования, образ жизни, геологическое распространение. Артродиры преимущественно морские и солоноватоводные крупные хищники-макрофаги размером до 6 м, питавшиеся другими рыбами, рыбообразными бесчелюстными и крупными беспозвоночными. Поздний силур — девон.

Подкласс Антиархи. ***Subclassis Antiarchi***

Общая характеристика. Подкласс *Antiarchi* (греч. *anti* — против; *archaios* — древний, первый) произошел от артродир. В отличие от них у антиарх панцирь состоял из небольшого числа крупных пластин с гребневидной, валикообразной, реже бугорчатой внешней поверхностью. Глаза, сильно сближенные, находились в общей выемке на верхней стороне головного отдела панциря. Челюсти тонкие, плохо развитые (рис. 298).

Условия существования, образ жизни, геологическое распространение. Антиархи преимущественно пресноводные и солоноватоводные хищники-микрофаги небольших и средних размеров, не более 1 м, питавшиеся мелкими, обычно бесклетными беспозвоночными. Средний — поздний девон.

Класс Акантоды. Classis Acanthodei

Общая характеристика. У класса Acanthodei (греч. *acantha* — шип; *acanthodes* — колючий, шипастый) каждый плавник, кроме хвостового, снабжен впереди костным шипом — *ихтиодорулитом*, состоящим из окостеневшего дентина. Число парных плавников у древних форм было больше двух. Число дополнительных пар плавников, находящихся между грудными и брюшными плавниками, могло достигать пяти (рис. 299). Остальные признаки акантод совпадали с таковыми других классов рыб. Голова акантод, как и у пластинкокожих, покрыта костными пластинками; глазные впадины окружены кольцом из мелких костных пластиночек. Общие признаки с костными рыбами заключаются в развитии четырехугольных чешуй ганоидного типа, образующих косые ряды, и в наличии сенсорной системы в виде ямок, желобков и каналов. С хрящевыми рыбами совпадает состав внутреннего черепа и осевого скелета, представленного в основном хрящом.

Условия существования, геологическое распространение. Акантоды — небольшие рыбы веретеновидной формы, длиной не более 26—50 см. Они обитали в реках, озерах, реже в опресненных лагунах и морях. Поздний силур — пермь.

Класс Хрящевые рыбы. Classis Chondrichthyes

Класс Chondrichthyes
Подкласс Elasmobranchii
Подкласс Holocephali

Общая характеристика. Для класса Chondrichthyes (греч. *chondros* — хрящ; *ichthys* — рыба) характерен хрящевой внутренний скелет, слабо обызвествленный, и плакоидные чешуи, покрывающие тело снаружи, иногда они отсутствуют (рис. 300). В кишечнике имеется спиральный клапан. Жаберные щели в числе

Класс Акантоды

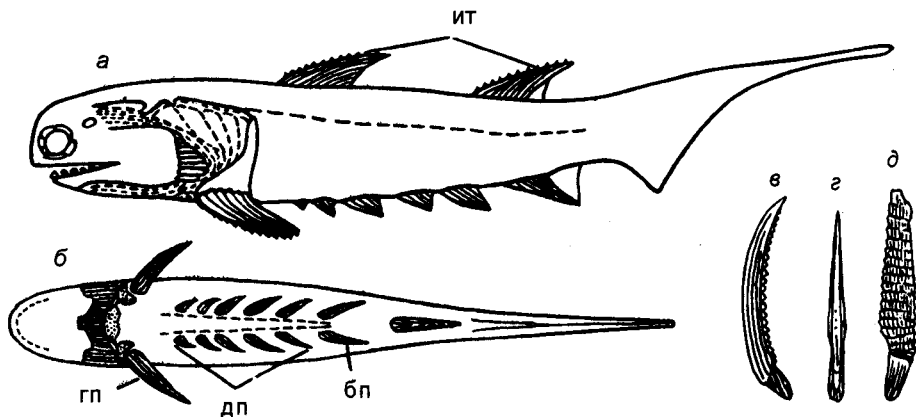


Рис. 299. Класс Акантоды (S_2 —P).

a, б — *Euthacanthus* (D.), реконструкция, длина тела 17 см: *a* — вид сбоку, *б* — вид снизу; *в—д* — ихтиодорулиты (ит). Плавники: бп — брюшные, гп — грудные, дп — дополнительные

Класс Chondrichthyes

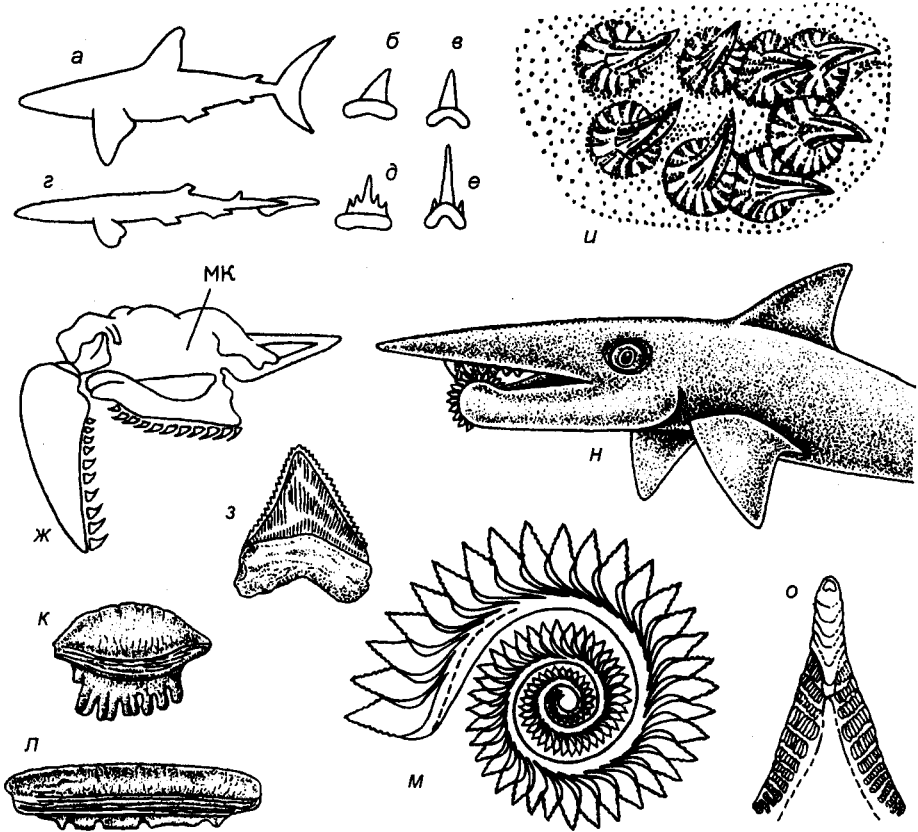


Рис. 300. Класс Chondrichthyes (D_2-Q).

a-e — взаимосвязь формы тела, расположения плавников и типа зубов: *a-в* — акула с рвущими и режущими зубами, *г-е* — акула с хватающими и колющими зубами; *ж* — мозговая коробка (МК) с челюстями; *з* — зуб акулы; *и* — плакоидная чешуя акул; *к, л* — зубы брахиодонта: *к* — передний, *л* — задний; *м-о* — *Helicoprion* (P_1): *м* — зубная спираль, *н* — положение спирали, *о* — план расположения спирали и других зубов на нижней челюсти (Основы палеонтологии, 11, 1964; Гликман, 1964; Ивахненко, Корабельников, 1987; Кэрролл, 1992; Troll, Maisey, 1996)

4—7 пар, жаберные крышки отсутствуют. У некоторых хрящевых рыб в передней части плавников развиваются костные шипы — *ихтиодорулиты*. Хрящевые являются хищными рыбами. Среди древних преобладают пресноводные формы, среди современных — морские пелагические и только несколько видов встречаются в тропических реках.

Систематика и геологическое распространение. Хрящевые рыбы представлены двумя подклассами: Акуловые — *Elastobranchii* (D_2-Q) и Цельноголовые — *Holosephali* (D_3-Q). Средний девон — современность.

Подкласс Акуловые. Subclassis *Elastobranchii*

Общая характеристика. Подкласс Акуловые, или Пластиножаберные, — *Elastobranchii* (греч. *elasma* — пластина; *branchia* — жабры) включает два над-

отряда: собственно акулы (средний девон — современность) и скаты (поздняя юра — современность). Акулы обладают торпедовидной формой тела длиной от 20 см до 20 м и мощными челюстями с многочисленными зубами. Зубы конической формы, острые, сверху покрыты эмалью. Между морфофункциональным типом зубов, формой тела и расположением плавников наблюдается определенная корреляция. У одной группы акул зубы выполняют рвущую и режущую функцию, у другой — хватательную и колющую (рис. 300).

Скаты в отличие от акул имеют широкое уплощенное тело ромбовидной или дисковидной формы длиной от нескольких сантиметров до 7 м. Зубы плоские, закругленные, располагающиеся плотными рядами, напоминающими брусчатку.

Акулы — активные пелагические хищники, питающиеся рыбами и планктоном, скаты — придонные хищники, использующие в пищу различных донных моллюсков.

Геологическое распространение. Зубы акул используют в биостратиграфии, особенно для юрских и палеогеновых отложений. Средний девон — современность.

Подкласс Цельноголовые. Subclassis Holocephali

Общая характеристика. У подкласса Цельноголовые, или Слитночерепные, — Holocephali (греч. *holos* — весь; *kephale, cephale* — голова) в отличие от акул тело позвонка имеет обызвествленное кольцо вокруг хорды, а зубы не покрыты эмалью. Основание мозговой коробки срастается с хрящами верхней челюсти, что изредка встречается и у акул. Форма тела веретеновидная, длиной до 2 м, кожа обычно голая. Зубы цельноголовых — от широких плоских до конических, расположенных рядами, сериями или брусчаткой. Мезокайнозойских цельноголовых (юра — современность) обычно называют химерами (мифологическое чудовище с львиной пастью и хвостом дракона), а вымерших палеозойско-триасовых представителей — брадиодонтами. У брадиодонтов зубы могут сливаться в различные серии или пластинки. У некоторых палеозойских цельноголовых, например у пермского *Helicoprion*, зубы дифференцированы по морфологии и расположению в пасти. В передней части нижней челюсти геликоприона расположены крупные острые зубы, образующие спираль, которая по мере роста выдвигается изо рта. Остальная часть нижней челюсти и вся поверхность верхней челюсти покрыты многочисленными сериями (до 20) уплощенных более мелких зубов. В каждой серии до 25 зубов, плотно прилегающих друг к другу и образующих подобие брусчатки (рис. 300). По другим реконструкциям, спираль находится на верхней челюсти. Зубы спирали захватывали и разрывали добычу, зубы «брусчатки» ее дробили и раздавливали.

Условия существования, геологическое распространение. Цельноголовые — морские рыбы, обитающие в современных океанах до глубин 2500 м. Некоторые, как пермский *Helicoprion*, встречались только в геосинклинальных областях. Поздний девон — современность.

Класс Костные рыбы. Classis Osteichthyes

Класс Osteichthyes
Подкласс Crossopterygii
Подкласс Dipnoi
Подкласс Actinopterygii

Общая характеристика. У представителей класса Osteichthyes (греч. *osteon* — кость; *ichthys* — рыба) внутренний череп, позвонки и другие структуры внутреннего скелета окостеневают; только в редких случаях, как, например, у осетровых, остаются хрящевыми. Окостенение происходит за счет прижизненной минерализации межклеточного вещества карбонатами и сульфатами кальция, а также кристалликами апатита. Тела позвонков двояковогнутые (амфицельные) в виде полуколец, колец и дисков. Наружный скелет состоит из чешуй, кожных костей и лучей в плавниках. Кожа костных рыб покрыта разнообразными чешуями ганоидного, космоидного и костного типов, последний представлен циклоидным и ктеноидным вариантами (см. рис. 297). Плакоидная чешуя отсутствует. Для костных рыб характерны жаберные крышки, прикрывающие в головном отделе жаберные щели. Другая характерная особенность заключается в наличии *плавательного пузыря*, иногда он вторично отсутствует. Форма тела костных рыб разнообразная: уплощенная (как у скатов), змееобразная, веретенообразная и торпедообразная. Длина тела колеблется от 0,7 см до 9 м.

Условия существования и образ жизни. В настоящее время костные рыбы составляют около 95% ихтиофауны. Они встречаются на всех глубинах в разнообразных водоемах, от гиперсолёных и нормально-морских до пресноводных. Кроме плавающих рыб встречаются лазающие с помощью плавников, например современные лучеперые, населяющие мангровые заросли, а также ползающие двоякодышащие и кистеперые рыбы мелководья и пересыхающих водоемов и летучие рыбы тропиков, проносящиеся над водой на расстояние до 400 м.

Систематика и геологическое распространение. Класс костных рыб подразделяют на два, три или пять подклассов. Основу составляют три подкласса: кистеперые (D—Q), двоякодышащие (D₂—Q) и лучеперые (D—Q) рыбы. Девон — современность.

Подкласс Кистеперые. *Subclassis Crossopterygii*

Общая характеристика. Подкласс Crossopterygii (греч. *krossoi* — кисть; *pteron* — крыло, здесь конечность) имеет мускулистые грудные и брюшные плавники-лопасти со скелетной осью внутри. Вдоль оси и (или) на ее конце расположены сегментированные косточки, образующие кистеобразные разветвления (рис. 301, *a—e*). Имеются грудной и тазовый пояса, последний состоит из двух косточек. В головном отделе присутствуют сенсорные каналы и теменное отверстие, связанное со светочувствительным органом, часто называемым «третьим глазом». Передняя жаберная щель преобразована в «брызгальце», через которое вода всасывается в глотку. Зубы конические, многочисленные, бороздчато-лабиринтовидного строения. Имеются плавательные пузыри или их модификации, легкие и, как правило, внутренние носовые отверстия — *хоаны*. Максимальная длина тела 5 м.

Класс Osteichthyes

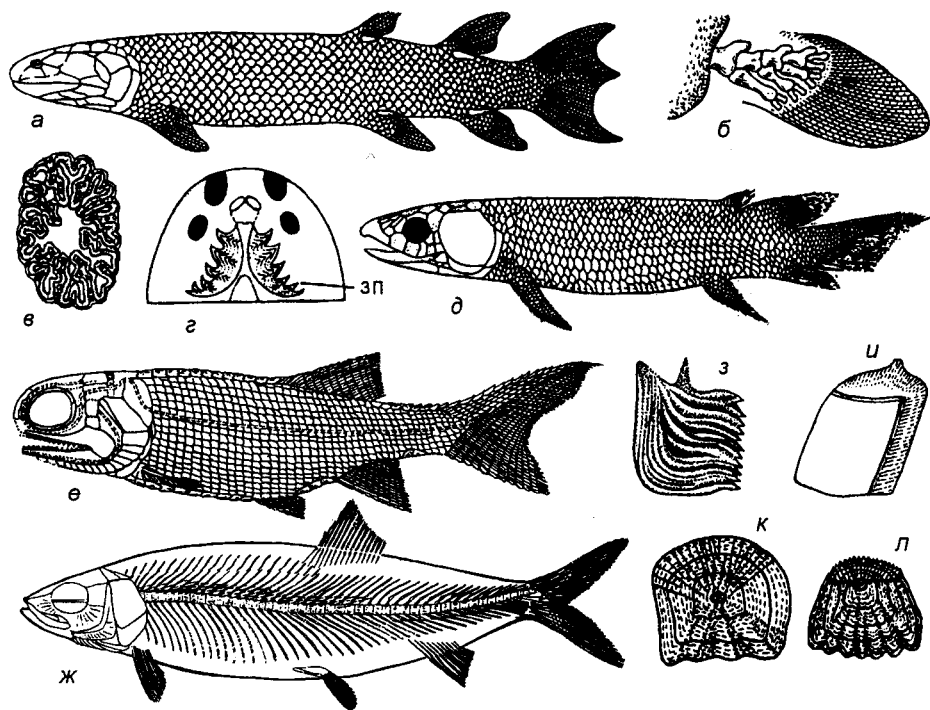


Рис. 301. Класс Osteichthyes (D—Q).

a—в — подкласс *Crossopterygii* (D—Q), *Eusthenopteron* (D₂): *a* — реконструкция, длина тела до 1 м, *б* — грудной плавник с фрагментом плечевого пояса, *в* — поперечный разрез конического зуба; *г*, *д* — подкласс *Dipnoi* (D₂—Q): *г* — схема строения небной поверхности с двумя зубными пластинами (зп), *д* — *Dipterus* (D_{2,3}), реконструкция, длина тела до 30 см; *е*, *ж* — подкласс *Actinopterygii* (D₂—Q): *е* — *Ganolepis* (C₁), реконструкция, длина тела 8,5 см, *ж* — *Leptolepis* (T₂—K₁), реконструкция, длина тела 12 см; *з—л* — чешуя: *з* — ганоидная, *и* — космоидная, *к*, *л* — костная: *к* — циклоидная, *л* — ктеноидная (Быстров, 1957; Основы палеонтологии, 11, 1964)

Условия существования, образ жизни, геологическое распространение. Кистеперые — хищники или насекомоядные, преимущественно пресноводные, реже морские формы. Современные целаканты, считавшиеся вымершими в мелу, — только морские рыбы. Они представлены родом *Latimeria* из Индийского океана, одной из самым известных находок группы «живых ископаемых». Разные группы солоноватоводных и пресноводных кистеперых из отряда рипидистий (девон — ранняя пермь) дали начало разнообразным земноводным (*парафилия*). Девон — современность.

Подкласс Двокодышащие. *Subclassis Dipnoi*

Общая характеристика. У подкласса *Dipnoi* (греч. *di, dis* — два, дважды; *pnois* — дышащий) в отличие от кистеперых отсутствуют сенсорные каналы, «третий глаз» и брызгальце. Зубной аппарат представлен одной или двумя парами зазубренных пластинок. Тазовый пояс состоит из одной косточки

(рис. 301, з, д). Максимальная длина тела 2 м. Вместе с тем двоякодышащие имеют много общих черт с кистеперыми. Особенно совпадает строение мускулистых парных плавников в виде лопастей, за что их нередко объединяют в один подкласс *Sarcopterygii* — Лопастеперые.

Условия существования, образ жизни, геологическое распространение. Современные двоякодышащие — обитатели пресноводных водоемов, питающиеся растениями, беспозвоночными, рыбами и земноводными. При пересыхании водоемов перебираются в другой водоем или впадают в спячку. Происхождение наземных четвероногих от двоякодышащих сомнительно, так как между ними и первыми земноводными отличий больше, чем сходства. Средний девон — современность.

Подкласс Лучеперые. Subclassis Actinopterygii

Общая характеристика. Подкласс *Actinopterygii* (греч. *aktis, aktinos* — луч; *pteron* — крыло, здесь конечность) в отличие от кистеперых и двоякодышащих не имеет мясистых плавников—лопастей, хоан и «третьего глаза». Плавники уплощенные, с лучевидными шипами хрящевого и костного состава. У многих хорошо развиты так называемые «ушные камешки» — *отолиты*, выполняющие функцию равновесия. Максимальная длина тела 9 м. Среди древних вымерших лучеперых наиболее известны пресноводные и морские палеониски — *Palaeonisci*, небольшие рыбы длиной не более 40 см, которые иногда сохраняются почти целиком. Для палеонисков характерна ганоидная чешуя. Обычно чешуи дифференцированы по положению и морфологии на боковые, коньковые (спинные), краевые плавниковые, анальные и др. (рис. 301, е—л). Средний девон — ранний мел.

Условия существования, геологическое распространение. Лучеперые — морфофизиологически очень разнообразная группа, что позволяет им занимать разные трофические уровни и экологические ниши в пресноводных и морских водоемах. В современной ихтиофауне лучеперые составляют более 90%. Средний девон — современность.

Надкласс Четвероногие, или Тетраподы. Superclassis Tetrapoda

Надкласс Tetrapoda
Класс Amphibia
Класс Parareptilia
Класс Reptilia
Класс Aves
Класс Mammalia

Общая характеристика. Надкласс Четвероногие — *Tetrapoda* (греч. *tetra* — четыре; *pous, podos* — нога) по сравнению с надклассом рыб является морфофизиологически и экологически наиболее разнообразной группой челюстноротых, обитающей на суше, реже — в водных бассейнах, а также освоившей воздушное и околоземное космическое пространство. Общим для четвероногих (земноводные, парарептилии, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие) является наличие легких и двух пар конечностей, изначально возникших за счет модификации парных плавников кистеперых рыб (рис. 302). Конечности состоят из системы «рычагов» и «шарниров» различной степени сложности. Они подвижно сочленены между собой и с плечевым (грудным) и тазовым поясами (рис. 303). *Передняя ко-*

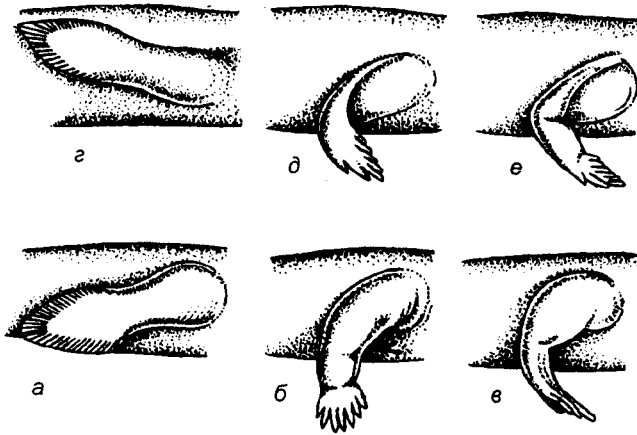


Рис. 302. Постановка парных конечностей при переходе от рыб к земноводным (Быстров, 1957).

a—в — передняя конечность; *г—е* — задняя конечность (*a, г* — рыбы; *б, д* — промежуточная стадия; *в, е* — земноводные)

печность у наземных форм состоит из плеча (плечевая кость), предплечья (локтевая и лучевая кости) и кисти, образованной в свою очередь запястьем (несколько косточек), пястью (несколько косточек) и фалангами пальцев. Аналогично устроена и задняя конечность, состоящая из бедра (бедренная кость), голени (большая и малая берцовые кости) и стопы, образованной в свою очередь из предплюсны (несколько косточек), плюсны (несколько ко-

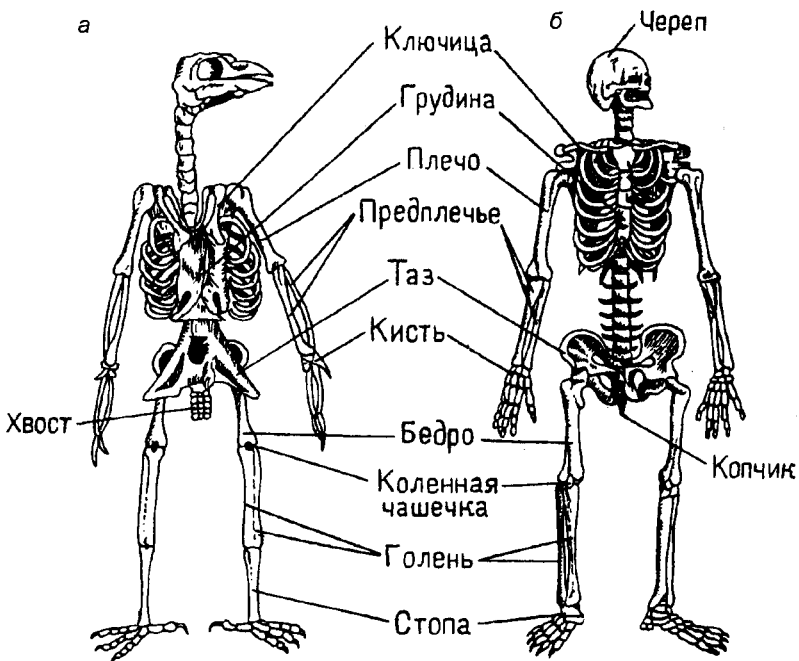


Рис. 303. Сопоставление скелетов птицы (*a*) и человека (*б*) (Старинный рисунок XVI века, Belon, 1555)

сточек) и фаланг пальцев. Основная функция конечностей — движение. Наземные животные при движении могут опираться на кисть и стопу полностью (*стопоходящие* — грызуны), или только на переднюю часть стопы — пальцы (*пальцеходящие* — хищные млекопитающие), либо только на кончики фаланг пальцев (*фалангоходящие* — копытные).

Принципы классификации и систематика. В составе четвероногих выделяют пять классов: земноводные (амфибии), парарептилии, пресмыкающиеся (рептилии), птицы и млекопитающие. Они связаны общностью происхождения, но отличаются друг от друга уровнем организации и морфофизиологическими особенностями. У переходных групп наблюдается смешение признаков «предков» и «потомков», что затрудняет разграничение классов. Еще больше запутывает картину параллельное и независимое появление у них ряда общих признаков. Усложнение и специализация от земноводных к млекопитающим наблюдается по многим направлениям: позвоночный столб подразделяется на пять отделов, сердце становится четырехкамерным, зубная система дифференцируется и т.д. Следует также отметить разнообразие и изменение наружного скелета четвероногих, представленного кожными образованиями, к которым относятся чешуи, щитки, панцири, когти, клювы, рога, перья, шерсть и волосы. Последние состоят на 80—95% из белков протеинов группы кератина. В учебнике при характеристике классов основное внимание обращено на развитие внутреннего скелета, который преимущественно сохраняется в ископаемом состоянии.

Образ жизни и геологическое распространение. Образ жизни и внешнее строение тела четвероногих разнообразны, но четыре экологических морфотипа встречаются почти во всех классах с преобладанием какого-либо из них: плавающий — «рыбий», летающий и планирующий — «птичий», наземный животный — «ящероподобный», «змеевидный», «звериный» и «человекоподобный». Например, к летающему и планирующему экоморфотипу кроме птиц относятся некоторые лягушки, пресмыкающиеся (надотряд птерозавры) и млекопитающие (летучие мыши и другие рукокрылые). Поздний девон — современность.

Класс Земноводные, или Амфибии. Classis Amphibia

Общая характеристика. В названии класса Amphibia (греч. *amphi* — двойной, с обеих сторон; *bios* — жизнь), или Земноводные, отражены две среды обитания: наземная и водная, через которые в индивидуальном развитии проходят все особи. Земноводные, как первые наземные позвоночные, особенно на первых стадиях эволюции, сохранили много общих признаков со своими предками — кистеперыми рыбами: наличие жабр (на ранней стадии, иногда в течение всей жизни); отсутствие зародышевых оболочек; размножение икрой; водный образ жизни личинки; влажная слизистая кожа. У многих древних земноводных сохранились от кистеперых рыб сенсорные каналы, теменное отверстие «третьего глаза» и конические зубы бороздчато-лабиринтовидного строения (рис. 304). Новые признаки земноводных, по которым их относят к надклассу хотя и низших, но четвероногих, заключаются в следующем: наличие четырех конечностей и связанные с ними плечевой и тазовый пояса; тазовый пояс состоит из трех пар костей —

Класс Amphibia

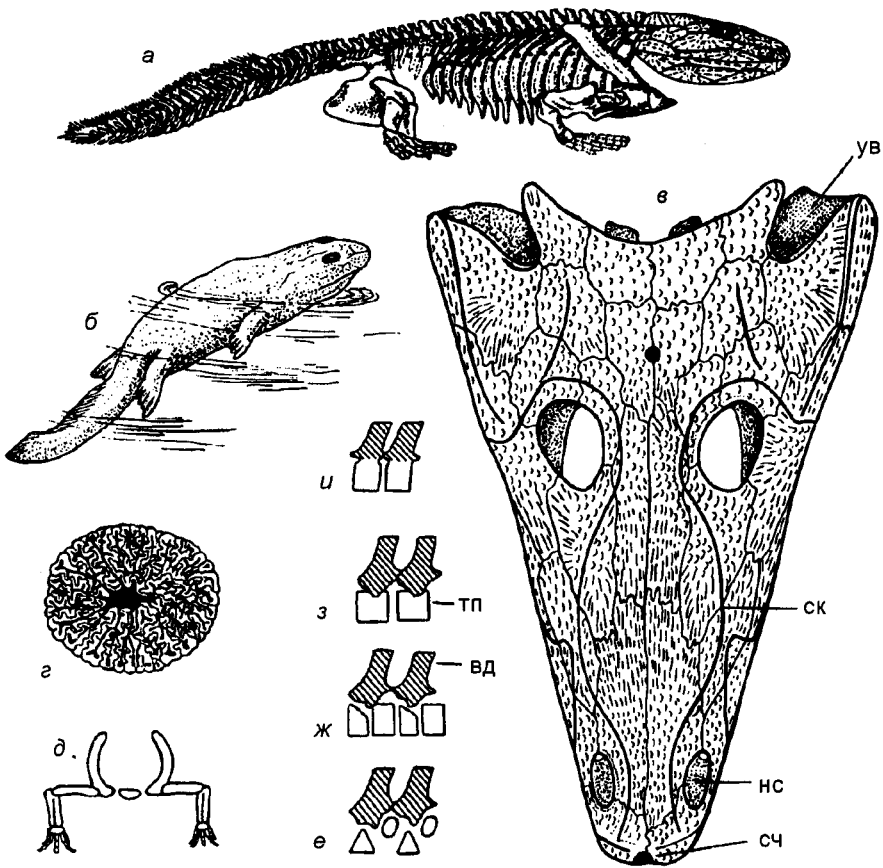


Рис. 304. Класс Amphibia (D₃—Q).

a, б — *Ichthyostega* (D₃), реконструкция: *a* — скелет, *б* — общий вид, длина тела 90 см; *в, з* — *Benthosuchus* (Г); *в* — череп сверху длиной 15 см, *з* — поперечное сечение лабиринтовидного конического зуба, увел.; *д* — постановка конечностей; *е—и* — варианты позвонков: *е* — рахитомный, *ж* — эмболомерный, *з* — стереоспондильный, *и* — лепоспондильный (*Основы палеонтологии*, 12, 1964; *Ивахненко, Корабельников*, 1987). Обозначения: *вд* — верхняя дуга; *нс* — носовые отверстия; *ск* — сенсорные каналы; *сч* — отверстие между предчелюстными костями; *тп* — тело позвонка; *ув* — ушная выемка

подвздошной, лобковой и седалищной; позвоночный столб дифференцирован на четыре (а не на два) отдела — шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой; верхняя челюсть срастается с черепной коробкой; имеется два мышелка (у некоторых примитивных один). У древних и некоторых современных земноводных имеется кожный скелет в виде пластин, щитков, чешуек и покровных костей черепа. Внешний вид земноводных от рыбообразного и лягушковидного до змеевидного (червяги). Длина тела ископаемых до 5 м, современных до 1,8 м. Большинство амфибий существуют во влажных биотопах вблизи водоемов, но есть роющие и древесные формы, в том числе планирующие. Поздний девон — современность.

При построении системы земноводных учитывают строение черепа, конечностей и позвонков. Позвонки земноводных отличаются числом элемен-

тов, степенью их консолидации и характером срастания тела позвонка с верхней дугой. Выделяют четыре основных типа позвонков: рахитомный, стереоспондильный, эмболомерный и лепоспондильный (рис. 304, е—и). *Рахитомный* позвонок состоит из нескольких маленьких сегментов, не слитых друг с другом в единое тело. *Стереоспондильный* позвонок образован единым дисковидным телом. *Эмболомерный* позвонок состоит из двух крупных дисковидных элементов. *Лепоспондильный* позвонок имеет тело в виде тонкой трубки, которая срастается с верхней дугой. Сочленовные поверхности позвонков трех вариантов: 1) двояковогнутые (*амфицельные*); 2) вогнутые спереди и выпуклые сзади (*процельные*); 3) реже — выпуклые спереди и вогнутые сзади (*описстоцельные*).

Принципы систематики и классификация. Классификация земноводных до сих пор неоднозначна, так как многие таксоны оказались генетически сборными группами. Разделение земноводных на древних и новых является искусственным, так как не учитывает родственные связи. Однако разделение удобно при описании различий между вымершими и ныне живущими земноводными. Древних палеозойско-триасовых земноводных объединяют в группу панцирноголовых — *Stegoccephali* (поздний девон — мел), противопоставляя группе новых земноводных (триас — современность).

Панцирноголовые — *Stegoccephali* (греч. *stego* — покрывать; *kephale* — голова) имели *кожные пластины*, которые в переднем отделе тела плотно примыкали друг к другу, образуя *головной панцирь* (рис. 304, а, в). В панцире имелось 5 отверстий: два глазных, два носовых и одно теменное, соответствующее органу светоощущения и терморегуляции («третий глаз»). Поверхность панциря была покрыта бугорками и валиками. На панцире имелась система *сенсорных каналов*, идущих вдоль головы и огибающих носовые и глазные отверстия. Зубы стегоцефалов конические, лабиринтовидного строения. Перечисленные признаки стегоцефалов унаследованы от кистеперых рыб. В отличие от последних первые стегоцефалы обладали комплексом признаков, характерных для тетрапод: прежде всего это ушные вырезы в головном панцире и наземная, хотя и примитивная, постановка конечностей (плечевые и бедренные кости располагались горизонтально по отношению к поверхности субстрата, а кости предплечья и голени — вертикально). Стегоцефалы являются сборной группой, куда включают разных вымерших земноводных, систематический ранг и родственные соотношения между которыми дискусионны; из них наиболее изучены лабиринтодонты, батрахозавры и лепоспондильные. Девон — мел.

Лабиринтодонты — *Labirinthodontia* (греч. *labyrinthos* — лабиринт; *odus, odontos* — зуб) — самая примитивная группа земноводных, имеющая много общих черт с кистеперыми рыбами; особенно позднедевонская *Ichthyostega* (рис. 304, а, б). У нее длинное рыбообразное тело с хвостовым плавником, *головной панцирь* с «третьим глазом» и сенсорными каналами, *лабиринтовидное строение зубов*, один мышцелок и примитивные рахитомные позвонки. Раннетриасовый *Benthosuchus* длиной 2,5 м сохраняет примитивные черты строения, но уже имеет два мышцелка. Поздний девон — триас.

Батрахозавры, или лягушкоящеры, возникли от лабиринтодонтов. Они обладали эмболомерными позвонками, у которых тело состоит из двух дисковидных элементов. Девон — пермь.

Лепоспондильные земноводные, по-видимому, сборная группа, так как позвонки с телом в виде трубки встречаются как у древних, так и у совре-

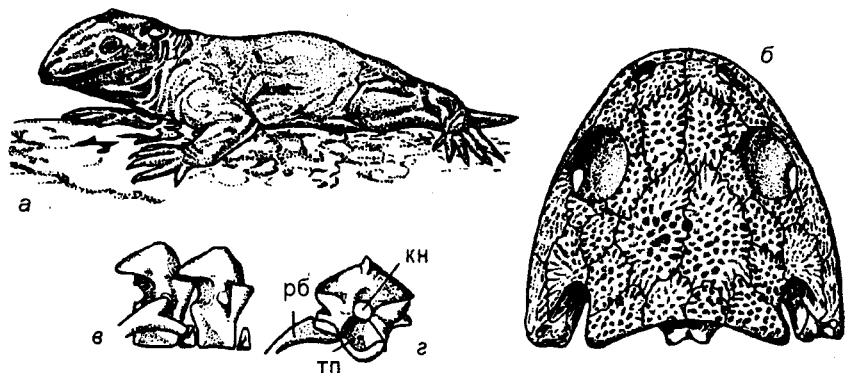


Рис. 305. Сеймуриаморфы (P).

a — *Seymouria* (P_2), реконструкция, длина тела 50 см; *б* — *Kottlassia* (P_2), череп сверху длиной 9 см; *в*, *г* — лептоспондильные позвонки: *в* — сбоку, *г* — со стороны канала. Обозначения: кн — канал спинно-мозгового тяжа; рб — ребро; тп — тело позвонка

менных хвостатых и безногих земноводных. Лептоспондильными позвонками обладают пермские сеймуриаморфы, у которых одни признаки совпадают со стегоцефалами, а другие — с рептилиями (рис. 305). Многие исследователи объединяют сеймуриаморф вместе с черепахами и котилозаврами в класс парарептилий.

Новые «голые» земноводные появились в триасе, у большинства позвонки лептоспондильного варианта. Современные формы представлены тремя группами: бесхвостыми (лягушки, жабы), хвостатыми (тритоны, саламандры) и безногими (червяги). Триас — современность.

Условия существования и геологический возраст. Земноводные — обитатели пресных водоемов и влажных биотопов (реки, озера, болота), редко роющие или древесные, в том числе планирующие формы. Поздний девон — современность; расцвет в карбоне — перми, юре и в настоящее время.

Класс Парарептилии. Classis Parareptilia

Общая характеристика. Парарептилии (греч. *para* — возле, рядом идущий; лат. *repto* — ползу) — своеобразная ветвь четвероногих, сочетающая признаки двух классов — земноводных и настоящих пресмыкающихся. Сходство с пресмыкающимися большее. Оно заключается в размножении яйцами, наличии зародышевых оболочек и пятипалых конечностей, легочном дыхании (жаберное редко). Сходные черты строения парарептилий с земноводными (особенно с лабиринтодонтами) проявляются в строении черепа: височные окна отсутствуют (анапсидный вариант, см. рис. 307, *a*); у большинства хорошо развита сплошная крыша черепа из скульптурированных покровных костей, имеется теменное отверстие, нёбные зубы и т.д. Эти общие черты с земноводными наиболее ярко выражены у древних примитивных котилозавров (поздний карбон — триас) и пермских сеймуриаморф (рис. 305).

Самыми известными ископаемыми является группа позднепермских *котилозавров*, представленная парейзаврами, или «щекастыми ящерами». Они получили свое название благодаря сильно разросшимся скуловым костям,

Класс Parareptilia

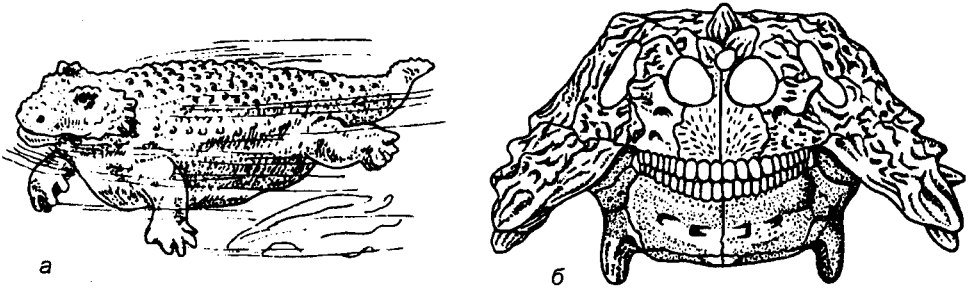


Рис. 306. Класс Parareptilia (C₃—Q).

а, б — *Scutosaurus* (P₂): а — реконструкция, б — вид черепа спереди
(Ивахненко, Коробельников, 1987; Эрролл, 1992)

выступающим по бокам (рис. 306). Коронки зубов зазубрены по бокам. Длина тела парейзавров до 1—3,5 м. Образ жизни водный и прибрежно-наземный; существование стадами, питание мягкой растительной пищей.

К парарептилиям относят также *черепах*, возникших от котилозавров в раннем триасе и сохранивших от них анапсидный череп без височных окон. Для черепах характерны костно-роговой или костно-кожистый панцирь, закрывающий туловище, и беззубые челюсти с роговыми пластинками в виде клюва. Большинство черепах могут спрятать под панцирь голову, хвост и конечности. Длина панциря до 2 м. Наличие панциря, способность несколько месяцев обходиться без воды и впадать в спячку, вероятно, помогли черепахам сохраниться до наших дней. Триас — современность.

Образ жизни, условия существования, геологическое распространение. Образ жизни парарептилий разнообразный: подавляющее большинство дышит легкими и обитает на суше или в пограничных водно-прибрежных зонах; некоторые — вторично-водные формы. Парарептилии преимущественно растительноядные, но есть всеядные группы и хищники. Поздний карбон — современность.

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии.

Classis Reptilia

Класс Reptilia

Подкласс Synapsida

Подкласс Lepidosauria

Подкласс Euryapsida

Подкласс Ichthyosauria

Подкласс Archosauria

Общая характеристика. Пресмыкающиеся, или Reptilia (лат. *repete* — ползу), вместе с парарептилиями, птицами и млекопитающими входят в группу высших четвероногих. У них имеются зародышевые оболочки, *амнион* и *аллantoис*, позволяющие размножаться вне водной среды без личиночной стадии и метаморфоза. Нередко всю группу называют *амниотами* — Amniota. У первых (ранних) рептилий наблюдаются общие черты строения с земноводными и парарептилиями, у поздних, продвинутых, — с птицами и млекопитающими вплоть до появления теплокровности, вторичного неба, четырехкамерного сердца, перьев и шерсти. Для палеонтологии имеет значение прежде всего костный материал, особенно строение черепа, зубов, осевого скелета и конечностей. От некоторых рептилий сохраняются кладки яиц.

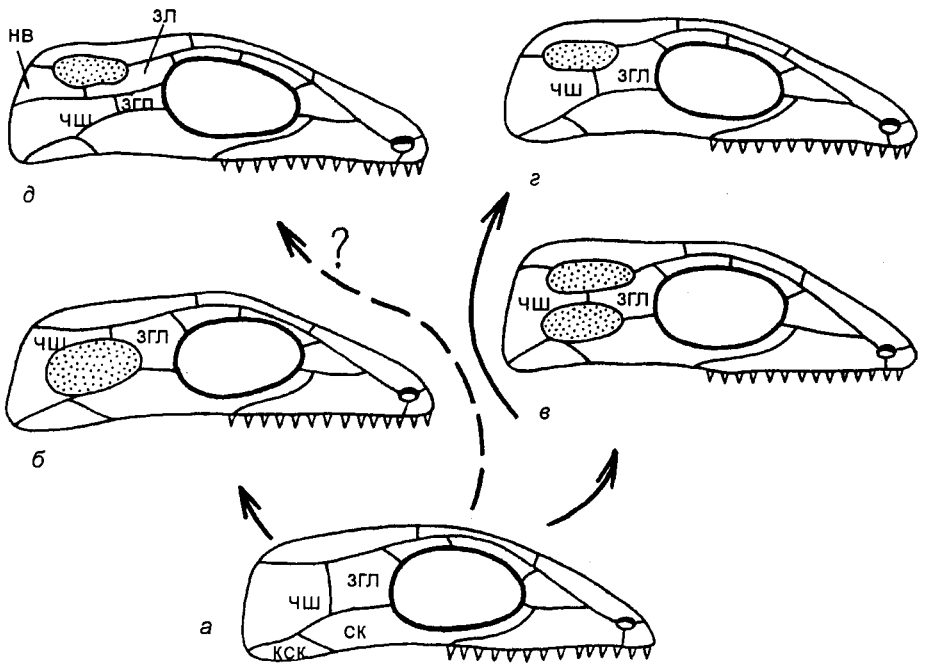


Рис. 307. Типы черепов и схема расположения височных окон (показаны крапом).
a — анапсидный, *б* — синапсидный, *в* — диапсидный, *г* — эвриапсидный, *д* — парапсидный. Кости: згл — заднеглазничная, зл — заднелобная, кск — квадратноскуловая, нв — надвисочная, ск — скуловая, чш — чешуйчатая

У рептилий в отличие от земноводных и парарептилий череп сзади глазниц не сплошной, а с одним или двумя отверстиями, называемыми *височными окнами*, или *ямами*. Кроме того, у пресмыкающихся в отличие от земноводных обособился шейный отдел; ребра в разной степени срастаются с грудиной; в черепе отсутствуют ушные выемки; размножение происходит яйцами, имеющими кожистую или известковую оболочку (иногда живородящие), и т.д. Сравнение пресмыкающихся с птицами и млекопитающими приводится в соответствующих разделах.

У пресмыкающихся в зависимости от числа и расположения височных окон сзади глазниц и сочленения граничащих с ними костей выделяют четыре основных типа черепа: синапсидный, диапсидный, эвриапсидный и парапсидный (рис. 307). Череп без височных окон называют *анапсидным*, он характерен для рыб, земноводных и парарептилий. От анапсидных предков в среднем или начале позднего карбона возникли пресмыкающиеся с синапсидным типом черепа. *Синапсидные* рептилии имели по бокам сзади глазниц по одному височному окну; чешуйчатая и заднеглазничная кости смыкались выше окна (рис. 307, б). Синапсидный тип черепа характерен для зверообразных рептилий — предков млекопитающих. Рептилии с *диапсидным* типом черепа возникли от анапсидных предков в позднем карбоне независимо от синапсидных. Диапсидные рептилии обладали двумя парами височных окон; чешуйчатая и заднеглазничная кости смыкались между окнами (рис. 307, в). Диапсидный тип черепа и его модификации встречаются у рептилий чаще всего. Рептилии с *эвриапсидным* типом черепа возникли от диапсидных предков в перми. Эвриапсидные рептилии сохранили сзади глазниц по одному

верхнему височному окну, которое осталось после редукции нижнего окна за счет разрастания и смыкания чешуйчатой и заднеглазничной костей (рис. 307, з). Эвриапсидный тип черепа характерен для синаптозавров и близких ему групп. *Парапсидный* тип черепа похож на эвриапсидный, но в отличие от него височное окно отделено от нижележащих чешуйчатой и заднеглазничной костей надвисочной и заднелобной костями (рис. 307, д). Рептилии с парапсидным типом черепа, вероятно, возникли на границе позднего карбона и ранней перми от общего предка с синапсидами. Парапсидный тип черепа характерен для ихтиозавров.

Возникновение височных окон связано с редукцией и перестройкой некоторых покровных костей черепа. Благодаря височным окнам и связанным с ними скуловым дугам усилилась челюстная мускулатура и возросли функциональные возможности челюстей. Преобразование некоторых косточек привело к усовершенствованию слухового аппарата.

Развитие зародышевых оболочек, а отсюда возможность размножения яйцами вне водной среды в совокупности с легочным дыханием и мощной челюстной мускулатурой позволили пресмыкающимся резко увеличить ареалы обитания и расширить кормовую базу. Внешний вид, строение, размеры и образ жизни рептилий колеблются в больших пределах: от наземных бегающих (чешуйчатых, гладких, шерстистых) и птицеобразных до летающих и рыбообразных морских чудовищ. Длина сухопутных и водных пресмыкающихся достигает 35 м, а размах крыльев летающих — 11—16 м. Тип питания — от растительноядных и плотоядных до всеядных. Наиболее известными рептилиями среди ископаемых являются динозавры и летающие ящеры — птерозавры, а среди современных — ящерицы, змеи, крокодилы.

Принципы систематики, геологическое распространение. Класс рептилий по строению черепа и конечностей обычно подразделяют на пять подклассов: синапсиды — Synapsida (C_2 — J_2), лепидозавры — Lepidosauria (C_3 — Q), эвриапсиды — Euryapsida (P — K), ихтиозавры — Ichtyosauria (C_3 или P_1 , T — K), архозавры — Archosauria (P_2 — Q). Некоторые подклассы, по-видимому, являются сборными группами, объединяющими рептилий сходной морфологии, но разного происхождения. Характеристика подклассов дана ниже в порядке появления в геологической летописи. Средний карбон — современность.

Подкласс Синапсиды, или Зверообразные. ***Subclassis Synapsida, или Theromorpha***

Подкласс Synapsida
Отряд Pelicosauria
Отряд Therapsida

Общая характеристика. К подклассу Synapsida (греч. *syn* — вместе; *apsis, apsidos* — арка, свод), или Theromorpha (греч. *therion* — зверь; *morphe* — образ, вид), относятся зверообразные пресмыкающиеся с синапсидным типом черепа, имеющим одно височное окно. Череп был высоким и узким. Четыре конечности почти не отличались друг от друга или задние были длиннее передних. Ранние синапсиды сходны с земноводными и парарептилиями, поздние — с млекопитающими; соответственно выделяют два отряда: пеликозавры и терапсиды.

Подкласс Synapsida

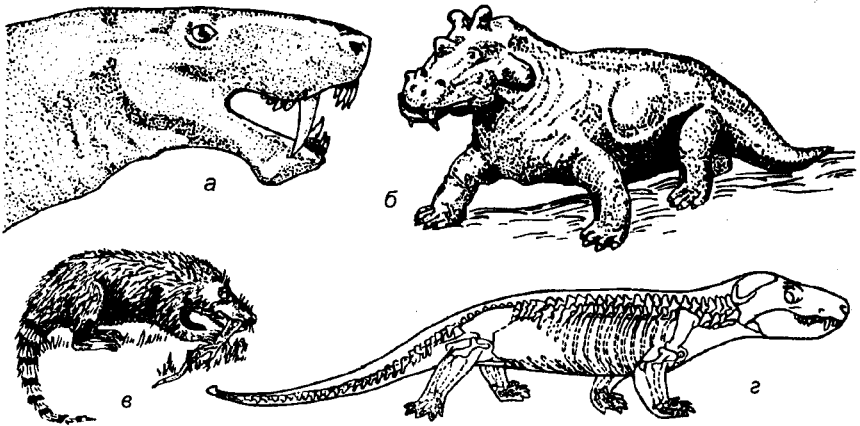


Рис. 308. Подкласс Synapsida (C₂—J₂).

a — *Inostrancevia* (P₂), реконструкция хищного зверозуба; *б* — реконструкция растительноядного дейноцефала; *в* — *Dvinia* (P₂), реконструкция хищного цинодонта с шерстистым покровом; *г* — *Synognathus* (T₂/T₃), реконструкция скелета хищного цинодонта (Ивахненко, Корабельников, 1987)

Отряд Пеликозавры — Pelicosauria (греч. *pelicos* — секира) — имели череп с небольшим височным окном и с большим теменным отверстием; зубы недифференцированные или слабо дифференцированные с обособлением крупных клыков; все позвонки, кроме некоторых хвостовых, имели ребра; тела позвонков двойковогнутые, у некоторых были нёбные зубы. Длина тела от 20 см до 3 м. Средний карбон — пермь.

Отряд Терапсиды — Therapsida (греч. *therion* — зверь; *apsis*, *apsidos* — свод, арка), — возникший от пеликозавров, уже обладал признаками, общими с млекопитающими: почти прямая постановка конечностей, дифференцированная зубная система из резцов, клыков и коренных зубов. У некоторых терапсид возникло вторичное нёбо, шерстистый покров и теплокровность. У терапсид хорошо развита скуловая дуга, находящаяся ниже височной впадины. Длина тела терапсид от 10 см до 6 м.

Наибольшее разнообразие терапсид приурочено к интервалу поздняя пермь — триас. В это время существовали дейноцефалы, дицинодонты, цинодонты, териодонты и другие группы звероподобных рептилий (рис. 308). К териодонтам, или зверозубым, принадлежит позднепермский род *Inostrancevia* из северодвинской фауны России. Это был крупный активный хищник размером до 3,5 м, с мощной узкой головой длиной до 50 см и большими когтями на пальцах. В верхней челюсти находились длинные клыки с пильчатым задним краем (рис. 308, *a*). К северодвинской фауне принадлежит позднепермская *Dvinia* из цинодонтов — мелкая всеядная крысовидная форма с шерстистым покровом (рис. 308, *в*). Поздняя пермь — средняя юра.

Среда обитания, образ жизни, геологическое распространение. Зверообразные пресмыкающиеся были в основном хищными, некоторые растительноядные, насекомоядные и всеядные. Хищники охотились преимущественно в прибрежных участках суши, нападая на земноводных, парарептилий и рыб. Средний карбон — средняя юра.

Подкласс Лепидозавры, или Чешуйчатые.
Subclassis Lepidosauria

Подкласс *Lepidosauria*
Отряд *Eosuchia*
Отряд *Squamata*
Отряд *Rhynchocephalia*

Общая характеристика. Подкласс *Lepidosauria* (греч. *lepis, lepidos* — чешуя; *sauria* — ящерицы), или чешуйчатые ящеры, в палеозое имели диапсидный тип черепа с двумя парами височных дуг и окон (см.

рис. 307, в). В течение мезо-кайнозоя (за счет редукции костей височной области) дуги и окна частично или полностью исчезли, как, например, у ящериц и змей. У многих форм имеется теменное отверстие. Позвонки двояковогнутые (амфицельные) или вогнуто-выпуклые (процельные). Кожа покрыта роговыми чешуйками и пластинками. Обычно лепидозавров подразделяют на три отряда: эозухии (C_3-T_1), чешуйчатые ($T-Q$) и клювоголовые ($T-Q$).

Отряд Эозухии — *Eosuchia* (греч. *eos* — заря, утро; *suchos* — крокодил по-египетски) — представлен рептилиями, внешне напоминающими ящериц длиной не более 50 см и крокодилов длиной до 7,5 м. Череп эозухий в отличие от ящериц был с двумя парами височных окон и дуг, зубы не прирастали к челюстям, они находились в отдельных ячейках (альвеолах или теках), имелись также небные зубы. В отличие от крокодилов у эозухий отсутствовало вторичное небо и т.д. Формы наземные и древесные, хищные, насекомоядные и всеядные. Эозухии — родоначальная группа для многих рептилий. Поздний карбон — ранний триас.

Отряд Чешуйчатые — *Squamata* (лат. *squama* — чешуя) — разнообразная группа, объединяющая вымерших мезозойских мозазавров и мезо-кайнозойских ящериц, змей и амфисбенов, у которых диапсидный череп претерпел значительные модификации вплоть до полной редукции височных дуг и окон. Мозазавры — *Mosasauria* (*Mosa* — лат. название р. Маас) — поздне меловые гигантские морские хищники крокодилоподобного облика длиной до 12 м с крупной головой и ластовидными конечностями. Ящерицы представлены варанами, хамелеонами, игуанами, гекконами и другими формами. Хорошо известен современный тропический варан с острова Комодо длиной до 3 м, в плейстоцене встречались вараны до 10 м. От ящериц в меловое время произошли змеи, имеющие максимальное число позвонков — 435 и длину до 11 м. Триас — современность.

Отряд Клювоголовые — *Rhynchocephalia* (греч. *rhynchos* — клюв, *kephale* — голова) возник в триасе от позднепермских эозухий. Клювоголовые (к ним относится современная гаттерия) сохранили много архаичных признаков, в том числе диапсидный череп с двумя височными окнами по бокам головы сзади глазниц, теменное отверстие и двояковогнутые позвонки. Триас — современность.

Образ жизни, среда обитания, геологическое распространение. Среда обитания и образ жизни представителей подкласса лепидозавров разнообразны: от наземных до пресноводных и морских форм; среди наземных — бегающие, лазающие по скалам и деревьям, планирующие — «летающие» и зарывающиеся в почву. По характеру питания — плотоядные, насекомоядные, реже растительноядные и всеядные. Поздний карбон — современность.

Подкласс Эвриапсиды, или Синаптозавры.
Subclassis Euryapsida, или Synaptosauria

Подкласс Euryapsida
Отряд Sauropterygia
Отряд Placodontia

Общая характеристика. К подклассу Euryapsida (греч. *eury* — широкий; *apsis* — свод, дуга), или Synaptosauria (греч. *synapsis* — соединение, связь; *sauria* — ящерицы), относятся рептилии с эвриапсидным типом черепа, который сохранил от диапсидных предков только верхнюю пару височных окон после разрастания и соединения костей, закрывших нижнюю пару (см. рис. 307, з). Эвриапсиды — вымершая специфическая группа морских плотоядных рептилий, обладавшая ластовидными конечностями и позвонками платицельного, реже амфицельного вариантов. Они представлены двумя отрядами: Sauropterygia с коническими острыми зубами (P—K) и Placodontia — с уплощенными зубами (T₂—J₁).

Отряд Завроптеригии — Sauropterygia (греч. *sauros* — ящерица; *pteron* — крыло) — представлен крупными рептилиями, из них наиболее известны две группы — плезиозавры и плиозавры. Плезиозавры — Plesiosauria (греч. *pleios* — близкий; *sauria* — ящерицы) — размером до 16 м имели длинную шею (до 76 позвонков), маленькую голову и бочонковидное туловище с коротким хвостом (рис. 309, а). Активные хищники, питавшиеся рыбами прибрежных зон моря. Пермь — мел.

Плиозавры — Pliosauria (греч. *pleion* — более многочисленный) — размером до 15 м имели сравнительно короткую шею (11—30 позвонков), крупную голову до 4 м с мощными коническими зубами, бочонковидное туловище с хвостом различной длины и сильными ластовидными конечностями, с множеством косточек в фалангах (рис. 309, б). Активные хищники открытых морей, питавшиеся рыбами и головоногими моллюсками. Поздняя юра — мел.

Отряд Плакодонты — Placodontia (греч. *plax*, *places* — пластина, плоскость; *odus*, *odontos* — зуб) — внешне напоминает черепах, размером до 2,5 м. Туловище уплощенное, обычно заключено в панцирь; конечности короткие, с небольшим числом косточек в фалангах; заднечелюстные и нёбные зубы сильно уплощены, переднечелюстные — тупые долотообразные. У некоторых вместо исчезнувших зубов развит клюв. Малоподвижные хищники морского мелководья, питавшиеся донными моллюсками, раковины которых открывали передними зубами, а раздавливали задними и нёбными зубами (рис. 309, в). Плакодонты с клювами, вероятно, питались планктоном и водорослями. Средний триас — ранняя юра.

Геологическая история. Первые эвриапсиды появились в перми, испытали расцвет в триасе — юре и вымерли в конце мела. Пермь — мел.

Подкласс Ихтиозавры.
Subclassis Ichthyosauria

Общая характеристика. Подкласс Ichthyosauria (греч. *ichthys* — рыба; *sauria* — ящерицы), или рыбоящеры, имели парапсидный тип черепа с одним височным окном, отделенным от чешуйчатой и заднеглазной костей еще двумя костными пластинами (см. рис. 307, д). Ихтиозавры внешне напоминают

Водные рептилии

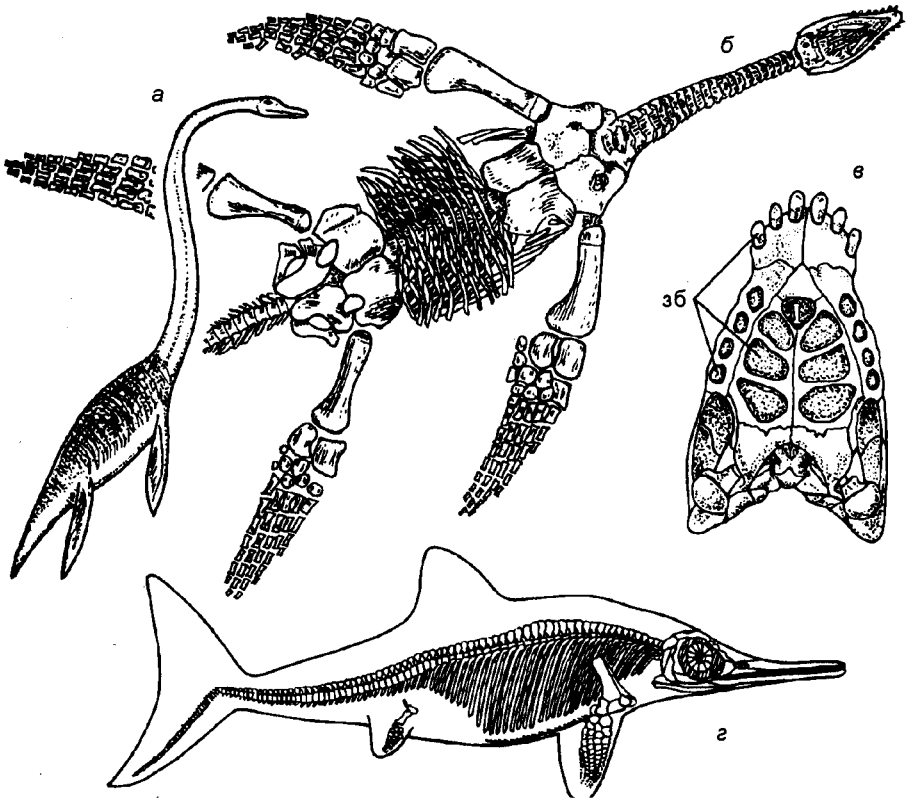


Рис. 309. Подклассы Euryapsida и Ichthyosauria.

a—в — подкласс Euryapsida (P—K): *a* — *Plesiosaurus* (T₃—J₁), реконструкция, *б* — *Pliosaurus* (J₃), реконструкция, *в* — *Placodus* (J₃), реконструкция черепа; *г* — подкласс Ichthyosauria (C₃ или P₁, T—K), *Ichthyosaurus* (J), реконструкция. Обозначения: 3б — зубы

рыб и дельфинов, размером до 15 м, с двумя парами мясистых плавников — ласт (с чем связано второе название — ихтиоптеригии, или рыбоплавниковые). Они представляют собой видоизмененные конечности первых четвероногих (рис. 309, *г*). Ихтиозавры сохранили от предков такие примитивные особенности, как: теменное отверстие в черепе, склеротические кольца из мелких косточек вокруг глазниц, до 7—8 пальцев с большим числом фаланг в ластах; двояковогнутые (амфицельные) позвонки; бороздчато-лабиринтовидные зубы и т.д.

От кого произошли ихтиозавры, неясно, возможно, от каких-то каменноугольно-пермских рептилий с небольшим височным окном. Их систематический состав дискусионен, но несомненно, что в мезозое дельфинообразные формы представляли самостоятельную и специфическую группу водных рептилий. К подклассу ихтиозавров иногда относят группу мезозавров (поздний карбон или ранняя пермь) — пресноводных крокодилообразных рептилий, длиной до 1 м с ластовидными конечностями.

Образ жизни, геологическое распространение. Ихтиозавры были активными хищниками мелководья и открытых зон моря, нападавшими на рыб и белемнитов. Поздний карбон или ранняя пермь?, триас — мел.

Подкласс Архозавры. Subclassis Archosauria

Подкласс Archosauria
Надотряд Thecodontia
Надотряд Dinosauria
Надотряд Pterosauria
Надотряд Crocodilia

Общая характеристика. Подкласс Archosauria (греч. *archaios* — древний, первый; *sauria* — ящерицы) имеет диапсидный тип черепа (две пары височных окон и дуг), текодонтные зубы и ряд других признаков, общих с подклассом чешуйчатых ящеров. Это свидетельствует если не о прямой связи между ними, то об общем предке. У архозавров имеются дополнительные предглазничные отверстия — окна. Архозавры — наиболее разнообразная группа среди рептилий по морфофизиологическим характеристикам, внешнему облику, размерам, среде обитания и образу жизни.

Систематика, геологическое распространение. Классификация подкласса архозавров встречает большие трудности, так как многие признаки развивались параллельно, а другие были только конвергентно сходными. Ниже рассмотрены четыре группы архозавров в ранге надотрядов: текодонты (P₂—T), динозавры (T₂—K), птерозавры (T₃—K) и крокодилы (T₃—современность). Поздняя пермь — современность.

Надотряд Текодонты. Superordo Thecodontia

Надотряд Thecodontia (греч. *theke* — коробка, ячейка; *odus, odontos* — зуб) возник, вероятно, от эозухий (подкласс лепидозавров). От предков унаследовали диапсидный тип черепа, пятипалые конечности и текодонтные зубы, находящиеся в углублениях — альвеолах — и не прираставшие к костям челюстей (рис. 310). У текодонтов в отличие от эозухий появились предглазничные отверстия — окна, но исчезли нёбные зубы и теменное отверстие.

Текодонты внешне напоминают ящериц, динозавров и крокодилов. Передвижение осуществлялось на четырех или двух ногах, размеры тела от 15 см до 6 м. Образ жизни разнообразный: бегающий, лазающий и летающе-планирующий. По морфологии и типу питания текодонтов делят на две группы: псевдозухий и фитозавров. Псевдозухии — Pseudosuchia, т.е. лжекрокодилы (греч. *pseudos* — ложь; *suchos* — крокодил по-египетски), — хищные, плотоядные и насекомоядные рептилии. Фитозавры — Phytosauria (греч. *phyton* — растение; *sauria* — ящерицы) — растительноядные рептилии. От псевдозухий произошли динозавры, птерозавры, крокодилы и, возможно, птицы. Поздняя пермь — триас.

Надотряд Динозавры. Superordo Dinosauria

Надотряд Dinosauria
Отряд Saurischia
Отряд Ornithischia

Общая характеристика. Надотряд Dinosauria (греч. *deinos, dinos* — страшный, странный, удивительный; *sauria* — ящерицы) — самая знаменитая и интригующая группа ископаемых пресмыкающихся — гигантских чудовищ размером

до 23—35 м, — поражающая воображение людей своим обликом. На самом

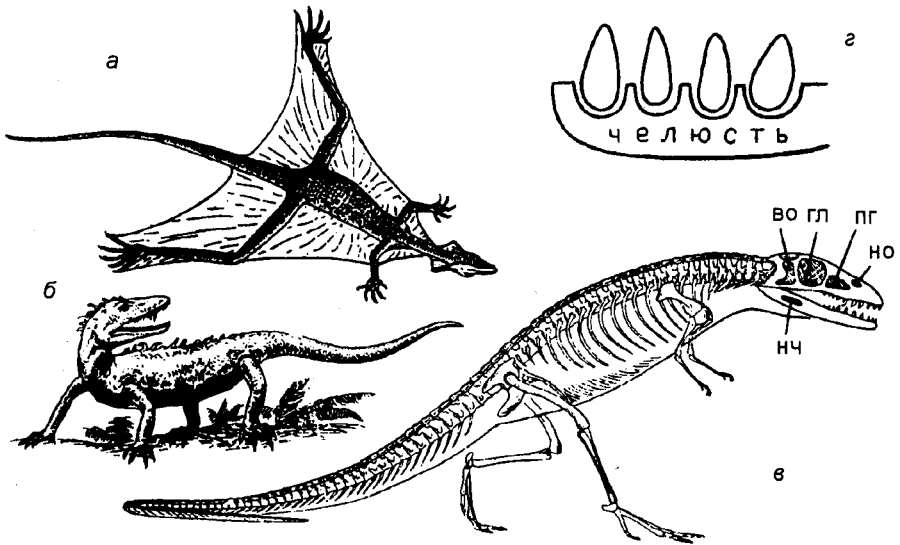


Рис. 310. Подклассы Lepidosauria (C_3-Q) и Archosauria (P_2-Q).

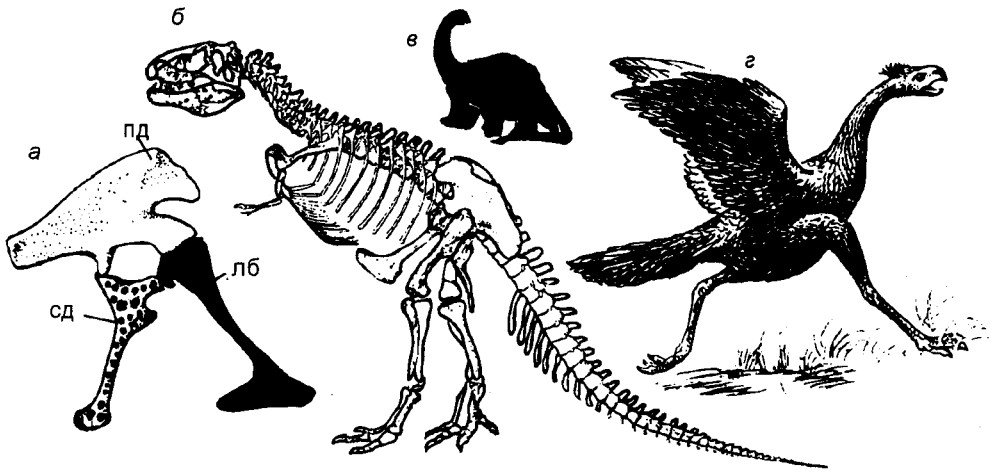
a — подкласс Lepidosauria, планирующий *Sharovipterix* (J), реконструкция; *б*, *в* — подкласс Archosauria, надотряд Thecodontia (P_2-T): *б* — *Mesenosaurus* (P), реконструкция, *в* — *Saltosuchus* (T_3), реконструкция скелета; *г* — схема соотношения текодонтных зубов с нижней челюстью. **Обозначения:** во — височные окна; гл — глазница; но — носовое отверстие; нч — нижнечелюстное отверстие; нг — предглазничное отверстие

деле большинство динозавров имело средние размеры, а ранние формы были с небольшую кошку, длиной около 20 см. Динозавры, как и их предки псевдозукии из надотряда текодонтов, обладали диапсидным типом черепа: они имели предглазничные и нижнечелюстные отверстия (окна) и текодонтные зубы. Принципиальным отличием является наличие у динозавров сложного крестца из пяти позвонков. Головной мозг был небольшим, у некоторых его объем меньше объема спинного мозга в области крестца в 15—20 раз. Передние конечности иногда сильно изменены и укорочены по сравнению с мощными задними конечностями, поэтому принято говорить о двуногих и четвероногих динозаврах.

Образ жизни и условия существования. Динозавры сухопутные и полуводные рептилии прибрежья, откладывающие яйца на суше. Они передвигались на четырех или двух конечностях. Образ жизни и внешний вид совпадал с текодонтами, но появились и новые жизненные формы, вплоть до птицеобразных рептилий с перьями (рис. 311). Вероятно, часть динозавров были теплокровными животными. От динозавров кроме скелетов и их фрагментов сохранились отпечатки и фрагменты окаменевшей кожи, кладки яиц, следы передвижения и желудочные камешки — гастролиты.

Вымирание динозавров. Причины исчезновения динозавров являются предметом постоянных оживленных дискуссий. Вымирания связаны с двумя причинами: внутренней (морфофизиологическое состояние) и внешней (абиотическая и биотическая среды обитания). Обе причины действуют одновременно, но внешняя, особенно абиотическая, проявляется ярче и поэтому ее часто принимают за единственную. Среди внутренних причин называют истощение жизненного запаса сил («старение» и «смерть» по

Отряд Saurischia



Отряд Ornithischia

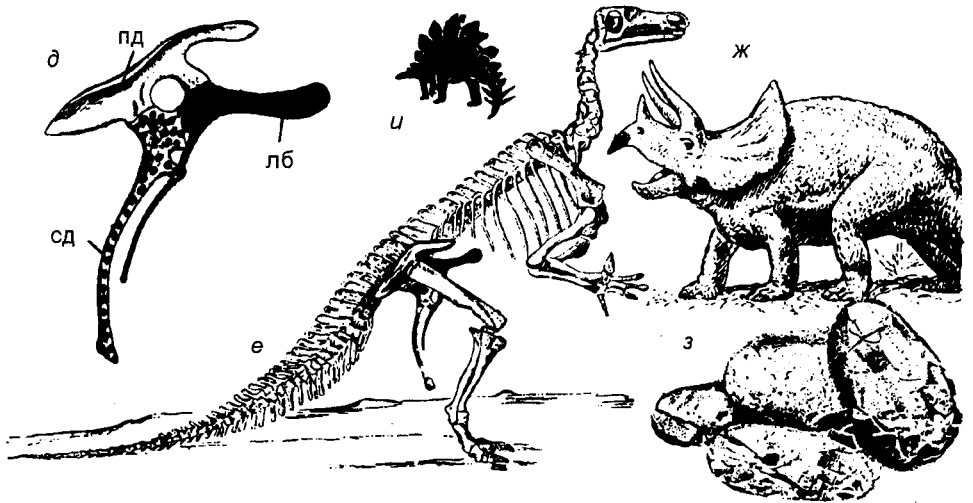


Рис. 311. Надотряд Dinosauria (T_2-K).

а-г — отряд Saurischia (T_2-K): *а* — схема строения таза, *б* — *Tyrannosaurus* (K_2), реконструкция скелета, *в* — общий облик бронтозавра (*J*), *г* — *Avimimus* (K_2), реконструкция; *д-и* — отряд Ornithischia (T_3-K): *д* — схема строения таза, *е* — *Iguanodon* (K_1), реконструкция скелета, *ж* — *Triceratops* (K_2), реконструкция; *з* — яйца динозавров размером до 30 см; *и* — общий облик стегозавра (*J-K*). Кости: лб — лобковая; пд — подвздошная; сд — седалищная

аналогии с индивидуальной жизнью); сокращение диапазона изменчивости; понижение качества полового и бесполого размножения; специализация и т.д. Отсюда проистекает невозможность приспособления к изменяющимся условиям жизни. Среди внешних факторов вымирания рассматривают изменение соотношения море—суша, вызванное сменой глобального тектонического режима; усиление вулканической деятельности и землетрясений; изменение расположения климатических поясов; глобальные колебания уровня океанов; изменение состава атмосферы; разрыв пищевых связей и

качество пищи; повышение радиоактивности за счет ее миграции из недр Земли; космические причины (взрыв сверхновой звезды, столкновение с астероидом, метеоритная бомбардировка). Вымирание динозавров кажется особенно ошеломляющим потому, что исчезли гигантские формы, а более «скромные» рептилии, появившиеся в начале мезозоя, например крокодилы, ящерицы и змеи, широко распространены и поныне.

Геологическое распространение. Мезозойскую эру называют «веком динозавров». Они появились в середине триаса, достигли расцвета в юрском и первой половине мелового периода и вымерли на рубеже мела и палеогена. Средний триас — мел.

Принципы классификации и систематика. Динозавров по строению тазового пояса подразделяют на два отряда: ящеротазовые (T_2 —К) и птицетазовые (T_3 —К). Предполагают, что они возникли независимо от разных групп текодонтов.

Отряд Ящеротазовые. Ordo Saurischia

Для отряда *Saurischia* (греч. *sauria* — ящерицы; *ischion* — бедренная кость) характерно трехлучевое строение таза, в котором подвздошная, седалищная и одноветвистая лобковая кости отходят от центра таза в разные стороны, подобно концам рогатки (рис. 311, а). Конические недифференцированные или слабо дифференцированные зубы располагались на челюстях в один ряд. Длина тела, включая хвост, от 0,2 до 35 м. Четвероногие ящеротазовые динозавры — завроподы — были растительноядными формами, двуногие — тероподы — хищными. Ареалы обитания прибрежно-полуводные и наземные сухопутные. Средний триас — мел.

Завроподы — *Sauropoda* (греч. *sauria* — ящерицы; *pous, podos* — нога) объединяют около 60 родов (поздний триас — мел); из них самыми известными и изученными являются юрские *Diplodocus* и близкий ему *Brontosaurus* (рис. 311, в).

Род *Diplodocus* — диплодок, или двудум — имел мощное туловище, опирающееся на четыре массивные слоноподобные ноги с пятью короткими пальцами, очень длинный хвост, почти равный или превосходящий длину остального тела, и длинную шею с маленькой змееобразной головой. Объем мозга был с грецкий орех, что в 20—25 раз меньше объема спинного мозга в области крестца. Вес диплодока и ему подобных достигал 80 т, длина тела 23—35 м, высота 4—6 м, но при вытягивании шеи вверх высота возрастала до 12 м и более. Образ жизни диплодока, вероятно, не полуводный, как думали раньше, а наземный, сухопутный, как у слонов, перемещающихся по зарослям и степным пространствам от водоема к водоему. Время существования завропод — поздний триас — мел, расцвет — юра.

Тероподы — *Theropoda* (греч. *therion* — зверь; *pous, podos* — нога) — объединяют около 50 родов (средний триас — мел), большая часть которых относится к карнозаврам, а меньшая — к целурозаврам. Из карнозавров (лат. *caro*, род. п. *carnis* — мясо; греч. *sauria* — ящерица) наиболее известны гигантские *Allosaurus* из поздней юры и позднемеловые *Tyrannosaurus* и *Tarbosaurus*.

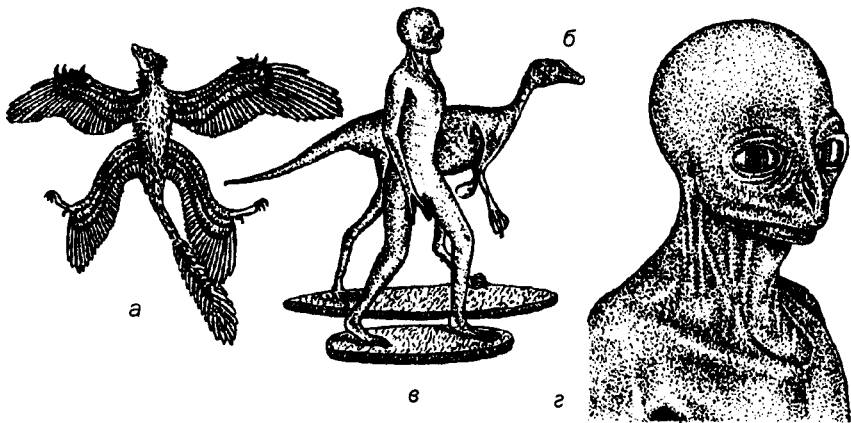


Рис. 312. Экзотические динозавры.

a — *Microraptor* (К₁), реконструкция четырехкрылого оперенного целурозавра; *б* — *Stenonychosaurus* (К₂), реконструкция «гладкокожего длиннорукого» целурозавра; *в, г* — его предполагаемый чело-векоподобный потомок (*Russel, 1984; Каменная книга, 1997; Xing Xu et al., 2000, 2003; Portia Sloan, 2003*)

Предшественник тиранозавра позднеюрский род *Allosaurus* достигал в длину вместе с хвостом 12 м. Внешне он очень похож на *Tyrannosaurus*, но сразу бросается в глаза, что его передние конечности были длиннее и имели 3—4 пальца, а не два. Позднемеловой монгольский *Tarbosaurus* внешне и по размерам похож на *Tyrannosaurus*, отличаясь от него деталями.

Род *Tyrannosaurus*, позднемеловой американский динозавр, длиной вместе с хвостом около 15 м, высотой в полный рост до 6 м, весом до 7 т, имел сильно укороченные редуцированные передние конечности с двумя пальцами, не достающими до рта; мощные вертикально стоящие задние конечности с тремя когтистыми пальцами, огромный череп длиной до 1,5 м, острые конические зубы, высота которых достигала 15 см (см. рис. 311, б). Тиранозавр убивал жертву, ударяя ее хвостом и ногами; коротенькие «ручки» служили для дальнейшего потрошения жертвы и, вероятно, для формирования в инкубационный период над кладками яиц мусорных куч из разлагающихся растительных остатков.

В последнее время внимание ученых и общественности привлекли целурозавры с перьями и гладкокожие целурозавры. Большинство оперенных целурозавров, например *Avimimus*, внешне напоминают страусов (см. рис. 311, г). Одна из последних находок целурозавра с перьями представляет собой четырехкрылого динозавра из раннего мела Китая, названного *Microraptor* (*Xing Xu, 2000, 2003*). Один вид микрораптора имел длину 4,7 см, другой — 77 см, хвост составлял более половины общего размера. Три-четыре пальца передней конечности выходили за пределы крыла, подобно пальцам летающих ящеров (см. рис. 312, а). Гладкокожие целурозавры имели небольшую голову с крупными глазницами и беззубым ртом, хорошо развитые задние конечности и длинные передние конечности, напоминающие руки (см. рис. 312, б). Из таких целурозавров, как предполагают, мог бы возникнуть чело-векоподобный потомок (см. рис. 312, г).

Отряд Птицетазовые. Ordo Ornithischia

Для отряда *Ornithischia* (греч. *ornis*, *ornithos* — птица; *ischion* — бедро, бедренная кость) характерно четырехлучевое «птичье» строением таза, в котором одна ветвь лобковой кости была расположена параллельно седалищной, а другая почти параллельно подвздошной (см. рис. 311, д). Зубы располагались на челюстях многорядно; у многих форм передняя часть челюсти без зубов, но с клювовидным расширением или с роговым клювом. Длина тела до 10—15 м.

Разнообразие птицетазовых динозавров не уступало ящеротазовым. Среди них тоже имелись четвероногие и двуногие формы, но по типу питания они были только растительноядными. В группу четвероногих птицетазовых динозавров входят стегозавры, анкилозавры и цератопсы; в группу двуногих — игуанодонтиды, гадрозавры (утконосые ящеры) и другие менее известные формы. Места обитания птицетазовых и ящеротазовых динозавров совпадали — это прибрежно-полуводные, но преимущественно наземно-сухопутные ареалы. Поздний триас — мел.

Стегозавры — *Stegosauria* (греч. *stego* — покрывало; *sauria* — ящерицы) имели на дуговидно изогнутой спине двойной ряд длинных, стоящих вертикально пластин высотой до 1 м при длине тела до 9 м; хвост с парными шипами; маленькую длинную головку; четыре конечности, из них задние длиннее и массивнее передних (см. рис. 311, и). Стегозавры — наземные формы. Юра — ранний мел.

Анкилозавры — *Ankylosauria* (греч. *ankylos* — кривой, изогнутый; *sauria* — ящерицы) имели многочисленные костные скульптурированные пластинки, образующие при срастании головной и туловищный панцири, и четыре почти равные конечности; длина тела 6—9 м. По некоторым признакам они сходны с щекастыми ящерами — парейазаврами. Анкилозавры — наземные формы. Средняя юра — мел.

Цератопсы, или *рогатые ящеры*, — *Ceratopsia* (греч. *keras* — рог; *ops* — сила боевая) — характеризуются костным воротником, представляющим собой расширение задней части мощного черепа, и одним-тремя рогами над глазами и носовыми отверстиями; у древних форм рога отсутствовали (см. рис. 311, ж). Передняя часть верхней челюсти клювовидно нависала над нижней. Конечности оканчивались копытами, задние, пятипалые, были длиннее и массивнее передних, четырехпалых. Длина тела до 6—8 м при длине черепа до 1,5—3 м, высота тела до 3 м. Цератопсы наземные формы. Мел.

Игуанодонтиды — *Iguanodontidae* (исп. *iguana* — ящерица; греч. *odus*, *odontos* — зуб) — гигантские двуногие птицетазовые динозавры, из которых лучше всего изучен раннемеловой род *Iguanodon*, или игуанозуб. Игуанодон имел крупное тело длиной (высотой) до 5—10 м с мощным хвостом, массивные задние трехпалые конечности с когтями. Передние пятипалые конечности короче задних, кости первого пальца слились в единый шип, располагающийся к остальным пальцам под прямым углом (см. рис. 311, е). Кожа несла многочисленные щитки, более крупные на спине. Шея толстая, короткая, голова крупная, с двумя рядами зубов. Игуанодоны — растительноядные наземные динозавры, обитавшие стадами вблизи водоемов,

преимущественно на участках с древесно-кустарниковой растительностью. Средняя юра — мел.

Гадрозавры — *Hadrosauridae* (греч. *hadros* — взрослый, сильный; *sauria* — ящерицы), или утконосые динозавры, — произошли, вероятно, от игуанодонтид или от общего с ними предка. Гадрозавры были двуногими гигантами высотой до 15 м, с роговым утинообразным клювом; за ним располагались многочисленные, тесно примыкающие зубы. Передние конечности между четвертым и пятым пальцами имели кожистую перепонку. Ноздри располагались высоко в задней половине головы. У рода *Saurolophos* мощная голова несла высокий костный гребень, челюсти в ротовой полости имели около 1000 зубов. У рода *Trachodon* общее число зубов доходило до 2000. Утконосые динозавры — полуводно-наземные растительноядные формы, хорошо приспособленные к обитанию в прибрежье. Поздний мел.

Надотряд Птерозавры, или Крылатые ящеры. *Superordo Pterosauria*

Надотряд Pterosauria
Отряд Rhamphorhynchoidei
Отряд Pterodactyloidea

Общая характеристика. Для надотряда Pterosauria (греч. *pteron* — крыло; *sauria* — ящерицы) характерны крыловидные кожные перепонки, диапсидный череп с двумя височными окнами по бокам сзади больших глазниц, облегченные кости с воздушными полостями и хорошо развитая грудина для мощной мускулатуры. Такой комплекс признаков способствовал динамичному полету. Летательная перепонка птерозавров представляла собой сильно вытянутую туловищную складку кожи, которая крепилась на очень длинном четвертом пальце, пятый палец был редуцирован, остальные сильно укорочены. Оставшиеся пальцы незначительно выступали за пределы кожистой перепонки и оканчивались когтями (рис. 313). У некоторых птерозавров пере-

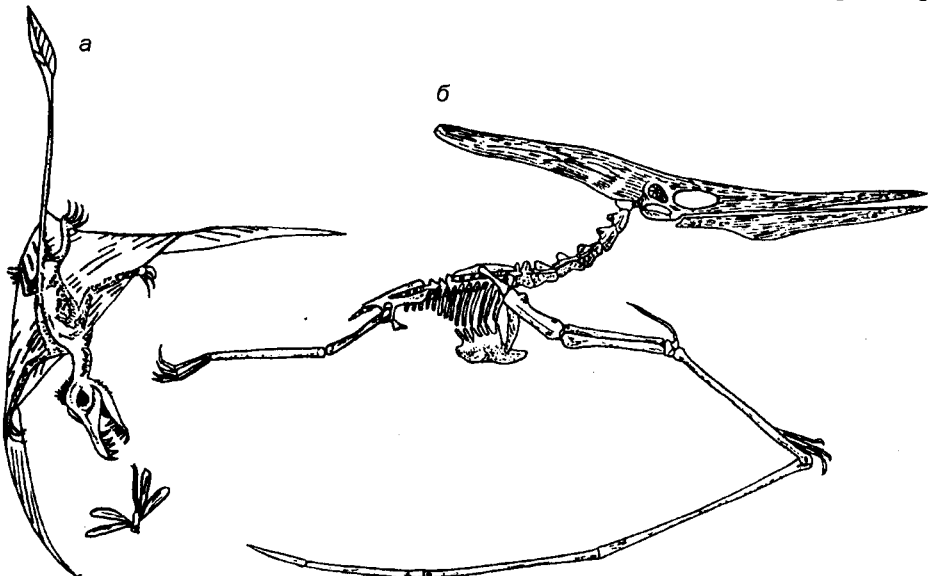


Рис. 313. Надотряд Pterosauria (T₃—K).

a — рамфоринх *Sordes* (J), *б* — птеродактиль *Pteranodon* (K₂) (*a* — Ивахненко, Корабельников, 1987)

понка продолжалась назад до задних конечностей, захватывая частично начало хвоста, а впереди доходила до основания шеи. Для птерозавров характерен плотный «шерстистый» («волосовидный») покров. Они, вероятно, были теплокровными. Величина птерозавров колебалась от размеров маленького воробья до чудовищ с гигантским размахом крыльев до 11—16 м. По типу питания птерозавры в основном насекомоядные и рыбаодные; некоторые имели подобно пеликанам горловой мешок. Их разделяют на два отряда: рамфоринхи (T₃—J) и птеродактили (J—K).

Отряд Рамфоринхи — *Rhamphorhynchoidei* (греч. *rhamphos* — клюв; *rhinos* — нос) — представлен сравнительно небольшими формами длиной от нескольких до 50 сантиметров, при размахе крыльев до 2—2,5 м; крылья заостренные. Летательные пальцы не складывались. Полет преимущественно планирующий. Длинный хвост оканчивался округло-ромбовидным расширением. Задние конечности короткие, пятипалые, с перепонками; шея короткая; зубы многочисленные, хорошо развитые. Самого известного рамфоринха из юры за «шерстистый» покров называли *Sordes pilosus* — «Нечисть волосатая». Поздний триас — юра.

Отряд Птеродактили — *Pterodactyloidea* (греч. *pteron* — крыло; *dactylos* — палец, выступ) — представлен разнообразными по величине формами длиной от нескольких сантиметров до метровых гигантов с размахом крыльев до 11—16 м. Летательные пальцы складывались. Полёт преимущественно активный. Задние конечности были четырех- или пятипалые; хвост короткий или редуцированный; шея длинная; зубы редкие, плохо развитые или редуцированы и замещены роговым клювом. Юра — мел.

Образ жизни, среда обитания, геологическое распространение. Птерозавры, вероятно, теплокровная группа динозавров, приспособившаяся к полетам. Они произошли от планирующе-летающих псевдозухий из надотряда текодонтов. Основное время птерозавры проводили в прибрежных зонах морей, лагун, дельт и озер, питаясь рыбой, насекомыми, реже разными беспозвоночными; возможно, использовали в пищу различных планктон и растения. Поздний триас — мел.

Надотряд Крокодилы. ***Superordo Crocodylia***

Надотряд *Crocodylia* (греч. *crocodylus* — крокодил) — древняя группа архозавров, частично сохранившаяся до наших дней. Они произошли от текодонтов, но в отличие от них височные и предглазничные окна диапсидного черепа стали у крокодилов крошечными, а у некоторых форм полностью заросли; появилось вторичное небо; череп удлинился, кости приобрели сложный комплекс воздухоносных полостей. Тело чешуйчатое, длиной 1,8—7 м. Некоторые особенности строения крокодилов совпадают с таковыми птиц и млекопитающих: например, кости с воздухоносными полостями, вторичное небо, сложный слуховой аппарат, четырехкамерное сердце, крупные легкие. Древние вымершие крокодилы имели длинные стройные конечности, современные — короткие неуклюжие. Это в сочетании с выступающими вверх ноздрями, глазами и другими особенностями строения привело к изменению образа жизни в сторону полуводного и водного. Хищники, способные побеждать крупных млекопитающих и птиц. Поздний триас — современность.

Класс Птицы. Classis Aves

Класс Aves

Подкласс *Præornithurae*

Подкласс *Saururae*

Подкласс *Ornithurae*

Общая характеристика. Класс Aves (лат. *avis* — птица) самый многочисленный среди современных позвоночных, насчитывающий около 9000 видов и более 100 млрд особей. Для птиц характерны пневматические

кости с многочисленными воздухоносными полостями, слитный сложный крестец — *синсанкрум*, состоящий из сросшихся крестцовых, нескольких задних туловищных и передних хвостовых позвонков; мощная грудина, обычно с килем; большие глазницы и объемистая мозговая полость; 2—4 пальца на задних конечностях. У современных птиц имеются многочисленные воздушные мешки: носоглоточные, шейные, переднегрудные, заднегрудные, брюшные и межключичные. Воздушные мешки по объему не уступают легким, вместе с ними они участвуют в процессе дыхания, называемого двойным. Для задних конечностей птиц характерна *цевка*, представляющая собой единую костную структуру, возникающую благодаря слиянию предплюсно-плюсневых косточек. Обмен веществ интенсивный, сердце четырехкамерное, частота сердцебиений и температура тела высокие (максимальная температура 45,5°С). Размер тела птиц колеблется от 3 см (колибри) до 3 м (страусообразные); размах крыльев до 4 м (альбатросовые), максимальный объем яиц до 9 л (эпиорнис).

Сравнение птиц с пресмыкающимися показывает, что многие особенности строения птиц в той или иной степени наблюдаются у разных групп рептилий. Перья, крылья и сильные задние конечности с тремя, реже двумя или четырьмя пальцами встречаются у некоторых целурозавров из отряда ящеротазовых динозавров; четырехлучевое строение таза характерно и для птицетазовых динозавров. Подобие цевки существует у тероподных динозавров. Яйцерождение присуще обоим классам — птицам и рептилиям. Это сходство проистекает из происхождения птиц и рептилий от общих предков. Основные отличия птиц от рептилий заключаются в огромных размерах мозга и его морфологии, седловидном строении позвонков, двухголовчатом сочленении квадратной кости с черепом, подвижном сочленении *коракоида* с лопаткой и др.

В отличие от млекопитающих птицы имеют перья и сложный крестец; передние конечности преобразованы в крылья; *позвонки седловидные*, иногда амфицельные и т.д.

Комплекс вышеперечисленных признаков птиц в сочетании с другими особенностями строения свидетельствует, что класс птиц является самостоятельной специфической группой животных с собственной историей, частично совпадающей с некоторыми рептилиями только на ранних этапах эволюции.

Среда обитания и образ жизни. Среда и экологические ниши птиц разнообразны: наземные открытые «степные» пространства, древесно-кустарниковые, водные, болотистые местообитания, пещеры и др. Птицы могут летать, ходить, бегать, плавать, нырять, но большинство — летающие формы, активно освоившие воздушное пространство. По типу питания известны плотоядные, насекомоядные, растительноядные и всеядные группы. Среди плотоядных встречаются падальеды и настоящие хищники, охотящиеся

на насекомых, рыб, мелких млекопитающих и других птиц. Остальные группы птиц не менее разнообразны. Птицы встречаются на всех континентах и широтах — от Антарктики и до Арктических островов. В настоящее время птицы (особенно из отряда воробьинообразных) находятся на этапе биологического прогресса, их таксономическое разнообразие, распространение и численность выше, чем у остальных наземных позвоночных.

Происхождение птиц. Происхождение птиц — сложная проблема, которая усугубляется редкостью и фрагментарностью их ископаемых остатков. Общепринято считать, что птицы возникли от рептилий, но от каких — это предмет оживленных дискуссий: одни доказывают, что от псевдозухий (надотряд текодонтов), другие — от целурозавров (надотряд динозавров), третьи — от предков, общих с птицетазовыми динозаврами или с крокодилами. По одной версии, птицы произошли от древесных планирующих пресмыкающихся, по другой — от быстро бегающих, а затем взлетевших форм. Другой вопрос: были ли предки птиц четвероногими или двуногими формами? В последнее время дискуссии оживились, так как в нижнемеловых отложениях Китая обнаружен четырехкрылый динозавр (целурозавр) в перьях (см. рис. 312, а). Теперь считается, что перья как производное кожного покрова могли возникать в разных группах рептилий независимо и неоднократно. Птицы и параллельно жившие юрско-меловые хищные динозавры, часть которых имели покров из перьев, связаны общим происхождением от текодонтов, но не прямым родством между птицами и хищными динозаврами (Курочкин, 2001). Поздний триас — современность.

Систематика. В настоящее время систематика класса птиц находится в стадии пересмотра (рис. 314, 315). В учебнике класс птиц разделен на три под-

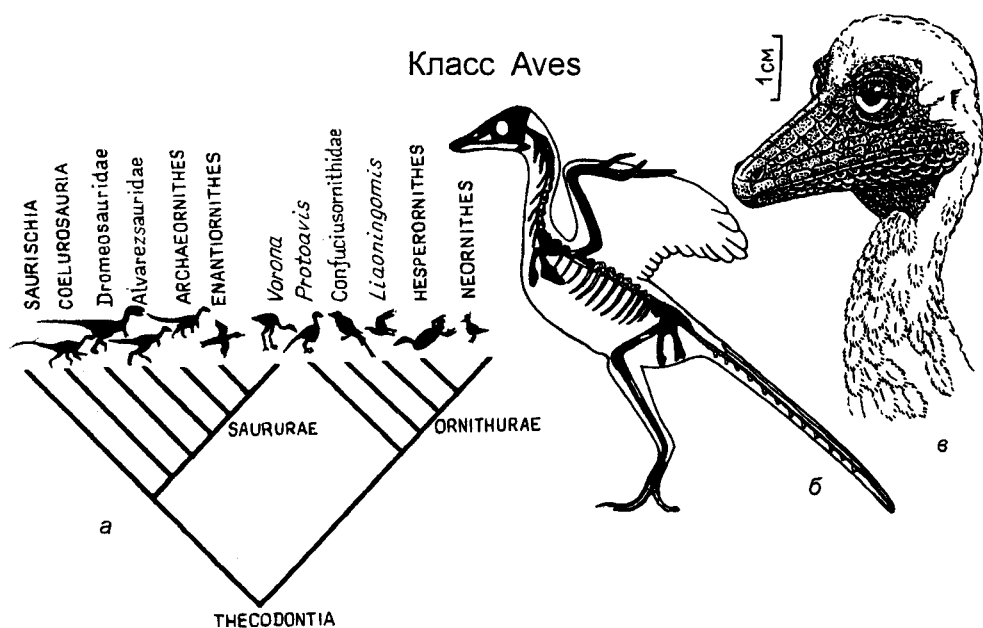


Рис. 314. Класс Aves (T₃–Q).

а — схема филогении класса птиц; б, в — подкласс Праеорнитхурае (T₃), древнейшая птица *Protoavis* (T₃); б — реконструкция скелета, в — внешний вид головы и шеи (Курочкин, 1991, 2001, 2004)

Класс Aves



Рис. 315. Класс Aves (T₃—Q).

a, б — подкласс Saururae (J₃, ?K₁), *Archaeopteryx* (J₃, ?K₁): *a* — реконструкция скелета, высота 30 см, *б* — общий вид находки; *в, г* — подкласс Ornithurae (J₃?, K—Q): *в* — *Diatrypa* (P), реконструкция, высота 2 м; *г* — *Hesperornis* (K₂), реконструкция, длина 1,5 м (*a, б* — Хейльман, 1926; *в* — Ивахненко, Корабельников, 1987; *г* — Каменная книга, 1997)

класса: Довеерохвостые — Praeornithurae (T₃), Ящерохвостые — Saururae (J₃, ?K₁) и Веерохвостые — Ornithurae (J₃?, K—Q).

Подкласс Довеерохвостые птицы.

Subclassis Praeornithurae

Подкласс Praeornithurae (лат. *prae* — прежде; греч. *ornis, ornithos* — птица; *ura* — хвост) представлен позднетриасовым родом *Protoavis* из Техаса (рис. 314, б, в). Протоавис, или Первоптица, размером с сороку, имел длинный хвост из 12 позвонков. Передние и задние конечности были четырехпальными. Череп тонкостенный, диапсидный, т.е. с двумя парами височных окон, с огромными глазницами и большой мозговой коробкой. Зубы текодонтные. Позвонки седловидные, характерные для птиц. Поздний триас.

Подкласс Ящерохвостые птицы.

Subclassis Saururae

Подкласс Saururae (греч. *sauria* — ящерицы; *ura* — хвост) представлен позднеюрским родом *Archaeopteryx* и, возможно, близкой с ним группой *Enantiornithes*. Археоптерикс, или Древнекрыл, небольшая птица размером с го-

лубя, с длинным хвостом из 20—22 позвонков, вдоль которого располагались перья (рис. 315, а, б). Три пальца передней конечности выступали наружу за пределы крыла; нижние конечности — четырехпалые. Череп диапсидный с двумя парами височных окон. Зубы текодонтные, многочисленные, клюв без рогового чехла. Позвонки двояковогнутые амфицельные. Грудина отсутствовала. Кости конечностей с немногочисленными воздухоносными полостями. Маховые перья асимметричные. В верхнеюрских золенгофенских сланцах Баварии было найдено одно изолированное перо и 7 скелетов *Archaeopteryx*, в нижнемеловых породах Румынии обнаружены две проблематичные кости. По одной версии, *Archaeopteryx* был древесной формой, лазающей по деревьям и планирующей между ними; по другой — он перемещался по земле и активно летал. Поздняя юра (? ранний мел).

Подкласс Веерохвостые птицы. Subclassis Ornithurae

Подкласс *Ornithurae* (греч. *ornis, ornithos* — птица; *ura* — хвост) в отличие от вымерших подклассов имеет сильно укороченный хвостовой отдел, заканчивающийся пигостилем, состоящим из 4—6 слившихся позвонков; к пигостилю крепятся хвостовые перья. Клюв покрыт роговым чехлом, зубы у большинства отсутствуют, позвонки седловидные, у некоторых меловых птиц двояковогнутые — амфицельные.

Некоторые ископаемые веерохвостые птицы демонстрируют комплекс примитивных и прогрессивных признаков. Например, позднемеловой род *Hesperornis* длиной до 1,5 м имел седловидные позвонки, но клюв был с текодонтными зубами, грудина без киля, крылья фактически отсутствовали. Другой позднемеловой род *Ichthyornis* имел грудину с килем, длинные крылья, но позвонки были амфицельными — двояковогнутыми, зубы текодонтными. Ихтиорнисов и гесперорнисов раньше объединяли в группу зубатых птиц.

Возможно, веерохвостые птицы произошли от форм, близких к *Protoavis*. Они развивались независимо от ящерохвостых — тупиковой ветви мезозойских птиц. Расцвет веерохвостых начался в середине мела и продолжается до сих пор. Юра?, мел — современность.

Класс Млекопитающие, или Звери. Classis Mammalia, или Theria

Класс Mammalia
Подкласс Prototheria
Подкласс Pantotheria
Подкласс Metatheria
Подкласс Eutheria

Общая характеристика. Общим для всех *Mammalia* (лат. *mamma* — сосок), или *Theria* (греч. *therion* — зверь) является вскармливание детенышей молоком через специальные *молочные железы*. Череп млекопитающих имеет по одной скуловой дуге, по происхождению он

тесно связан с синапсидным черепом зверообразных рептилий, но височное окно за счет разрастания костей заменилось височной впадиной. Позвоночный столб состоит из пяти отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. *Позвонки платицельного типа*, т.е. их сочленовные поверхности плоские, между ними расположены межпозвонковые хрящи. В остальном позвонки разных отделов позвоночного столба отличаются друг

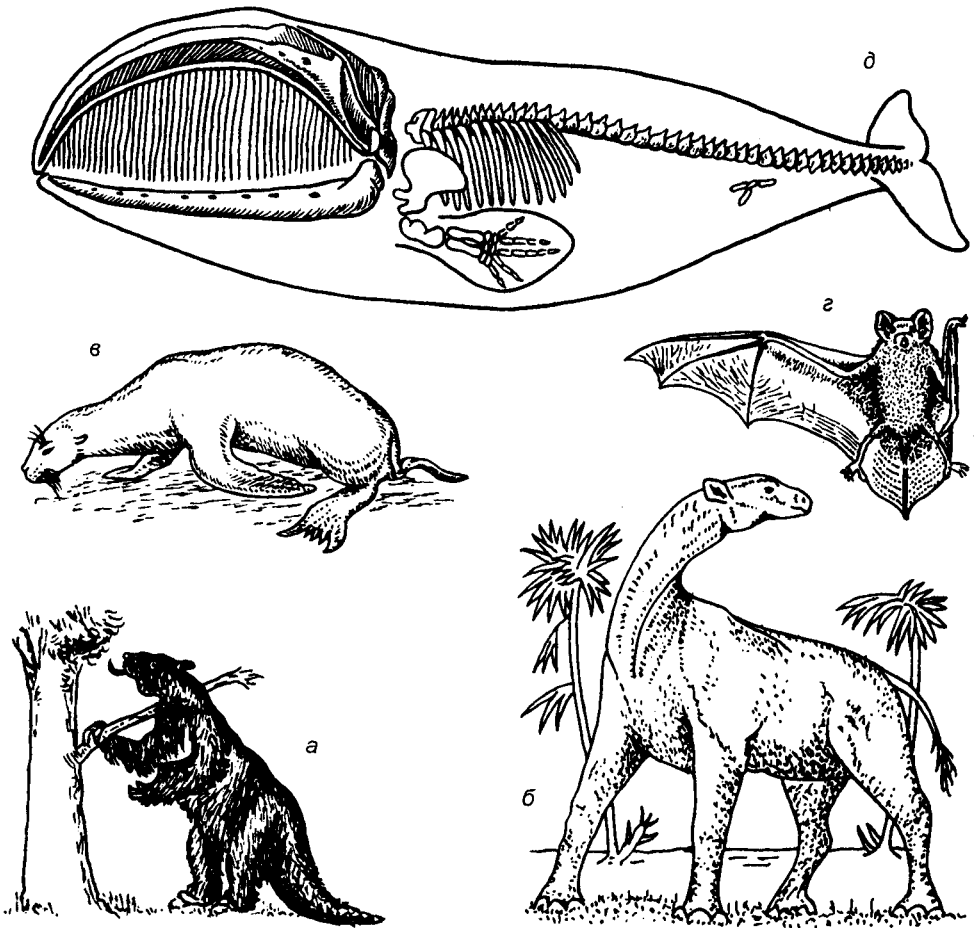


Рис. 316. Жизненные формы плацентарных млекопитающих (К—Q).

a — *Megatherium* (N_2-Q_1), длина тела 6 м (отряд Неполнозубые, P—Q); *б* — *Indricotherium* (P_3-N_1), длина тела 7 м (отряд Непарнокопытные, P—Q); *в* — современный тюлень (отряд Ластоногие, P_3-Q); *г* — современная летучая мышь (отряд Рукокрылые, P_2-Q); *д* — современный гренландский кит (отряд Китообразные, P_2-Q)

от друга. Число шейных позвонков, как правило, равно семи. Первый шейный позвонок (*атлант*) в виде кольца, второй (*эпистрофей*) имеет зубовидный отросток, вокруг которого вращается атлант, что характерно для млекопитающих, птиц и некоторых рептилий. Череп соединяется с позвоночным столбом двумя *мышцелками*.

Кожа млекопитающих содержит разнообразные многочисленные железы, из которых молочные характерны только для млекопитающих. С другими кожными структурами связано образование шерсти, волос, когтей, копыт, рогов и т.д. Шерсть, особенно в виде сплошного покрова, позволяет поддерживать постоянную температуру тела. Максимальная температура млекопитающих в период бодрствования — около 40°C , минимальная во время сна приближается к 2°C .

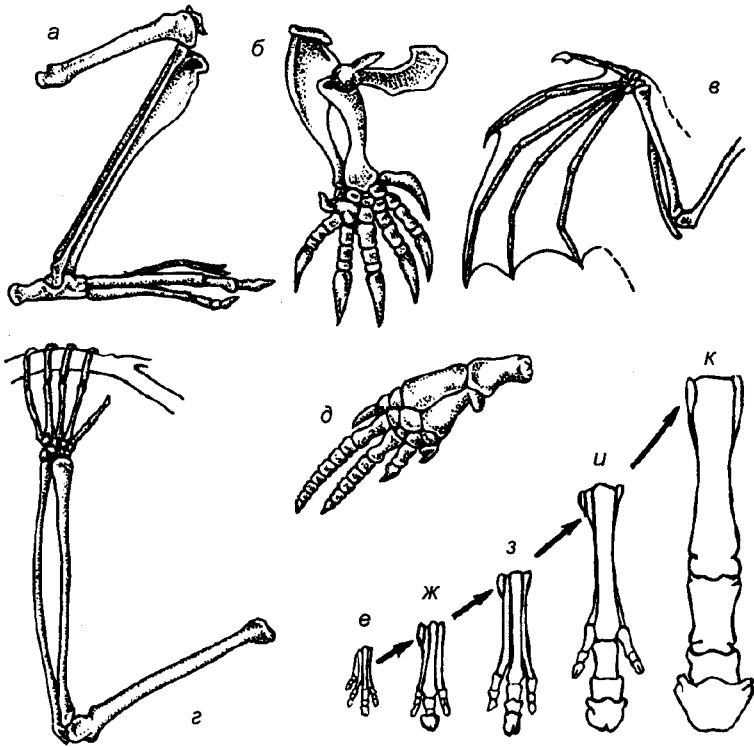


Рис. 317. Строение конечностей сумчатых и плацентарных млекопитающих.

a — кенгуру; *б* — крот; *в* — летучая мышь; *г* — орангутан; *д* — дельфин; *е*—*к* — эволюция конечностей лошадиных, идущая по пути увеличения одних костей и редукции других (Левушкин, Шиллов, 1994)

Среда обитания и образ жизни. Размеры, внешний вид и образ жизни млекопитающих разнообразны. Размеры — от 3,5 см (землеройки) до 33 м (киты). Несмотря на многообразие внешнего вида, его можно свести к четырем основным жизненным формам: звериному, рыбообразному, крылатому-летающему и человекообразному (рис. 316). Каждая жизненная форма характеризуется определенным морфологическим планом строения, тесно связанным со средой обитания и образом жизни. Рыбообразные морские млекопитающие (отряд китообразные) имеют веретеновидное тело, хвостовой плавник и укороченные конечности, напоминающие плавники. Летающие (отряд рукокрылые) обладают перепончатыми крыльями. Звериная жизненная форма представлена наземной группой, имеющей четыре конечности, с помощью которых осуществляются бег, ходьба, прыжки, ползание, зарывание и плавание (рис. 317). У некоторых плавающих сохранился звериный облик (отряд ластоногие), но конечности превратились в *ласты*. Звериная жизненная форма у млекопитающих является основной. Для млекопитающих характерны сложные формы поведения, особенно для человека, что коррелятивно связано с развитием и усложнением мозга (рис. 318).

Зубы и зубная система. Зубная система высших млекопитающих дифференцирована на резцы, клыки и щечные зубы (*предкоренные* — *премоляры* и *коренные* — *моляры*). Число и тип зубов записывают в виде формулы для одной половины челюстей. Зубная формула насекомых, состоящая из

Класс Mammalia

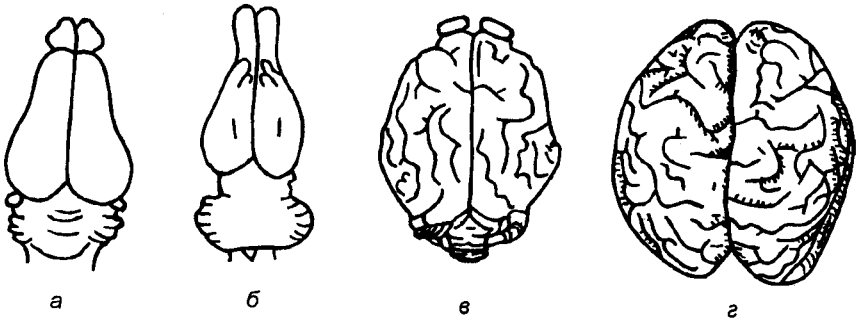


Рис. 318. Эволюция мозга плацентарных млекопитающих (К—Q).

а — насекомоядные; б — креодонты; в — настоящие хищные (собака); г — приматы (шимпанзе)
(Основы палеонтологии, 13, 1962)

44 зубов (максимальное число), выглядит следующим образом: $\frac{3.1.4.3.}{3.1.4.3.}$; цифры (слева направо) указывают число резцов (3), клыков (1), предкоренных (4) и коренных (3); в числителе — половина верхней челюсти, в знаменателе — нижней. Иногда между зубами возникает значительный промежуток (*диастема*), обычно связанный с редукцией зубов. Строение зубной системы является одним из основных критериев для установления систематического положения вымерших млекопитающих. Зубы сохраняются в ископаемом состоянии лучше другого костного материала и обладают достаточной информативностью для классификации. Известный палеонтолог А.Ромер (Romér, 1966) считал, что систематика древних млекопитающих — это систематика не животных, а прежде всего их зубов.

Дифференциация зубов на резцы, клыки и т.д. соответствует и разделению их функций: захват, разрывание, разгрызание, удержание, раздавливание, перетирание—пережевывание пищи. Для каждой группы зубов характерна своя основная функция. Зубы участвуют также в формировании звуков. У большинства млекопитающих имеется только две возрастные генерации зубов: *молочные* и *постоянные*. Они располагаются в ячейках — *альвеолах* челюстей, не срастаясь с их костями подобно текодонтным зубам рептилий.

Зубы, как и плакоидная чешуя рыб, закладываются в эпителии, т.е. относятся к внешним скелетным образованиям. В зубе различают *коронку*, *шейку*, *корень* (или корни) и внутреннюю полость, заполненную мягкой тканью (*пульпа*) с нервными окончаниями, кровеносными и лимфатическими сосудами. В зависимости от высоты коронки различают *низкокоронковые* и *высококоронковые* зубы (рис. 319). У некоторых млекопитающих, например у копытных, развиты *гипсодонтные* зубы, у которых высота коронки увеличена за счет развития свособразной костной призмы между коронкой и корнями. Некоторые гипсодонтные и обычные зубы не имеют корней, это так называемые зубы с открытыми корнями.

Минеральный компонент костной ткани зуба в основном представлен биоминералами группы апатита (фосфорно-кислый кальций) с небольшой примесью фтора, магния, сульфатов и карбонатов кальция. Органическая со-

Класс Mammalia

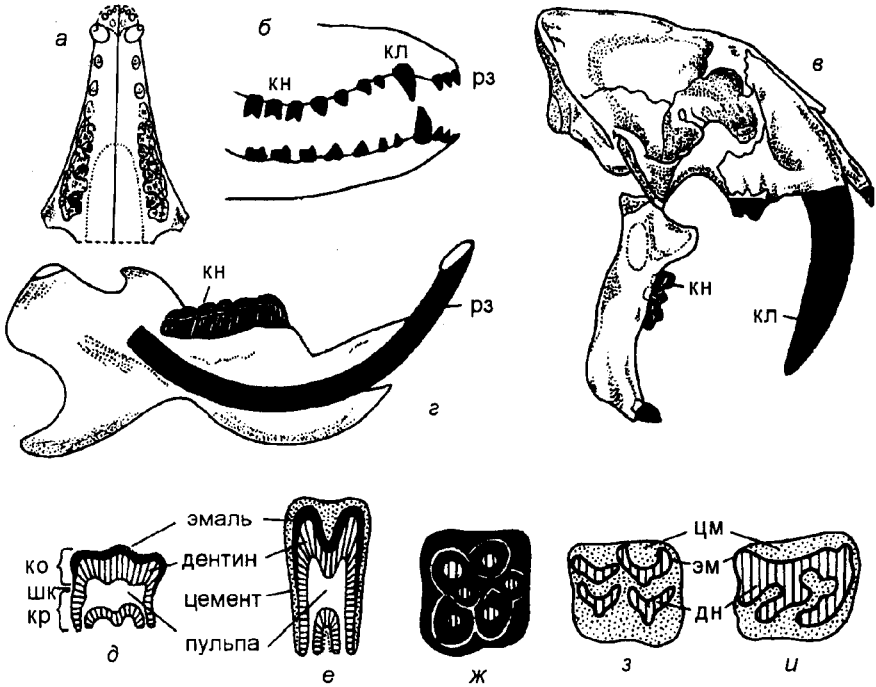


Рис. 319. Класс Mammalia (Т₃—Q).

a — зубной аппарат эоценового кондилартра, верхняя челюсть, вид снизу; *б* — зубной аппарат примитивного плацентарного млекопитающего, вид сбоку; *в* — череп и нижняя челюсть саблезубой кошки *Smilodon* (Q), вид сбоку; *г* — нижняя челюсть грызуна, вид сбоку; *д, е* — схема строения низко- и высококоронкового зуба в продольном сечении; *ж-и* — коренные зубы со стороны полустертой жевательной поверхности: *ж* — бунодонтные, *з* — селенодонтные, *и* — лофодонтные. **Обозначения:** дн — дентин; кл — клыки; кн — коренные зубы; ко — коронка; кр — корни; рз — резцы; цм — цемент; шк — шейка зуба; эм — эмаль

ставляющая зуба представлена длиноволокнистым белком *коллагеном*. Костная ткань зуба неоднородная; гистологически она состоит из трех слоев: дентина, эмали и цемента. Основная часть зуба образована *дентином*. *Эмаль* обволакивает дентин коронки (очень редко отсутствует). *Цемент* развивается поверх дентина корня и шейки, закрепляя зуб в альвеоле, иногда цемент покрывает зуб целиком, например у копытных. Минеральный компонент в дентине составляет 64%, в цементе — 70%, эмали — 97%.

Жевательная поверхность предкоренных и коренных зубов имеет различный рельеф — от бугорчатого до валико- и гребневидного. Рисунок рельефа лучше всего прослеживается на верхней стертой поверхности коронки зуба. Исходный тип — *трехбугорчатый*. В процессе эволюции появляются дополнительные бугры и конусы второго, третьего и более низкого порядка. У одних млекопитающих параллельно идет слияние бугров в различные валики и гребни, у других зуб упрощается до простого конуса, как, например, у некоторых китов. Зубы, состоящие преимущественно из бугров, называют *бунодонтными*, т.е. бугорчатыми (рис. 319, *ж*). Слияние бугров в гребни раз-

личной конфигурации образует *лофодонтный (гребенчатый)* тип зубов (рис. 319, и). За счет слияния центрального бугра с двумя боковыми гребнями возникает *селенодонтный (лунчатый)* тип зуба (рис. 319, з). Между бунодонтными, селенодонтными и лофодонтными зубами имеются различные промежуточные варианты.

Принцип классификации и систематика. Млекопитающие разделены на четыре подкласса: Первозвери — Prototheria (T_3-Q), Пантотерии — Pantotheria (T_3-K), Сумчатые — Metatheria ($T_3?, K-Q$) и Плацентарные — Eutheria ($K-Q$). Среди вымерших млекопитающих известны группы, положение которых неясно. Костный материал, сохранившийся от них в виде зубов, черепов, челюстей, конечностей и других костных фрагментов, по одним признакам совпадает с яйцекладущими, по другим — с сумчатыми и плацентарными. Поздний триас — современность.

Подкласс Первозвери, или Яйцекладущие. *Subclassis Prototheria*

Подкласс Prototheria
Отряд Multituberculata
Отряд Triconodonta
Отряд Monotremata

В современном мире первозвери Prototheria (греч. *protos* — первый; *therion* — зверь) представлены реликтовой вымирающей группой низших млекопитающих, широко известных под тремя названиями яйцекладущие, клоачные, однопроходные. Название «клоачные» и «однопроходные»

они получили за то, что в конечное расширение кишечного тракта впадают также мочевые и половые протоки. Современные первозвери, утконос и ехидновые, сохранились только в Новой Гвинее, Австралии и Тасмании. Они вскармливают детенышей молоком, но размножаются яйцами. Яйцо помещают в сумку, где вылупившийся детеныш слизывает молоко, а не высасывает его. Зубы имеются только у юных утконосов.

Первозвери сохранили много особенностей строения, характерных для древних позвоночных, особенно рептилий: *клоаку*, *хрящевой череп* и комплекс наружных костей в черепе; коракоидную кость, не сращенную с лопаткой; строение сердца и мозга. Общие признаки первозверей с млекопитающими — млечные железы, шерсть и иглы. Длина тела первозверей не более 60—80 см. Образ жизни — наземный и полуводный. Формы плотоядные, насекомоядные и растительноядные.

Принцип классификации и систематика. В подкласс первозверей включают три вымерших отряда и один существующий до сих пор. Ниже описаны отряды: Многобугорчатые — Multituberculata ($T_3?, J_3-P_2$), Трехконусозубые — Triconodonta (T_3-K), и Однопроходные — Monotremata ($K-Q$). Зубы ископаемых первозверей сходны с зубами современных юных утконосов.

Отряд Многобугорчатые — Multituberculata (лат. *multum* — много; *tuberculum* — бугорок), или *Allotheria*, — вымершая группа с дифференцированными зубами. Коренные зубы многобугорчатые. Формы всеядные, размером с сурка. Поздний триас?, поздняя юра — средний палеоген (эоцен).

Отряд Трехконусозубые — Triconodonta (греч. *trias* — троичность; лат. *conus* — конус; греч. *odus, odontos* — зуб) — вымершая группа, сохранившая много общего со зверозубыми рептилиями (цинодонтами), поэтому они от-

несены к первозверям условно. Коренные зубы с тремя конусовидными бугорками одинаковой высоты. Формы, вероятно, плотоядные, размером не более крысы. Поздний триас — мел.

Отряд Однопроходные — *Monotremata* (греч. *monos* — один; *trema* — отверстие) — сохранился до наших дней. Благодаря современным ехидне и утконосу удалось изучить их жизненный цикл и доказать принадлежность к классу млекопитающих (см. выше характеристику первозверей). Мел — современность.

Происхождение, геологическое распространение. Перечисленные отряды первозверей не связаны непосредственно друг с другом, а представляют самостоятельные ветви развития, возникшие от зверозубых рептилий. Поздний триас — современность.

Подкласс Пантотерии. ***Subclassis Pantotheria***

Общая характеристика. Пантотерии — *Pantotheria* (греч. *pan*, *pantos* — весь, всякий; *therion* — зверь), или Трехбугорчатые — *Trituberculata* (греч. *trias* — троичность; *tuberculum* — бугорок), — вымершая группа млекопитающих, от которой найдены только челюсти и зубы. Для коренных зубов характерны три конических бугорка разной высоты (а не одинаковой, как в отряде *Triconodonta* подкласса первозверей). Пантотерии дали начало сумчатым (*Metatheria*) и большинству плацентарных. Поздний триас — мел.

Подкласс Метатерии, или Сумчатые. ***Subclassis Metatheria***

Общая характеристика. Метатерии — *Metatheria* (греч. *meta* — после, вслед; *therion* — зверь) соответствуют следующему уровню организации млекопитающих после первозверей, хотя они не связаны непосредственным родством. Второе название метатерий — сумчатые, или *Marsupialia* (лат. *marsupium* — сумка, кошелек), дано за то, что самка выращивает и вскармливает детенышей молоком в кожной брюшной сумке. Детеныш после рождения заползает в сумку, где плотно присасывается к соску. У сумчатых в отличие от первозверей каракоидная кость срастается с лопаткой. Угловой отросток нижней челюсти имеет сзади загиб внутрь. Степень дифференциации зубов выше, но жевательная поверхность коренных зубов имеет три бугорка. Сумчатые рожают детеныша, а не откладывают яйца, как первозвери, но и те и другие вынашивают их в *выводковой сумке*, которая поддерживается специальными косточками таза. В подклассе сумчатых выделяют до 15 отрядов. В настоящее время семь из них встречаются в Австралии и на близлежащих островах, а три — в Центральной и Южной Америке, где обнаружены самые примитивные формы. Наиболее известные современные сумчатые — австралийские кенгуру, коалы и американские опоссумы. Остатки ископаемых сумчатых находят на всех континентах. Размеры тела без хвоста от 4 см (сумчатая мышь) до 2 м (кенгуру). Тип питания: плотоядные, насекомоядные, растительноядные и всеядные. Жизненные формы, т.е. морфоэкологические

группы сумчатых и настоящих млекопитающих во многом совпадают (конвергенция). Для сумчатых поэтому часто используют такие названия, как сумчатые кролики, сумчатые куницы, сумчатые кошки, сумчатые волки, сумчатые белки, сумчатые мыши, сумчатые кроты, сумчатые медведи (коалы) и др.

Геологическое распространение. Сумчатые произошли от пантотерий, имеющих трехбугорчатые зубы. Поздний триас?, мел — современность.

Подкласс Высшие звери, или Плацентарные. *Subclassis Eutheria*

Подкласс Eutheria
Отряд Insectivora
Отряд Chiroptera
Отряд Edentata
Отряд Creodonta
Отряд Fissipedia
Отряд Pinnipedia
Отряд Lagomorpha
Отряд Rodentia
Отряд Condylarthra
Отряд Perissodactyla
Отряд Proboscidea
Отряд Cetacea
Отряд Artiodactyla
Отряд Primates

Общая характеристика. Настоящие звери — Eutheria (греч. *eu* — хорошо, настоящий; *therion* — зверь), или Плацентарные (лат. *placenta* — лепешка), в современном мире самая процветающая группа млекопитающих. Развитие детенышей до их рождения проходит внутри материнского организма от 12 (мыши) до 660 суток (слоны). Внутренний обмен веществ между матерью и детенышем осуществляется через *плаценту* — сложное дисковидное образование, прикрепленное к стенке матки с помощью выростов — ворсинок. Детеныши рождаются хорошо сформированными, но беззубыми. Выводковая сумка и сумчатые косточки отсутствуют. Плацентарные млекопитающие имеют сложно устроенный мозг; выражены поведенческие реакции

(см. рис. 318).

Принципы классификации и систематика. Систематика ископаемых млекопитающих базируется на эволюции и морфофункциональном анализе строения черепа, зубного аппарата и конечностей, что связано со спецификой имеющегося материала. Систематика зоологов традиционно основана на изучении только современных форм, без учета данных по эволюционной палеонтологии. В результате появились два варианта систематики, иногда существенно отличающиеся друг от друга. Плацентарных млекопитающих подразделяют на 28—30 отрядов, из них 17—20 существуют до сих пор.

В учебнике принят зоологический вариант систематики, но объем отрядов и геохронологический интервал даны согласно палеонтологическим данным. Последовательность нижеописанных отрядов отражает не только время появления, но и родственные связи плацентарных млекопитающих. Ниже описано 14 отрядов: Насекомоядные — Insectivora (K—Q), Рукокрылые — Chiroptera (P—Q), Неполнозубые — Edentata (P—Q), Креодонты — Creodonta (P—N₁), Настоящие хищные — Fissipedia (K₂?, P—Q), Ластоногие — Pinnipedia (P₃—Q), Зайцеобразные — Lagomorpha (K—Q), Грызуны — Rodentia (P—Q), Кондилартры — Condylarthra (K₂—P), Непарнокопытные — Perissodactyla (P—Q), Хоботные — Proboscidea (P₂—Q), Китообразные — Cetacea (P₂—Q), Парнокопытные — Artiodactyla (P₂—Q), Приматы — Primates (K—Q).

Отряд Насекомоядные — Insectivora (лат. *insectum* — насекомые; *voro* — пожираю) — представлен небольшими животными, размером от 3,5 до 22 см

(без хвоста). Это ежи, кроты, землеройки, тушканчики и др. Большие полушария головного мозга гладкие и не закрывают сверху мозжечок (см. рис. 318, а). У многих обе половинки нижней челюсти соединены подвижно. Зубной аппарат не имеет резкой специализации. Коренные зубы бунодонтные, преимущественно бугорчато-режущие. Конечности обычно пятипалые, перемещение — стопоходящее, реже полупальцеходящее. По типу питания — всеядные. Вероятно, произошли от пантотерий. Мел — современность.

Отряд Рукокрылые — Chiroptera (греч. *cheir* — рука; *pteron* — крыло) — представлен летучими мышами и крыланами («летучие собаки» и «летучие лисицы»). Размах крыльев до 1,7 м, размеры тела не более 40 см. Большие полушария головного мозга с малым числом извилин. В зубном аппарате резцы обычно отсутствуют, клыки хорошо развиты, предкоренные и коренные зубы почти не различаются. Конечности пятипалые. Первый палец передних конечностей свободный и короткий; остальные четыре, начиная с указательного, сильно удлиненные. На них опирается кожистая *летательная перепонка*. Другой конец перепонки закреплен на задних конечностях у границы стопы, имеющей пять коротких свободных пальцев (см. рис. 317, в). Перепонка иногда продолжается вплоть до конца хвоста (см. рис. 316, г). Полет только машущий (планирующий отсутствует).

Современные рукокрылые — насекомоядные, плотоядные и растительноядные формы, редко кровососущие (семейство вампировых). Они произошли от древесных насекомоядных. Палеоген — современность.

Отряд Неполнозубые — Edentata (греч. *e, en* — частица, означающая сходство; лат. *dentis* — зуб) — представлен ленивцами, муравьедами и броненосцами, размером от 12 см до 6 м. Резцы и клыки отсутствуют, предкоренные и коренные зубы не имеют корней и эмали; у некоторых зубы отсутствуют полностью. Конечности четырех- или пятипалые, два или три пальца передних конечностей оканчиваются крупными длинными когтями. Из вымерших самым известным является мегатерий (*Megatherium*) — наземный ленивец длиной до 6 м, похожий на гигантского медведя, с длинным телом, короткими ногами и мощным хвостом (см. рис. 316, а).

Современные неполнозубые — наземные или древесные формы, по типу питания — растительноядные, насекомоядные и плотоядные. Неполнозубые произошли от примитивных насекомоядных. Палеоген — современность.

Хищные — Carnivora (лат. *caro, carnis* — мясо; *voro* — пожирю) — сложная искусственная группа, имеющая разные корни происхождения, ранее рассматривалась как единый отряд. Объединяющим признаком считали плотоядность и строение зубного аппарата, состоящего из мощных заостренных клыков и «хищнических» режущих коренных и (или) предкоренных зубов. Из группы хищных ниже описаны три отряда: Креодонты — Creodonta (P—N₁), Фиссипедии — Fissipedia (K₂?, P—Q) и Ластоногие — Pinnipedia (P₃—Q), возникшие независимо друг от друга от разных ветвей насекомоядных.

Отряд Креодонты, или Древние хищные — Creodonta (греч. *kreas* — мясо; *odus, odontos* — зуб), представлен вымершими хищниками размером от 10 см до 2,5 м. Головной мозг маленький. Большие полушария почти гладкие (см. рис. 318, б). Коренные зубы — от бугорчатых до бугорчато-режущих. Конечности преимущественно пятипалые. Плотоядные, насекомоядные или всеядные формы. Креодонты возникли от вымершей группы, близкой к насекомоядным. Палеоген — ранний неоген (миоцен).

Отряд Настоящие хищные, или *Fissipedia* — *Fissipedia* (лат. *fissus* — расщепленный, раздвоенный; *pes, pedis* — нога), — многочисленная группа, в которую входят мангусты, кошки, гиены, собаки, лисы, медведи, норки и многие другие. Размеры — от 10 см до 4 м; длина хвоста до 114 см. Головной мозг крупный, большие полушария с многочисленными извилинами (см. рис. 318, в). Коренные зубы с острыми режущими гребнями; верхний предкоренной протистоит нижнему коренному. Конечности — от коротких до длинных, оканчивающихся когтями. На передних конечностях пять, реже четыре пальца, на задних — четыре. Движение от стопо- до пальцеходящего. Плотноядные формы — от активных хищников до падальщиков. Настоящие хищные возникли независимо от креодонтов, от группы, близкой к насекомоядным. Поздний мел?, палеоген — современность.

Настоящих хищных подразделяют на два подотряда: собакоподобные, или волчьи — *Canoidea* (P—Q), и кошкоподобные — *Feloidea* (K₂?, P₂—Q).

Подотряд собакоподобные, или волчьи — *Canoidea* (лат. *canis* — собака, пес), объединяет четыре семейства: енотовые (P₂—Q), собачьи (P₂—Q), медвежьи (P₂—Q) и куньи (P₃—Q). Для собакоподобных характерна удлинённая голова с вытянутыми челюстями, что, например, ярко проявляется у лисиц. Размеры тела от 30 см до 3 м. Очень хорошо развито обоняние. Собакоподобные «вынюхивают» добычу в отличие от кошкоподобных, которые преимущественно «выглядывают» ее. Конечности стопоходящие или полустопоходящие, реже пальцеходящие; когти невтяжные или полувтяжные. Образ жизни от водного (выдра) и полуводного (норка) до древесного (соболь), но в основном наземный. Палеоген — современность.

Подотряд Кошкоподобные — *Feloidea* (лат. *felix* — кошка) — представлен тремя семействами: кошачьи (P₂—Q), вивверовые (мангусты и др.; P₂—Q) и гиеновые (N₂—Q). Для кошкоподобных характерна укороченная и почти округлая голова. Размеры тела от 10 см до 4 м (львы, тигры). Хорошо развиты верхние клыки и в разной степени острогребенчатые коренные зубы (могут отсутствовать). Конечности преимущественно пальцеходящие, когти, как правило, втяжные. Образ жизни наземный, временами древесный (рысь). Охота обычно выжидательная — реже стремительно-активная, со скоростью 110 км/ч, как, например, у гепарда.

Верхние клыки у некоторых гигантских кошек были столь развиты, что выходили за пределы нижней челюсти, которая открывалась вниз почти перпендикулярно под углом 90—100° (см. рис. 319, в). Такие кошки возникали в разных филогенетических линиях, испытав расцвет в палеогене. Их общее народное название «саблезубые тигры». Наиболее известными «саблезубыми тиграми» являются род *Machairodus* из неогена Евразии и Африки и род *Smilodon* из плейстоцена Америки. Интервал существования подотряда кошкоподобных — поздний мел?, средний палеоген (эоцен) — современность.

Отряд Ластоногие — *Pinnipedia* (лат. *pinna* — морское перо, веер; *pes, pedis* — нога) в современном мире представлены моржовыми и тюленевыми. Размер тела более 4 м, хвост короткий или отсутствует. Внешний вид «звериный», а не «рыбий», в отличие от китообразных. У моржовых длинные клыки верхней челюсти выходят наружу, «свисая» вниз; по бокам морды «усы», как в отряде настоящих хищных. Конечности пятипалые в виде уплощенных мясистых отростков, называемых *ластами*. Формы хищные, проводящие основное время в воде и выходящие в наземное побережье только для отдыха,

размножения и выращивания потомства. Ластоногие возникли независимо от креодонтов и настоящих хищных. Поздний палеоген (олигоцен) — современность.

Отряд Зайцеобразные — Lagomorpha в настоящее время представлен зайцевыми и пищуховыми. Размер тела не более 50 см. Большие полушария головного мозга почти гладкие или с малым числом извилин. Особенности зубного аппарата: четыре длинных крупных верхних резца попарно спаяны, не имеют корней и постоянно растут; клыки отсутствуют; предкоренные и коренные слабо специализированы. Передние конечности пятипалые, задние — четырехпалые. Наземные растительноядные формы, способные также питаться своими экскрементами (копрофаги).

Зайцеобразных, или двухрезцовых, долгое время объединяли с грызунами, т.е. однорезцовыми, в один отряд. Сейчас доказано их независимое происхождение от насекомоядных. Мел — современность.

Отряд Грызуны — Rodentia (лат. *rodens* — грызущий) — самый многочисленный отряд среди современных млекопитающих, составляющий около 40% всех видов. Грызуны представлены более чем 12 семействами: мышинные, нутриевые, беличьи, хомяковые, бобровые, летяги, водосвинковые и др. Размеры тела колеблются от 5 до 150 см (водосвинки, или капибары). Большие полушария головного мозга почти гладкие или с малым числом извилин. Обе половины нижней челюсти могут соединяться подвижно, как у насекомоядных. Зубной аппарат имеет только одну пару резцов, постоянно растущих и без корней. Клыки отсутствуют, предкоренные плохо развиты или полностью редуцированы, число и строение коренных зубов соответствует определенным кормам. Беззубая часть челюсти (*диастема*) находится между резцами и коренными зубами (см. рис. 319, з). У некоторых грызунов зубы растут на протяжении всей жизни, имеют высокую коронку и открытые корни. Передние конечности пяти- или четырехпалые, задние — пяти-, четырех- и трехпалые.

Формы наземные, подземные роющие и древесные, способные планировать; по типу питания — это растительноядные, плотоядные, насекомоядные и всеядные группы. Грызуны быстро изменяются и приспосабливаются к новым условиям, например, некоторые мышинные, оказавшись в Австралии, изменились вплоть до образования новых видов и родов. Зубы грызунов хорошо сохраняются в кайнозойских отложениях; их используют в биостратиграфии и при реконструкции ландшафтов и климатических зон для неоген-четвертичного времени. Грызуны произошли от насекомоядных или от предков, общих с ними. Палеоген — современность.

Копытные — Ungulata (лат. *ungula* — копыто, коготь) — сложная искусственная группа, ранее считавшаяся единым отрядом. Доказано, что копытные состоят из десяти самостоятельных отрядов, возникших от разных предковых групп. Объединяющим признаком группы считали наличие копыт или сходных с ними утолщений на конечных фалангах пальцев. Копыта и подобные им утолщения появлялись неоднократно и независимо у разных групп наземных и водных млекопитающих. Наиболее древние копытные встречены в позднем мелу. Ниже описано пять отрядов: Кондилартры — *Condylarthra* (K_2-P), Непарнокопытные — *Perissodactyla* ($P-Q$), Парнокопытные — *Artiodactyla* (P_2-Q), Хоботные — *Proboscidea* (P_2-Q), Китообразные — *Cetacea* (P_2-Q).

Отряд Кондилартры — *Condylarthra* (греч. *condyloma* — нарост; *arthron* — сустав) — вымершая группа, сочетающая признаки древних хищников и копытных, размером от 30 см до 2 м. У кондилартр длинный хвост и короткие пятипалые конечности с роговыми расширениями — копытами, острыми, как когти, на концах пальцев. Пальцы отличаются размерами, самый длинный — средний палец. Большие полушария головного мозга почти гладкие. Коренные зубы бунодонтные, иногда лофодонтные или переходные к селенодонтным.

Кондилартры — наземные растительноядные, плотоядные и всеядные формы. Они произошли от примитивных насекомоядных в позднем мелу; испытали расцвет в начале палеогена, а в среднем палеогене от них возникли новые отряды, такие, как китообразные, непарно- и парнокопытные, хоботные и др. (радиация). Поздний мел — палеоген.

Отряд Непарнокопытные, или Непарноналые — *Perissodactyla* (греч. *perissos* — нечетный; *dactylos* — палец, выступ), широко представлен в современной фауне. Длина тела от 40 см до 7 м, высота до 2—5 м; гигантские размеры характерны для вымерших форм. Число пальцев с копытами нечетное, масштаб развития копыт различный. На передних конечностях число пальцев равно трем или одному (крайне редко четырем), на задних — трем или одному. Самый крупный палец — третий (средний). Число пальцев уменьшалось в процессе эволюции во многих филогенетических ветвях. Одновременно с уменьшением числа пальцев увеличивались длина конечностей и общие размеры тела. Коренные зубы — от низко- до высококоронковых, у большинства — лофодонтного варианта разной степени сложности (см. рис. 319). У древних вымерших форм были развиты бунодонтные зубы с бугорчато-режущей поверхностью, сходные с зубами насекомоядных и первых копытных — кондилартров. Ключица в плечевом поясе отсутствовала. Непарнокопытные — растительноядные формы, обитающие от пустынь и степей до лесов и болотистых побережий озер и рек.

В отряде непарнокопытных наиболее изучены семейства: лошадиные — Equidae ($P-Q$), носороговые — Rhinocerotidae (P_2-Q), тапировые — Tapiridae (P_2-Q), титанотериевые — Titanotheriidae ($P_{2,3}$), халикотериевые — Chalicotheriidae (P_2-Q_1), индрикотериевые — Indricotheriidae (P_2-N_1). Палеоген — современность, расцвет в среднем — позднем палеогене (эоцен — олигоцен).

▪ **Семейство Лошадиные — *Equidae*** (греч. *equus* — лошадь) возникло в палеоцене на территории Евроамериканской суши, но через короткое время центром биоразнообразия стала Северная Америка. В дальнейшем миграции лошадиных из Северной Америки в Евразию и Африку и обратно происходили неоднократно. Из Северной Америки лошадиные ненадолго попали в Южную Америку, но быстро вымерли (? вирусная эпидемия), затем они вновь пришли туда, но уже из Евразии. Первые представители лошадиных были небольших размеров: не более 1 м в длину, с четырехпалыми передними и трехпалыми задними конечностями. В дальнейшем число пальцев постепенно сократилось до одного; одновременно увеличились размеры тела и удлинились конечности (см. рис. 317, *e-k*). Из ископаемых лошадиных наиболее известны неогеновые гиппарионы (*Hipparion*) высотой до 1,5 м, имевшие трехпалые конечности, у которых боковые пальцы могли раздвигаться в стороны. Центром происхождения гиппариона была Северная Америка, откуда они расселились по всем материкам, кроме Южной Америки и Австралии.

Огромные стада гиппарионов в течение позднего миоцена и плиоцена заселили степные (саванные) и лесостепные пространства Евразии и Африки, благодаря чему весь комплекс животных вместе с ними называют «*гиппарионовой фауной*». Ископаемые остатки лошадиных, особенно зубы, используют для расчленения и корреляции континентальных отложений и для реконструкции климатических и ландшафтных зон. Лошадиные — вымирающее семейство. Человек, приручивший лошадь 6—5 тыс. лет тому назад, вывел около 200 пород домашней лошади. Палеоген (поздний палеоцен) — современность.

▪ Семейство Носороговые — *Rhinocerotidae* (греч. *rhis, rhinos* — нос; *keras* — рог) вопреки названию представлены преимущественно безрогими животными. Рогатые формы появились с неогена; число рогов у современного черного носорога может достигать пяти. В самом начале эволюции передние конечности были четырехпальными, затем трехпальными; среднее копыто самое крупное. У подавляющего большинства носороговых конечности короткие и массивные. Тело огромное: длина до 5, высота в холке до 2 м, масса тела до 3—6 т. Кожа толстая, почти гладкая, редко шерстистая. Носовые кости, как правило, удлинённые. Зубной аппарат резко дифференцированный, набор зубов верхней и нижней челюстей различается. Нижние резцы в виде бивней, верхние иногда редуцированы полностью; коренные зубы лофодонтные, разной степени сложности. Климатические зоны обитания носороговых: в прошлом — от бореального до тропического пояса, в настоящее время — тропики и субтропики. Места обитания — от открытых пространств до лесов и болотистых прибрежий озер и рек Евразии, Африки и Северной Америки (см. рис. 14). Шерстистый носорог, обитавший в четвертичное время от Колымы до Испании и Алжира, был объектом охоты древних людей. Его изображения нередко находят на стенах пещер. Средний палеоген (эоцен) — современность.

▪ Семейство Тапировые — *Tapiridae* (исп. *tapir* от лат. *tapes* — ковер, покрывало) — специфическая группа непарнокопытных, внешне напоминающая средних размеров носороговых, длиной не более 2,5 м. Рога отсутствуют, но имеется небольшой хоботок. На передних конечностях — четыре пальца, на задних — три. Толстая кожа покрыта короткими «волосами». Места обитания — болотистые леса и кустарники обширных территорий Евразии и Америки; в настоящее время сохранились в Южной и Центральной Америке и Юго-Восточной Азии, горный тапир встречается в Андах до высоты 4000 м. Средний палеоген (эоцен) — современность.

▪ Семейство Титанотериевые — *Titanotheriidae* (греч. *Titan* — персонаж древнегреческих мифов, иносказательно гигант, исполин; *therion* — зверь, животное) — примитивная, полностью вымершая группа непарнокопытных. Головной мозг очень маленький, что особенно обращает внимание при длине тела до 3—4 м. Коренные зубы низкоронковые, переходного бунодонтно-лофодонтного типа, т.е. с бугорчато-гребенчатой жевательной поверхностью. Пальцы конечностей почти равные, с умеренно развитыми копытами. Носовые кости, разрастаясь вверх, создавали массивные выступы, напоминающие рога. Места обитания типичные для непарнокопытных. Средний — поздний палеоген (эоцен — олигоцен).

▪ Семейство Халикотериевые — *Chalicotheriidae* (греч. *chalicos, chalix* — галька; *therion* — зверь, животное) — примитивная группа, имеющая вместо ко-

пыт когтеподобные разрастания. Первые находки халикотериевых были обнаружены в третичных галечниках Европы. Когти этих животных были невяжными, как у ленивцев и муравьедов из отряда неполнозубых (конвергенция). Максимальный размер тела достигал 2,5 м, но объем мозга был небольшим. Коренные зубы низкокоронковые, с бугорчато-гребенчатой жевательной поверхностью. Халикотериевые питались листвой среднего и верхнего древесного яруса. Они могли принимать вертикальное положение, опираясь на задние конечности, и пригибать ветви передними конечностями с когтями. Средний палеоген — раннечетвертичное время (эоцен — эоплейстоцен).

▪ Семейство Индрикотериевые — Indricotheriidae (Индрик — сказочный зверь из древнерусского эпоса; греч. *therion* — зверь) — относительно примитивная вымершая группа, знаменитая своими гигантами. У рода *Indricotherium* (олигоцен — ранний миоцен), самого крупного из наземных млекопитающих, длина тела достигала 7 м, а высота — 5 м (см. рис. 316, б). Для индрикотериевых характерны следующие особенности строения. Объем мозга маленький. Шея длинная, тела позвонков облегченные, с воздухоносными полостями. Передние зубы частично редуцированы, оставшаяся пара резцов превратилась в бивни. Имеется хоботоподобный вырост. Коренные зубы лофодонтные, разной степени сложности, как у носороговых, но с толстой эмалью. Конечности длинные, массивные, трехпалые. Средний палец самый крупный, боковые меньше и сдвинуты назад. Индрикотериевые были широко распространены в лесостепных, степных и болотистых ареалах умеренной зоны Евразии в течение олигоцена и раннего миоцена. Они питались листьями и ветками кустарников и деревьев. Среднеолигоценый комплекс млекопитающих, птиц, рептилий и других животных, обитавших вместе с индрикотерием, называют «индрикотериевой», или «тургайской», фауной. Второе название дано по первому найденному месторасположению в Тургайской долине Западного Казахстана. Индрикотериевая фауна обнаружена на Балканах, в Закавказье, Казахстане, Монголии, Китае и Пакистане. Средний палеоген — ранний неоген (эоцен — миоцен).

Отряд Хоботные — Proboscidea (лат. *proboscis* — рыло, хобот) характеризуется развитием хобота и бивней. Самые известные хоботные — мастодонты, мамонты и слоны (рис. 320). Развитие хобота и его удлинение шло постепенно, у древних форм он отсутствовал. Хобот возник за счет срастания верхней губы и окологубных структур. В результате появился трубкообразный вырост морды с ноздрями на конце — хобот. Бивни представляют собой сильно гипертрофированные резцы. Их число колеблется от двух пар до одной. У большинства хоботных развита одна верхняя пара, соответствующая вторым резцам. У древних мастодонтов имелось две пары бивней, верхняя и нижняя, позже остается только верхняя пара. Дейнотерии обладают только нижней парой бивней, изогнутых вниз. Бивни растут в течение всей жизни, не сменяясь. Длина бивней до 3 м при высоте тела до 5 м.

Кроме бивней (резцов) имеются коренные зубы. Жевательная поверхность коренных зубов в эволюции хоботных менялась от бугорчатой и гребневидной (мастодонты) до гребенчатых и пластинчатых (мамонты, слоны). Коренные зубы у современных слоновых сменяются в течение жизни шесть раз. Новый растущий зуб давит на имеющийся функционирующий зуб и смещает его вперед. В результате работающий зуб начинает интенсивно стирать-

Отряд Хоботные

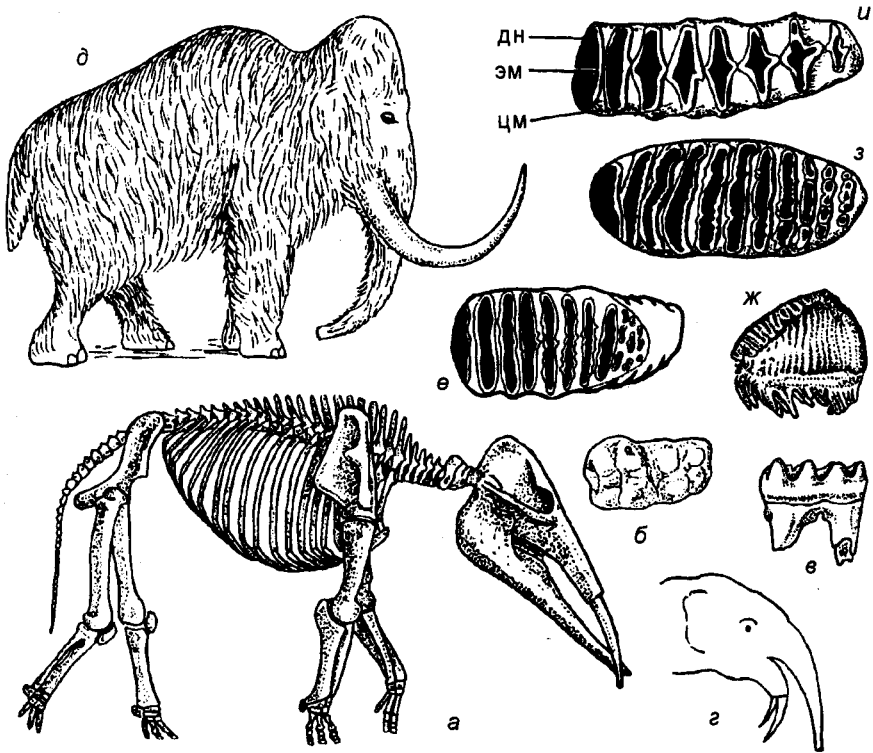


Рис. 320. Отряд Хоботные (P_2-Q).

a-v — *Mastodon* ($N-Q_{IV}$): *a* — скелет, *б, в* — коренной зуб со стороны жевательной поверхности и сбоку; *г* — *Deinotherium* ($N-Q_{III}$), реконструкция головы с нижними бивнями; *д-ж* — *Mammuthus* (Q_{II-IV}): *д* — общий вид, *е, ж* — коренной зуб со стороны жевательной поверхности и сбоку; *з, и* — коренные зубы со стороны жевательной поверхности: *з* — индийского слона *Elephas* (Q_{III-IV}), *и* — африканского слона *Loxodonta* (Q_{III-IV}). *Обозначения:* дн — дентин; цм — цемент; эм — эмаль

ся, уменьшаться в размерах, крошиться и выпадать. На его место становится новый зуб. Горизонтальное замещение старых зубов новыми встречается только у хоботных, у остальных млекопитающих замещение зубов происходит вертикально.

В начале эволюции хоботные были размером со свинью, высотой около 1 м. Конечности хоботных — от коротких до длинных, мощных, колонноподобных, пятипалые, с небольшими копытцами. Современные слоны могут за сутки пройти около 100 км, передвигаясь от водоема к водоему через болотистые, лесные и саванные пространства с кустарниками и деревьями. Питаются листвой и ветками.

Хоботные — многочисленная и разнообразная группа, представленная в современной фауне только семейством слоновые ($N-Q$). К вымершим семействам относятся меритериевые ($P_{2,3}$), мастодонтовые (P_3-Q_2) и дейнотериевые ($N-Q_2$). Хоботные возникли в эоцене от африканских древних копытных — кондилартр; в середине неогена (16 млн лет назад) они заселили Европу и Азию, а в конце неогена (3 млн лет назад) проникли в Северную Америку, где быстро вымерли. Миграции из Америки в Евразию и наобо-

рот происходили неоднократно. Средний палеоген (эоцен) — современность, расцвет: неоген — эоплейстоцен.

Отряд Китообразные — Cetacea (греч. *ketos* — морское чудовище) — специализированная группа млекопитающих, освоившая морскую среду как постоянное место обитания. Могут погружаться в глубину и находиться под водой до 1,5 ч. Максимальная длина тела — 33 м, вес — 150 т. Китообразные внешне сходны с рыбами (конвергенция) вплоть до формы хвостового, спинного и грудных плавников (см. рис. 316, д). Скелет последних представлен сильно укороченными пяти- или четырехпальными конечностями. Задние конечности и тазовые кости в разной степени редуцированы или отсутствуют. Носовые отверстия смещены назад. Китообразные представлены тремя подотрядами: Древние — *Archaeoceti* (P_2-N_1), Зубатые — *Denticeti*, или *Odontoceti* (P_2-Q), Усатые — *Mysticeti* (P_3-Q). Китообразные — активные и пассивные плотоядные формы, преимущественно морские, реже солоноватой- и пресноводные. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Подотряд Древние китообразные — Archaeoceti (греч. *archaios* — древний, первый; *ketos* — морское чудовище) — имеют общие признаки с древними наземными кондилартами, от которых, вероятно, и произошли. Длина тела от 3 м в начале эволюции и до 25 м в конце существования. Череп низкий, удлинённый, с узкой мозговой коробкой. Зубной аппарат дифференцированный, предкоренные зубы конические, коренные — многобугорчатые. Общее число зубов более 30. Задние конечности частично редуцированы. Древние китообразные, вероятно, выходили на сушу для размножения, подобно отряду ластоногих. Средний палеоген (эоцен) — ранний неоген (миоцен).

Подотряд Зубатые китообразные — Denticeti, или Odontoceti (лат. *dentis* — зуб; *ketos* — морское чудовище), представлен в современной фауне дельфинами, кашалотами, нарвалами и другими формами. Длина тела от 1,2 до 20 м. Череп компактный, относительно высокий с крупной мозговой коробкой, нередко шаровидной. Складчатость мозга почти совпадает с таковой человекообразных. Зубы однообразные, одновершинные, числом от 2 до 240. Верхняя челюсть иногда беззубая. Формы преимущественно морские, реже речные и озерные. Охотятся на рыб, головоногих, ракообразных и червей. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Подотряд Усатые, или Беззубые — Mysticeti (греч. *mystes* — знающий тайнства; *ketos* — морское чудовище), представлен в современной фауне китами, имеющими вместо зубов тонкие роговые пластины с бахромчатым внутренним краем. Они покрывают верхнюю челюсть (180—400 пар), свисая вниз, как густые «усы». Максимальная высота усовидных пластин — 4,5 м при максимальной длине тела до 33 м. Размеры головного отдела и ротовой полости устрашающие (см. рис. 316, д). Формы только морские, питаются разнообразным зоопланктоном, который отцеживают с помощью «усов» и гигантского языка. Поздний палеоген (олигоцен) — современность.

Китообразные, вероятно, искусственный отряд, объединяющий рыбоподобных млекопитающих, имеющих разные корни происхождения, но развивающихся по сходному плану. Предполагаемые предки — кондилартры, креодонты и, возможно, насекомоядные. Поздний палеоген (олигоцен) — современность.

Отряд Парнокопытные, или Парнопалые — Artiodactyla (греч. *artios* — четный; *dactylos* — палец, выступ), — многочисленная и разнообразная группа,

большая часть которой вымерла. В современной фауне представлена свиньями, бегемотами, жирафами, оленями и др. Для парнокопытных характерно гипертрофированное развитие третьего и четвертого пальцев с хорошо выраженными копытами. Боковые пальцы (второй и пятый) слабые или полностью редуцированные, первый палец отсутствует. Парнокопытные — низко- или высокорослые формы, соответственно с короткими или длинными конечностями. Максимальная высота животных — 5,5 м, длина — 4,5 м, масса до 4,5 т. Зубной аппарат дифференцированный, коренные зубы от низко- до высококоронковых, жевательная поверхность от бугорчатой-бунодонтной до лунчатой-селенодонтной с различными переходными вариантами. Формы наземные растительноядные, реже всеядные. Ареалы обитания от прибрежно-водных и болотистых участков до лесов, степей, пустынь и высокогорий почти всех климатических зон Северного полушария. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Парнокопытных подразделяют на две группы (подотряды) — Нежвачные и Жвачные, отличающиеся друг от друга не только строением желудка и процессом пищеварения, но и общей морфологией и ареалами обитания.

Нежвачные представлены свинообразными (P_2-Q), пекариевыми (P_2-Q), бегемотовыми ($N-Q$) и вымершими антракотериевыми (P_2-Q). Животные толстокожие, коротконогие, четырехпалые, с бугорчатыми коренными зубами и большими, постоянно растущими клыками. У вымерших антракотериев, предков бегемотовых, коренные зубы бугорчато-лунчатые. Желудок у нежвачных простой, двух- или трехкамерный, процесс пищеварения без отрыгивания и повторного пережевывания. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Жвачные многочисленная и процветающая группа парнокопытных, представленная оленьковыми ($N-Q$), полорогими-бычьими (P_3-Q), полорогими-оленьевыми (P_3-Q), жирафовыми ($N-Q$) и др. Животные высоконогие (как правило), четырех- или двухпалые с селенодонтными коренными зубами, остальные зубы развиты в различной степени. Желудок сложный, обычно четырехкамерный (отделы желудка: рубец, сетка, книжка, сычуг), процесс пищеварения с отрыгиванием и вторичным пережевыванием. Поздний палеоген (олигоцен) — современность.

Систематическое положение многих вымерших парнокопытных дискуссионно, особенно затруднена расшифровка процесса пищеварения: нежвачные или жвачные. С другой стороны, некоторые современные группы, например верблюдовые, связанные по происхождению со жвачными парнопальцами, образуют самостоятельный отряд Мозолоногие — *Tyloroda* (P_2-Q). У верблюдов нет копыт, они ходят на пальцах с подушкообразными мозолистыми утолщениями. Мозолоногие возникли в среднем палеогене в Северной Америке, в конце неогена заселили Евразию. У верблюдовых и жвачных парнокопытных третья и четвертая пястные и плюсневые кости, срастаясь, образуют одну трубчатую кость — «дудку».

Становление парнокопытных и обособление их в самостоятельную группу связано прежде всего со специфическим развитием аппарата движения, у которого ось конечности проходит между третьим и четвертым пальцами. Парнокопытные произошли от кондиляртр, сочетавших признаки копытных и хищников, но не от непарнокопытных. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Отряд Primates

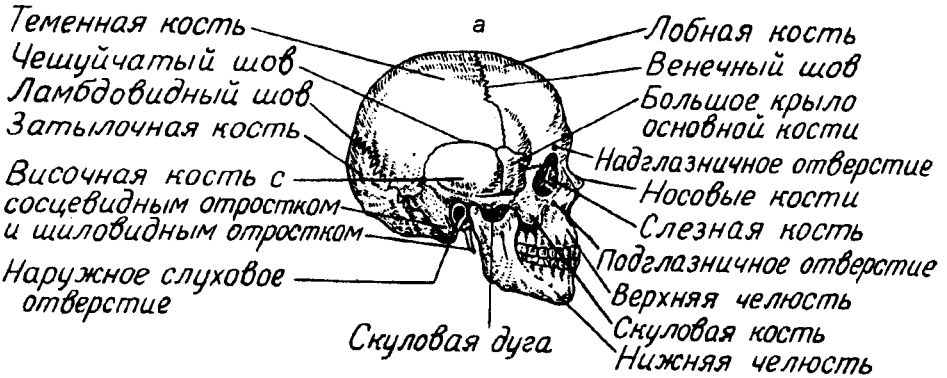
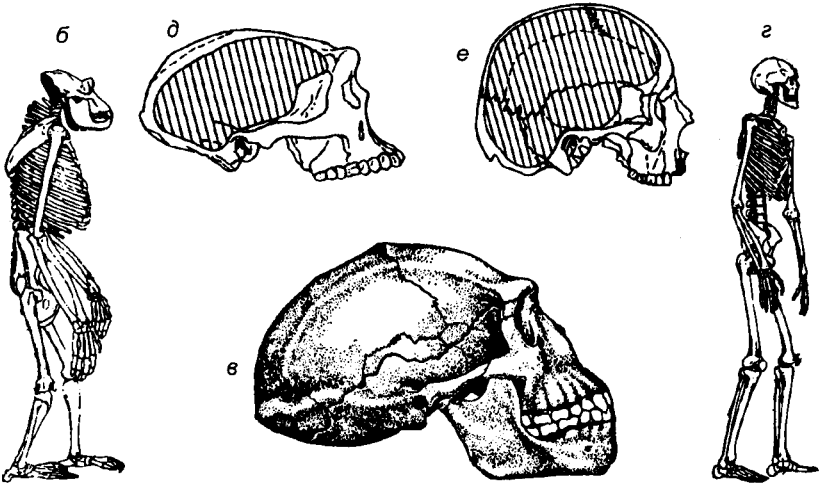


Рис. 321. Отряд Приматы (К—Q).

a — череп современного человека (*Homo sapiens*); *б* — скелет гориллы; *в* — череп питекантропа (*Homo erectus*); *г* — скелет современного человека; *д*, *е* — соотношение мозговой коробки (заштриховано) и лицевой части черепа: *д* — у питекантропа, *е* — у современного человека

Отряд Приматы — Primates (лат. *primates* — первенствующий) состоит из полуобезьян, обезьян, гоминид и нескольких вымерших групп, близких к полуобезьянам (рис. 321). Головной мозг приматов довольно крупный и сложный, дифференцированный на отделы (см. рис. 318, *г*). Зрение бинокулярное. Зубной аппарат дифференцированный, число зубов от 18 до 38. Конечности пятипалые, цепкие, с высокой хватательной подвижностью, особенно пальцы кисти (см. рис. 317, *г*). Большой палец по отношению к остальным противопоставлен почти под прямым углом. Поверхность ладоней и подошв имеет сложный узор. Ногти плоские. Длина тела приматов от 8 см до 2,2 м, длина хвоста (если есть) до 60 см. Подавляющее большинство — древесные формы тропиков и субтропиков. Тип питания — от растительных до всеядных. Мел — современность.

Из полуобезьян (Prosimii), или нижних приматов, в современной фауне встречаются долгопятовые (P₂—Q), лориевые (N—Q) и лемуровые (N₂?, Q). У

полуобезьян мозжечок неполностью закрыт большими полушариями мозга, число извилин небольшое. К полуобезьянам некоторые биологи относят тупайевых (P_3-Q) и руконожковых (Q). Первые сходны с насекомоядными, но образуют самостоятельный отряд Scandentia; вторые обнаруживают общие черты строения с грызунами вплоть до постоянно растущих крупных резцов. Из мела известны единичные находки полуобезьян, из палеоцена описаны многочисленные остатки. Мел — современность.

▪ Обезьяны (*Simia*), или Человекоподобные (*Anthropoidea*), вместе с гоминидами относятся к высшим приматам. У них мозжечок полностью закрыт большими полушариями мозга, число извилин и борозд наиболее значительное среди млекопитающих. Южно- и центральноамериканские группы обезьян образуют секцию широконосых обезьян Нового Света (*Platyrrhini*). Обезьяны Старого Света, включая гоминид, составляют секцию узконосых (*Catarrhini*). У *Platyrrhini* носовая перегородка широкая, ноздри открываются в стороны; образ жизни только древесный. У *Catarrhini* носовая перегородка узкая; ноздри сближены и открываются вниз; образ жизни — от древесного до наземного. Широконосые обезьяны возникли в эоцене от американских долгопятовых; узконосые появились в конце эоцена или начале олигоцена в Азии от другой предковой группы. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Начальные этапы эволюции отряда приматов связаны с обитанием и питанием в древесно-кустарниковом ярусе. Первые приматы появились в раннемеловое время от группы, близкой к отряду насекомоядных, почти одновременно с ними, а возможно, и раньше. Строение кисти приматов хорошо приспособлено к цеплянию за ветки деревьев, иногда такой способностью обладал и хвост. Растительность и всеядность хорошо сочетались с особенностями зубной системы и пищеварения. В течение кайнозоя приматы были широко распространенной и многочисленной группой, хотя их остатки редки, что типично для сухопутных животных, обитающих далеко от областей интенсивного осадконакопления. Предметом особого интереса палеонтологов и особенно антропологов является история узконосых обезьян Старого Света, так как она связана с возникновением человека. Остатки древнейшего представителя высших приматов найдены в среднем палеогене (эоцен) Мьянмы (Бирма). Из позднего палеогена (олигоцен) Африки известны обезьяны, близкие к общим предкам марьяшкообразных и человекообразных. В самом начале неогена (миоцен) отделилась ветвь человекообразных, быстро достигшая большого систематического разнообразия. К середине миоцена, около 15 млн лет назад, оформилась группа, которую рассматривают как предковую для всех человекообразных. Конкретный предок однозначно не установлен, но считают, что ближе всего к нему рамопитеки. От этого предка произошли австралопитеки, а также, возможно, человек и другие группы. Однако не исключено, что человек ведет свое начало непосредственно от австралопитеков (рис. 322).

Систематическое положение человека и его родственные отношения с человекообразными обезьянами пытаются установить разными методами, а не только сравнительно-морфологическим. Например, сходство между человеком, гориллой и шимпанзе по составу белков достигает 98%. Кровь шимпанзе бонобо соответствующей группы можно успешно перелить человеку. Считают, что это одно из доказательств принадлежности их к одному семейству.

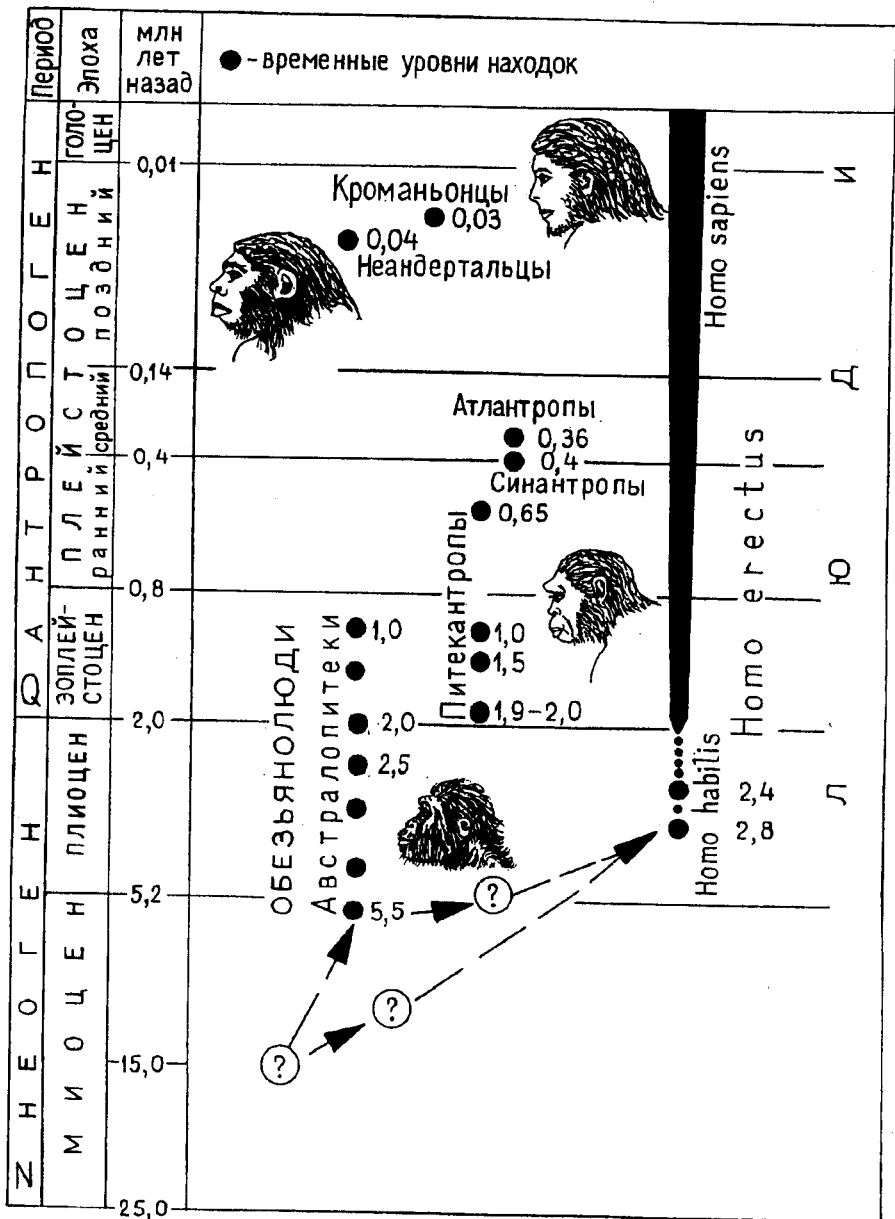


Рис. 322. Схема происхождения и развития человека

Переливание крови представителям разных семейств невозможно, так как оно сопровождается распадом эритроцитов (гемолиз).

Первым видом рода *Номо*, уже изготавливавшим орудия, был *Номо habilis*, или *Человек умелый* (2,8—2,0 млн лет назад; плиоцен). Следующая стадия — *Номо erectus*, или *Человек прямоходящий* (1,9—0,3 млн лет; зоплейстоцен — средний плейстоцен); ранее его рассматривали как типовой вид рода Питекантроп — *Pithekanthropus* (греч. *pithekos* — обезьяна; *antropos* — человек). *Человек прямоходящий* уже умел пользоваться огнем. Его сменил *Номо sapiens*,

Полухордовые Х о р д о в ы е

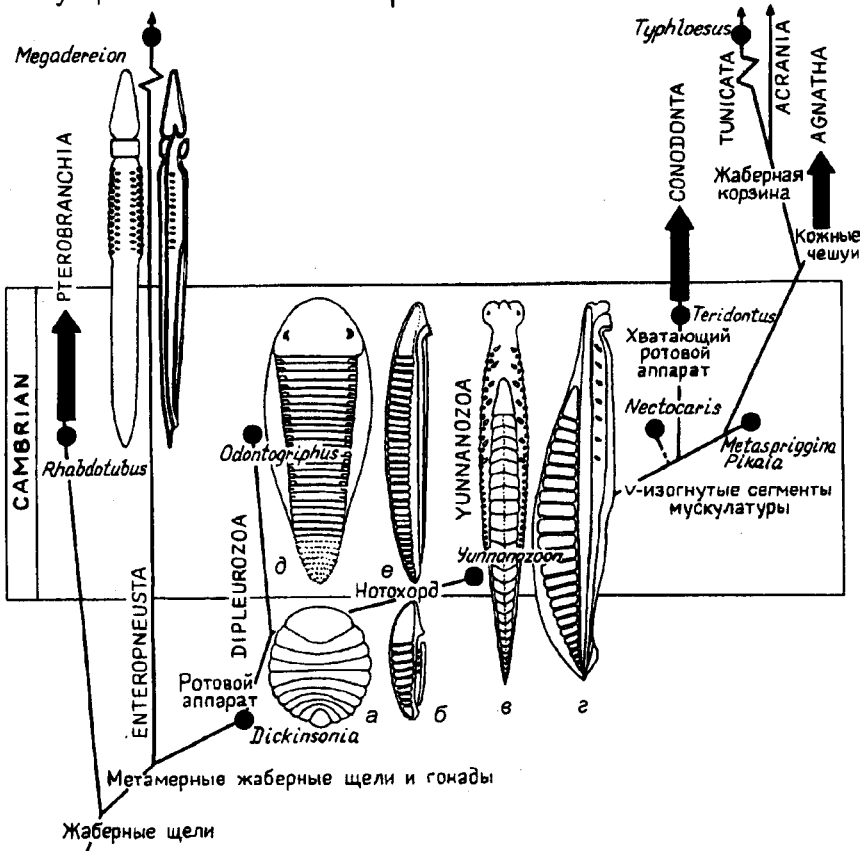


Рис. 323. Предполагаемые эволюционные связи примитивных хордовых и полухордовых и уровни появления характерных особенностей строения.

a—e — реконструкции древних хордовых: a, б — Dickinsonia, сверху и сбоку, в, г — Yunnanozoon, сверху и сбоку; д, е — Odontogriffus, сверху и сбоку (Dzik, 1995)

или *Человек разумный* (0,4 млн лет назад — современность). Существуют также названия перволудей, связанные с их местонахождениями, например: синантропы (Китай), атлантропы (горы в Африке), неандертальцы (долина Неандерталь, Германия), кроманьонцы (грот Кро-Маньон, Франция). Синантропов, атлантропов и питекантропов объединяют в вид *Homo erectus*. Неандертальцев, кроманьонцев и современного человека относят к виду *Homo sapiens*, причем первого обычно выделяют в самостоятельный подвид *Homo sapiens neanderthalensis*, а вторых — в подвид *Homo sapiens sapiens*. Интервал существования приматов: мел — современность.

Геологическая история хордовых

Начальные стадии. В состав типа хордовых включают три подтипа: оболочники — Tunicata (V?, S₂?, N₁, Q), бесчерепные — Acrania (V?, E₂—Q) и черепные, или позвоночные — Craniata, или Vertebrata (E₁?, E₃—Q). Пробле-

матичные ископаемые оболочники указаны из венда, позднего силура и раннего неогена; геологическая история этого подтипа непонятна. Бесскелетные отпечатки, сходные по некоторым признакам с современными бесчерепными, обнаружены почти повсеместно в вендских отложениях (род *Dickinsonia*) и в среднем кембрии (роды *Pikaia*, *Odontogriphus*, *Nectocaris*, *Metaspriggina*). Вендская *Dickinsonia* имела сегментированное уплощенное тело овального или округлого контура длиной не более 14 см с хорошо выраженным передне-задним концом (см. рис. 10). Поперечные сегменты были разделены гребнем или смыкались друг с другом по зигзагообразному шву. Систематическое положение рода *Dickinsonia* дискуссионное. Его относили к древним медузам (класс *Dipleurozoa*), членистоногим, кольчатым червям, а в последнее время склонны рассматривать как вымершее хордовое (рис. 323).

Среди среднекембрийских ископаемых к бесчерепным ближе всего род *Pikaia*. У него, как и у современного бесчерепного ланцетника (род *Amphioxus*), имеются ланцетовидный хвостовой плавник и метамерная мускулатура, состоящая из серии V-образно изогнутых мышечных сегментов (см. рис. 288, б). В раннем кембрии Китая обнаружены, по-видимому, самые древние позвоночные *Yunnanozoon*. У них имелись жаберные дуги, обособленный головной отдел с окологлазничными склеритовыми кольцами и прямые сегменты мускулатуры (см. рис. 288, а). К древним вымершим позвоночным относят конодонтофорат, встречающихся в интервале поздний кембрий — триас (подробнее см. с. 437—441 и рис. 295, 296).

Следует отметить, что перечисленные выше древние вымершие хордовые, имея некоторые сходные черты с бесчерепными и позвоночными животными, обладали своим специфическим комплексом признаков. Вероятно, они относились к каким-то другим подтипам хордовых, не сохранившихся в современной фауне. Таким образом, начальные этапы становления хордовых характеризуются смешанным набором признаков, которые у современных подтипов четко разделены. Аналогичная картина становления наблюдается на ранних этапах развития у многих типов (например, у иглокожих).

Геологическая история подтипа позвоночных достоверно зафиксирована с позднего кембрия, когда появились парноноздревые бесчелюстные. Позвоночные по строению челюстного аппарата разделяются на два инфратипа: Бесчелюстные — *Agnatha* ($E_{1-2}?$, E_3 —Q) и Челюстноротые — *Gnathostomi* (S_2 —Q).

Бесчелюстные — самая примитивная группа позвоночных, расцвет которой приходится на поздний силур и девон. Внешне бесчелюстные, или агнаты, конвергентно сходны с рыбами: тело может быть уплощенным, как у скагов, или торпедообразным и веретенновидным, как у большинства рыб, либо змеевидным. В отличие от рыб агнаты не имели подвижной нижней челюсти, действующей, как капкан. Ротовой аппарат бесчелюстных был всасывающе-сосущим. Парные грудные и брюшные плавники, как модификации двух брюшных складок, у бесчелюстных в отличие от челюстноротых рыб отсутствовали. Основные направления эволюции бесчелюстных класса Парноноздревые связаны с усилением кожного скелета, усложнением нервной системы и органов чувств и увеличением размеров тела. Кожный скелет у примитивных парноноздревых (подкласс Телодонты — *Thelodonti*, O—D₁)

представлен однородными чешуями — от уплощенных до шиповидных плакоидного варианта строения. Чешуи располагались изолированно или компактно, не налегая, а примыкая друг к другу. Кожный скелет у продвинутых парноноздревых (подкласс Разнощитковые — *Heterostraci*, E_3-D) представлен неоднородными крупными и мелкими чешуями и пластинками сложной микроструктуры. Чешуи и пластины располагались компактно вплоть до образования головно-туловищных панцирей. Максимальные размеры тела парноноздревых в процессе эволюции увеличились от нескольких сантиметров до 2 м. В конце девона парноноздревые бесчелюстные вымерли, не выдержав конкуренции со своими потомками челюстноротыми, которым они дали начало в позднем силуре.

Две другие группы бесчелюстных — классы Одноноздревые — *Monorhina* (S_2-Q), и Конодонтофораты — *Conodontophorata* (E_3-T), являются тупиковыми ветвями. Одноноздревые испытали расцвет в девоне (подклассы *Anaspida* и *Osteostraci*, S_2-D). В современной фауне от одноноздревых сохранился только подкласс Круглоротые — *Cyclostomi* ($S?, C?, Q$), представленный миногами и миксинами, имеющими длинное змеевидное тело без кожных чешуй. Класс Конодонтофораты в триасе вымер полностью.

Геологическая история челюстноротых позвоночных началась в позднем силуре и продолжается до сих пор. Челюстноротые возникли от бесчелюстных парноноздревых из подкласса телодонтов почти 100 млн лет спустя после появления первых бесчелюстных. Из девяти классов челюстноротых позвоночных в современной фауне встречаются семь: Костные рыбы — *Osteichthyes* ($D-Q$), Хрящевые рыбы — *Chondrichthyes* (D_2-Q), Земноводные — *Amphibia* (D_3-Q), Парарептилии — *Parareptilia* (C_3-Q), Пресмыкающиеся — *Reptilia* (C_2-Q), Птицы — *Aves* (T_3-Q) и Млекопитающие — *Mammalia* (T_3-Q). Два класса челюстноротых — Пластинокожие — *Placodermi* (S_2-D) и Акантоды — *Acanthodei* (S_2-P) полностью вымерли в палеозое.

Основные пути развития челюстноротых позвоночных связаны с постепенным окостенением и специализацией внутреннего скелета, развитием конечностей и связанных с ними костных поясов, усложнением нервной системы и органов чувств, появлением новых структур и органов, таких как легкие, внутреннее ухо, перья и т.д., а также изменением характера размножения (от «беспризорных» икринок до внутриутробного вынашивания с последующим выращиванием).

Первые челюстноротые были представлены позднесилурийскими рыбами — пластинокожими и акантодами, быстро вымершими (соответственно в девоне и перми). В девоне наблюдается интенсивное формообразование и дивергенция многочисленных и разнообразных групп рыб. Начиная с девона рыбы стали основным компонентом морских и пресноводных биот фанерозоя. На протяжении более чем 400 млн лет одни группы рыб сменяли другие, но в целом они всегда были и остаются господствующими среди водных позвоночных. В палеозое рыбы представлены в основном тремя классами: пластинокожими, акантодами и костными — кистеперыми и двоякодышащими. В конце палеозоя фиксируется расцвет акул и цельноголовых из класса Хрящевые рыбы и палеонисков из класса Костные рыбы. В мезозое преобладали акул и цельнокостные. С кайнозоем связан расцвет костистых лучеперых рыб и акул, начавшийся в палеогене и продолжающийся до сих пор.

Переход позвоночных из водной среды обитания в наземную произошел в девонский период благодаря двум основным обстоятельствам. Во-первых, с середины силура началось заселение прибрежных участков растениями, которые уже в девоне покрыли значительные участки суши, создав тем самым перспективную кормовую базу. Во-вторых, в девоне среди костных рыб одна из господствующих групп, а именно кистеперые, обладали необходимыми морфофизиологическими предпосылками для освоения наземной среды. У них были органы воздушного дыхания — легкие, органы передвижения — мускулистые грудные и брюшные парные плавники, многочисленные острые конические зубы. Благодаря этому они смогли освоить прибрежные участки суши как кормовую базу и среду обитания. Освоение суши происходило неоднократно и независимо в разных группах кистеперых рыб. Ранее считали, что исходной группой для наземных четвероногих были девонские двоякодышащие рыбы, обладавшие легкими и мускулистыми плавниками. Однако другие особенности строения двоякодышащих заставляют рассматривать их как самостоятельную специфическую группу, не связанную с наземными позвоночными.

Кистеперые рыбы имели внутри мускулистых плавников скелетную ось из кистеобразно разветвленных сегментов, а в области брюшных плавников две пластинки тазового пояса. Эти скелетные конструкции послужили в дальнейшем основой для скелета конечностей четвероногих. Первыми четвероногими были земноводные, или амфибии. Они возникли на границе среднего—позднего девона от древних кистеперых рыб — рипидистий, обитателей мелководья солоновато-водных и пресноводных бассейнов. Вероятно, земноводные произошли от разных групп рипидистий (парафилия), на что указывает различная комбинация признаков у первых представителей. На протяжении почти 30 млн лет, в течение позднего девона и начала раннего карбона, земноводные были единственными классом наземных четвероногих, т.е. тетрапод.

Древние палеозойские земноводные — стегоцефалы, имея много общих черт с кистеперыми рыбами, обладали уже основными признаками тетрапод. У них были четыре конечности и связанные с ними плечевой и тазовый пояса; тазовый пояс состоял из трех пар костей (подвздошной, седалишной, лобковой); имелись шейный и крестцовый отделы. Расцвет древних земноводных — стегоцефалов приурочен к карбону и перми, в течение триаса и мела они вымерли. Новые «голые» земноводные появились в триасе. Начиная с юры и по настоящее время они являются процветающей группой (лягушки, жабы, тритоны и др.).

Интенсивное формообразование древних земноводных в каменноугольное время привело к возникновению двух новых классов четвероногих: парарептилий и рептилий — пресмыкающихся. Они представляют собой две самостоятельные ветви, которые развивались параллельно и независимо друг от друга. Рептилии появились в среднем карбоне, парарептилии — в позднем карбоне. Несмотря на то что парарептилии появились позже пресмыкающихся, они сохранили больше предковых черт от земноводных (анасидный тип черепа без височных окон, ушные выемки, один затылочный мыщелок). Долгое время поэтому парарептилий считали промежуточной группой между земноводными и пресмыкающимися. К вымершим парарептилиям относят разнообразных котилозавров, включая парейазавров — щекастых ящеров (C_3 —T) и, условно, пермских сеймуриаморф. Ныне живущие парарептилии пред-

ставлены черепахами (триас — современность). Класс парарептилий является боковой ветвью развития позвоночных.

Класс пресмыкающихся — следующее генеральное направление развития позвоночных, приведшее в триасе к появлению птиц и млекопитающих. Первые пресмыкающиеся возникли в среднем карбоне от земноводных стегоцефалов. По сравнению с земноводными у них появились различные преимущества: размножение яйцами, имеющими систему внутренних оболочек, защищающих зародышей; вертикальная постановка конечностей, связанная с усилением плечевого и тазового поясов; появление грудного отдела позвоночника и грудной клетки; редукция покровных костей головного панциря и перекомбинация костей черепа, сопровождавшаяся появлением височных окон и др. Независимость размножения от водной среды, развитие мощных конечностей и челюстного аппарата позволили пресмыкающимся резко расширить ареалы обитания и пищевую базу. Максимум биоразнообразия совпал с мезозоем. В это время существовали ходящие, бегающие, ползающие, плавающие, планирующие и летающие формы, т.е. почти все экологические группы.

Наиболее многочисленными пресмыкающимися в мезозое были ходящие и бегающие динозавры (средний триас — мел), за что мезозой часто называют веком динозавров. Динозавры передвигались на четырех или двух конечностях, как и их предки текодонты — псевдозухии. Ползающие рептилии (змеи) появились только в конце мезозоя в меловой период.

Плавающие рептилии — это вторично-водные организмы. Они известны в трех подклассах. Большинство сохранило внешний облик сухопутных пресмыкающихся, но с лапами, остальные внешне почти не отличались от рыб. Крокодилоподобный облик, но с лапами, имели пресноводные мезозавры (поздний карбон или ранняя пермь), морские плиозавры (поздняя юра — мел) и мозазавры (поздний мел). Плезиозавры (средний триас — мел) с лапами имели длинную змеевидную шею с маленькой головкой; плакодонты (средний триас — ранняя юра) напоминали черепах. Водные рептилии с лапами, вероятно, были способны выбираться на берег для размножения. Рыбообразные рептилии ихтиозавры — исключительно морские формы, внешне напоминающие рыб и дельфинов. Для ихтиозавров характерно живорождение.

Планирующие и летающие пресмыкающиеся с крыловидными передними конечностями знаменуют собой расцвет новой морфоэкологической группы позвоночных. У одних рептилий крыльями служили кожные перепонки, у других — структуры из разнообразных перьев. Кожные перепонки возникали неоднократно в разных группах пресмыкающихся. Они известны у мезозойских и современных ящеров из подкласса лепидозавров, а также у вымерших текодонтов и птерозавров из подкласса архозавров. Среди текодонтов — это псевдозухии небольших размеров (поздняя пермь — триас). От них произошли птерозавры — летающие ящеры (поздний триас — мел) разнообразных размеров вплоть до гигантских чудовищ с размахом крыльев до 16 м (*Pteranodon*, поздний мел). Планирующие, а возможно, и летающие пресмыкающиеся с перьевым покрытием довольно широко представлены в меловом периоде. Большинство из них были двуногими формами и напоминали страусов (*Avimimus*). Четвероногие динозавры с крыловидным оперением на всех четырех конечностях обнаружены недавно в раннем мелу

Китай (*Microraptor*). Меловые динозавры в перьях являются самостоятельной группой, развивающейся параллельно птицам.

Перья как один из вариантов роговых образований кожи, вероятно, появились у пресмыкающихся в триасе. Такие рептилии дали начало птицам и динозаврам с перистым покрытием. Общим предком, вероятно, были текодонты. Исходная экологическая группа спорная: древесные планирующие формы или обитатели открытых пространств, быстро бегающие, а затем взлетающие. Первые птицы появились в позднем триасе (род *Protoavis*). Происхождение птиц от юрского археоптерикса отрицают, его считают тупиковой ветвью. Расцвет птиц начался в меловое время и продолжается до сих пор.

Биоразнообразие рептилий в мезозойское время привело к возникновению не только класса птиц, но и класса млекопитающих. Господствующее положение рептилий в мезозое сменилось в кайнозое упадком вследствие расцвета птиц и млекопитающих, оказавшихся более конкурентоспособными в борьбе за выживание.

Первые млекопитающие появились в триасе от зверообразных рептилий (средний карбон — средняя юра), которые в начале мезозоя приобрели такие прогрессивные особенности строения, как шерстистый и волосной покров (один из механизмов теплокровности), дифференцированную зубную систему, иной характер размножения. В мезозое известно несколько временных уровней возникновения млекопитающих, свидетельствующих об их неоднократном и независимом появлении от различных групп зверообразных пресмыкающихся. Первые млекопитающие были небольших размеров, длиной до 30 см.

Эволюционное развитие млекопитающих, как и других групп, связано с определенными морфофизиологическими состояниями (преадаптации), позволяющими осваивать те или иные ареалы обитания и способы существования. В адаптивной эволюции млекопитающих выделяют три основных этапа (Агаджанян, 2003). В течение первого этапа (поздний триас — ранний мел), когда господствующей группой позвоночных были рептилии, млекопитающие играли второстепенную роль, тем не менее они постепенно становились непременным компонентом различных наземных биоценозов и экосистем. Второй этап (поздний мел) проходил на фоне вымирания рептилий и древних млекопитающих (первозверы, пантотерии, метатерии). Для второго этапа характерно появление плацентарных млекопитающих, ставших основой для кайнозойских отрядов. Третий этап (палеоген — современность) совпадает с биологическим прогрессом и экспансией плацентарных млекопитающих, занявших разнообразные экологические ниши, где раньше господствовали рептилии. В настоящее время плацентарные млекопитающие по видовому разнообразию занимают в наземной биоте четвертое место после членистоногих, птиц и брюхоногих моллюсков.

Биологический прогресс плацентарных млекопитающих длится уже 65 млн лет. Для него характерно все возрастающее число особей; интенсивное формо- и видообразование; захват все новых и новых пространств, включая космическое.

Появление человека два млн лет тому назад знаменует собой, по-видимому, начало четвертого этапа адаптивной радиации млекопитающих. Человек, активно вмешиваясь в законы природы, стремительно разрушает биосферу. Образно говоря, он является ее «кошмаром» и «могильщиком».

Человек благодаря умственной деятельности фантастически усилил свои природные возможности, в анатомо-физиологическом плане довольно скромные. Например, исходная острота зрения у людей меньше, чем у многих птиц; скорость передвижения уступает хищным и копытным и т.д., но с помощью придуманных приспособлений он может перемещаться с большой скоростью по земле и внутри нее, по воде и под водой в глубинах морей и океанов, в воздушном и даже космическом пространстве. Он превосходит всех животных по способам, скорости и дальности передачи информации. Человек является самым универсальным млекопитающим по использованию пищевых ресурсов. Он всеяден и поэтому занимает господствующее положение в самых разных трофических пирамидах — от наземно-воздушных до морских.

Зоогеографическое районирование суши

Зоогеография (греч. *zoon* — животное; *geographia* — землеописание) представляет собой часть биогеографии. Зоогеографическое районирование современной суши в основном проводят по пространственному распределению и систематическому составу млекопитающих. Области распространения различных групп наземных животных в течение геологического времени менялись. Современные ареалы размещения млекопитающих отражают их историческое развитие. Одни ареалы являются первичными центрами происхождения, другие — пространствами максимального расселения группы животных, испытывающей расцвет в данное время, третьи представляют собой реликтовые ареалы прежде обширных и сплошных площадей обитания. При планетарном зоогеографическом (фаунистическом) районировании выделяют регионы различного масштаба: зоогеографические царства, области, подобласти, провинции и т.д. Современную сушу по распределению млекопитающих подразделяют на четыре зоогеографических царства: Нотогею, Неогею, Палеогею и Арктогею.

Нотогея (греч. *notos* — юг; *Ge, Gaia* — Земля) занимает территории Австралии, Тасмании, Новой Гвинеи, Новой Зеландии и островов, прилежащих к ним. Из всех зоогеографических царств Нотогея сохранила наибольшее число реликтовых групп млекопитающих. Общий облик и систематический состав животных Нотогеи во многом совпадает с поздним мезозоем. Для Нотогеи характерны многочисленные сумчатые (подкласс *Metatheria*), представленные разнообразными морфоэкологическими группировками (сумчатые зайцы, сумчатые медведи, сумчатые волки и т.д.). Только в Нотогее встречаются яйцекладущие млекопитающие — ехидна и утконос (подкласс *Prototheria*). Заселение Нотогеи плацентарными млекопитающими (подкласс *Eutheria*) началось недавно — это мышины, рукокрылые и человек со своей сопутствующей фауной (собаки, кошки, овцы, коровы, кролики и др.).

Неогея (греч. *neos* — новый; *Ge, Gaia* — Земля) охватывает территории Южной и Центральной Америки, а также острова Атлантического океана и Карибского моря (Куба, Тринидад, Тобаго и др.). Для Неогеи характерны многочисленные древние плацентарные млекопитающие (подкласс *Eutheria*) и редкие реликтовые сумчатые (подкласс *Metatheria*), полностью отсутствуют яйцекладущие (подкласс *Prototheria*). Плацентарные млекопитающие представлены древними специфическими группами отрядов неполнозубых (броненосцы, ленивцы, муравьеды), приматов (широконосые обезьяны),

грызунов (шиншилла). Сумчатые представлены опоссумовыми и ценolestовыми. Общий облик и систематический состав царства Неогей довольно древний, совпадающий с началом кайнозоя. Миграция новых групп в Южную Америку с севера осуществлялась во время формирования Панамского перешейка.

Палеогей (греч. *palaios* — древний; *Ge, Gaia* — Земля) занимает территории Индо-Малайзии, Мадагаскара, Аравийского полуострова, Африки и прилегающих к ним островов. Палеогей в основном связана с экваториальным и тропическими климатическими поясами Восточного полушария. Облик фауны Палеогей в целом миоценовый. Для Палеогей характерны группы плацентарных млекопитающих, неизвестных в других царствах. В Палеогее широко распространены хоботные, приматы (в том числе узконосые и человекообразные обезьяны), хищники (львы, тигры, гепарды и др.), непарно- и парнокопытные (жирафовые, бегемотовые и др.). Более древние млекопитающие представлены реликтовыми группами из отрядов дамановых (внешне похожих на грызунов, но с копытами), трубкозубовых, насекомоядных (златокротовые). Площадное распределение млекопитающих в царстве Палеогей неоднородное, что заставляет подразделять ее на три зоогеографические области: Эфиопскую, Мадагаскарскую и Индо-Малайскую. Одни области имеют общие черты с Нотогеей, другие с Неогеей.

Арктогей (греч. *arktos* — север; *Ge, Gaia* — Земля) охватывает территории Северной Америки, Северной Африки и Евразии, включая Индостан и Индокитай. Для Арктогей характерны разнообразные и многочисленные плацентарные млекопитающие из отрядов грызунов (мыши, крысы), зайцеобразных (зайцы, кролики), хищных (волк, лисица, медведь), парно- и непарнокопытных (кабаны, олени, быки, лоси и др.). Немногочисленные эндемичные формы также представлены плацентарными млекопитающими (бобры, кроты, тушканчики). Арктогей наиболее молодое зоогеографическое царство, в которое неоднократно мигрировали различные плацентарные из других царств, особенно из Палеогей.

Антарктическая суша образует своеобразную область, место которой среди перечисленных царств неясное. Если учитывать пингвинообразных (Аргентина, Новая Зеландия, Австралия), она ближе всего к Нотогее.

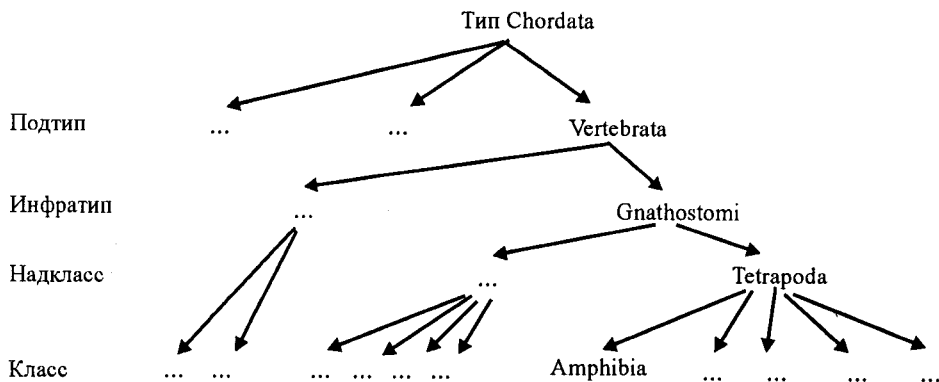
Границы зоогеографических царств в одних случаях почти полностью совпадают с климатическими поясами (например, Неогей с тропиками), в других — объединяют несколько поясов (например, Арктогей включает пояса субтропический, умеренный и арктический). Современное зоогеографическое районирование суши по млекопитающим в целом совпадает с флористическим районированием и хорошо согласуется с распределением птиц, пресмыкающихся и земноводных.

Современные зоогеографические царства Палеогей, Нотогей и Неогей исторически связаны с древним материком Гондваной, расчленение которого началось на границе триасового и юрского периодов. Царство Арктогей унаследовало историю развития древнего материка Лавразии.

→ Хордовые в упражнениях и задачах

При выполнении заданий необходимо использовать материал, проработанный на лабораторных занятиях, а также изложенный в лекциях и учеб-

Систематический состав типа Chordata



нике. В качестве справочного материала целесообразно использовать дополнительную литературу (Ивахненко, Корабельников, 1987; Кэрролл, 1992, 1993).

Морфология, классификация и систематика

Упражнение 1. Составьте схему систематического состава типа хордовых, вписав названия недостающих таксонов согласно схеме 24. На схеме каждой горизонтальной линии соответствует определенный ранг таксонов, которые даны в иерархической последовательности в порядке понижения: подтип — инфратип — надкласс — класс. Укажите признаки, положенные в основу выделения этих таксонов.

Упражнение 2. Составьте схему, на которой отразите положение конодонтофорат в царстве животных. Для этого используйте учебник и лекции; схему необходимо дополнить пояснениями, в которых следует отразить диагноз класса конодонтофорат, а также основные черты сходства и отличия от наиболее сходных групп животных.

Упражнение 3. На конкретном материале определите морфологические типы конодонтовых элементов, выделив среди них простые и сложные, а среди второй группы — листовидные, стержневидные и платформенные. У конкретных экземпляров покажите основные признаки в соответствии с рис. 295 и 296.

Упражнение 4. Определите принадлежность данного экземпляра к одному из родов платформенных конодонтов, используя определительские ключи, результаты упражнения 3 и объяснение основных морфологических признаков, данное на рис. 295 и 296.

Упражнение 5. Зарисуйте и опишите определенный экземпляр платформенных конодонтов. На рисунках сверху, сбоку и снизу стрелками покажите основные морфологические признаки.

Упражнение 6. Впишите изученные роды в схему строения платформенных конодонтов, руководствуясь схемой 25.

Упражнение 7. Составьте сравнительную таблицу изученных родов платформенных конодонтов в соответствии с признаками, приведенными в табл. 30. Если просмотрено большее или меньшее, чем в таблице, число родов, то соответственно дополните или сократите таблицу.

Строение изученных родов платформенных конодонтов

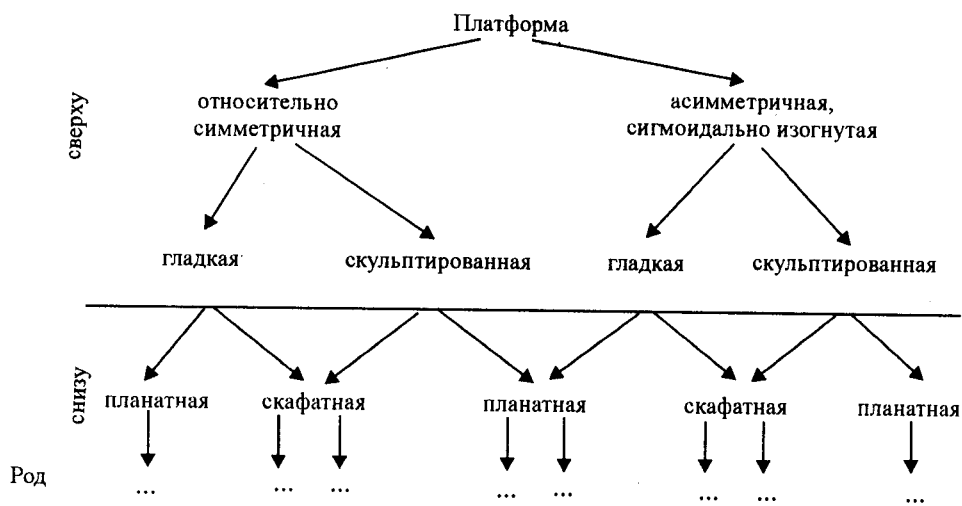


Таблица 30

Сравнительная таблица изученных родов платформенных конодонтов

№	Признак	<i>Icriodus</i>	<i>Polygnathus</i>	<i>Palmatolepis</i>	<i>Gondolella</i>
1	Тип платформы а — планатный б — скафатный				
2	Платформа сверху а — форма б — скульптура в — осевой гребень				
3	Платформа снизу а — киль б — базальная ямка (положение) в — базальная полость				
4	Геологический возраст				

Упражнение 8. Составьте ключи для определения изученных родов платформенных конодонтов.

Упражнение 9. Составьте схему систематического состава класса млекопитающие, указав подклассы и отряды по аналогии со схемой 24.

Упражнение 10. Составьте сравнительную таблицу надкласса Tetrapoda, используя признаки, указанные в табл. 31. Заполните пустые прямоугольники для всех классов.

Упражнение 11. Перечислите диагностические признаки типа хордовых и укажите, на чем основано обособление от типа полухордовых.

Сравнение классов надкласса Tetrapoda

№	Признак	Amphibia	Parareptilia	Reptilia	Aves	Mammalia
1.	Кожные покровы					
2.	Органы дыхания (жабры, легкие)					
3.	Строение передних и задних конечностей (однотипные или дифференцированные)					
4.	Позвонки (сочленовные поверхности)					
5.	Выведение потомства во внешнюю среду (икрометание, откладывание яиц, живорождение)					
6.	Образ жизни (водный, полуводный, наземный)					
7.	Геологический возраст					
8.	Представители класса					

Примечание. Для пункта № 5 при наличии нескольких вариантов выберите и подчеркните преобладающий.

Упражнение 12. На рис. 323 даны реконструкции древних примитивных хордовых. Укажите сходство и отличия между ними.

Упражнение 13. Перечислите диагностические признаки подтипа позвоночных.

Упражнение 14. Перечислите диагностические признаки инфратипа бесчелюстные.

Упражнение 15. Перечислите диагностические признаки инфратипа челюстные.

Упражнение 16. Перечислите диагностические признаки надкласса рыбы.

Упражнение 17. Перечислите диагностические признаки надкласса четвероногие.

Упражнение 18. Составьте схему систематического состава инфратипа бесчелюстные, указав классы и подклассы.

Упражнение 19. Составьте сравнительную таблицу классов надкласса рыб, используя признаки, указанные в учебнике.

Упражнение 20. Проанализируйте хвостовые плавники рыб на рисунках 291, 299, 301 и дайте их характеристику, используя объяснение на стр.431.

Упражнение 21. Проанализируйте парные конечности позвоночных и укажите специфические особенности для каждого класса (см. рис. 302—306, 310, 313, 316, 317, 320, 321).

Упражнение 22. Назовите и опишите морфологию двух первых позвонков шейного отдела плацентарных млекопитающих. Приведите характеристику их функционального взаимодействия.

Упражнение 23. Составьте формулу зубного аппарата человека.

Среда обитания и образ жизни

Упражнение 24. Укажите характерные ареалы обитания и образ жизни земноводных, рептилий, парарептилий и млекопитающих.

Отряд Primates

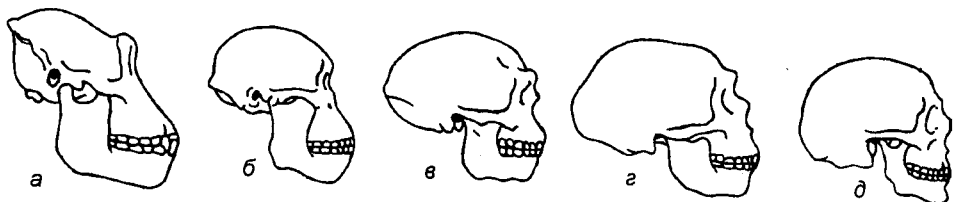


Рис. 324. Форма черепов приматов.

а — горилла; б — австралопитек; в — питекантроп (*Homo erectus*); г — неандерталец (*Homo sapiens neanderthalensis*); д — современный человек (*Homo sapiens sapiens*) (*Биологический энциклопедический словарь, 1989*)

Упражнение 25. Перечислите классы и надклассы четвероногих, у которых встречаются формы, постоянно живущие в воде. Укажите общие морфологические признаки.

Упражнение 26. Перечислите классы из надкласса Четвероногие, у которых формы, живущие в воде, выходят на сушу только во время размножения и выращивания потомства.

Упражнение 27. Перечислите классы позвоночных, у которых встречаются летающие и планирующие формы. Приведите характеристику морфологических структур, позволяющих вести такой образ жизни.

Упражнение 28. Перечислите растительноядные отряды плацентарных млекопитающих.

Упражнение 29. Перечислите плотоядные отряды плацентарных млекопитающих.

Эволюция

Упражнение 30. Проиллюстрируйте эволюцию позвоночного столба на примере рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Укажите пути дифференциации позвоночника. Дайте характеристику отделов позвоночного столба для каждого класса.

Упражнение 31. Проанализируйте эволюционные изменения черепов приматов, используя рис. 321 и 324. Укажите различия и сходство.

Упражнение 32. Проанализируйте эволюцию черепов пресмыкающихся, изображенных на рис. 307. Укажите, для каких подклассов рептилий характерен тот или иной тип черепа. Дайте их характеристику.

Зоологическая номенклатура

Упражнение 33. Проанализируйте названия *Polygnathus*, *Idiognathodus* и других изученных вами родов класса конодонтофораты и выделите наиболее употребительные окончания, сопроводив их переводом.

Упражнение 34. Укажите, для каких классов характерны окончания -sauria, -theria. Дайте перевод этих окончаний и приведите конкретные названия с такими окончаниями.

Упражнение 35. Укажите надродовые категории в иерархической последовательности для подвида *Homo sapiens sapiens* Linnaeus. Приведите диагностические признаки для этих категорий.

Геохронология

Упражнение 36. Составьте геохронологическую таблицу распространения классов и подклассов инфратипа бесчелостных. Для каждого подкласса проведите линию от начала появления до исчезновения; отразите суммарный интервал существования классов цветной линией.

Упражнение 37. Составьте геохронологическую таблицу распространения классов надкласса рыбы по аналогии с упражнением 36.

Упражнение 38. Составьте комплексную геохронологическую таблицу, на которой покажите распространение: 1 — класса конодонтофорат; 2 — простых, сложных стержневидных и сложных платформенных конодонтовых элементов; 3 — всех изученных вами родов.

Упражнение 39. Составьте геохронологическую таблицу распространения классов надкласса четвероногих по аналогии с упражнением 36.

Упражнение 40. Составьте геохронологическую таблицу распространения подклассов и надотрядов класса пресмыкающиеся по аналогии с упражнением 36.

Упражнение 41. Составьте геохронологическую таблицу распространения отрядов класса млекопитающие по аналогии с упражнением 36.

Упражнение 42. Определите возраст отложений, содержащих остатки следующих рыб: артроиды (S_2-D), акантоды (S_2-P), хрящевые (D_2-Q), кистеперые ($D-Q$).

Упражнение 43. Определите возраст отложений, содержащих остатки следующих четвероногих: стегоцефалы (D_3-K), парарептилии (C_2-Q), ихтиозавры ($C_3, ?/P_1?, T-K$), зверообразные рептилии (C_2-J_2).

Упражнение 44. Составьте сводную геохронологическую таблицу вымерших классов и отрядов позвоночных.

Упражнение 45. Составьте график таксономического разнообразия отрядов позвоночных по аналогии с рис. 24. Укажите, с какими планетарными событиями связаны те или иные максимумы и минимумы развития.

Упражнение 46. Проанализируйте рис. 289 и укажите временной интервал господства того или иного класса.

Зоогеографическое районирование суши

Упражнение 47. Нанесите на контурные карты мира границы современных зоогеографических царств: Нотогею, Палеогею, Неогею и Арктогею (см. с. 501). Дайте характеристику каждого царства и укажите их древние и новые особенности систематического состава.

Заключительная контрольная

Вариант 1. Ответьте на 10 вопросов, выбрав правильный ответ из четырех предложенных.

I. Когда появились птицы?

1. T_3 . 2. J . 3. K_1 . 4. J_3 .

II. Бивни слоновых представляют собой гипертрофированные:

1. Клыки. 2. Резцы. 3. Премоляры. 4. Моляры.

III. Яйцекладущие формы известны у:

1. Костных рыб. 2. Кистеперых рыб. 3. Земноводных. 4. Первозверей.

- IV. Укажите вымерший класс рыб:
1. Двоякодышащие. 2. Кистеперые. 3. Пластинокожие. 4. Костные.
- V. Птеродактили и рукокрылые принадлежат:
1. Одной жизненной форме. 2. Одному классу. 3. Одному отряду. 4. Одному семейству.
- VI. Жизненная форма — это:
1. Тип питания. 2. Способ размножения. 3. Экоморфологическое понятие. 4. Таксономическая единица.
- VII. Максимальные (гигантские) размеры среди позвоночных имеют:
1. Водные формы. 2. Сухопутные ползающие. 3. Сухопутные бегающие. 4. Летающие формы.
- VIII. Ихтиозавры являются:
1. Хрящевыми рыбами. 2. Костными рыбами. 3. Пресмыкающимися. 4. Вторично-водными млекопитающими.
- IX. Первые лошадиные появились на территории:
1. Монголии. 2. Южной Америки. 3. Евро-Американской суши. 4. Австралии.
- X. Яйцекладущие млекопитающие встречаются в современной фауне:
1. Нотогеи. 2. Палеогеи. 3. Неогеи. 4. Арктогеи.

Вариант 2 (обратная задача). Составьте контрольную из 10 вопросов, предложив в качестве ответа один правильный и три неправильных, желательного правдоподобных ответа.

ГРУППЫ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

Ниже описаны две группы микро- и нанофоссилий неопределенной систематической принадлежности. Они имеют большое стратиграфическое значение или представляют интерес с точки зрения разнообразия органического мира. Систематическая принадлежность этих фоссилий является предметом дискуссии, начиная с ранга (класс или тип?) и кончая положением в системе (растения или животные?, одноклеточные или многоклеточные?). Многие ископаемые неясного систематического положения, так называемые «проблематики», выявлены во второй половине XX в. благодаря методам химической препарировки.

НЕОПРЕДЕЛЕННОЕ ЦАРСТВО. INCERTAE REGNUM

Акритархи. Acritarchi

Акритархи — Acritarchi (греч. *acritarcha* — неопределенный, неясного происхождения) — микроскопические образования в виде капсул шарообразной, эллиптической или дискоидальной формы, размером от 8—500 мкм

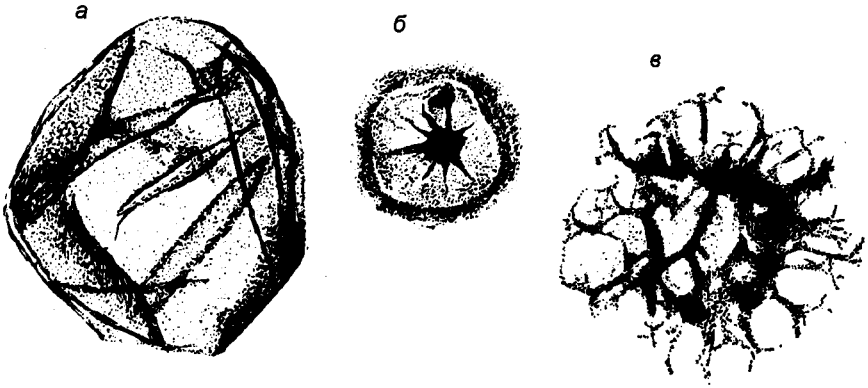


Рис. 325. Акритархи (PR—Q₁).

a — *Multiplicisphaeridium* (Є₁); *b* — *Archaeodiscina* (Є₁); *c* — *Tasmanites* (Є₁). Сильно увел.

до 1 мм (рис. 325). Оболочки капсул одно- или многослойные, состоят из органического вещества желтого или коричневого цвета. Внешняя поверхность капсул гладкая либо шероховатая: зернистая, точечная или перфорированная, нередко несущая шипы и выросты. На одном из полюсов оболочки обычно имеется отверстие или рубец округлой или щелевидной формы. Акритархи встречаются в виде отдельных экземпляров, реже комплексами, напоминающими колонии. Систематическое положение акритарх неясное. Кроме того, одни исследователи считают акритарх единой, другие сборной искусственной группой. Большинство относят их к одноклеточным водорослям, ведущим планктонный образ жизни. Возможно, что акритархи представляют собой цисты водорослей (их описывали под названием хистрикосфериды — шипастые сферы) или споры высших наземных растений из группы мхов или проптеридофитов (риниофитов). Некоторые исследователи рассматривают акритарх как оболочки яиц различных животных.

Протерозой — плейстоцен; распространены почти повсеместно, имеют большое стратиграфическое значение для отложений венда и кембрия.

Хитинозоа. Chitinozoa

Хитинозоа — Chitinozoa (греч. *chitin*, *chiton* — покров, одежда древних греков; *zoa* — животные) — микроскопические образования, имеющие размеры от 30—40 до 500 мкм, преимущественно 100 мкм. Они представлены капсулами, внешний вид которых напоминает хитин (что и определило название группы). Однако химический анализ показывает, что имеются существенные отличия от хитина. Форма капсул разнообразная, чаще напоминает колбочки и бутылочки (рис. 326). Внешняя поверхность гладкая или несет различные выросты. На суженном конце располагается крупное отверстие — устье, а на противоположном — маленькое, обычно полузамкнутое или замкнутое отверстие (пора). Устье нередко закрыто крышечкой. Оно открывается в трубку, ведущую во внутреннюю полость. Капсулы хитинозоа встречаются изолированно друг от друга (одиночные представители?), а также

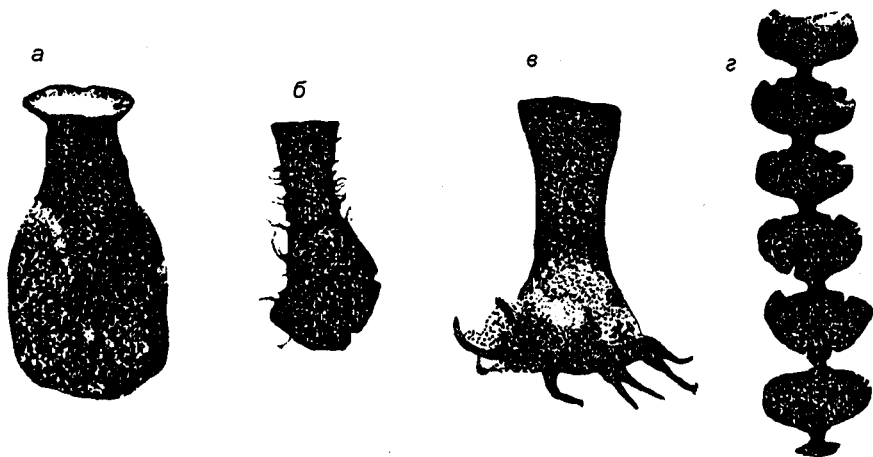


Рис. 326. Хитинозоа (Є₃?, О—D).

a—в — одиночные формы: *a* — *Lagenochitina estonica* Eis. (O₁a), *б* — *Angochitina* sp. (D₂gv), *в* — *Ancyrochitina* sp. (S₂p); *г* — колониальная форма *Margochitina margaritana catenaria* Obut (D₁) (Обум, 1973)

образуя скопления различной формы (колониальные представители?). При классификации хитинозоа учитывают форму и контур поперечного и продольного сечений, скульптуру внешней поверхности, внутреннее строение и т.д.

Ранг и систематическое положение (включая принадлежность к царству) хитинозоа неизвестны. Из ископаемых форм они ближе всего акритархам. Возможно, это были одноклеточные растения, сходные с водорослями — динофлагеллятами, либо одноклеточные животные, подобные ресничным инфузориям (тинтиннидам) или саркодовым (вымершим фораминиферам). Имеются высказывания о том, что они были многоклеточными животными, принадлежащими книдариям (гидроиды), либо представляли собой капсулы яиц или экскременты червей и моллюсков — гастропод. Последнюю точку зрения поддерживает большинство исследователей. Так, Р.Козловский полагал, что хитинозоа представляет собой часть организма, а не скелет целого организма. Наконец, не исключено, что хитинозоа принадлежат к неизвестному вымершему типу или классу.

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 среднего палеозоя.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬСКИЕ КЛЮЧИ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Систематический состав фоссилей устанавливают с помощью атласов, определителей и монографий. В них, как правило, имеются так называемые «Определительские ключи» (keys of determination). При определении систе-

матического состава фоссилий обязательно учитывают и палеонтологические сводки, такие, как *Traité de Paléontologie* (1952—1953), *Treatise on Invertebrate Paleontology* (1952—2001), *Основы палеонтологии* (1958—1964), а также отдельные статьи, содержащие монографическое описание новых групп фоссилий. В сводках и статьях определительские ключи обычно отсутствуют.

Определительские ключи являются классификаторами, позволяющими находить место объекта в общей системе. Кроме того, классификаторы являются также методической основой построения общей системы и тем инструментом, с помощью которого систему дополняют, уточняют и исправляют. Определительские ключи в палеонтологии служат для установления места фоссилий в общей системе органического мира. В биологии и палеонтологии они построены по принципу противопоставления признаков: теза (греч. *thesis* — положение) и антитеза (*antithesis* — противоположение). Например, теза — «Животные», антитеза — «Растения», далее для группы «Животные» приводят следующую пару: теза — «Одноклеточные животные», антитеза — «Многоклеточные животные» и т.д. в порядке понижения значимости признаков.

Определительские ключи в практике биологических исследований появились еще во времена Аристотеля (IV в. до н.э.). Тогда они обычно имели вид прямоугольных таблиц, в которых по порядку от общего к частному перечисляли признаки, сопровождая их названием группы, ими обладающей (см. табл. 6). Во времена К.Линнея (XVIII в. н.э.) общепринятыми стали определительские ключи в виде схем, в которых признаки перечисляли сверху вниз по принципу дихотомии, соединяя их соответствующими стрелками и указывая название группы.

Начиная с рубежа XVIII—XIX вв. появились определительские ключи в виде последовательного построчного перечисления признаков. Основных вариантов построчных определительских ключей три: *шведский (скобочный)*, *серийный* и *английский (ступенчатый)*. Обычно прежде чем приступить к построению построчного ключа, составляют таблицу диагностических признаков. Ниже даны три варианта самих ключей на примере ископаемых раковин фораминифер. Ключи лучше предварять словарем терминов и рисунками строения раковины.

Шведский (скобочный) ключ

Шведский ключ является наиболее информативным и легким при определении объекта, так как парные положения (теза и антитеза) находятся рядом, друг под другом; они обозначены буквенными индексами «а» и «б». Слева дана сквозная нумерация парных положений. Для каждой тезы и антитезы указывают номер следующего пункта. Начиная с пункта 2 в скобках для тезы и антитезы указан исходный пункт. Признаки ископаемого объекта анализируют до тех пор, пока определение не закончится латинским названием группы, которую необходимо определить пользователю. Число парных положений (а значит, число признаков и систематических единиц разного ранга) не ограничено. Шведский ключ можно строить для всей группы, постепенно переходя от более высокого таксона (например, класса) к более низкому, вплоть до вида и подвида. Обычно ключ разбивают на отдельные

части согласно таксонам. Авторы этого учебника использовали здесь и в предыдущих изданиях шведский ключ (Бондаренко, Михайлова, 1969, 1984).

Шведский ключ для определения родов класса *Foraminifera*

- 1 а. Раковина агглютинированная 2
- б. Раковина секреторная 5
- 2 (1a) а. Число камер равно одной 3
- б. Число камер равно двум или больше 5
- 3 (2a) а. Форма раковины шарообразная или грушевидная
Род *Saccammina*
- б. Форма раковины иная 4
- 4 (3б) а.
- б.
- 5 (2б) а.
- б.
- 6 (1б) а. Раковина известковая 7
- б. Раковина протеиновая 8
- 7 (6a) а. Число камер равно одной. Форма раковины шарообразная или грушевидная
Род *Lagena*
- б. Число камер больше одной. Форма раковины разнообразная 9
- 8 (6б) а. Число камер равно одной. Форма раковины шарообразная или яйцевидная
Род *Allogromia*
- б. Число камер больше одной

Серийный ключ

В серийном ключе, как и в английском (ступенчатом), теза отделена от антитезы и удалена от нее на несколько положений. В серийном ключе использованы только цифры. Ссылка на антитезу приведена в скобках. Такой способ построения препятствует использованию большого количества признаков и систематических единиц в одном сводном ключе. Выходом из этого служит разбивка ключа по рангам систематических единиц. Отдельный ключ имеется для отрядов, затем для семейств и в заключение — для видов и подвидов одного рода. Биологи используют преимущественно серийный ключ.

Серийный ключ для определения родов класса *Foraminifera*

- 1 (7) Раковина агглютинированная
- 2 (5) Число камер равно одной
- 3 (4) Форма раковины шарообразная или грушевидная
Род *Saccammina*
- 4 (3) Форма раковины иная
- 5 (2) Число камер равно двум или больше
- 6 (...).....
- 7 (1) Раковина секреторная

8 (13) Раковина известковая
9 (12) Число камер равно одной
10 (11) Форма раковины шарообразная или грушевидная
Род *Lagena*

11 (10) Форма раковины иная
12 (9) Число камер больше одной
13 (8) Раковина протеиновая
14 (...) Число камер равно одной. Форма раковины шарообразная или яйцевидная
Род *Allogromia*

15 (14) Число камер больше одной.

Английский (ступенчатый) ключ

Теза и антитеза удалены друг от друга на несколько положений. Их принадлежность к одной паре обозначена через одинарный (теза) и удвоенный (антитеза) буквенные символы. Перечисление признаков идет последовательно друг за другом и тоже через буквенные индексы. Указание на положение исходного блока отсутствует.

Английский ключ для определения родов класса Foraminifera

А. Раковина агглютинированная.

Б. Число камер равно одной

В. Форма раковины шарообразная или грушевидная

Род *Saccamina*

ВВ. Форма раковины иная

ББ. Число камер равно двум или больше

В.

ВВ.

АА. Раковина секреторная

Б. Раковина известковая

В. Число камер равно одной

Г. Форма раковины шарообразная или грушевидная

Род *Lagena*

ГГ. Форма раковины иная

ВВ. Число камер больше одной

ББ. Раковина протеиновая

В. Число камер равно одной

Г. Форма раковины шарообразная или яйцевидная

Род *Allogromia*

ГГ. Число камер больше одной.

Среди основных типов ключей в виде прямоугольных таблиц, дихотомических схем и построчных перечислений признаков имеется много других вариантов. Например, создают треугольные, круговые и иллюстрированные таблицы, а также сводные ключи перфокартного, компьютерного, номограммного, политомического и других вариантов (Коробков, 1966, 1978). Общим для всех ключей является последовательный анализ признаков, являющихся диагностическими для того или иного систематического ранга.

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НОМЕНКЛАТУРЫ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Международное использование латинских и латинизированных слов для обозначения объектов органического мира потребовало разработки свода правил и рекомендаций, касающихся образования названий, транслитерации, этимологии, определения грамматического рода названий и т.д. Этим вопросам посвящены целиком статьи 25—34 главы VII, некоторые статьи в других главах, а также приложения В—D Международного кодекса зоологической номенклатуры (2000). Достаточно подробно соответствующие правила и рекомендации даны в Международном кодексе ботанической номенклатуры (1980). Аналогичные положения разрабатывают и для бактерий.

Номенклатурой называют совокупность названий, используемых по определенным правилам (лат. *nomenclatura* — роспись имен). Специфика ископаемых объектов привела к тому, что некоторые правила и процедурные приемы используют в палеонтологии чаще или условно по сравнению с ботаникой и зоологией. Специфика палеонтологических объектов проявляется в трех основных аспектах. Во-первых, органический мир геологического прошлого состоит из множества существ, неизвестных в настоящее время (следовательно, им надо дать новые названия). Во-вторых, разные формы сохранности (см. с. 59—63) могут принадлежать одному и тому же организму, но доказать это, как правило, не удается (следовательно, параллельно естественной систематике создаются искусственные). В-третьих, точное определение ископаемого из-за плохой или неполной сохранности либо своеобразного строения невозможно (следовательно, используется открытая номенклатура).

При образовании нового научного названия автор должен указывать его происхождение и смысловое значение, т.е. объяснять его этимологию (греч. *etymon* — истина; *logos* — понятие, учение). При установлении новой категории автор после его названия обязан дать свою фамилию в латинизированном варианте, а после нее указать, что данная категория новая. Например:

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

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).

Трудности возникают при установлении грамматического рода названия, особенно при сочетании родового имени с видовым и подвидовым. Грамматический род определяется по обычным греческим или латинским словарям, если только комиссия по Международному кодексу зоологической номенклатуры не постановит иначе. Слова латинского и греческого происхождения, оканчивающиеся на *-ites*, *-cola*, *-rhynchus*, обычно мужского рода, оканчивающиеся на *-thyris*, *-opsis*, *-gaster*, *-caris*, *-lepis*, *-tuba*, *ortis*, *-teuthis* — женского рода, оканчивающиеся на *-ceras*, *-soma*, *stigma*, *-stoma*, *-desma*, *phragma* — среднего рода. Однако в любом случае не мешает проверить грамматический род существительного по латинским и греческим словарям.

По правилам номенклатурного кодекса вид имеет биноменальное название (например, *Ampullina patula*), а подвид — триноменальное (например,

Heliolites porosus minimus). Видовые и подвидовые названия должны быть грамматически согласованы с родовыми. В конкретных примерах название «*patula*» согласовано с названием «*Ampullina*» женского рода, а название «*porosus minimus*» — с «*Heliolites*» мужского рода.

Искусственные систематики для отдельных частей организмов и продуктов (следов) их жизнедеятельности строят по иерархическому признаку, но группировки определенного ранга называют *паратаксонами*, а не таксонами. Вместо таксонов — вид, род, семейство, отряд и т.д. естественной систематики используют любые другие, например: субтурма, турма, антeturма и др.

В открытой номенклатуре для палеонтологических объектов используют следующие условные обозначения:

- *incertus* — неизвестный, употребляется для категории 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*);
- *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 или дефицита времени;
- *sp. indet. (species indeterminate)* — экземпляр невозможно определить до вида; например, *Strophomena sp. indet.* означает, что экземпляр относится к роду *Strophomena*, но вид невозможно определить 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*;
- *cf. (conformis)* — похожий, сходный с каким-нибудь видом; например, *Lytoceras cf. L. postfimbriatum*;
- *aff. (affinis)* — родственный какому-нибудь виду; например, *Nautilus aff. N. pompilius*;
- *s.l. (sensu lato, sensu latiore)* — в широком смысле, в широчайшем смысле; например, *Spirifer s.l.*
- *s.str. (sensu stricto, sensu strictiore)* — в узком, строгом смысле, в очень узком смысле; например, *Heliolites s.str.*
- *subsp. (subspecies)* — подвид, используется как таксономическая категория, когда вид подразделяется на подвиды;
- *var. (varietas)* — разновидность, категория ниже подвида (не рекомендуют использовать в качестве таксономической категории).

→ Заключительные задания по системе органического мира

Задание 1. Проанализируйте двадцатидвухцарственную систему органического мира (см. рис. 29). Представьте ее в виде сравнительной таблицы соотношения с пятицарственной системой согласно табл. 32. Дайте перевод (этимологию) названий царств в пятицарственной системе.

Соотношение двадцатидвухцарственной и пятицарственной систем органического мира

Двадцатидвухцарственная система	Пятицарственная система	Этимология
1. Царство Methanobacteriobionta 2. Царство Halobacteriobionta 3. Царство Thermoacidobacteriobionta 4. 5.	} 1. Царство Bacteria	греч. <i>bacterion</i> — палочка

Задание 2. На рис. 29 контур большинства царств показан волнисто-складчатой линией. Каждая «складка» соответствует типу. Перечислите типы, входящие в царство Metazoa и в царство Chlogobionta.

Задание 3. Среди типов трехслойных животных встречаются два основных способа закладки мезодермы и развития рта (см. рис. 129). Эти четыре основные особенности закодированы буквенными индексами: А, Б, В, Г (схема 26).

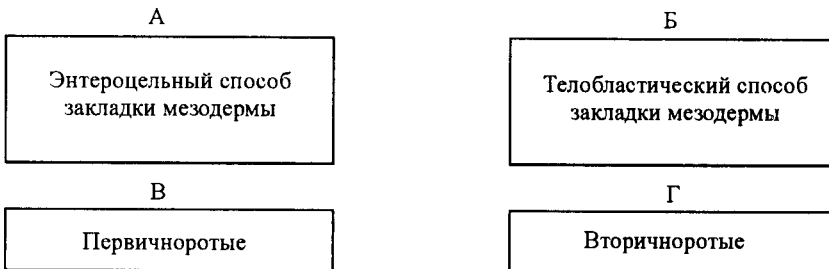
1. Составьте четыре комбинации известных вариантов.

2. Укажите варианты, действительно существующие.

3. Впишите в каждый из выбранных вариантов соответствующие типы животного мира. Отрадите полученные данные на родословном древе животного царства (рис. 84).

Схема 26

Пути возникновения трехслойных животных



Задание 4. Составьте девять комбинаций теоретически возможных вариантов происхождения классов Hydrozoa (H), Scyphozoa (S) и Anthozoa (A). Приведите доказательства в пользу варианта, принятого в учебнике.

Задание 5. Даны кольчатые черви, членистоногие и моллюски. Укажите признаки, общие с предковой группой, и признаки вновь появившиеся.

Задание 6. Даны подклассы Nautiloidea, Ammonoidea, Bactritoidea и Belemnioidea (отряд Belemnitida). Используя сравнительно-морфологический анализ формы раковины, положения сифона и строения перегородочной линии и данные по геохронологическому распространению групп, выберите из предложенных подклассов предковую форму и ее возможных потомков.

Задание 7. Перечислите диагностические признаки царства животных. На чем основано обособление подцарства Protozoa от подцарства Metazoa?

На чем основано обособление типов Porifera (Spongiata) и Archaeocyathi от остальных типов многоклеточных? На чем основано обособление типа Cnidaria от остальных типов многоклеточных? На чем основано деление трехслойных животных на две группы?

Задание 8. Перечислите диагностические признаки подцарства Protozoa. На чем основано деление простейших на типы? На чем основано деление типа Sarcodina на классы? На чем основано деление класса фораминифер на отряды?

Задание 9. Тип Porifera (Spongiata). Перечислите диагностические признаки. Назовите принципы классификации порифер на классы и подклассы. На чем основано выделение Sphinctozoa в самостоятельный класс?

Задание 10. Перечислите диагностические признаки типа Archaeocyathi. На чем основано разделение типа Archaeocyathi на классы? На чем основано разделение правильных археоциат на отряды? На чем основано разделение неправильных археоциат на отряды?

Задание 11. Перечислите диагностические признаки типа Cnidaria. На чем основано деление этого типа на классы? На чем основано деление класса Anthozoa на подклассы?

Задание 12. Перечислите диагностические признаки типа Arthropoda. На чем основано деление членистоногих на подтипы? На чем основано деление класса Trilobita на подклассы?

Задание 13. Перечислите диагностические признаки типа Mollusca. На чем основано деление типа моллюсков на классы? На чем основано деление класса гастропод на подклассы? На чем основано деление класса двустворок на отряды? Какие дополнительные названия известны для класса двустворок и на каких признаках они основаны? На чем основано деление головоногих моллюсков на подклассы? На чем основано деление аммонойд на отряды?

Задание 14. Перечислите диагностические признаки типа Bryozoa. На чем основано выделение отрядов мшанок в классе Gymnolaemata?

Задание 15. Перечислите диагностические признаки типа Brachiopoda. На чем основано деление брахиопод на классы? На чем основано деление замковых брахиопод на отряды?

Задание 16. Перечислите диагностические признаки типа Echinodermata. На чем основано деление типа иглокожих на подтипы и классы? На чем основано деление морских пузырей на подклассы? На чем основано деление морских ежей на отряды и искусственные группы (древние и новые ежи, правильные и неправильные ежи и т.д.)?

Задание 17. Перечислите диагностические признаки типа Hemichordata. На чем основано отнесение класса Graptolithina к полухордовым? На чем основано разделение класса Graptolithina на подклассы?

Задание 18. На рис. 115 показано продольное и поперечное сечения губок с ирригационной системой асконоидного, сиконоидного и лейконоидного типов. Укажите, какую функцию выполняет центральная полость в первом, во втором и третьем вариантах. Предложите термин исходя из функции центральной полости.

Задание 19. Составьте три варианта ключа для ископаемых форм, которые вы изучаете. Пояснения см. на стр. 510—513.

Задание 20. Некоторые родовые названия беспозвоночных имеют окончания: -phyllum, -ceras, -graptus, -pora, -cyathus, -lites, -teuthis, -aspis, -thyris,

Основные геологические и биотические события докембрия

(Бурзин, 2003)

Млн лет назад	Геохронологическая шкала		Важнейшие геологические и биотические события	
500	Фанерозой	Кайнозой	Вымирание динозавров, формирование современного животного мира	
		Мезозой	Формирование сложного сообщества наземных организмов	
		Палеозой	Развитие наземных позвоночных Начало формирования наземной высшей растительности Появление позвоночных животных Скелетные организмы, радиация беспозвоночных	
1.000	Протерозой	Поздний Рифей	Венд	Эдиакарская фауна примитивных осмотрфных животных Расцвет докембрийского крупномерного фитопланктона и его вымирание Наибольшее разнообразие прокариотических микрофоссилий Древнейшие червеобразные организмы Широкое развитие планктонных и бентосных эукариотных микроорганизмов
			Поздний	
		Ранний	Средний	Древнейшие фитопланктонные эукариоты
			Ранний	Химеризация, возрастание размеров клеток коккоидных и нитчатых форм Скользящее движение, нанноциты, субмикроскопические нитчатые формы Древнейшие микрофоссилии с акинетами — специализация для азотфиксации Начало формирования осадочных чехлов на континентальных платформах
2.000	Ранний		Микробиоты Белчерского типа — осцилляториевые и энтофизалисовые «Кислородная революция» 1,9—2,2 млрд лет, увеличение содержания кислорода в атмосфере от менее 0,1% до более 10% от современного его содержания, завершение ухода основных масс железа из коры в недра Земли Гуронская ледниковая эпоха Крупнейшие местонахождения железорудных формаций — джеспилиты	
2.500			Первая большая трансгрессия океана на континенты	
3.000	Архей		Хемофоссилии фитан и пристан, производные хлорофилла Микрофоссилии, морфологически аналогичные цианобактериям	
3.500			Древнейшие микрофоссилии, похожие на цианобактерии Предполагаемое время закрытия водами Срединно-океанических хребтов	
			Древнейшие строматолиты и микрофоссилии	
4.000	Катархей, Гадей, Догеологический зон		Древнейшие железорудные формации 3,8 млрд лет — древнейшие осадочные породы Земли, водные бассейны	
4.500			3,9—4,1 млрд лет — возраст самых больших метеоритных кратеров на луне, время бомбардировки крупнейшими астероидами внутренних планет 4,2 млрд лет — возраст древнейших минералов, цирконов, найденных на Земле (Австралия), достоверная вулканическая активность. 4,5—4,6 млрд лет — возраст метеоритов и древнейших пород Луны, время формирования планет Солнечной системы	

-crinus, -crinites, -aster, -stroma. Дайте перевод этих окончаний, приведите конкретные родовые названия с такими окончаниями. Укажите, для каких животных (тип, класс) приняты эти окончания.

Задание 21. Некоторые надродовые названия имеют окончания: -poda, -donta, -stroma, -cyathida. Дайте перевод этих окончаний, приведите конкретные надродовые названия с такими окончаниями, указав принадлежность к определенному типу.

Задание 22. Даны следующие названия: Spongiata, Bivalvia, Cnidaria, Pelecypoda, Hexactinellida, Porifera, Loricata, Coelenterata, Acephala, Triaxonida, Lamellibranchiata, Polyplacophora. Укажите, какие названия и в пределах каких таксономических категорий являются синонимами.

Задание 23. Что означают следующие сокращения: aff., cf., ex gr., sp., sp.indet., sp.nov., gen.nov., fam.nov., class.nov., incertae ord., s.lato, s.stricto, subsp., var.? Дайте полное написание этих символов и их перевод. Укажите, в каких случаях используют эти символы, и приведите примеры, взяв в качестве таковых конкретные изученные таксоны. Пояснение см. на стр. 514—515.

Задание 24. Анализ образца. Дан образец с ископаемыми. Опишите его по следующему плану.

1. Название породы (известняк, песчаник и т.д.).
2. Краткая литологическая характеристика: а) состав породы, цвет, б) размер зерен, в) включения.
3. Палеонтологическая характеристика: а) назовите группы, представленные в породе (тип, класс, отряд, род); б) время существования этих таксонов.
4. Тип сохранности ископаемых организмов: а) скелет (полная или частичная сохранность: обе створки, одна и т.д.); б) ядра, отпечатки; в) сохранность первоначального состава скелета (полная, частичная перекристаллизация и т.д.); г) прижизненное захоронение или нет (степень окатанности, расчлененность скелета, расположение в породе).
5. Экологическая характеристика: а) глубина бассейна (литораль, сублитораль, эпибатиаль, батиаль, абиссаль); б) придонные течения, волнения; в) солёность (нормальная, пониженная и т.д.).
6. Заключение о геологическом возрасте образца.

ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР ПРОШЛОГО

Существует образное выражение, что современный органический мир представляет собой «вершки корешков» далекого и близкого геологического прошлого. Чем ближе в геологическом времени эти «вершки» к «корешкам», тем больше между ними сходства как по морфологии, так и по среде обитания, и наоборот.

ОСНОВНЫЕ БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ

Под *биотическими событиями* понимают значительные преобразования, зафиксированные в истории развития жизни. В такие события вовлекаются внушительные массы организмов на огромных, почти всеглобальных пространствах. К биотическим событиям относят: а) возникновение жизни, б) массовые появления и в) массовые вымирания организмов крупного таксономического ранга. Биотические события тесно связаны с геологическими (см. табл. 33).

Возникновение жизни. Жизнь — это «активное, идущее с затратой полученной извне энергии поддержание и самовоспроизведение специфической структуры» (Биологический энциклопедический словарь, 1989). Проблемы возникновения жизни изучают многие научные дисциплины: биохимия, молекулярная биология, микробиология, органическая химия, геохимия и т.д. Недавно в углистых хондритах метеоритов обнаружены бактериоподобные образования. В палеонтологической летописи Земли сведения о первой жизни представлены органическими молекулами (хемофоссилии) и микроскопическими тельцами различного облика (эфоссилии). Самые древние находки тех и других носят дискуссионный характер: эфоссилии или псевдофоссилии (см. с. 91, 162; рис. 33). Так, утверждение о находке микроскопических дрожжевидных образований в Гренландии на рубеже 3,8 млрд лет, названных исуасферами (*Isuasphaera*), подвергается сомнению. Исуасферы, возможно, являлись газожидкостными пузырьками. Находки сферических и эллиптических микроскопических телец на рубеже 3,8 млрд лет, возможно, уже относятся к биологическим объектам. Из пород этого возраста выделены углеводороды, имеющие смешанное, абиогенное и биогенное, происхождение. Находки биохимических и морфологических фоссилий на

рубеже 3,5—3,2 (группа Онвервайт и др.), 3,1 (сланцы Фиг-Три), 2,7 млрд лет (сланцы Соуден) считают биогенными. В графитовых сланцах археозоя Атаданского массива обнаружены, вероятно, самые древние остатки жизни преимущественно бактериального уровня.

Таким образом, на данный момент палеонтологические данные указывают, что жизнь возникла около 3,8 млрд лет назад. Начиная с этого рубежа химическая эволюция дала начало биологической. Предполагают, что на стадии химической эволюции органические соединения имели равное количество левых и правых изомеров, т.е. обладали зеркальной симметрией. Последующее нарушение зеркальной симметрии привело к исчезновению «правых» аминокислот и «левых» сахаров. Нарушение симметрии, как полагают, явилось толчком перехода хемомолекул в биомолекулы. Причина нарушения симметрии неясна. Ее искажение объясняют внутренней или внешней причиной или их сочетанием. Внутренняя причина связана с неустойчивостью зеркальной симметрии, приводящей к «левым» и «правым» отклонениям (сравнить с изменчивостью). Появившиеся отклонения сохраняются и закрепляются (сравнить с наследственностью и естественным отбором). Внешние причины изменения симметрии видят в катастрофическом срыве с Земли первичной атмосферы, в шквальной метеоритной бомбардировке и т.д.

Первыми «созданиями» химико-биологической эволюции были хемосинтезирующие бактерии анаэробного варианта, способные жить в бескислородной среде. В качестве окислителей служили неорганические вещества, такие, как углекислый газ, соединения серы, нитраты и др., реже — органические вещества хемогенного, а затем и биогенного происхождения.

Массовые появления. В палеонтологической летописи к впечатляющим массовым появлениям жизни можно отнести много событий. Из них укажем следующие, отметив начало появления (рис. 327):

- 3,8—3,5 млрд лет (AR_1). Возникновение жизни. Появление бактерий и цианобионтов. Литосфера начинает обогащаться породами биогенного происхождения (графиты, шунгиты).
- 3,2 млрд лет (AR_2). Массовое развитие цианобионтов. Литосфера приобретает биогенные карбонатные толщи, названные строматолитовыми. Атмосфера начинает обогащаться молекулярным кислородом, выделяемым цианобионтами при фотосинтезе.
- 1,8—1,7 млрд лет (PR_1/PR_2). Появление аэробных бактерий, низших водорослей, животных и грибов.
- 1,0—0,7 млрд лет (R_3-V). Появление достоверных многоклеточных водорослей и бесскелетных беспозвоночных, представленных книдариями, червями, членистоногими, (?) иглокожими и другими группами.
- 570—530 млн лет (E_1). Массовое появление минеральных скелетов в царстве Животные почти у всех известных типов.
- 415 млн лет (S_2/D_1). Массовое появление наземной растительности.
- 360 млн лет ($D-C$). Массовое появление первых наземных беспозвоночных (насекомые, паукообразные) и позвоночных (земноводные, рептилии).
- 60 млн лет (MZ/KZ). Массовое появление покрытосеменных растений и млекопитающих.
- 2,8 млн лет (N_2). Появление человека.

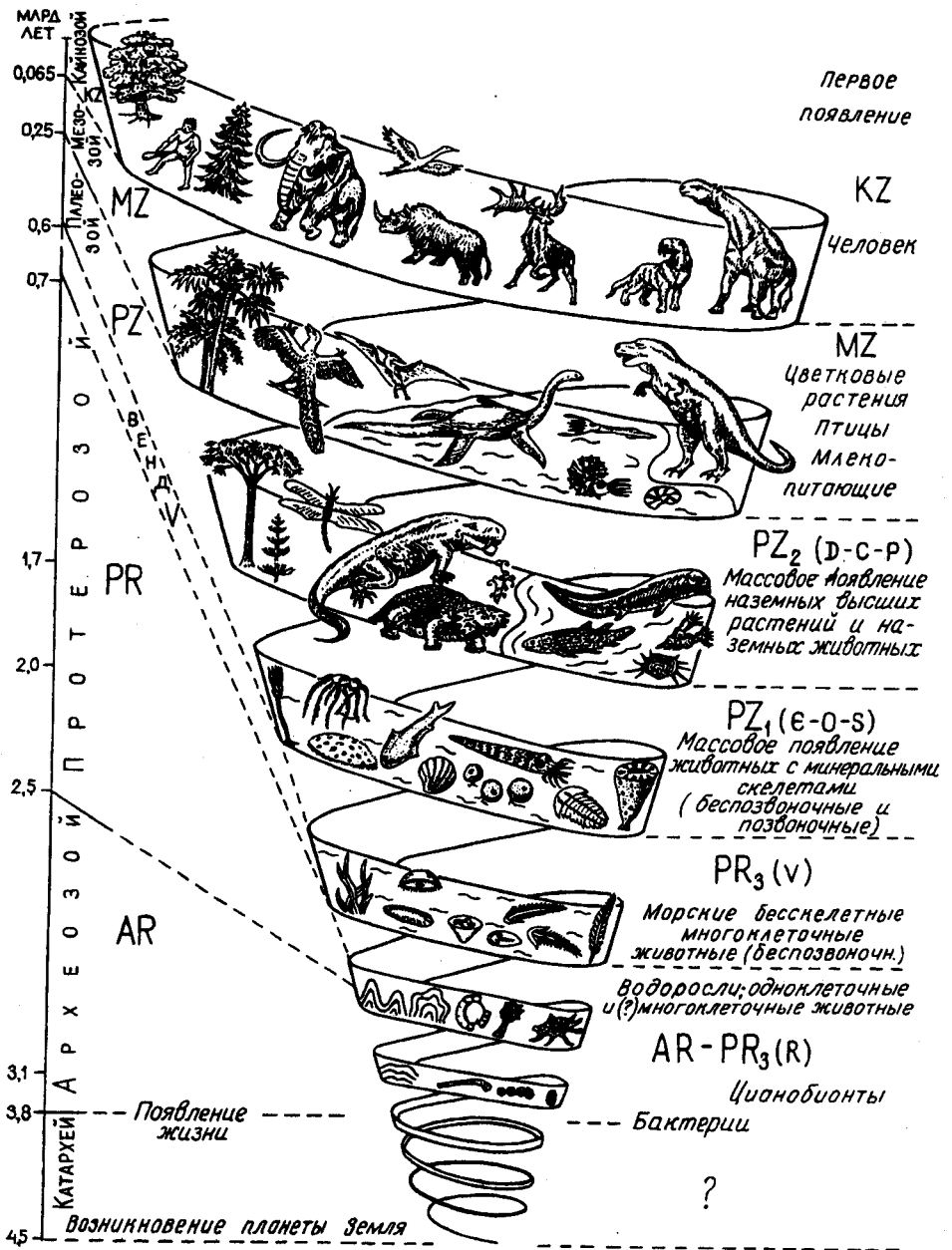
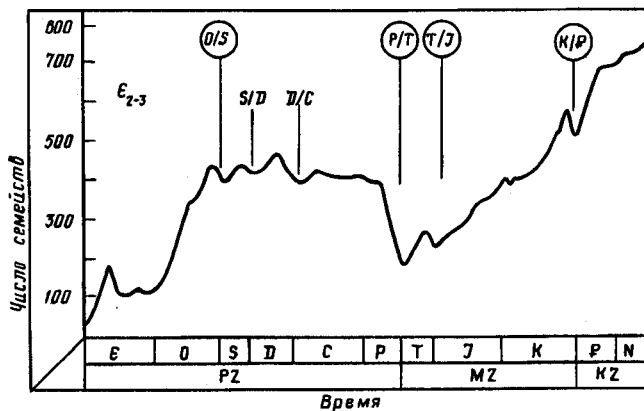


Рис. 327. Развитие жизни на Земле

Массовое появление новых форм, как и вымирание, шло ступенчато, с различной скоростью (рис. 328). По меркам геологического времени большинство биотических событий происходило довольно быстро. Быстрый процесс возникновения новых органических форм иногда называют *анастропфой* (греч. *ana* — вверх, высшая степень; *strophe* — кружение, оборот).

Вымирание организмов. Палеонтологическая летопись свидетельствует, что в пределах какого-то времени любая филогенетическая веточка исчезает. Вымирание происходит не только когда изменяются условия обитания,

Рис. 328. Изменение числа семейств морских беспозвоночных в фанерозое (Raup, Sepkosky, 1982)



но и при довольно стабильном режиме Земли. Исчезновение групп фиксируется по трем основным сценариям. В одном случае выпадение прежней группы связано с ее эволюционными преоб-

разованиями в последующие группы потомков. Здесь происходит переход одних групп организмов в другие. Во втором случае прекращение существования связано собственно с вымиранием. Третий путь представляет сочетание первых двух: какое-то время идет преобразование, а затем группа вымирает. Конечный результат всех трех направлений совпадает — прежняя группа исчезает. Вымирание, как и появление новых групп, идет разными темпами. Кроме того, этот процесс осложняется периодами расцвета, угасания группы и перестройками среды. Продолжительность существования группы зависит и от таксономического ранга. Наибольшую продолжительность имеют надцарства и царства (3,8 и 1,7 млрд лет), наименьшую — виды и подвиды (от 0,5 до 20 млн лет).

В палеонтологической летописи наблюдается много рубежей массового вымирания. Вымирания по масштабу и выражению не одинаковы. В одном случае вымирают виды, в другом — роды, семейства, отряды. В фанерозое наиболее заметные массовые вымирания произошли в течение среднего—позднего кембрия, на границе ордовика—силура, силура—девона, девона—карбона, перми—триаса, триаса—юры, мела-палеогена (рис. 328). Массовые вымирания происходят ступенчато в интервале от нескольких до 10—35 млн лет. При большой скорости вымирания ступенчатость в масштабе всего геологического времени смотрится как почти «мгновенное» скачкообразное изменение. Такие вымирания относят к разряду внезапных бедствий, т.е. к *катастрофам* (греч. *kata* — вниз; *strophe* — кружение, оборот).

Вымирания связаны с двумя причинами: внутренней (морфофизиологическое состояние) и внешней (абиотическая и биотическая среда обитания). Обе причины действуют одновременно, но внешняя, особенно абиотическая, проявляется ярче и поэтому ее часто принимают за единственную. Среди внутренних причин вымирания называют: исчерпание жизненного запаса сил («старение» и «смерть» по аналогии с индивидуальной жизнью); сокращение диапазона изменчивости; понижение качества полового и бесполого размножения; специализацию. Отсюда проистекает невозможность приспособления к изменяющимся условиям жизни. Среди внешних факторов вымирания рассматривают: изменение соотношения море—суша, вызванное сменой глобального тектонического режима; усиление вулканической деятельности и землетрясений; изменение расположения климатических поясов; глобальные колебания уровня океанов; изменение состава атмосферы.

ры; разрыв пищевых связей и качество пищи; повышение радиоактивности за счет миграции из недр Земли; космические причины (взрыв сверхновой звезды, столкновение с астероидом, метеоритная бомбардировка).

Привлечение космических причин для объяснения вымираний наиболее популярно. В середине XX в. массовые вымирания связывали с гипотезой периодических взрывов сверхновых звезд, вызывающих усиление радиации, что влекло за собой мутационный взрыв и гибель большинства организмов. В последней четверти XX в. стали разрабатывать гипотезу метеоритной бомбардировки и периодических столкновений с астероидами, обогащенными иридием. В соответствии с этой гипотезой столкновения вызывают выброс огромного количества пыли в стратосферу, что на какое-то время задерживает доступ солнечного света на Землю. Такое объяснение казалось особенно привлекательным для массовых вымираний на рубеже мезозоя—кайнозоя. Действительно, на этой границе во многих местах обнаружены отложения, обогащенные иридием (Испания, Канада, Австралия, Мексика, Южная Америка, Казахстан). В то же время в Крыму и других регионах обогащение иридием на данном уровне не наблюдается. Кроме того, фактическое вымирание динозавров и головоногих началось задолго до предполагаемого столкновения с «иридиевыми» астероидами. Более того, уменьшение солнечного света на границе мезозоя—кайнозоя должно было привести к массовой гибели наземных растений. В действительности прослеживается обратная картина — массовое развитие растений, особенно покрытосеменных.

Скорее всего, для объяснения катастрофических вымираний на разных рубежах фанерозоя не обязательно прибегать к экзотическим причинам. Вымирания хорошо объясняются сочетанием двух довольно простых причин: внутренней и внешней. Внутренняя причина связана с морфофизиологическим состоянием организмов, их эволюционным уровнем развития и экосистемными отношениями. Внешняя причина связана с изменением физикогеографических характеристик окружающей среды, влияющих на экосистемные отношения и т.д., что приводит к общей дестабилизации. На основе геологической информации дестабилизация особенно четко фиксируется в изменении палеогеографической ситуации, когда планетарная трансгрессия сменяется регрессией. С ними связаны изменения уровня океана и климата, когда общепланетарный морской климат сменяется аридным. В морских сообществах глобальные регрессии сопровождались массовым вымиранием одних организмов и сохранением небольшого числа других. Последующая трансгрессия, приводившая к расширению акваторий и возникновению разнообразных экологических ниш, вызывала массовое появление новых морских форм. В наземных растительных сообществах трансгрессия, наоборот, приводила к массовому вымиранию растений. Во время последующей регрессии начиналось формирование новой растительности благодаря расширению территорий и возникновению на суше разнообразных экологических ниш. Колебательный трансгрессивно-регрессивный процесс действовал на морские и наземные биоты по принципу качелей. Ярким примером служит отрезок времени от 286 до 213 млн лет назад. Массовое вымирание морской биоты произошло на границе пермского—триасового времени, когда палеозой сменился мезозоем (около 250 млн лет назад), что совпало с регрессией. Массовое вымирание

растительной биоты наступило в середине триаса, когда палеофит сменился мезофитом (около 230 млн лет назад), что совпало с началом новой трансгрессии.

ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР ДО ФАНЕРОЗОЯ. СТАНОВЛЕНИЕ ПЯТИ ЦАРСТВ

Возраст нашей планеты оценивают примерно в 4,5—4,6 млрд лет. Наиболее ранние этапы зарождения, становления и развития Земли как одной из планет Солнечной системы относятся к области планетологии. От момента аккреции Земли и до окончания интенсивной метеоритной бомбардировки (до 4—3,8 млрд лет) выделяется наиболее древнее геохронологическое подразделение — катархей. Взгляды о наличии или отсутствии жизни в это время наиболее туманны, противоречивы и дискуссионны.

Формирование биосферы началось с вирусоподобных образований (?) и бактерий, не имеющих хроматофор. Проблематичные находки бактерий встречены на уровне 3,8 млрд лет, а достоверные происходят из кремнистых пород, возраст которых оценивают в 3,5 млрд лет. Цианобионты, или цианобактерии с хроматофорами, появились несколько позже бактерий. Таким образом, история органического мира насчитывает около 3,8 млрд лет.

		Акритархи	Колониальные кокковидные микрофоссилии	Нитчатые септированные формы	Чехлы	Микрофоссилии сложной формы
ВЕНДА	Венд					
	Юбюнский					
РИФЕЙ	верхний					
	Лахандин-Уйский					
	Керпильский					
нижний - средний	Учурско-Алман-Скми					

Рис. 329. Органикостенные микрофоссилии рифея и венда Восточной Сибири (Вейс, 1993)

Органический мир дофанерозойского (докембрийского) времени (продолжительность свыше 3,8 млрд лет) долгое время оставался неизвестным, что объясняется несколькими причинами. Во-первых, макроорганизмы не имели скелетов, а их отпечатки, ядра, следы и продукты жизнедеятельности не привлекали должного внимания. Во-вторых, для изучения микро- и нанофоссилий не были разработаны методики их извлечения из породы, а также не существовало методик определения биогенного происхождения ископаемого материала. В-третьих, отсутствовали соответствующие «приборы разглядывания» (электронные микроскопы). В-четвертых, считали, что месторождения серы, железа, марганца и т.д. являются по происхождению только хемогенными; роль микроорганизмов в их накоплении отрицали «in toto». В-пятых, поиски дофанерозойских фоссилий затрудняет высокий метаморфизм пород, которым, как правило, обладают докембрийские породы. Данные о дофанерозойской жизни поэтому стали стремительно накапливаться



Рис. 330. Развитие органического мира во времени

начиная только с середины XX в. Из прежде «немых» докембрийских толщ были выделены органические оболочки различной морфологии и размерности (рис. 329), открыты органические молекулы биогенного происхождения, определены соотношения изотопов углерода ^{12}C и ^{13}C , позволяющие оценивать наличие и масштаб проявления жизни.

Развитие органического мира после открытия докембрийской жизни стали рассматривать уже не только с точки зрения этапов (пройденный путь, интервал) и все больше фиксировали временные уровни (рубежи) первого появления различных форм и проявлений жизни (рис. 330). Было замечено, что развитие новых форм, особенно массовое, не только увеличивало биоразнообразие Земли, но изменяло и среду обитания. Таким образом, новые формы жизни становились одним из факторов и движущей силой развития биосферы, изменяющей лик Земли.

Главные абиотические и биотические события эволюции Земли и ее биосферы освещены во многих работах. В последнее время особенное внимание уделяется докембрию, включая вендский период (Earth's Earliest Biosphaere, 1983; Вендский период, 1985).

ЦАРСТВО БАКТЕРИИ. REGNUM BACTERIA

Бактерии, простейшие прокариотные организмы, существуют в форме клетки, у которой отсутствует оформленное ядро и хроматофоры-пигменты (см. с. 90). Еще проще устроены вирусы — сборная группа неклеточных форм жизни, паразитически существующих внутри клеток всех известных царств (? первые доклеточные «существа» — вирионы или ? специализированные вторично — упрощенные бактерии). В ископаемом состоянии вирусы пока не обнаружены, а бактерии открыты во всех осадочных породах, достоверно начиная с рубежа 3,5—3,2 млрд лет.

Более древние проявления жизни, вероятно также бактериального происхождения, зафиксированы на рубеже катархея и археозоя 3,8 млрд лет тому назад. Доказательством служит ионное микрозондирование включений графита в зернах апатита гнейсового комплекса юго-западной Гренландии, показавшее, что соотношение изотопов $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ на рубеже 3,85 млрд лет назад указывает на биогенное происхождение углерода (Hayes, 1996). Эти выводы были подтверждены ионным микрозондированием графитовых зерен в слоистых железорудных свитах на западе Гренландии, возраст которых более 3,86 млрд лет (Mojszis, Arrhenius, McKeegan et al., 1996).

От бактерий кроме следов активной жизни (органические молекулы, изотопы углерода) и продуктов жизнедеятельности (месторождения серы, железа, фосфора, нефти, газа и т.д.) сохраняются микроскопические тельца и оболочки различного состава и морфологического облика: шарики, палочки, ниточки, трубочки, спиральки и т.д., нередко образующие скопления (колонии?). Принадлежность таких микроскопических телец к бактериям не всегда однозначна, возможно, некоторые из них относятся к другим одноклеточным организмам.

Современные бактерии существуют в самых разнообразных средах. Они обнаружены практически всюду — от стратосферы до максимальных глубин океана, в почвах, горных породах на глубинах до 5 км при температуре 75°C ,

в метеоритах, гидротермальных источниках, глубоководье океанов в зоне «курильщиков» (денсали) при температуре более 100°С, рассолах высокой концентрации, анаэробных и аэробных условиях. Аналогичные условия обитания были присущи и ископаемым бактериям. Первые бактерии были анаэробными хемосинтезирующими организмами. Они использовали в качестве окислителей углекислый газ, нитраты, соединения серы, железа, марганца и других элементов, реже — органические вещества хемогенного, а затем и биогенного происхождения. Бактерии, отличающиеся разными процессами жизнедеятельности, появились в истории Земли, вероятно, независимо друг от друга. Трудно представить монофилетическое происхождение бактерий от единого предка: например, возникновение железобактерий от серных или нитрифицирующих и наоборот.

Расцвет тех или иных групп бактерий в геологическом прошлом хорошо фиксируется благодаря накоплению продуктов их жизнедеятельности. Главные формации полосчатого железняка бактериального генезиса приурочены к началу археозоя (более 3,86 млрд лет назад) и раннему протерозою (3,4 млрд лет, джеспилиты). Тесно связаны с бактериями и пластовые железистые руды фанерозоя, но они имеют иные текстурные и структурные особенности (оолитовые руды), а значит, сформировались в других условиях. Образование фосфоритовых и сульфатных руд бактериального происхождения началось где-то в середине протерозоя, т.е. позднее джеспилитов. Фосфоритовые и сульфатные руды особенно характерны для палеозоя и мезозоя.

ЦАРСТВО ЦИАНОБИОНТЫ. REGNUM CYANOBIONTA

Цианобионты (синонимы — цианобактерии, цианофиты, синезеленые водоросли, цианеи), также прокариотные организмы, имеют в отличие от бактерий мембранные структуры и хроматофоры — пигменты (хлорофилл *a*, каротиноиды, фикобилипротеиды). Цианобионты морфологически однообразны и имеют преимущественно нитевидную или шаровидную форму (см. с. 94). Известковые продукты жизнедеятельности ископаемых цианобионтов, напротив, морфологически разнообразны. Они подразделяются на три основные группы с различными переходами между ними: строматолиты (пластовые, столбчатые и желваково-столбчатые образования), онколиты (округлые) и катаграфии (сложные узорчатые).

Исследования современных строматолитов показали, что они являются результатом взаимодействия не только цианобионтов, но и бактерий на уровне симбиоза, а может быть, и симбиогенеза. Многие современные цианобионты используют в своем обмене веществ атмосферный азот, что усиливает их жизнестойкость и независимость от непосредственного места обитания, что, вероятно, имело место и в прошлом.

Строматолиты, онколиты и катаграфии представляют собой сложные биогенно-седиментационные образования, у которых биогенное накопление кальцита сочетается с седиментационным, недаром долгое время строматолиты считали седиментационными образованиями. Только исследования современных цианобионтов и находки в строматолитах нитчатых оболочек окончательно доказали их биогенное происхождение.

Первое появление цианобионтов (строматолитов) зафиксировано на рубеже 3,5—3,2 млрд лет назад (ранний археозой). Благодаря цианобионтам на-

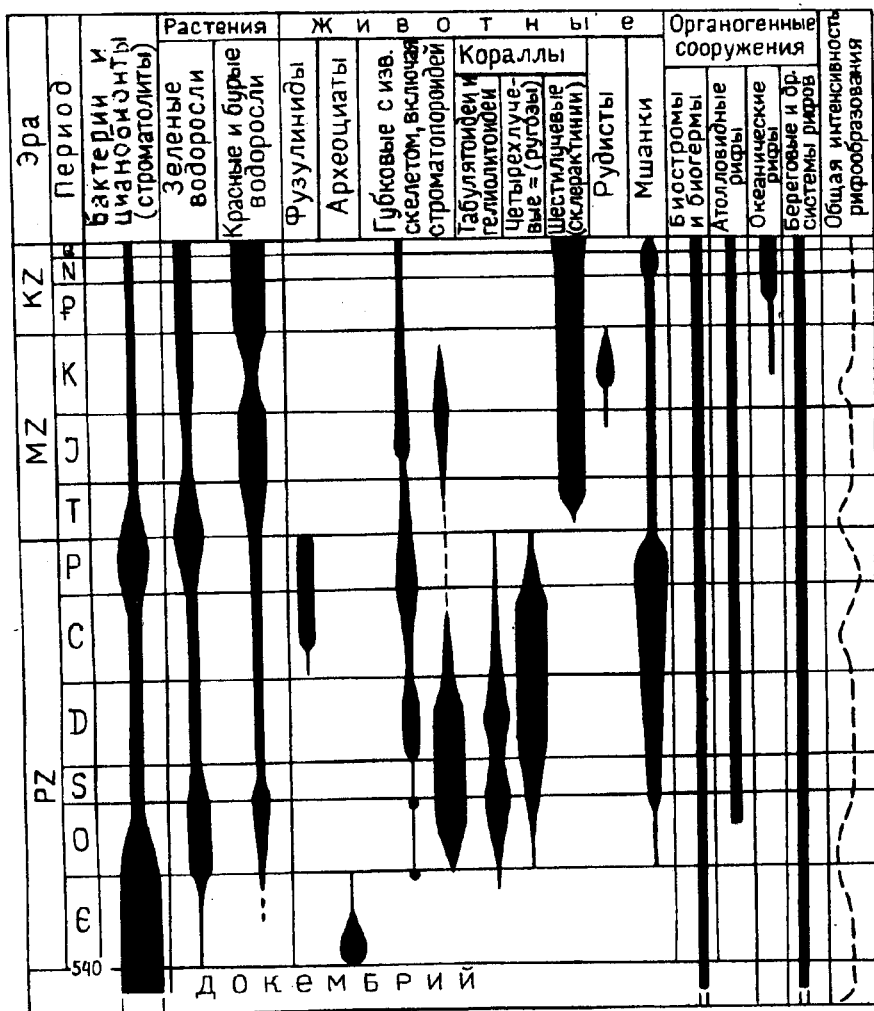


Рис. 331. Геохронологическое распространение основных рифостроителей и органогенных сооружений (Кузнецов, 1986, с упрощением)

чалось интенсивное накопление биогенного молекулярного кислорода, приведшее к очередному принципиальному изменению «лика» Земли. Расцвет строматолитов приурочен к протерозою, о чем свидетельствуют разнообразные известковые строматолитовые толщи, нередко слагающие рифовые комплексы мощностью до 100—1000 м. Максимумы разнообразия строматолитов отмечены в раннем—среднем протерозое (2,3—2,0 млрд лет назад) и позднем протерозое (рифей, 1,7—1,0 млрд лет назад). В фанерозое роль цианобионтов в образовании известковых толщ резко сокращается (рис. 331).

Диапазон обитания современных цианобионтов указывает на то, что и в дофанерозойское время они могли существовать во влагоемких условиях суши, а также при различных загрязнениях и резких колебаниях физико-химических факторов. Современные цианобионты выдерживают температуры от ледниковой (-83°C) до почти кипящей в горячих источниках; химический состав воды — от пресных, солоноватоводных и нормально-морских до засоленных, обогащенных нитратами и сульфатами.

ЦАРСТВО ГРИБЫ. REGNUM FUNGI

Грибы — сборная группа эукариотных организмов, возникшая от разных предков амёбовидного облика, не имевших хроматофор. Палеонтологическая летопись грибов скудна и противоречива. Достоверные остатки грибов, принадлежащих к хитридиомицентам и актиномицентам, известны из венда (Бурзин, 1998). Дискуссионные находки указаны с рубежа 3,8 и 2,2 млрд лет назад. Из пород формации Isua Гренландии (возраст 3,8 млрд лет, ранний археозой) были описаны внешне похожие на дрожжевые грибки округлые образования под родовым названием *Isuasphaera*. Из пород возраста 2,2 млрд лет (ранний протерозой) описаны споры (конидии) грибов.

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ. REGNUM ZOA (ANIMALIA)

В докембрийской летописи на присутствие животных указывают пеллеты — «фекалии» беспозвоночных (2,0 млрд лет, ранний протерозой), следы ползания (1,7 млрд лет, граница позднего протерозоя — раннего рифея), хитиноидные трубочки *Sabellitidae* (0,85—0,57 млрд лет, средний рифей — венд) и многочисленные отпечатки крупных многоклеточных животных, отдаленно похожих на кишечнополостных, червей, членистоногих и хордовых, существовавших в вендском периоде (см. рис. 327, 330, 333).

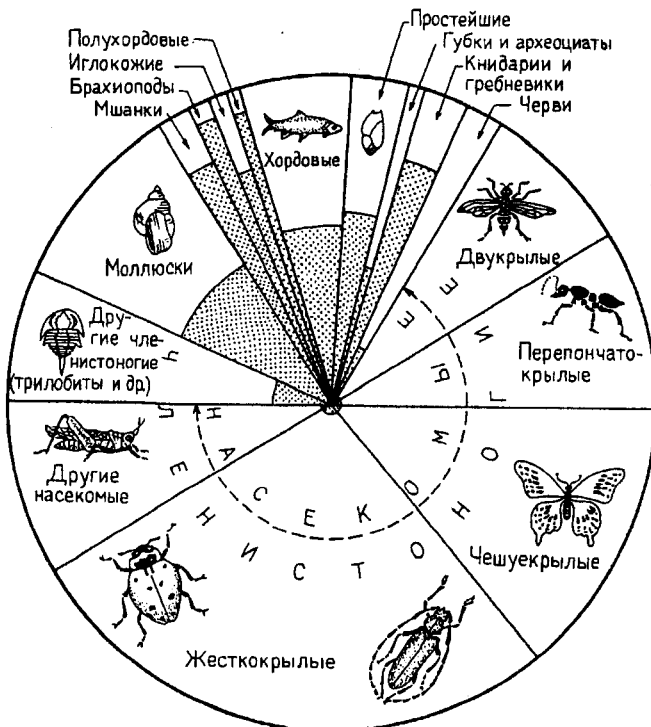


Рис. 332. Относительное количество известных современных и вымерших (показаны крапом) видов животных

Вендский, или **эдиакарский**, период (венды, венеды — название древнего славянского племени, населявшего север и запад России) традиционно относят к дофанерозою. Органический мир вендского периода (начало около 670—650 млн, конец 570—530 млн лет назад), предваряющего кембрийский период, прежде всего характеризуется планетарным распространением специфических многоклеточных (см. рис. 10, 333). У вендских многоклеточных: 1) не было минерального скелета (они сохранились только в виде отпечатков); 2) мягкое тело было плоским и тонким (например, при длине 420 мм толщина около 3 мм); 3) тело было преимущественно сегментированным «червеподобным» либо круглым «медузоподобным». Вендские многоклеточные представлены более чем 100 родами (Глесснер, 1963; Вендская система, 1985; Федонкин, 1987; Соколов, 1997/1998; Малаховская, Иванцов, 2003, и многие другие). Систематическое положение и образ жизни вендских многоклеточных — предмет оживленных дискуссий.

Начиная с кембрия расшифровка истории развития животных вызывает меньше трудностей благодаря появлению минеральных скелетов или их фрагментов почти у всех типов животных.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ. REGNUM PHYTA

Среди одноклеточных эукариотных микроорганизмов имеются группы, обладающие как признаками животных (наличие жгутиков, ресничек), так и признаками растений (есть хлорофилл и другие хроматофоры). У ископаемых эукариот определить присутствие хроматофор чрезвычайно сложно, а по внешней морфологии одноклеточные животные и растения могут совпадать. Кроме того, наличие хлорофилла не обязательно указывает на царство растений: хлорофилл имеется и у прокариотных цианобионтов.

Первые бентосные водоросли эукариотного облика и размеров обнаружены в конце раннего протерозоя на уровне около 1,75 млрд лет (Бурзин, 1996). Они имели вид лентовидных и пленчатых остатков. В начале раннего рифея, на уровне 1,5 млрд лет, появились нитчатые формы, слабо или совсем не ветвящиеся. В среднем и позднем рифее (1,0—0,65 млрд лет) разнообразие бентосных водорослей увеличивается за счет трубчатых форм, многорядных и членистых нитчатых форм и многократно ветвящихся кустистых форм. В позднем венде и на его границе с кембрием (600—530 млн лет) обнаружены водоросли с обызвествленными чехлами и слоевищами. Из вендских отложений известны отпечатки крупных докембрийских водорослей, имевших кожистые лентовидные талломы (класс Vendophyceae).

Планктонные водоросли — фитопланктон — появились в протерозое. Они преимущественно представлены акритархами (см. рис. 326, 329).

ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР ФАНЕРОЗОЯ

Органический мир фанерозоя был реконструирован в основных чертах уже в XIX в. (рис. 332, 333). Его развитие шло по определенным этапам, по которым были выделены эры (этапы первого порядка), периоды (этапы второго порядка), века (этапы третьего порядка) и далее по нисходящей.

ФАНЕРОЗОЙСКИЙ ЭОН

(греч. *phaneros* — видимый, явный; *zoe* — жизнь)

Начало около 570 (530) млн лет назад, продолжается и в настоящее время, длится уже в течение 570 (530) млн лет. Границу между протерозоем и фанерозоем устанавливают по появлению животных, которые обладали секретируемыми минеральными скелетами. Это явление носило массовый характер и наблюдалось почти у всех типов животных. Фанерозойский эон, как говорит само название, представляет время явной жизни и поэтому в отличие от более ранних эонов четко подразделяется на эры и периоды.

На протяжении фанерозойского эона неоднократно происходили значительные преобразования органического мира, так называемые биотические события. Эти события, с одной стороны, фиксируются благодаря массовым вымираниям организмов крупного таксономического ранга, а с другой — появлением новых групп организмов (см. рис. 328, 333).

Три эры (палеозойская, мезозойская, кайнозойская) насчитывают около 570 (530) млн лет, причем наибольшая продолжительность — около 350 млн лет — приходится на палеозойскую эру.

Палеозойская эра (PZ)

(греч. *palaios* — древний; *zoe* — жизнь)

Начало эры совпадает с нижней границей фанерозойского эона, конец — 250 млн лет назад — с границей палеозоя и мезозоя; продолжительность около 350 млн лет. Присутствуют все пять царств: бактерии, цианобионты, грибы, растения и животные. Из наземных высших растений только в палеозое существовали проптеридофиты (риниофиты), а из беспозвоночных животных фузулиниды (фораминиферы), археоциаты, разнообразные одиночные и колониальные табулятоидеи, гелиолитоидеи и четырехлучевые кораллы, большинство головоногих с прямой раковиной, хиолиты, тентакулиты, трилобиты, большинство отрядов мшанок и замковых брахиопод, многие классы иглокожих, а также граптолиты из полухордовых.

Палеозоем ограничено существование большинства бесчелюстных рыбообразных позвоночных (телодонты, разнощитковые, костнопанцирные, беспанцирные), а также двух классов настоящих рыб (пластинокожие и акантоды), относящихся к челюстноротым позвоночным. Широкое распространение получили конодонтофораты — группа животных, вероятно, близкая к позвоночным. Рифостроителями в начале палеозоя были археоциаты, затем строматопороидеи, кораллы, мшанки, губки, а также красные и зеленые водоросли, выделяющие известь (см. рис. 333). Палеозойская эра подразделяется на шесть периодов: кембрий, ордовик, силур, девон, карбон и пермь.

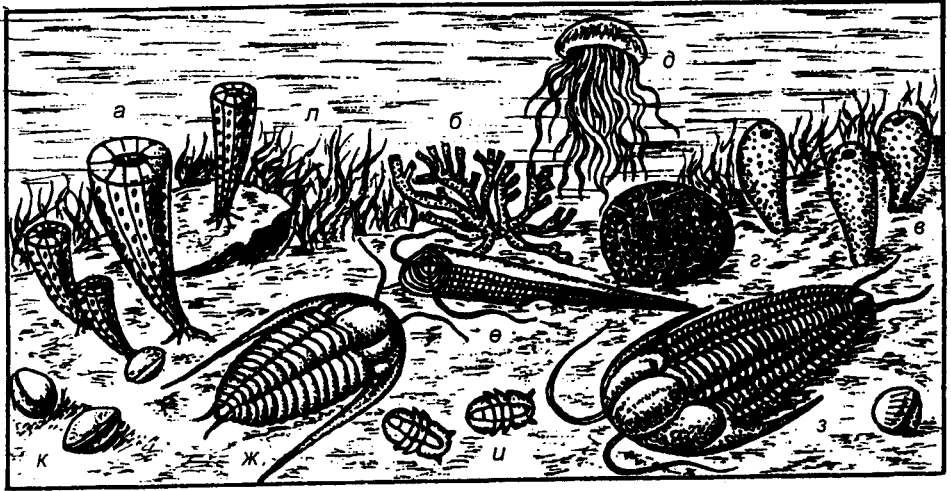
Кембрийский период (Є)

(*Cambria* — лат. название п-ова Уэльс в Англии)

Начало около 570 (530) млн, конец — 505 млн лет назад, продолжительность около 65 млн лет. Кембрийский период начинается с весьма знаменательного рубежа. Впервые в истории органического мира наблюдается массовое и повсеместное (а не единичное и редкое) появление минеральных

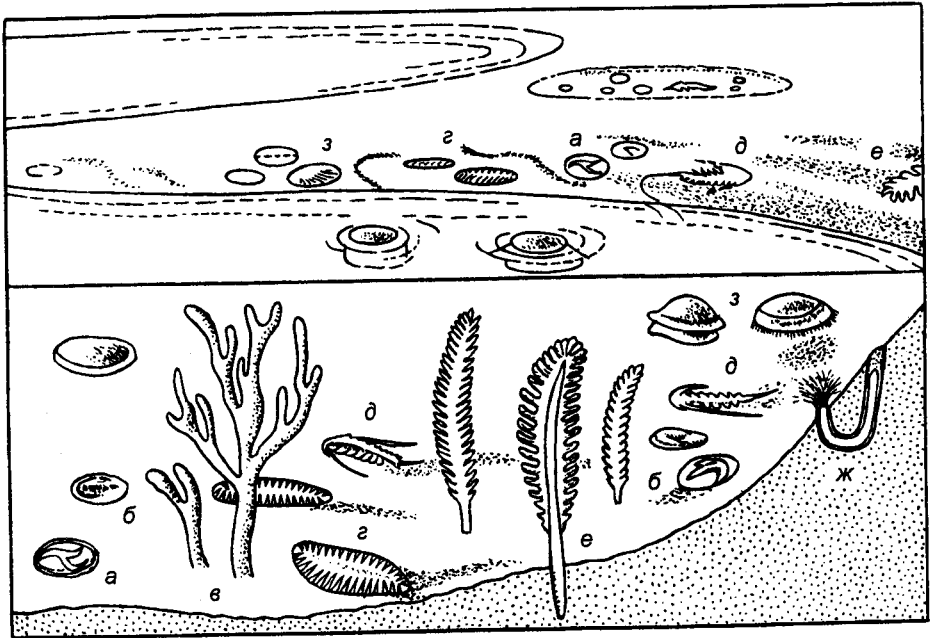
Органический мир прошлого

Рис. 333. Характерные животные и растения от вендского по неогеновый период. Соотношение размеров различных организмов не соблюдены (Биологический энциклопедический словарь, худ. Н.Кондаков, 1989; Каменная книга, 1997, с изменениями).



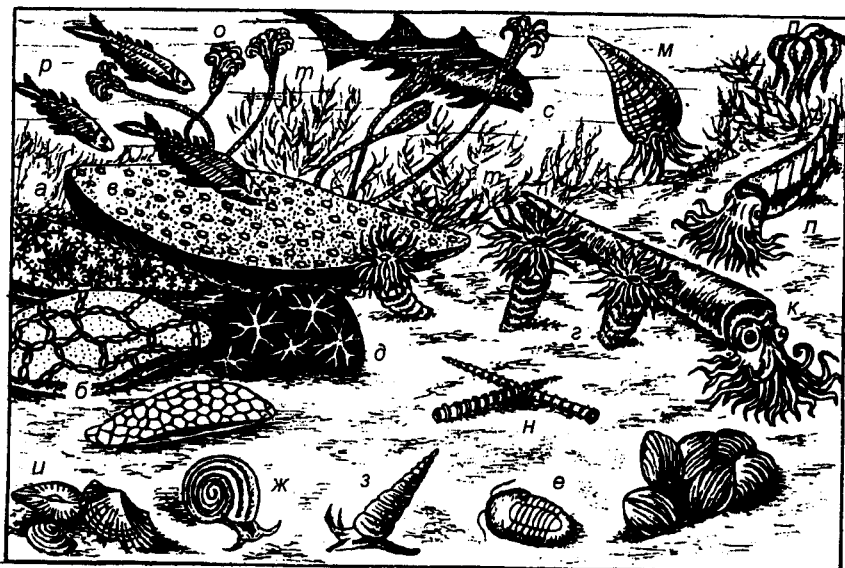
Кембрийский период

a, б — археоциаты: *a* — одиночные, *б* — колониальные; *в, г* — губковые: *в* — одиночные, *г* — колониальные; *д* — медуза; *е* — хиолит; *ж-и* — трилобиты: *ж, з* — многочленистые *Lusatiops (ж)*, *Paradoxides (з)*, *и* — малочленистые агностиды; *к* — беззамковые брахиоподы; *л* — водоросли



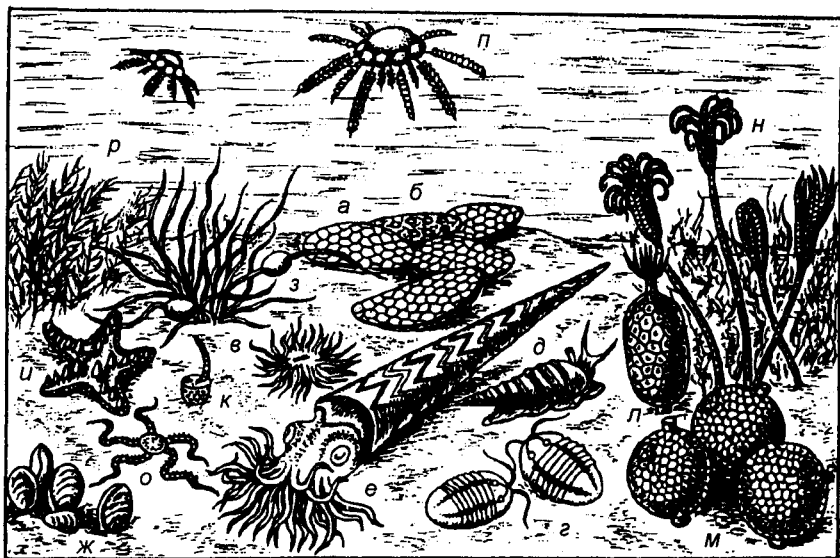
Вендский период

a — *Tribrachidium*; *б* — *Parvancornia*; *в* — колониальные губки; *г* — *Dickinsonia*; *д* — *Tomopteris*; *е* — *Pennatula*; *ж* — зарывающаяся червеобразная форма; *з* — *Ediacara*. Преобладают сегментированные и медузоподобные формы



Силурийский период

a—в — колониальные кораллы табулятоидеи: сотовый *Favosites* (*a*), цепочечный *Halysites* (*б*), *в* — гелиолитоидеи; *z* — одиночные кораллы ругозы; *д* — строматопороидеи; *е* — многочленистый трилобит; *ж, з* — брюхоногие моллюски; *и* — двустворчатые моллюски; *к—м* — головоногие моллюски с прямой (*к*) и дуговидно согнутой (*л, м*) раковинами; *н* — раковины тентакулитов; *о* — иглокожие, морские лилии; *п* — граптолит *Monograptus*; *р* — рыбообразные бесчелустные *Birkenia*; *с* — настоящие рыбы акантоды; *т* — водоросли



Ордовикский период

a—в — кораллы: *a* — колониальные табулятоидеи, *б* — колониальные гелиолитоидеи, *в* — одиночные ругозы; *z* — многочленистый трилобит *Asaphus*; *д* — брюхоногий моллюсок; *е* — головоногий моллюсок с прямой раковиной; *жс* — замковые брахиоподы; *з* — *Dianulites* — мшанки, обрастающие водоросль; *и—о* — иглокожие: *и* — морская звезда, *к, л* — эокриноидеи *Bolboporites* (*к*), *Воския* (*л*), *м* — цистоидеи, *н* — морские лилии, *о* — змеехвостка — офиура; *п* — граптолит *Orthograptus*; *р* — водоросли



Каменноугольный период

a—*в* — земноводные: *a* — *Dolichosoma*, *б* — *Branchiosaurus*, *в* — *Microbrachis*; *г* — гигантское стрекозоподобное насекомое *Meganeura*; *д* — хвощевидный *Calamites*; *е* — «папоротниковидный» *Neuropteris*; *ж*, *з* — древовидные плауновидные: *ж* — *Lepidodendron*, *з* — *Sigillaria*



Девонский период

а — крупнейшее членистоногое *Pterygotus*, до 2 м в длину (лежит брюшной стороной вверх); *б* — рыбообразные бесчелюстные *Pisces*; *в*—*е* — рыбы: *в*, *г* — пластинокоже *Bothriolepis* (*в*), *Dinichthys* (*г*), *д* — двоякодышащие *Dipterus*, *е* — кистелерые *Holoptychius*; *ж* — стегоцефалы *Ichthyostega*; *з* — травянистые проптеридофиты *Sawdonia*; *и*—*п* — травянистые и кустарниковидные плауновидные: *и* — *Drepanophycus*, *к* — *Asteroxylon*, *л* — *Protolepidodendron*, *м* — *Duisbergia*, *н* — *Barrandina*; *о* — папоротники *Cladoxylon*; *п*—*с* — предголосеменные *Progymnospermopsida*



Триасовый период

а — земноводное, лабиринтодонт *Mastodonsaurus*; *б* — древнейшая птица *Protoavis*; *в-д* — голосеменные: *в* — беннеттитовые *Protophyllum*, *г* — цикадовые *Dioonitocarpidium*, *д* — хвойные *Voltzia*; *е* — папоротник *Crematopteris*; *ж* — хвощевидные *Equisetites*



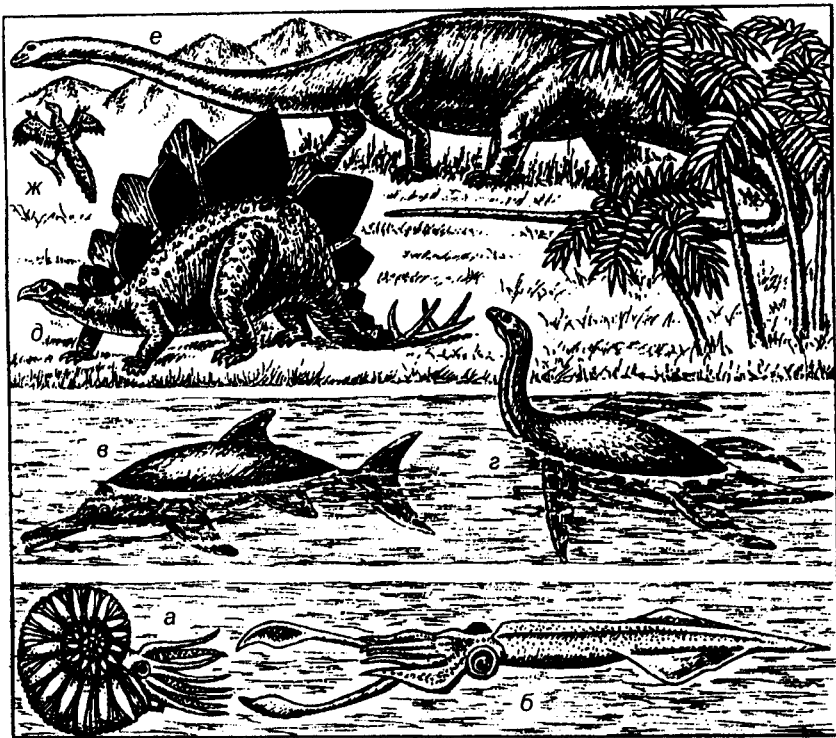
Пермский период

а — растительноядная парарептилия *Scutosaurus*; *б, в* — зверообразные рептилии: *б* — хищник *Inostrancevia*, *в* — всеядная *Dvinia*; *г* — папоротниковидные; *д* — плауновидные



Меловой период

а—г — пресмыкающиеся: а — мозазавр *Tylosaurus*, б—г — динозавры: б — цератопс *Styracosaurus*, в — целурозавр *Ornithomimus*, з — гадрозавр *Parasaurolophus*



Юрский период

а, б — головоногие моллюски: а — аммонит *Virgatites*, б — белемнит *Pachyteuthis*;
в—е — пресмыкающиеся: в — ихтиозавр, з — плезиозавр, д, е — динозавры:
д — стегозавр, е — диплодок; ж — *Archaeopteryx*



Неогеновый период

a — мастодонт *Gomphotherium*; *б, в* — олени: *б* — *Palaeomeryx*, *в* — *Dicroceras*,
г — древний фламинго *Palaeolodus*



Палеогеновый период

a — лемур *Lemur*; *б* — птица; *в* — титанотерий *Dolichorhinus*; *г* — диноцерат
Uintatherium; *д* — кондилартр *Phenacodus*; *е* — примитивное хищное *Oxyaena*

скелетных образований секреторного происхождения. Состав минеральных скелетов — известковый, фосфатный, кремневый и их разновидности (Розанов, 1986). Среди животных это археоциаты, губки, брахиоподы, головоногие, хиолиты, трилобиты, иглокожие и много других групп, обычно имеющих членистое строение и внешне сходных с червями и членистоногими (см. рис. 333). Хордовые представлены разнообразными формами. Многие из них сходны с бесчелостными позвоночными (см. рис. 289). Кроме того, в кембрии встречается масса остатков неясного систематического положения (проблематики), например акритархи. Среди растений широко распростра-

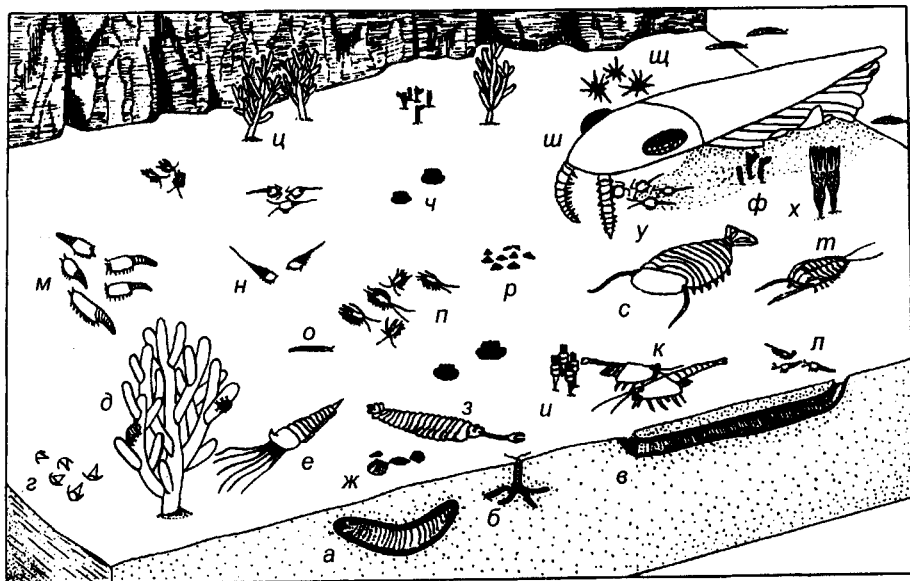


Рис. 334. Реконструкция некоторых среднекембрийских видов, обитавших на и внутри илстых осадков (сланцы Бёрджесс, Канада), накапливающихся у подножья рифового уступа.

Относительные размеры животных соблюдены (Conway Morris, Whittington, 1985):

а — припулида *Otoia*; б — многощетинковый червь *Burgessochaeta*; в — припулида *Louisella*; г — хиолит *Hyolithes*; д — *Aysheaia*, ползающая по губке *Vauxia* (ц); е — членистоногое *Leanchoilia*; ж — замковая брахиопода *Nususia*; з — *Opabinia*, систематическое положение неясно; и — *Dinomischus*, систематическое положение неясно; к—н — членистоногие: к — *Waptia*, л — *Joholia*, м — *Canadaspis*, н — *Mollaria*; о — хордовое *Pikaia*; п — членистоногое *Marrella*; р — моноплакофоры *Scenella*; с — членистоногое *Sydneyia*; т — трилобит *Olenoides*; у — членистоногое *Burgessia*; ф — губка *Pirania*; х — иглокожие *Echmatocrinus*; ц — губка *Vauxia*; ч — *Wiwaxia* (?брюхоногие моллюски); ш — *Anamalocaris* (?членистоногое); щ — губка *Choia*

нены водоросли. В образовании рифогенных построек кроме цианобионтов впервые принимают участие представители царства животных (археоциаты).

Помимо скелетных фоссилий, в кембрии встречаются местонахождения с многочисленными отпечатками и ядрами мягкотелых животных (рис. 334). Так, в среднем кембрии (сланцы Бёрджесс Канады и их аналоги в Сибири, Китае и Испании) обнаружено несколько десятков тысяч членистоногих, червей и других животных, а также хордовые (*Pikaia*).

В целом для бентоса кембрия характерны фильтраторы (сестонофаги) и илоеды. Роль падалеедов и хищников ограничена. Кембрий — это время расцвета прежде всего бентосных форм: археоциат и губковых, хиолитов, трилобитов и беззамковых брахиопод, т.е. довольно примитивных групп многоклеточных животных. Хордовые, обладающие скелетными чешуйками (?), появились только в позднем кембрии. Пик биоразнообразия морских организмов наблюдается в конце раннего кембрия (ботомский век, 520—535 млн лет). В это время число семейств увеличивается почти до 200, но к концу кембрия оно сокращается до 100 (см. рис. 328).

Наземная биота в кембрии, по-видимому, представлена цианобионтами, моховидными, лишайниками и первыми многоклеточными животными, такими, как черви и членистоногие (многоножки и ? хелицероные).

Ордовикский период (O)

(Ордовики — название древнего племени, населявшего Великобританию)

Начало около 505 млн, конец — 440 млн лет назад, продолжительность около 65 млн лет. Рубеж между кембрийской и ордовикской биотами знаменуется резким подъемом биоразнообразия всех тех типов, которые были уже в кембрии (кроме археоциат). Ордовик — время расцвета бентосных животных, обладавших известковым скелетом: строматопороидеи, рецептакулиты, кораллы, мшанки, иглокожие, особенно прикрепленные (морские пузыри, морские лилии и подобные им), морские звезды и офиуры, замковые брахиоподы (см. рис. 333). Среди планктонных форм преобладают полухордовые (граптолиты со склеропротеиновым скелетом), а среди нектонных — головоногие моллюски с прямой раковиной и конодонтофораты. Характерный элемент ордовикской фауны по-прежнему составляют членистоногие, но разнообразие трилобитов падает по сравнению с кембрием. Рыбоподобные бесчелюстные позвоночные становятся более разнообразными, чем в кембрии.

В ордовике основными рифообразователями являются кораллы (табулятоидеи, гелиолитоидеи и ругозы), строматопороидеи и мшанки вместе с выделяющими известь водорослями (см. рис. 331). Следует также отметить увеличение размеров многих беспозвоночных. Среди головоногих встречаются первые гиганты с длинной, достигающей 2 м, раковиной. В бентосной фауне, кроме фильтраторов и илоедов значительную роль начинают играть хищники и падалееды.

Пик разнообразия ордовикской морской биоты приходится на поздний ордовик (ашгиллский век, 450—440 млн лет); число семейств достигает 420. В самом конце периода наблюдается массовое вымирание многих групп многоклеточных животных.

Освоение суши в ордовике продолжают те же группы, что и в кембрии (цианобионты, мхи, лишайники, черви и членистоногие). Впервые начинается формирование почв.

Силурийский период (S)

(Силуры — название древнего племени, населявшего Великобританию)

Самый короткий период палеозойской эры: начало — около 440 млн, конец — 410 млн лет назад, продолжительность около 30 млн лет. Смена ордовикской биоты силурийской сопровождалась экологическим кризисом, который привел к вымиранию почти 50 семейств морских беспозвоночных. Тем не менее прежние типы и классы сохранились. Для бентоса характерно увеличение разнообразия строматопороидей, кораллов (табулятоидеи, гелиолитоидеи, ругозы), остракод, моллюсков, мшанок и замковых брахиопод (см. рис. 333), происходящего на фоне постепенного вымирания трилобитов, беззамковых брахиопод, древних групп иглокожих и граптолитов. Образование рифовых сооружений происходило за счет тех же групп бентоса, что и в ордовике. Мир нектона, а значит и хищников, стал богаче за счет появления новых групп среди рыбоподобных бесчелюстных (беспанцирные, костнопанцирные) и настоящих челюстных рыб (пластинокожие, акантоды).

Самое примечательное событие силура связано с сушей. Впервые появились настоящие высшие растения (отдел проптеридофиты), имевшие травянистый облик. Они были тесно связаны с влажоемкими пространствами побережий. Среди членистоногих появились достоверные наземные хелицеровые. Пик биоразнообразия морской силурийской биоты наблюдается в среднем силуре (венлокский век, 420 млн лет).

Девонский период (D)

(Девоншир — название графства в Великобритании)

Начало — около 410 млн, конец — 360 млн лет назад; продолжительность — около 50 млн лет. Рубеж между биотами силура и девона фиксируется прежде всего по массовому появлению разнообразных высших наземных растений, членистоногих, а также новых групп позвоночных не только в морских сообществах, но и в солоноватых и пресноводных водоемах. В морской биоте после незначительного падения биоразнообразия беспозвоночных продолжалось эволюционное развитие многих групп, возникших еще в кембрии и ордовике. Появились известковые губки, спирально свернутые наutilusоидеи и аммоноидеи, многие настоящие рыбы. Среди последних возникли следующие группы: в раннем девоне кистеперые, в среднем девоне — антиархи, хрящевые, двоякодышащие и лучеперые (см. рис. 333). Многие из них освоили солоноватоводные лагуны и пресноводные водоемы континентов (реки, озера). Более того, считают, что именно опресненные морские и близлежащие пресноводные бассейны были центрами происхождения многих кистеперых рыб, от которых в конце девона произошли первые наземные земноводные.

Для девонских биот водных пространств — это время расцвета строматопороидей, кораллов, членистоногих (остракоды) и ракоскорпионов — эвриптерид, брахиопод, морских лилий, конодонтофорат, последних рыбоподобных бесчелюстных и первых настоящих рыб. Трофические пирамиды («кто, что и кого ест») окончательно приобретают современную конструкцию: от автотрофов — внизу до хищников — наверху. Для морских бассейнов среднего девона характерно интенсивное образование рифов. Рифостроителями остаются те же группы, что в ордовике и силуре. Впоследствии многие крупные девонские рифы стали коллекторами нефти и газа.

Для наземных пространств характерно первое массовое развитие высших растений (проптеридофиты, плауновидные, папоротники, птеридоспермы). С растениями связаны выход на сушу новых групп червей и членистоногих и первое освоение наземных пространств позвоночными (земноводные). В раннем девоне растительность имела преимущественно травянистый облик, со среднего девона наблюдается расцвет кустарникоподобных и древесных форм, отмечается присутствие и лианоподобных форм. Таким образом, в девоне появились практически все жизненные формы растений, известные и сейчас, но имевшие иной систематический состав. «Болота» заселяли преимущественно проптеридофиты, «леса» — папоротники и плауновидные (см. рис. 333).

Первые наземные растения девона (как и силура) были еще тесно связаны с влажоемкими, преимущественно прибрежными пространствами. Неко-

торые девонские растительные сообщества по структуре и композиции совпадали с современными мангровыми зарослями. Посмертные скопления девонской растительности привели впоследствии к образованию маломощных прослоев горючих сланцев и углей. Считают, что вслед за наземной растительностью как за кормовой базой потянулись из водной среды животные, сначала беспозвоночные, а потом и позвоночные. Этот процесс начался задолго до девона (с ? кембрия), но в девоне он уже имел «взрывной характер». Среди девонских форм есть свои гиганты. Например, самыми крупными формами из известных членистоногих являются эвриптериды, длина тела которых достигала 2 м.

Максимум биоразнообразия связан со средним девоном (390—375 млн лет): только в морской биоте — 450 семейств. В позднем девоне начиная с рубежа франского-фаменского веков наблюдается значительное вымирание морской биоты, число семейств сокращается до 380, исчезают рифовые постройки.

Карбон, или каменноугольный период (С)

(лат. *carbo*, *carbonis* — уголь)

Начало — около 360 млн, конец — 286 млн лет назад; продолжительность — около 74 млн лет. Рубеж между девоном и карбоном, как и в случае с другими периодами, также ознаменовался падением биоразнообразия морской биоты беспозвоночных, которая тем не менее быстро реанимировалась. Для высших растений, наземных беспозвоночных и позвоночных карбон был временем интенсивного формообразования и диверсификации.

В морской биоте беспозвоночных карбона обращают на себя внимание первое появление и «взрывной» характер развития фораминифер отряда фузулинид («гиганты» мелководья до 2 см в длину) и появление отрядов литуолид, трохамминид и милиолид. Для карбона характерно также массовое развитие разнообразных кораллов, брахиопод, аммоноидей, мшанок, морских ежей, конодонтофорат и рыб. Масштабы разнообразия рыб в карбоне и в современных морях почти сопоставимы. Естественно, что систематический состав рыб и соотношение разных групп были другими: преобладали акантоды, хрящевые рыбы, кистеперые, двоякодышащие, а среди костных рыб — пресноводные палеониски (см. рис. 333). Среди рифостроителей поменялись соотношения: основными каркасообразующими формами хотя и остались ругозы, мшанки и известкывыделяющие водоросли, но значительно меньшую роль стали играть табулятоидеи и строматопороидеи.

В карбоне началось триумфальное освоение наземных пространств высшими растениями, позвоночными животными, а из беспозвоночных — членистоногими (особенно насекомыми) и гастроподами (см. рис. 333). Карбон — это время расцвета плауновидных, членистостебельных, папоротников и первых голосеменных, древесные формы которых уже достигали в высоту 20—40 м (например, *Lepidodendron*).

Ландшафты обогатились растительными сообществами возвышенных участков. В раннем карбоне впервые проявилась глобальная дифференциация на палеофлористические области, тесно связанные с климатическими поясами. Тропическая и субтропическая растительность произрастала в Ев-

рамерийской и Катазиатской областях, умеренно-холодная — в Гондванской (нотальная) и Ангарской (бореальная) областях. Растительность мангр и болот тропиков и субтропиков явилась основой мощного углеобразования (Донбасс и др.). С расцветом растительности тесно связано появление новых групп наземных позвоночных животных. Особенно разнообразными были земноводные, получившие общее название стегоцефалы. Первые стегоцефалы (ихтиостегиды) проводили большую часть времени в воде: болотах, озерах и реках. Среди стегоцефалов встречались и наиболее крупные из всех известных земноводных длиной до 5 м. Морфофизиологическое и экологическое разнообразие каменноугольных земноводных привело к появлению в среднем — позднем карбоне рептилий и парарептилий.

С расцветом растительности и вследствие этого увеличением разнообразия экологических ниш тесно связано освоение наземных условий моллюсками (гастроподы), хелицеровыми (паукообразные) и трахейными (насекомые). В карбоне беспозвоночные впервые освоили воздушное пространство. Особенно поражают гигантские стрекозоподобные с размахом крыльев до 2 м и таракановые длиной до 3 см.

Биоразнообразие каменноугольной биоты было довольно высоким на протяжении почти всего периода (около 400 семейств в морской биоте), и только на границе с пермью оно начинает резко сокращаться.

Пермский период (Р)

(название дано по бывшей Пермской губернии, где впервые установили отложения данного возраста)

Начало — около 286 млн, конец — 250 млн лет назад. Разница между биотами карбона и началом перми в эволюции органического мира небольшая. Более резкий переход наблюдается на границе ранней и поздней перми. Именно с этого времени начинается обвальное сокращение разнообразия морской биоты почти вдвое. Оно сопровождалось вымиранием крупных систематических групп в ранге классов, подклассов, отрядов, не говоря уже о семействах, родах и видах.

В морской биоте перми исчезают классы — трилобиты, бластоидеи; подклассы — табулятоидеи, ругозы, эвриптероидеи; отряды — фузулиниды (фораминиферы), бейрихииды (остракоды), гониатиты (головногие), цистопориды + криптостомиды + фенестеллиды (мшанки), ортиды + хонетиды + продуктиды (брахиоподы). Тем не менее образование рифов в ранней перми еще продолжалось. В строении рифов кроме обычных для палеозоя каркасостроителей принимали участие экзотические известковые пориферы (род *Palaeoaplysina*) и конвергентно сходные с кораллами брахиоподы *Richthofenia*.

Изменение в перми влажного климата карбона на полуаридный привело к сокращению разнообразия и размеров плауновидных, членистостебельных и папоротников. Вместе с тем широкое распространение получили некоторые плауновидные, а также голосеменные (кордаитовая тайга). В ранней, а в некоторых районах и в поздней перми еще продолжалось массовое накопление растительного материала, приведшего к углеобразованию.

Сокращение разнообразия позвоночных также имело место, но не столь обвальное, как в морской биоте беспозвоночных (см. рис. 333). Заметно со-

кратились число и качественный состав земноводных и парарептилий. На рептилий глобальная аридизация повлияла мало благодаря их морфофизиологическим особенностям (рептилии обладают легочным дыханием и способностью размножаться вне водной среды).

В начале периода наблюдается наибольшее разнообразие, унаследованное от каменноугольного времени. Пермский период развития органического мира характеризуется прежде всего катастрофическим вымиранием (см. рис. 328), особенно морской биоты (с 400 семейств в начале до 200 — в конце). Это вымирание связано с резким сокращением нормально-морских условий и появлением множества замкнутых лагун с повышенной соленостью (глобальная аридизация), интенсивным горообразованием и связанным с ним оледенением.

Мезозойская эра (MZ)

(греч. *mesos* — средний, промежуточный; *zoe* — жизнь)

Начало — около 250 млн лет, конец — 60 млн лет назад. Продолжительность мезозоя оценивается в 185 млн лет. Для этой эры характерен новый расцвет большинства типов животных и отделов растений, появившихся ранее. В наземной биоте преобладали пресмыкающиеся («век рептилий»), возникли млекопитающие и птицы (см. рис. 333). Из растений господствовали голосеменные и папоротники, в мелу к ним присоединились покрытосеменные. Очередной расцвет растений, среди которых было много древесных форм, привел к новой эпохе углеобразования, особенно значительной в юре. Разнообразна и морская биота: в это время существовали практически все отделы водорослей и почти все типы царства животных. Мезозойская эра подразделяется на три периода: триас, юра и мел.

Триасовый период (Т)

(греч. *trias* — тройца)

Начало совпало с нижней границей мезозойской эры, конец — с нижней границей юрского периода; продолжительность — 55 млн лет. Особенностью триасового периода — самого короткого периода мезозоя — является переходный характер систематического состава биоты. Продолжали существовать палеозойские реликты и совместно с ними жили вновь возникшие группы организмов, характерные для мезо-кайнозоя. Именно это сочетание — резкое сокращение семейственного состава морской биоты (примерно в 2 раза) и наряду с этим появление новых крупных таксонов — определяет органический мир триасового периода.

В течение триаса в морях продолжалось вымирание некоторых беспозвоночных, характерных для палеозоя: почти полностью вымерли головоногие моллюски с прямой раковиной, аммониты с цератитовой лопастной линией (хотя именно на этот период приходится расцвет собственно отряда цератитов), некоторые брахиоподы, конодонтофораты и другие группы животных. Вместе с тем появились новые отряды фораминифер, шестилучевые и достоверные восьмилучевые кораллы, первые аммониты с аммонитовой лопастной линией, своеобразные белемноидеи (аулакоцератиды). С триаса

среди рыб начинают преобладать акуловые и цельнокостные лучеперые, появились новые группы водных рептилий — рыбовидные ихтиозавры, плезиозавры с длинной змеевидной шеей, маленькой головой, туловищем с ластами и укороченным хвостом, а также черепахоподобные плакодонты. Много водных насекомых — жуков и поденок.

В это время заметно сократилось число земноводных: постепенно вымерли стегоцефалы (*Mastodonsaurus*, см. рис. 333), их экологические ниши заняли бесхвостые земноводные (лягушки, жабы). Увеличилось разнообразие наземных пресмыкающихся. Возникли динозавры, птерозавры (рамфоринхи) и крокодилы. Продолжали существовать многочисленные зверообразные пресмыкающиеся, давшие в позднем триасе первых млекопитающих небольших размеров (яйцекладущие), внешне напоминающих крыс. В позднем триасе возникли и птицы, о чем свидетельствует недавняя находка в верхнетриасовых отложениях Техаса ископаемого, названного *Protoavis*. С появлением птиц и млекопитающих животные обрели теплокровность, хотя ею, вероятно, обладали и некоторые рептилии.

В среднем триасе от экологически и морфологически сходных псевдозухий возникли динозавры. От этой же группы, видимо, произошли птерозавры и птицы. Среди летающих пресмыкающихся известны две группы: планирующие и собственно летающие. Первые планирующие рептилии — это небольших размеров пермо-триасовые псевдозухии. Они дали начало летающим ящерам различных размеров, вплоть до гигантов.

Среди наземных растений по-прежнему преобладали голосеменные (беннеттитовые, цикадовые, хвойные и др.), а папоротники представлены новыми группами, которые достигли своего пика в юре. К позднему триасу приурочено первое мезозойское угленакпление.

Юрский период (J)

(от Юрских гор в Западной Европе)

Начало — около 215 млн, конец — 145 млн лет назад, продолжительность — около 70 млн лет. В юрское время в морской и наземной среде стремительно нарастает биоразнообразие. В морях начали встречаться новые группы беспозвоночных: появились планктонные фораминиферы, кораллоподобные двустворки (рудисты), необычные брюхоногие моллюски (неренеиды), чрезвычайно возросло разнообразие белемнитов и особенно аммонитов (см. рис. 333), наряду с правильными появились неправильные морские ежи. Продолжало возрастать разнообразие рыб.

В юре наблюдался расцвет пресмыкающихся. Они были представлены всеми экологическими группами. Продолжали существовать водные представители (ихтиозавры, плезиозавры); в ранней юре доживают плакодонты, в поздней юре появляются плиозавры — морфологические антиподы плезиозавров, имевшие крупную голову, укороченную шею и бочонкообразное туловище. На суше обитали ящеротазовые и птицетазовые динозавры. Среди них появились первые гиганты (диплодок — 23—35 м в длину), одновременно с ними жили чешуйчатые и зверообразные рептилии. В юре обновлялся состав летающих ящеров, появились небольшие по размерам птеродактили, а к концу периода вымерли рамфоринхи. Птицы были представлены яще-

рохвостыми — археоптерикс, который до недавнего времени (до находки *Protoavis*, см. выше) считался наиболее древней птицей. Появился новый подкласс млекопитающих — сумчатые. Среди наземных беспозвоночных наблюдался расцвет наземных и вторичноводных насекомых.

Всемирно известные находки юрских ископаемых (*Archaeopteryx*, ихтиозавры и др.) встречены в местонахождении Золенгофен (Германия), в котором разрабатывались литографские сланцы. Исключительное разнообразие насекомых — свыше 500 видов, относящихся к 150 семействам 19 отрядов — встречено в местонахождении Каратау (Казахстан). В местонахождении Каратау был найден раффоринх — *Sordes pilosus* (см. рис. 313), хранящийся ныне в Палеонтологическом музее РАН. В этом же местонахождении обнаружена богатая ассоциация остатков рыб, червей, насекомых и других членистоногих.

Возможно, что с этого периода существуют диатомовые водоросли. Появление новых животных и растений, расцвет организмов, возникших ранее и испытавших расцвет в юре, обусловил значительное возрастание биоразнообразия.

Наземная растительность характеризовалась расцветом папоротников (древовидные формы и лианы) и голосеменных (цикадовые и беннеттитовые), которые образовывали леса тропиков и субтропиков. Хвойные играли в этих лесах подчиненную роль. Максимальный расцвет этой флоры приходится именно на юрский период, что и привело к мощному угленакоплению, по масштабам сравнимому с каменноугольным и пермским. В умеренно-холодном климате произрастали преимущественно другие группы голосеменных: гинкговые, лептострбовые, хвойные (древние сосновые), именно они в основном образовывали тайгу.

К концу юры в морской биоте было почти достигнуто биоразнообразие, соответствующее раннепермской эпохе палеозоя (см. рис. 328).

Меловой период (К)

(в отложениях этого периода обилие пясчого мела)

Начало — около 145 млн, конец — 65 млн лет назад, продолжительность около 80 млн лет. Основное биотическое событие этого времени — появление и интенсивное развитие покрытосеменных (цветковых) растений. Это событие повлекло за собой возрастание многообразия насекомых.

В морских бассейнах чрезвычайно разнообразны беспозвоночные (см. рис. 333): продолжали существовать шести- и восьмилучевые кораллы, мшанки, брахиоподы, морские ежи, различные моллюски, в том числе коралловидные двустворки (рудисты), своеобразные брюхоногие моллюски (неринеиды), головоногие моллюски (белемниты и аммониты), появились и испытали расцвет аммониты с уклоняющейся формой раковины (гетероморфы).

Помимо макроорганизмов существует много микроорганизмов. Происходит становление и бурное развитие планктонных фораминифер (глобигериниды), разнообразны остракоды — раковинные рачки. Раковинки планктонных глобигеринид имеют известковый состав и являются составной частью органогенных карбонатных илов.

С мела достоверно существуют диатомовые водоросли. Панцири диатомовых водорослей имеют кремневый скелет и входят в состав кремневых илов, из которых в дальнейшем образуются опоки, диатомиты, трепела и т.д.

Позвоночные представлены рыбами, испытавшими новый расцвет на фоне явного преобладания костистых, а также несколькими группами морских пресмыкающихся (ихтиозавры, плезиозавры, плиозавры и мозазавры), последние — гигантские крокодилоподобные животные с ластоподобными конечностями и крупной головой.

На суше продолжается расцвет наземных и летающих пресмыкающихся. Среди наземных рептилий широко представлены динозавры — как хищные двуногие ящеротазовые (американские тираннозавры, монгольские тарбозавры и оперенные страусоподобные целурозавры), так и растительоядные птицетазовые (четвероногие стегозавры, анкилозавры, цератопсы и двуногие игуанодоны и утконосы). Одновременно существовали как гигантские формы, так и мелкие, размером с кошку. Крылатые пресмыкающиеся были представлены птеродактилями, размах крыльев мог достигать у них 11—16 м (птеранодон). В мелу появились первые плацентарные млекопитающие (насекомоядные, древние копытные — кондилартры, первые приматы, возможно, кошкоподобные хищные и др.).

Как говорилось выше, в мелу, во второй половине раннего мела, появляются покрытосеменные растения, произошедшие скорее всего от беннеттитовых. К началу позднего мела они получили уже достаточно широкое распространение. Эволюция покрытосеменных тесно связана с насекомыми, играющими важную роль в опылении растений. Угленакпление сравнимо с позднетриасовым.

В меловой период был достигнут максимум биоразнообразия в мезозое (только в морской биоте 600 семейств), намного превысивший девонский максимум палеозоя (450 семейств).

В конце мелового периода произошло массовое вымирание многих групп животных и растений. В морских бассейнах исчезли аммоноидеи (до минимума сократились белемниты), ихтиозавры, завроптеригии, на суше — динозавры и освоившие воздух птерозавры и т.д. Полностью вымерли характерные для мезозоя беннеттитовые, кейтониевые, лептостробиовые (голосеменные растения); в других группах резко, до 30—50%, сократилась численность.

Этот глобальный экологический кризис, судя по динамике разнообразия морской биоты фанерозоя (см. рис. 328), имел меньший масштаб, чем пермо-триасовый. Однако подчеркивающие его биомаркеры — динозавры, птерозавры, ихтиозавры, аммониты, белемниты — эмоционально усиливают эффект массового вымирания.

Кайнозойская эра (KZ)

(греч. *kainos* — новый; *zoe* — жизнь)

Начало — 65 млн лет тому назад (начиная с датского века), т.е. по отношению к современности кайнозойская эра длится уже 65 млн лет. По предварительным прогнозам, ее продолжительность может достигнуть 90 млн лет (см. рис. 3).

Кайнозойская эра подразделяется на три периода: палеоген, неоген и антропоген (четвертичный). На суше кайнозой — время господства цветковых растений, насекомых, птиц и млекопитающих (см. рис. 327). В морских бассейнах наблюдается расцвет водорослей, червей, моллюсков, мшанок и костистых рыб, а также различных типов подцарства простейших. Углеобразование приурочено к неогену и антропогену.

Палеогеновый период (P)

(греч. *palaios* — древний; *genos* — происхождение)

Начало — 65 млн, конец — 25 млн лет назад; продолжительность — 40 млн лет. Среди наземных растений наиболее многочисленная группа — цветковые растения, появившиеся в предыдущий меловой период. Палеоген (особенно эоцен) — время широкого глобального распространения млекопитающих: яйцекладущие, сумчатые, но определяющим было многообразие плацентарных (древние хищники, древние копытные, примитивные приматы и др.). В олигоцене на лесостепных пространствах Азии формируется «индрикотериевая фауна». На суше также обитали чешуйчатые рептилии, черепахи и гаттерии, а в пресных водах — крокодилы. Достаточно разнообразны новые беззубые птицы.

Среди водных позвоночных преобладали костистые рыбы. Разнообразны морские беспозвоночные, в том числе «гигантские» фораминиферы (нуммулитиды), новые группы кораллов, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, морских ежей и многие другие.

Неогеновый период (N)

(греч. *neos* — новый; *genos* — происхождение)

Начало — около 25 млн, конец — 2 млн лет назад; продолжительность — 23 млн лет. Неогеновая водная и наземная биота приближается к современной, в неогеновых морях резко сокращается число нуммулитид и возрастает количество планктонных фораминифер. Многочисленны и разнообразны костистые рыбы. Постепенно приобретают современный облик земноводные и рептилии. Обращают на себя внимание крупные страусоподобные птицы. Продолжался расцвет плацентарных млекопитающих: непарнопалых (гиппарионы) и парнопалых (олени, верблюды, свинообразные), новых хищников (саблезубые тигры), хоботных (мастодонты). В конце этого периода появляются первые люди.

Четвертичный, или антропогенный, период (Q, или A)

(четвертичный — четвертая группа отложений после первичных, вторичных и третичных; греч. *anthropos* — человек; *genos* — происхождение)

За начало антропогенного периода принят рубеж 2 млн лет; время завершения антропогена неизвестно. Фаунистическая и флористическая характеристики антропогена очень близки к таковым неогена. Учитывая это, некоторые палеонтологи склонны рассматривать четвертичный период как часть неогена.

Для антропогена чрезвычайно характерна экспансия человека. Интенсивная и разнообразная деятельность человека стала оказывать влияние на развитие биосферы. Это новое состояние биосферы предлагают называть *ноосферой* (греч. *noos* — разум; *sphaira* — шар).

- Палеонтологическая летопись органического мира, несмотря на свою неполноту, подтверждает основной закон эволюции: развитие идет от простого к сложному. Случаи упрощения носят частный характер и не приводят к возврату предкового организма. Упрощение протекает в рамках того уровня эволюции, который характерен для данной группы.
- Экологические кризисы в геологическом прошлом уменьшали биоразнообразие органического мира, но не понижали верхний эволюционный уровень, достигнутый к тому времени.
- Планетарные события на Земле проявляются разнообразно, хотя в реальности они тесно связаны друг с другом причинно-следственными отношениями.
- Морфофизиологическое, экологическое и биоценотическое разнообразие, а также суммарная биомасса стремительно возрастают и усложняются (см. рис. 327).
- Планетарное климатическое состояние Земли в течение геологического времени в целом было положительным («теплым»), ледниковые периоды занимали непродолжительное время (рис. 335).
- Максимальное накопление огромных масс наземной растительности, давших начало угольным толщам, наблюдается в каменноугольном, юрском и неогеновом периодах, а также в настоящее время. Систематический состав растений и их сообществ менялся соответственно флорогенезу.
- Формирование рифовых органогенных сооружений началось в протерозое и продолжается до сих пор. Систематический состав рифостроителей менялся по мере развития различных групп биоса. Падение интенсивности рифообразования хорошо согласуется с геологическими событиями.

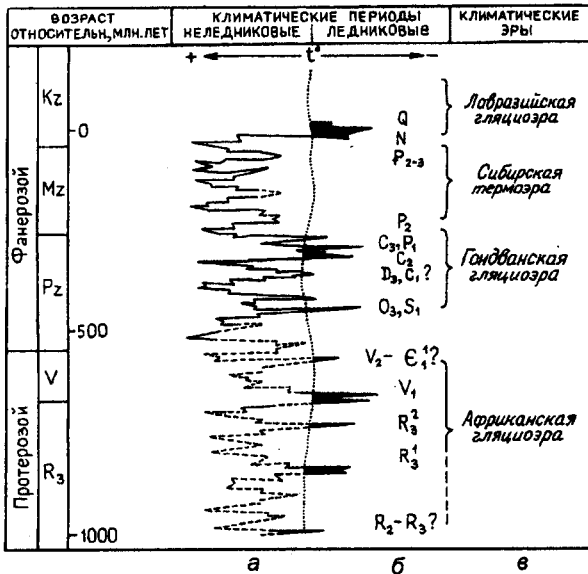


Рис. 335. Планетарные климатические события на Земле в течение последнего миллиарда лет (R₃—Q).

а, б — климатические периоды: а — неледниковые («теплые»), б — ледниковые («холодные»);
 в — климатические эры: холодные — гляциоэры, теплые — термоэры (Чумаков, 1995)

- Агаджанян А.К. Адаптивная радиация млекопитающих: основные этапы // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 73—81.
- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. М.: Геос, 2001. 126 с.
- Аристотель. История животных/Пер. с греч. В.П. Карпова. М.: РГГУ, 1996.
- Атлас породообразующих организмов. М.: Наука. 1973. 267 с.
- Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 1—12. М.; Л.: Гостеолтехиздат, 1939—1949. 3346 с.
- Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир, 2000. 480 с.
- Бактериальная палеонтология /Под ред. А.Ю. Розанова. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
- Барсков И.С., Янин Б.Т. Методика и техника палеонтологических исследований: Учеб. пособие. Ч. I. Методика полевых палеонтолого-стратиграфических исследований. М.: Изд-во МГУ, 1997. 104 с.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1989. 864 с.
- Бодылевский В.И. Малый атлас руководящих ископаемых. 5-е изд. Л.: Недра, 1990. 263 с.
- Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. 2-е изд. М.: Недра, 1984. 537 с.
- Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Методическое пособие по изучению ископаемых беспозвоночных. М.: Недра, 1986. 200 с.
- Бурзин М.Б. Микроорганизмы в ископаемой летописи: Учеб.-метод. пособие. М.: МАКС-Пресс, 2003. 27 с.
- Валка Каменное Царство. Перевел Андрей Нартов. СПб, 1784. 146 с. 24 табл. (первая научно-популярная книга по палеонтологии на русском языке).
- Вендская система: историко-геологическое и палеонтологическое обоснование: В 2 т. Т. I. М.: Наука, 1985. 230 с.
- Вишневская В.С. Радиоляриты как аналоги современных радиоляриевых илов. М.: Наука, 1984. 120 с.
- Вялов О.С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, 1966. 219 с.
- Габдуллин Р.Р., Ильин И.В. и др. В поисках исчезнувших миров. Саратов: Научная книга, 2002. 232 с.
- Геккель Э.Г. Царство протистов. Очерк низших организмов. СПб., 1860. 104 с.
- Геккер Р.М. Введение в палеоэкологию. М.: Гостеолтехиздат, 1957. 126 с.
- Глесснер М.Ф. Древнейшие бесскелетные организмы // Природа. 1963. № 11. С. 73—78.
- Глухова Л.Б. Основы палеоботаники: Учеб. пособие. Красноярск: Красноярская государственная академия цветных металлов и золота, 2002. 84 с.
- Давиташвили Л.Ш. Курс палеонтологии. М.; Л.: Гостеолтехиздат, 1949. 835 с.
- Давиташвили Л.Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.
- Джохансон Д., Иди М. Люси. Истоки рода человеческого. М.: Мир, 1984.
- Дополнения к стратиграфическому кодексу России. СПб.: Изд. ВСЕГЕИ, 2001. 111 с.
- Друциц В.В. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1974. 528 с.

- Друщич В.В., Якубовская Т.А.* Палеоботанический атлас. М.: Изд-во МГУ, 1961. 178 с.
- Елкин Е.А., Прашкевич Г.М.* На заре жизни: Берега Ангариды. Новосибирск, ИНФОЛИО-Пресс, 2003. 112 с.
- Еськов К.Ю.* История Земли и жизни на ней: Учеб. пособие для ст. кл. М.: МИРОС: Наука/Интерпериодика, 2000. 350 с.
- Жизнь животных.* 2-е изд., перераб./Под ред. В.Е.Соколова. Т. 1—7. М.: Просвещение, 1987—1989. 3413 с.
- Заварзин Г.А.* Введение в природоведческую микробиологию. М.: Книжный дом «Университет», 2001. 256 с.
- Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката — позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Гос. учреждение культуры «Пермский областной краеведческий музей», 2001. 200 с. (Тр.Палеонт. ин-та. Т. 283).
- Ивахненко М.Ф., Корабельников В.А.* Живое прошлое Земли. М.: Просвещение, 1987. 255 с.
- Использование событийно-стратиграфических уровней для межрегиональной корреляции фанерозоя России: Метод. пособие.* СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2000. 166 с. (МПР, ВСЕГЕИ)
- Каменная книга. Летопись доисторической жизни/Викерс-Рич П., Рич Т.Х., Фентон М.А.* Пер с англ. с доп. и изменениями. М.: МАИК «Наука», 1997. 623 с.
- Катастрофы и история Земли. Новый униформизм.* М.: Мир, 1986. 471 с.
- Коробков И.А.* Палеонтологические описания (методическое пособие). 3-е изд. М.: Недра, 1978. 208 с.
- Кравцов А.Г., Полярная Ж.А.* Палеоботаника. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. гос. горн. ин-та, 1995. 59 с.
- Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
- Криштофович А.Н.* Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- Кузнецов В.Г.* Карбонатонакопление на рифах и его эволюция в истории Земли//Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 110—122 (Тр.V Всесоюз. симп. по кораллам и рифам, Душанбе, 1983).
- Курочкин Е.Н.* Протоавис, амбиортус и другие палеорнитологические редкости //Природа. 1991. № 12. С.43—53.
- Курочкин Е.Н.* Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц //Тр. Межд. конфер. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань: Магариф, 2001. С.68—96.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. СПб.: Наука. Ч.1, 1994. 282 с.; Ч.2, 1998. 357 с.
- Кэрролл Р.* Палеонтология и эволюция позвоночных. М.: Мир. Т. 1, 1992. 280 с.; Т.2, 1993. 283 с.; Т. 3, 1993. 312 с.
- Левушкин С.И., Шилов И.А.* Общая зоология. М.: Высшая школа, 1994. 432 с.
- Леонов Г.П.* Основы стратиграфии: В 2 т. М.: Изд-во МГУ. Т. I, 1973. 530 с.; Т. II, 1974. 486 с.
- Линней К.* Философия ботаники. М.: Наука, 1981. 451 с.
- Лосев К.С., Садовничий В.А., Ушакова И.С., Ушаков С.А.* Биосфера и человечество на пути к диалогу. М.: Изд-во МГУ, 2001, 190 с.
- Лоуэнстам Х.* Процессы и продукты биоминерализации и эволюция биоминерализации// Докл. на XXVII Междунар. геол. конгр. Секция С. 02. Т. 2. М., 1984. С.51—56.
- Малахов В.В.* Проблема основного плана строения брахиопод и их положение в системе животного царства //Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. М.: ПИН РАН, 1995. С. 51—82.
- Малаховская Я.Е., Иванцов А.Ю.* Вендские жители Земли. Архангельск, 2003. 48 с.
- Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки/Пер. с англ. М.: Мир, 1983. 351 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Пятнадцатым международным ботаническим конгрессом. Иокогама, август—сентябрь 1993/Пер. с англ. СПб.: БИН РАН, НПО «Мир и семья — 95», 1996. 191 с.*
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 4-е изд. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 221 с.*
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 404 с.
- Мещерский И.Г.* Микрораптор — четырехкрылый динозавр//Еженед. газета «Биология». 2003. № 8. С.1—16.
- Микропалеонтология/Н.И.Маслакова, Т.Н.Горбачик, А.С.Алексеев и др.* М.: Изд-во МГУ, 1995. 256 с.
- Микропалеонтология/Г.Н.Горбачик, И.В.Долицкая, Л.Ф.Копяевич и др.* М.: Изд-во МГУ, 1996. 112 с.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б.* Система органического мира. Современное естествознание: Энциклопедия. Т. 2. Общая биология. М.: Наука; Флинта, 1999. С. 7—16.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б., Обручева О.П.* Общая палеонтология. М.: Изд-во МГУ, 1989. 374 с.

- Наставления по сбору и изучению ископаемых органических остатков/Отв. ред. Р.Ф.Геккер. Т. 1—12. М.: Изд-во АН СССР, 1953—1982. 512 с.
- Невесская Л.А.* Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. 503 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 270).
- Невесская Л.А.* Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. М.: Наука, 1999. 503 с. (Тр. Палеонтол. ин-та; Т. 274).
- Николов Т.Г.* Долгий путь жизни. М.: Мир, 1986. 168 с.
- Обручева О.П.* Палеонтология позвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1987. 58 с.
- Орлов Ю.А.* В мире древних животных. 3-е изд. М.: Наука, 1989. 162 с.
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР: В 15 т. // Гл. ред. Ю.А.Орлов, 1958—1964. Общая часть. Простейшие/Под ред. Д.М.Раузер-Черноусовой, А.В.Фурсенко. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с. Губки, археозоиаты, кишечнополостные. Приложение. Черви/Под ред. Б.С.Соколова. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 485 с. Моллюски — панцирные, двусторчатые, лопатоногие/Под ред. А.Г.Эберзина. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 300 с. Моллюски — брюхоногие/Под ред. В.Ф.Пчелинцева, И.А.Коробкова. Т. 4. М.: Госгеолтехиздат, 1960. 360 с. Моллюски — головоногие. Ч.1. Наутилоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, бактриитоидеи, аммоноидеи, агониатиты, гониатиты, климении/Под ред. В.Е.Руженцева. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 438 с. Моллюски — головоногие. Ч.2. Аммоноидеи, цератиты и аммониты, внутрннераквинные. Приложение. Кониконхии/Под ред. В.В.Друщица, Н.П.Луппова. Т. 6. М.: Госгеолтехиздат, 1958. 359 с. Мшанки, брахиоподы/Под ред. Т.Г.Сарычевой. Т. 7. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 343 с. Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные/Под ред. Н.Е.Чернышевой. Т. 8. М.: Госгеолтехиздат, 1960. 343 с. Членистоногие — трахейные, хелицеро-вые/Под ред. Б.Т.Родендорфа. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 535 с. Иголкожие, полухордовые/Под ред. Р.Ф.Геккера. Т. 10. М.: Недра, 1964. 383 с. Беспелостные, рыбы. Т. 11. М.: Наука, 1964. 522 с. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. Т. 12. М.: Наука, 1964. 722 с. Млекопитающие. Т. 13. М.: Гос. научн.-техн. изд-во лит-ры по геол. и охране недр, 1962. 421 с. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. Т. 14. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 698 с. Голосеменные и покрытосеменные. Т. 15. М.: Гос. научн.-техн. изд-во лит-ры по геол. и охране недр, 1963. 743 с.
- Очев В.Г., Янин Б.Т., Барсков И.С.* Методическое руководство по тафономии позвоночных организмов. М.: Изд-во МГУ, 1994. 144 с.
- Палеонтологический словарь/Под ред. Г.А.Безносовой и Ф.А.Журавлевой. М.: Наука, 1965. 616 с.
- Палеонтология и палеозология. Словарь-справочник/Под ред. В.П.Макридина и И.С.Барскова. М.: Недра, 1995. 494 с.
- Петрученко О.* Латинско-русский словарь. 10-е изд. СПб.: Лань, 2001. 704 с.
- Подосинов А.В., Белов А.М.* Lingua latina. Русско-латинский словарь. 3-е изд. М.: Наука; Флинта, 2002. 376 с.
- Примак Р.Б.* Основы сохранения биоразнообразия. 2-е изд. М.: Науч. и учеб.-метод. центр (НУМЦ), 2002. 255 с.
- Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. 314 с.
- Проблемы палеоботаники /Под ред. А.Л.Тахтаджян. Л.: Наука, 1986. 176 с.
- Протисты: Руководство по зоологии. Ч.1. СПб.: Наука, 2000. 679 с.
- Рейн П., Эверт Р., Айхорн С.* Современная ботаника. Т. 1—2. М.: Мир, 1990. 691 с.
- Реймерс Н.Ф.* Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1990. 544 с.
- Рифогенные постройки в палеозое России. М.: Наука, 1997. 160 с.
- Ромер А.Ш.* Палеонтология позвоночных/Под ред. Л.Ш.Давиташвили. М.; Л.: Гос. науч.-техн. изд. нефтяной и горно-топл. ист., 1939. 415 с.
- Садовников Г.Н.* Краткий определитель ископаемых высших растений. М.: Изд-во МГТА, 1995. 63 с.
- Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение/Под ред. В.В.Меннера, В.П.Макридина. Т. 1—2. М.: Недра, 1988. 922 с.
- Соколов Б.С.* Очерки становления венда. М.: КМК Scientific Press ltd., 1997/1998. 154 с.
- Справочное пособие по систематике высших растений. II. Латинско-русский словарь для ботаников/Сост. Забинкова Н.Н. и Кирпичников М.Э. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1957. 335 с.
- Стратиграфический кодекс. Изд. 2-е, доп. СПб.: Изд. Межд. стратигр. ком., 1992. 120 с.
- Татаринов Л.П.* Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с. (Серия «Академическое чтение»).
- Тахтаджян А.Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые//Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С.135—142.
- Тейяр де Шарден П.* Феномен человека. М.: Устойчивый мир, 2001. 232 с.

- Уткин Н.А. Зоологический словарь. Изд. 2-е, испр. и доп. Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та, 2000. 316 с.
- Фауна и экосистемы геологического прошлого. М.: Наука, 1993. 125 с.
- Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа. М.: Наука, 1987. 176 с. (Тр. Палеонтол. ин-та; Т. 226).
- Филогенетические аспекты палеонтологии. СПб.: Наука, 1993. 231 с.
- Харленд У.Б., Кокс А.В., Ллевелин П.Г. и др. Шкала геологического времени. М.: Мир, 1985. 140 с.
- Циттель К. Основы палеонтологии (Палеозоология). Ч. 1. Беспозвоночные. Л.: Горгеолнефтеиздат, 1934. 1056 с.
- Черепанов Г.О., Иванов А.О. Ископаемые высшие позвоночные: Учеб. пособие. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2001. 204 с.
- Черкесов В.Ю. Палеонтологический определитель. М., 1934. 203 с.
- Шиманский В.Н. Из истории палеонтологических учебников//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1987. 35 с.
- Шиманский В.Н., Балашов З.Г. Краткий учебный определитель родов ископаемых беспозвоночных (к курсу палеонтологии на геологических факультетах в университетах). М.: Изд-во МГУ, 1952.
- Шпанская А.Ю., Масленников В.В., Литтл К.Т.С. Трубки вестиментифер из раннесилурийских и среднедевонских пригидротермальных биот Уральского палеоокеана //Палеонтол. журн. 1999. № 3. С. 12—16.
- Экосистемные перестройки и эволюция биосферы (Федеральная целевая научно-техническая программа «Глобальные изменения природной среды и климата»). Недра плюс. Вып. 1—5. М.: ПИИ РАН, 1994—2001.
- Энциклопедия. Современное естествознание. Т. 1—10. М.: Наука; Флинта, 1999. 3450 с.
- Эпштейн В.М. Философия систематики. Кн. 3. Современные проблемы теории систематики. М.: Изд-во КМК, 2002. 235 с.
- Янин Б.Т. Основы тафономии. М.: Недра, 1983. 184 с.
- Янин Б.Т. Терминологический словарь по палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1990. 135 с.
- Copper P., Plusquellec Y. Ultrastructure of the walls, tabulae and «polyps» in Early Silurian Favosites from Anticosti Island, Canada //Cour. Forsch. Senckenberg. 1993. Vol. 164. P. 301—308.
- Debrenne F., Zhuravlev A. Yu., Rozanov A. Yu. Regular Archaeocyaths. Cahiers Paleontologie. Paris, 1990. 218 p.
- Debrenne F., Zhuravlev A. Yu. Irregular Archaeocyaths. Cahiers Paleontologie. Paris, 1992. 212 p.
- Dzik J. Yunnanozoon and the ancestry of chordates //Acta Palaeontol. Pol. 1995. Vol. 40. N 4. P. 341—360.
- Earth's Earliest Biosphere: its origin and evolution/Ed. I.W.Schopf. New Jersey: Princeton Univ. Pr., 1983. 543 p.
- Fedonkin M.A., Yochelson E.L., Horodyski R.I. Ancient Metazoa//Nat. Geogr. Res. Expl. 1994. Vol. 10 (2). P. 200—223.
- Fossil Prokaryotes and Protists /Ed. J.H.Lipps. Blackwell Scientific Publications, 1993. 342 p.
- Gould S.J. Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History. N. Y.; L., 1989. 347 p.
- Harland W.B., Armstrong R.L., Cox F.V. et al. A geologic time scale 1989. Cambridge: Cambridge Univ. Pr., 1990. 265 p.
- Loeblich A.R., Tappan E. Foraminiferal Genera and their classification. N.Y., 1988. Vol. 1. 970 p.; Vol. 2. 846 p.
- Proterozoic Biosphere: a multidisciplinary study /Ed. J.W.Schopf, C.Klein. Cambridge Univ. Pr., 1992. 1348 p.
- Roemer A. Vertebrate paleontology (3-d ed.). Chicago: Univ. Chicago Pr., 1966. 687 p.
- Rozhnov S.V. Morphogenesis and Evolution of Crinoids and Other Pelmatozoan Echinodermata in the Early Paleozoic //Paleontol. J. Vol. 36. Suppl. 6. 2002. P. 525—674.
- Treatise on Invertebrate Paleontology /Ed. R.Moore, C.Teichert. Geol. Soc. America and Kansas University Press, 1953-1981: Part C, 1964. 900 p. Part D, 1954. 195 p. Part E, 1955. 122 p. Part F, 1956. 498 p. Part G, 1981. Vol. 1—2. 762 p. Part H, 1953. 253 p. Part I, 1965. Vol. 1—2. 927 p. Part J, 1960. 351 p. Part K, 1964. 519 p. Part L, 1975. 490 p. Part N, 1969. Vol. 1—2 (of 3). 952 p. Part O, 1959. 560 p. Part P, 1955. 181 p. Part Q, 1961. 442 p. Part R, 1969. Vol. 1—2. 651 p. Part S, 1967 (1968). 650 p. Part T, 1978. Vol. 1—3. 1027 p. Part U, 1966. 695 p. Part V, 1955. 110 p. Part V, 1970. 163 p. Part W, 1962. 259 p.
- Xu Xing et al. The smallest known non avian theropod dinosaur //Nature. Vol. 408. 2000. P.705—708.
- Xu Xing et al. Four-winged dinosaurs from China //Nature. Vol. 421. 2003. P. 335—340.

- Абиссаль 53, *рис. 6, 9, 21*
Авикулярный 346, *рис. 228, 232*
Автозооций 346, *рис. 229—232*
Автозооид 345, *рис. 228*
Автотека 421, *рис. 283*
Автотрофы 42, 90
Агрегация глобул *рис. 19*
Акантозооций 347, *рис. 230*
Акритархи *рис. 329*
Актиния *рис. 7*
Актиностела 109, *рис. 44*
Актюпалеонтология 20
Аллонтоис 431, 457
Альвеола 329, 478, *рис. 222*
Амбулакры петалонидные *рис. 274*
Амёба *рис. 85*
Амёбоцит 195, *рис. 114*
Аммониты *рис. 25*
Аммонителла 316
Амнион 431, 457
Амниоты 457
Ампула гидрокораллов *рис. 132*
– иглокожих амбулакральная *рис. 256*
Амфлебии *рис. 63*
Анализ диатомовый 101
– морфофункциональный 19
Анапгих 314
Анастомозы 145
Анастрофа 522
Антеннулы 262, *рис. 162*
Антенны 255, 262, 270, *рис. 154, 162*
Антеридий 112, *рис. 46, 47*
Апофиз 278
Аппарат зубной 282, *рис. 175, 319*
– разнозубый 282, *рис. 175*
– расщепленнозубый *рис. 175, 180*
– рядозубый 282, *рис. 175, 177*
– толстозубый 282, *рис. 175*
– конодонтовый 439, *рис. 295, 296*
– ротовой хватающий *рис. 323*
– ручной 355, 357, *рис. 236, 238, 242, 248, 249, 251*
– валиковидный *рис. 242*
– крючковидный *рис. 236, 244*
– лентовидный *рис. 236, 251*
– петлевидный *рис. 236, 238, 251*
– пластиновидный *рис. 236*
– спиральный *рис. 236, 250*
– челюстной 314, *рис. 11, 151, 205, 256*
– хитиновый *рис. 151*
Аппендикс 119, *рис. 56*
Апгих 314, *рис. 205*
Арея 283, 356, *рис. 177, 236, 242, 245—247, 249*
– ложная *рис. 239*
– с шевронами *рис. 177*
Арктогея 501
Ароморфоз 30, *рис. 2*
Артростела 110, *рис. 44, 60*
Архегоний 112, *рис. 46, 47*
Аспидин 434
Астогенез (астогения) 25, *рис. 147, 287*
Астроризы 203, *рис. 122*
Атактостела 110, *рис. 44*
Атлант 429, 476, *рис. 12*
Аулакофор 383, *рис. 254, 259*
Афлебия *рис. 63*
Бактерии *рис. 5*
– хемосинтезирующие 55
Батиаль 53, *рис. 6, 9, 21*
Бедро *рис. 303*
Бенталь 44, 51
Бентос 44, *рис. 252, 282*
– зарывающийся *рис. 252, 257*
– подвижный 44, *рис. 257*
– ползающий *рис. 149*

- полупогруженный *рис. 252*
- прикрепленный 44, *рис. 257*
- прикрепляющийся корнеподобными выростами *рис. 252*
- ножкой *рис. 252*
- цементацией *рис. 252*
- свободнолежащий 44, *рис. 252*
- Бивни нижние *рис. 320*
- Бивиум 399
- Биогерм 201, *рис. 128, 331*
- Биоглифы 251
- Биокристаллы *рис. 126, 151*
- Биоминерал известковый коралла *рис. 17*
- Биоминерализация 20, 67, *рис. 19*
- индуцируемая 67
- матрицируемая 67
- Биостратиграфия 21
- Биостром 201, *рис. 331*
- Биосфера 50
- Биота пригидротермальная *рис. 7*
- Биотурбация 251
- Биофильтратор 194
- Биоценоз 57
- Биссус 286, 289, *рис. 184*
- Битека 421, *рис. 283*
- Бластопор 218
- Бластоцель 218, *рис. 129*
- Бластула 218, *рис. 129*
- Борозда (-ы) для связки внешней *рис. 179*
- наружной *рис. 183*
- горизонтальная связочная 283
- дуговидная иглокожих *рис. 267*
- замка остракод *рис. 162*
- осевая раковины гастропод *рис. 186*
- продольная панциря трилобитов 255
- пылицы 132
- ростра брюшная и спинная *рис. 222*
- Брахиоли 384, *рис. 254, 260–262*
- Брызгальце 449
- Брюшко 268, 271, *рис. 165*
- Бугор главный *рис. 295, 296*
- Бугорок (-ки) 264, *рис. 107, 174, 226*
- брюшной *рис. 203*
- вторичный *рис. 273*
- главный *рис. 273*
- глазной 264, *рис. 162*
- для прикрепления игл *рис. 256, 271*
- осевой *рис. 186*
- пупковый *рис. 203*
- Бутон *рис. 74*
- Бухта мантийная 283
- Вайя 129, *рис. 63, 68*
- Вакуоли 164, 427
- пищеварительные 164
- сократительные 164
- Валик 257
- дуговидный *рис. 267*
- осевой *рис. 186, 189*
- Вариант ирригационной системы асконоидный 195, *рис. 114, 115*
- лейконоидный 195, *рис. 115*
- сиконоидный 195, *рис. 115*
- Ветвь с шишками *рис. 73*
- Ветви колоний граптолитов *рис. 284, 287*
- конечностей трилобитов *рис. 154*
- Веточка *рис. 73, 132*
- Вибракулярий 347, *рис. 228*
- Водоросли 98
- бентосные *рис. 6*
- известковые *рис. 128*
- микроскопические *рис. 5*
- «пиропитовые» 104
- Возраст изотопный и относительный 36
- «Войлок стеклянный» 201
- Волоски корневые 108
- Воронка *рис. 196, 197, 205, 221, 223*
- ротовая *рис. 288*
- Воротник 323
- Вторичноводные 431
- Вход пыльцевой *рис. 69*
- Выемка ушная *рис. 304*
- Вырез биссусный *рис. 179*
- мантийный 292
- сифональный 293
- Вырост вертикальный пластинчатый 202
- корнеподобный 212
- пальцевидный *рис. 190*
- радиальный *рис. 39*
- Выступ внутренний 295
- для связки *рис. 174*
- ложковидный *рис. 182*
- пластинчатый *рис. 182*
- Гамета 168, *рис. 86*
- Гаметофит голосеменных женский 132
- мужской 133
- моховидных *рис. 47*
- папоротника 112, *рис. 46*
- плауна *рис. 50*
- птеридосперм женский *рис. 69*
- хвоша *рис. 58*
- Ганглии 276, 280
- Гастролит 63
- Гастропора *рис. 132*
- Гаструла 218, *рис. 129*
- Гаструиация *рис. 129*
- Гемисепта 346
- Геобиология 20
- Гетерозооэции 347

- Гетерозооид 346, *рис. 228*
 Гетероспоровые 112
 Гетеротрофы 90
 Гидропора 386, *рис. 276*
 Гидроспира 389, *рис. 262*
 Гидротека *рис. 132*
 Гипостома 255, *рис. 154*
 Гипотека 100, *рис. 36*
 Гифы 162, *рис. 83*
 Глабель 255, *рис. 154, 156, 158*
 Гладиус 331
 Глаз (-а) 302, *рис. 154, 156, 162, 191, 197, 205, 293*
 – голохроический 252, 256
 – простой *рис. 165*
 – сложный *рис. 165*
 – фасеточный 252, 256, *рис. 158*
 – на стебельках *рис. 158*
 – шизохроический 252, 256
 Глазницы *рис. 293, 310*
 Глазок 119
 Глобулы *рис. 19*
 Глобулизация 70
 Глотка *рис. 130, 135, 190*
 Голень *рис. 303*
 Голова 291, *рис. 314, 320*
 Головогрудь 262, 268, *рис. 165*
 Голотека 234
 Гомеоморфия 27
 Гонада (-ы) 381, 398, 427 *рис. 172, 288, 323*
 Гонозооций 347, *рис. 229*
 Гонозооид 346
 Гонопора 386, *рис. 276*
 Гонотека *рис. 132*
 Гребень осевой *рис. 295, 296*
 – срединный 439
 Грудина *рис. 303*
 Грудь 262
 Грунтоеды 42, *рис. 5*
 Губа внутренняя *рис. 186*
 – наружная *рис. 186, 190*
 Дактилопора *рис. 132*
 Дегенерация 31, *рис. 2*
 Деление 221
 Дельтидий 363, *рис. 236, 242, 247*
 Дельтирий 356, 363, *рис. 236, 242, 246, 249*
 Денсаль 54, *рис. 6–8, 21*
 Денсоабиссаль 53
 Дентин 434, 444, 479, *рис. 292, 319, 320*
 Десмы 199
 Деструкторы 42
 Детрит *рис. 5*
 Детритофаги 42, *рис. 5*
 Диастема 478, 485
 Диатомит 73
 Диафанотека *рис. 99*
 Диафрагма 346, 355, *рис. 230, 247*
 Дивергенция 27, *рис. 148*
 Диктиостела 109, *рис. 44*
 Диморфизм половой 258
 Диноциста гладкая 104, *рис. 39*
 – с радиальными выростами *рис. 39*
 Дипентактина 206, *рис. 124*
 Диск 100, 224
 – центральный 394, *рис. 254*
 Диссепименты 232, *рис. 140*
 Дифференциация *рис. 79*
 Днища 211, *рис. 18, 140, 141, 183*
 – воронковидные 229, *рис. 136*
 – горизонтальные 229, *рис. 136*
 – гребенчатые 211
 – простые 211
 – пузырьвидные 229
 Доли базальные 256, *рис. 156*
 Домик 266
 – агглютинированный *рис. 167*
 – известковый *рис. 15*
 Древесина 109, *рис. 55, 72*
 Дерево жизни *рис. 28*
 – родословное *рис. 78, 84*
 Древооточцы 44
 Дуботюра 255
 Дуга позвонка верхняя *рис. 290, 304*
 – нижняя *рис. 290*
 – жаберная *рис. 288*
 – скуловая череп *рис. 321*
 Дыхальце 267
 Жабры *рис. 151, 172, 173, 187, 224*
 – вторичные 298
 – двоякоперистые *рис. 173*
 – нитевидные *рис. 173*
 – перистые 303
 – пластинчатые *рис. 173*
 – септальные *рис. 173*
 – трахейные 269
 – хвостовые 249
 Жвалы 270
 Жгут *рис. 228*
 Жгутик 166
 Железа биссусная 290
 – молочная 475
 – половая *рис. 172*
 Желоб глубоководный 51, *рис. 6*
 Желобок (-ки) 360, *рис. 72*
 – для внутренней связки *рис. 178*
 – для ножки *рис. 239*
 – пищевой *рис. 261–263, 274*
 – с устьицами *рис. 52, 72*

- филлоида *рис. 52*
- Желудок *рис. 154, 172, 187, 265*
- Жилка вставная *рис. 72*
- Жилкование веерное *рис. 63, 77*
- дугонервное *рис. 77*
- параллельное *рис. 77*
- перистое *рис. 65*
- сетчатое *рис. 65*
- Завиток *рис. 186*
- Завязь 145, *рис. 74*
- Закон необратимости эволюции 31
- Заложение септ *рис. 139*
- двусторонне-симметричное *рис. 139*
- циклическое *рис. 139*
- спикеры внутриклеточное *рис. 255*
- Замок 264, 282, *рис. 162*
- расщепленнозубый 282
- толстозубый 281
- Зародыш *рис. 86*
- спорофита *рис. 46, 50, 58*
- Заросток 112
- Зарывание *рис. 239*
- Звезда морская *рис. 7, 25*
- Зерно пыльцевое 132, *рис. 70*
- двухмешковое *рис. 73*
- одномешковое *рис. 73*
- трехмешковое *рис. 73*
- Зигота 112, 168, *рис. 46*
- Зияние пупковое *рис. 208*
- умбиликальное 319, *рис. 218*
- Зона биономическая 51, *рис. 6, 21*
- зрелая *рис. 230*
- незрелая *рис. 230*
- фертильная 115
- Зонтик *рис. 75*
- Зоогеография 49
- Зооид *рис. 228, 281*
- Зооксантеллы 104
- Зоопланктон 45, *рис. 5, 6*
- Зоофаги 164
- Зуб (-ы) 282, 356, *рис. 162, 174, 177, 183, 236, 242, 249, 300, 309*
- боковой 282, *рис. 175, 180, 181*
- бунодонтный (бугорчатый) 479, *рис. 319*
- высококоронковый 478, *рис. 319*
- гипсодонтный 478
- главный 282, *рис. 175, 181*
- гребенчатый 480
- задний *рис. 300*
- кардинальный 282, *рис. 180*
- кожный *рис. 292*
- колющий *рис. 300*
- конический *рис. 292, 301*
- лабиринтовидный 455, *рис. 304*
- коренной 477, *рис. 319, 320*
- латеральный (боковой) 282
- лофодонтный (гребенчатый) 480, *рис. 319*
- лунчатый 480
- массивный *рис. 175*
- молочный 478
- низкокоронковый 478, *рис. 319*
- передний *рис. 300*
- постоянный 478
- предкоренной 477
- расщепленный *рис. 175*
- рвущий *рис. 300*
- режущий *рис. 300*
- роговой *рис. 294*
- селенодонтный (лунчатый) 480, *рис. 319*
- текодонтный *рис. 310*
- трехбугорчатый 479
- хватающий *рис. 300*
- Зубец главный *рис. 295*
- склеропротеиновый *рис. 196*
- «хитиновый» *рис. 196*
- Зубцы *рис. 196*
- Зубчики *рис. 295*
- Иглы *рис. 11, 256, 265, 269, 271, 272*
- Идиоадаптация 30, *рис. 2*
- Известкование *рис. 18*
- Известняки тинтиннидовые *рис. 111*
- Изменения онтогенетические *рис. 126*
- Изменчивость 22, 23, 26
- Изопедии 434
- Изоспоровые 112
- Иммиграция 218, *рис. 129*
- Инвагинация 218, *рис. 129*
- Индексы конодонтных элементов *рис. 295, 296*
- Индузий 111
- Интегумент 132
- внешний 139
- Интерваллюм 210
- Интина 132
- Инфауна 44
- Ископаемые 60, 76
- ложные 63
- руководящие 31, *рис. 23*
- Ихнофоссилии 61
- Ихтиодорулиты 446, 447, *рис. 299*
- Каблучок прирастания 212, *рис. 126*
- Камбий 108, *рис. 72*
- Камень желудочный 63
- Камера *рис. 102, 107, 222*
- боковая мелкая *рис. 107*
- воздушная 304, 313, *рис. 224*
- вторичная 177, *рис. 99*

- выводковая 264, *рис. 162*
- гидростатическая 304, 313, *рис. 197, 215*
- жилая 302, *рис. 197, 203, 215, 224*
- начальная 311, *рис. 222, 224, 226, 227*
- округлая *рис. 103*
- прямоугольная *рис. 107*
- пыльцевая *рис. 69*
- шарообразная *рис. 105*
- Камнеточцы 44
- Канал (-ы) 293, *рис. 115, 118, 241, 305*
 - звездообразный 201, *рис. 120*
 - каменистый 380, *рис. 256, 265*
 - кольцевой 380, *рис. 256, 261, 263, 265*
 - осевой *рис. 122, 263, 279*
 - париетальный 293, *рис. 186, 189*
 - пищеварительный *рис. 131*
 - радиальный 380, *рис. 133, 201, 256, 265, 267*
 - санитарный *рис. 275*
 - секреторный 132, 143
 - сенсорный 432, 455, *рис. 304*
 - сифональный 297, *рис. 186, 191*
 - соединительный *рис. 132*
 - спинномозгового тяжа 427, *рис. 305*
- Канальцы *рис. 107*
- Канатик *рис. 228*
- Капилляр 347
- Капсула стрекающая 220
 - центральная органическая 184
- Капюшон 303, *рис. 197*
- Каркас с отверстием в центре *рис. 38*
 - сплошной в центре *рис. 38*
 - с перекладиной в центре *рис. 38*
- Катагенез *рис. 19*
- Катаграфия 94
- Катастрофа 523
- Категория таксономическая 82
- Катена 47
- Каустобиолиты 74
- Кенозооций 346, *рис. 231*
- Кериотека *рис. 99*
- Киль 282, *рис. 103, 174, 176, 180, 186, 231, 295*
- Кисть *рис. 75, 303*
- Кишечник *рис. 172, 228*
- Кладистика 81
- Кладоспермы 138
- Классы большие, малые, средние *рис. 258*
- Клетка (-и) *рис. 16, 228*
 - амёбовидная *рис. 114*
 - вакуолизированная *рис. 290*
 - воротничково-жгутиковая 194, *рис. 114, 120*
 - докариотная *рис. 30*
 - замыкающаяся *рис. 71*
 - клейкая 247
 - окаймляющая побочная *рис. 71*
 - первичная *рис. 30, 31*
 - покровная *рис. 114*
 - прокариотная *рис. 30, 32*
 - стрекательная 298
 - эукариотная *рис. 30—32*
- Клетчатка 65
- Климатостратиграфия 21
- Клоака 480
- Клонирование 96, *рис. 147*
- Клыки *рис. 319*
- Клюв *рис. 205*
- Ключ английский (ступенчатый) 511
 - серый 511
 - шведский (скобочный) 511
- Ключица *рис. 303*
- Книдарии *рис. 7*
- Кожица 108
- Кокколитосферы *рис. 37*
- Кокколитофориды 102, *рис. 37*
- Кокколиты 102, *рис. 37*
- Коккосфера 102, *рис. 37*
- Коллаген 479
- Колония *рис. 121, 136, 137, 143, 147, 232, 264, 284, 287*
 - веерообразная *рис. 231*
 - вертикально стоящая *рис. 134*
 - ветвистая *рис. 134, 230*
 - дуговидно-изогнутая *рис. 285*
 - инкрустирующая 228
 - коническая *рис. 134*
 - кустистая стелющаяся 228, 347, *рис. 134*
 - кустисто-вертикальная 229
 - массивная 229, 347, *рис. 134*
 - мономорфная 421
 - пластинчатая *рис. 134*
 - перистая *рис. 134*
 - пленочная 347
 - полиморфная 239
 - полусферическая *рис. 230*
 - сетчатая 347
 - сотовая 229
 - спирально-винтовая *рис. 231, 285*
 - спирально-плоскостная *рис. 285*
 - триморфная 421
 - хитинойдная *рис. 132*
 - цепочечная 229, *рис. 134*
 - членистая *рис. 134*
- Колос *рис. 75*
- Кольца годичные *рис. 73, 179*
- Кольцо базальное (затылочное) глабели 256, *рис. 154*
 - склеротическое позвоночных 445
 - соединительное сифонального комплекса 305, *рис. 201*

- Комменсализм 205, *рис.122*
 Комплекс сифональный 305
 Компоненты гетероморфные 232, *рис.148*
 Конвергенция 27
 Конечность (-и) позвоночных *рис.304, 317*
 — парная *рис.302*
 — задняя и передняя 452, *рис.12, 302*
 — членистоногих грудная первая и вторая *рис.162*
 — двуветвистая *рис.154*
 — плавательная *рис.165*
 — ходильная *рис.165*
 Конодонт (-ы) 439
 — конический *рис.295*
 — листовидный 439, *рис.295*
 — планатный 439
 — платформенный 439, *рис.295*
 — простой 439
 — скафатный 439
 — сложный 439
 — стержневидный 439, *рис.295*
 Конодонтоноситель 437, *рис.295*
 Консументы 42
 Контраптих *рис.205*
 Конус ручной *рис.247*
 Копрофоссилии 62
 Копчик *рис.303*
 Кора *рис.54, 55, 72*
 — внутренняя *рис.48, 55*
 — наружная *рис.48, 55*
 — первичная *рис.48, 54, 55, 72*
 Коракоид 472
 Коралл (-ы) *рис.25, 122, 143, 147*
 — глубоководный *рис.20, 21*
 — двухзонный 235, *рис.140, 142, 146*
 — ископаемый *рис.4, 147*
 — колониальный *рис.4, 21, 143, 144, 333*
 — крышечный 235, *рис.141, 146*
 — мелководный рифостроящий *рис.20, 21*
 — одиночный *рис.21, 135, 140, 143, 333*
 — однозонный 235, *рис.140, 142, 146*
 — пузырчатый 235, *рис.141, 146*
 — рифостроящий *рис.144*
 — трехзонный 235, *рис.140, 142, 146*
 Кораллит (-ы) 226
 — боковой *рис.143*
 — осевой *рис.143*
 — призматический *рис.137*
 — роговидный 228
 — трубчатый 228
 Корзина жаберная *рис.323*
 Корзинка *рис.75*
 Корни растений 107
 — воздушная часть *рис.72*
 — зуба 479, *рис.319*
 Коробка мозговая *рис.300, 321*
 Коробочка спорогон *рис.47*
 Коронка 443, 478, *рис.292, 319*
 Корреляция 31
 Космополит 49
 Кость (-и) кожная 431
 — конечностей *рис.317*
 — плечевая *рис.12*
 — таза лобковая *рис.311*
 — подвздошная *рис.311*
 — седалищная *рис.311*
 — черепа *рис.307, 321*
 — височная *рис.321*
 — заднеглазничная *рис.307*
 — заднелобная *рис.307*
 — затылочная *рис.321*
 — квадратноскуловая *рис.307*
 — лобная *рис.321*
 — надвисочная *рис.307*
 — носовая *рис.321*
 — основная *рис.321*
 — скуловая *рис.307, 321*
 — слезная *рис.321*
 — теменная *рис.321*
 — чешуйчатая *рис.307*
 Коэволюция 146
 Край внешний *рис.236*
 — замочный *рис.177*
 — задний *рис.178, 235*
 — передний *рис.176, 178, 235, 244, 249*
 — смычный 264, 282, *рис.162, 179*
 — зубчатый *рис.249*
 — с зубным аппаратом *рис.177*
 Кранидий 257
 Кремнезём биогенный *рис.19*
 Крыло насекомых *рис.166*
 — основной кости *рис.321*
 Крылья септальные 322, *рис.214*
 «Крылья» *рис.192*
 Крышечка 264, *рис.141, 151, 187, 191*
 Крышка *рис.224*
 — глазная 257
 Крючочки (крючки) *рис.150, 222, 223*
 Ксилема 109, *рис.44, 48, 55*
 — вторичная и первичная *рис.55*
 Кубок двустенный *рис.126*
 — одностенный *рис.126, 190*
 Кукерситы 106
 Купула 133, *рис.69*
 «Курильщики» черные и белые 55
 Кутикула 108, 270
 Кутин 65, 108
 Ламина 203, *рис.122*

- Ласты 477, 484
 Лепесток венчика *рис. 74*
 Лестница иерархическая 81
 Лигнин 65
 Лигула 119, *рис. 54*
 Лимб 257, 361, *рис. 240*
 Линия (-и) лопастная (перегородочная) 314, *рис. 197, 207—218*
 — агониатитовая 314, *рис. 203*
 — аммонитовая 314, *рис. 203*
 — ангустиселлярная *рис. 206*
 — аселлярная *рис. 206*
 — гониатитовая 314, *рис. 203*
 — латиселлярная *рис. 206*
 — с мелкозубчатыми лопастями *рис. 212*
 — цератитовая 314, *рис. 203*
 — мантийная 282, *рис. 174, 177, 179*
 — нарастания 282, *рис. 225*
 — перегородочная 304
 — прикрепления перегородок *рис. 107*
 Лист *рис. 45, 51, 59, 66, 67, 70—72, 76*
 — двудольных *рис. 77*
 — дихотомически сложный *рис. 76*
 — злаковых *рис. 77*
 — настоящий 111, *рис. 45*
 — однодольных *рис. 77*
 — пельгатный *рис. 76*
 — перистосложный *рис. 76*
 — перистый *рис. 76*
 — платаноидный *рис. 76*
 — филлидный 110
 — филлоидный 110
 Листок зародышевый 193, 218
 Литераль 52, *рис. 6, 21*
 Лихниски 198, *рис. 116, 117*
 Личинка *рис. 131, 135, 160, 237*
 Лоболиты *рис. 264*
 Ложе Мирового океана 51, *рис. 6, 21*
 Ложноножка 165
 Лопасть (-и) мантии брахиопод *рис. 237*
 — мантии двустворок *рис. 278*
 — перегородочной (лопастной) линии головоногих 314
 — боковая 306, 317, *рис. 197, 207*
 — брюшная 317, *рис. 203, 207*
 — вентральная *рис. 207, 210*
 — внутренняя пупковая 317, *рис. 207*
 — дорсальная *рис. 207*
 — крестообразная спинная *рис. 214*
 — латеральная 306, *рис. 207*
 — мелкозубчатая *рис. 212*
 — некальная 311
 — нерассеченная (цельная) *рис. 203*
 — первая пупковая 317, *рис. 197, 214*
 — пупковая 317, *рис. 197, 207, 214*
 — рассеченная *рис. 203*
 — спинная 317, *рис. 197, 207, 211, 214*
 — умбиликальная *рис. 207, 210*
 — цельная (нерассеченная) *рис. 203*
 — погонофорат головная *рис. 280*
 — ротовые медуз *рис. 131*
 — тела червей анальная 250
 — головная 250
 Лопатка *рис. 12*
 Лофофор 355, 357, *рис. 235, 238*
 Луб 109
 Лунарий 349, *рис. 229*
 Лучи иглокожих 394, *рис. 254, 265, 266*
 — растений механической ткани *рис. 55*
 — основной ткани *рис. 55*
 — сердцевидный *рис. 73*
 — спикул губок *рис. 116*
 Мадрепорит 380, *рис. 256, 265, 268, 271, 273, 275*
 Макропланктон 45
 Макросклеры 197
 Макроспикулы 197
 Макроспоры 111
 Макроспорангии 112
 Макроспорофиллы 112
 Макрофоссилии 63
 Максилла 264, *рис. 162*
 Макушка 281, *рис. 172, 174, 176, 177, 179, 181, 182, 188, 225, 244, 249*
 — конечная *рис. 178*
 — центральная *рис. 177*
 Мандибула 264, *рис. 162*
 Манжета *рис. 203*
 Мантия 276, 280, *рис. 172, 194, 205, 221, 223, 237, 241*
 Матрица *рис. 19*
 Маты бактериальные *рис. 7*
 Мегалпланктон 45
 Мегаспорангий 122, *рис. 52*
 Мегаспорофилл *рис. 70, 132*
 Мегастробил 132, *рис. 67, 72*
 Медуза 219, *рис. 25*
 — зачаточная *рис. 133*
 — молодая *рис. 131*
 — половозрелая *рис. 131*
 — сцифоидная *рис. 130*
 Мезентерии 226, *рис. 135*
 Мезоглея 194, 219, *рис. 130*
 Мезодерма 218, *рис. 129*
 Мезозооций 347, *рис. 230*
 Мезопланктон 45
 Мезохил 194
 Меланобиосфера 50
 Мембрана 255, *рис. 232*

- брюшная *рис. 154*
- дермальная 198
- клетки *рис. 30*
- Меристела 109
- Меристема 108
- Метамерность 427
- Метастома 255
- Метёлка *рис. 75*
- Метод кладистический 81
 - онтогенетический 317
 - руководящих ископаемых 31
- Мешок (-ки) внутренний 278
 - жаберный *рис. 293*
 - носовой *рис. 293*
 - чернильный *рис. 223*
- Микоризы 162
- Микропланктон 45
- Микросклеры 197
- Микроскульптура продольная 224
 - штриховато-ребристая *рис. 161*
 - ячеистая *рис. 161*
- Микроспикулы 197, *рис. 116*
- Микроспорангий 112, 122, *рис. 52*
- Микроспорофилл 112
- Микроспоры 112
- Микростробил 132, *рис. 72, 73*
- Микроструктура пластинки *рис. 293*
 - стенки раковины *рис. 172*
 - щита *рис. 293*
- Микрофоссилии 63
 - колониальные коккоидные *рис. 329*
 - органикостенные *рис. 16, 329*
 - сложной формы *рис. 329*
- Минерализация (окаменение) 68
- Митохондрии 164, *рис. 30*
- Мицелий 162
- Млекопитающие пальцеходящие 453
 - стопоходящие 453
 - фалангоходящие 453
- Многоножки 269
- Моляры 477
- Монофилия 28
- Морула 217, *рис. 129*
- Морфогенез 26, *рис. 226*
- Морщины нарастания 234
- Мох листостебельный *рис. 47*
 - печеночный *рис. 47*
 - слоевищный *рис. 47*
- Муцификаты 60
- Мускул 281, *рис. 172, 176, 235*
 - брюшной *рис. 205*
 - воронки *рис. 205*
 - головы *рис. 205*
 - замыкатель *рис. 162, 235*
 - ножной *рис. 182*
- отмыкатель *рис. 235*
- спинной *рис. 205*
- Мускулатура поперечная и продольная *рис. 18*
- Мутовки листьев 125, *рис. 59*
- Мышца *рис. 11, 228*
- Мышелок 476
- Навивание спиральное *рис. 107*
 - циклическое *рис. 107*
- Название бинарное 86
- Нанопланктон 45
- Нанофоссилии 63
- Насечки *рис. 180*
 - поперечные 256
- Наследственность 22, 24
- Некропланктон 46
- Нектон 45, *рис. 6*
- Неогея 501
- Нерв радиальный *рис. 266*
- Нефридии 427
- Нить (-и) биссусная 44
 - опорная 184
 - органическая *рис. 116*
 - тычиночная *рис. 74*
 - цитоплазмы *рис. 87*
- Нога 280, 291, *рис. 170, 173, 187, 191, 194, 224, 239*
 - лопатовидная 301
 - подошвообразная 278
 - языковидная 301
- Ногочелюсть 261
- Ножка 355, *рис. 235, 237, 281*
 - амбулакральная иглокожих 381, *рис. 256, 265, 267, 269, 275, 276*
 - птеробранхий *рис. 281*
- Ноздри *рис. 293*
- Номенклатура 514
- Ноосфера 51, 548
- Нотогея 501
- Нототирий 363
- Нотохорд 418, *рис. 323*
- Оболочка диноцисты *рис. 39*
 - хорды *рис. 290*
 - ядра *рис. 30*
- Обороты раковины *рис. 186, 207, 215*
 - несоприкасающиеся *рис. 198*
- Образ жизни 47, *рис. 239, 242, 249, 252, 257, 264, 282*
 - бентический 44
 - донный 44
 - зарывающийся *рис. 239*
 - пелагический 44
 - плавающий *рис. 162*
 - ползающий *рис. 162*

Образования внутриклеточные *рис. 17*
– днишеподобные 201
– корневидные *рис. 262*
– листоподобные *рис. 45*
– полигональные пористые трубчатые 213, *рис. 128*
Обызвествление 69
Овицелла 346, *рис. 232*
Окаменелость 60, *рис. 13*
Окаменение (минерализация) 68
Окно височное 457, *рис. 307, 310*
Околоцветник 145
Окончание лепестковидное 322
– нервное *рис. 294*
– филлоидное 322
Окремнение 69
Онихиты 301, *рис. 196, 222*
Онтогенез (онтогенез) 24, *рис. 216*
Оогонии 107
Ооспора *рис. 42*
Оплодотворение двойное 96, 145
Орган (-ы) аборальный 247, *рис. 149*
– боковой линии 432
– внутренние остракод *рис. 162*
– интегументоподобный *рис. 52*
Органеллы 165
Организмы плотоядные *рис. 5*
– растительноядные *рис. 5*
– стенобатные 48
– стенобионтные 48
– стеногалинные 48
– стенотермные 48
– эврибатные 48
– эврибионтные 48
– эвригалинные 48
– эвритермные 48
Органоиды 165
Ориктоценоз 57
Оскулюм 195
Основание *рис. 292*
– автозооэция *рис. 231*
– зуба *рис. 292*
– кораллита *рис. 144*
– полипа *рис. 18*
Особь макросферическая 168, *рис. 86, 96, 107*
– микросферическая 168, *рис. 86, 96, 107*
Отбор естественный 22, 24
Отверстие анальное *рис. 154, 170, 172, 187, 194, 224, 228, 256, 260–263, 265, 267, 268, 273–276, 281, 288, 295*
– жаберное *рис. 294*
– между предчелюстными костями *рис. 304*
– надглазничное *рис. 321*

– нижнечелюстное *рис. 310*
– носовое *рис. 304, 310*
– подглазничное *рис. 321*
– предглазничное *рис. 310*
– ротовое *рис. 133, 149, 154, 170, 172, 187, 194, 224, 228, 254, 256, 260–263, 265, 267, 273, 274, 276, 281*
– слуховое наружное *рис. 321*
– щелевидное гидроспир *рис. 262*
Ответвления нервные *рис. 293*
Отворот внутренней губы *рис. 186*
– примакушечный *рис. 182*
Отдел (-ы) головной позвоночных *рис. 293–296, 298*
– головного мозга *рис. 293*
– позвоночного столба грудной 429
– крестцовый 429
– поясничный 429
– туловищный *рис. 298*
– хвостовой 429
– шейный 429
– членистоногих брюшной 262
– головной 262
– грудной 262
– туловищный (торакс) 257, *рис. 154*
Отложения внутрисифонные 308
Отмель континентальная 51, *рис. 6, 21*
Отолиты 451
Отпечаток (-ки) 61, *рис. 10, 27, 151, 239, 244*
– васкулярный боковой *рис. 239*
– срединный *рис. 239*
– конодонтоносителя *рис. 295*
– кровеносной системы *рис. 239, 244*
– кровеносного сосуда *рис. 222*
– мускула 283, *рис. 27, 162, 170, 174, 177–179, 181, 188, 239, 240, 244, 247*
– заднего *рис. 179, 180, 182*
– переднего *рис. 179, 180, 182*
– коры растений *рис. 54*
– половой системы *рис. 239, 244*
Отросток аннулярный *рис. 197*
– замочный *рис. 235, 238, 242, 245, 247, 251*
– корнеподобный *рис. 42*
– остистый *рис. 290*
– с семенами *рис. 66*
– сосцевидный *рис. 321*
– шиловидный *рис. 321*
– шиповидный 224
Палеобиогеография 19
Палеобиогеохимия 20
Палеобиология 9
Палеоботаника 18
Палеогея 502

- Палеозоология 18
 Палеоихнология 21
 Палеонтология 9, 14
 – бактериальная 20
 – молекулярная 18
 – эволюционная 19
 Палеофаунистика 19
 Палеофлористика 19
 Палеоэкология 19
 Пальцеходящие 453
 Панцирь двустворчатый диатомовых *рис. 36*
 – динофитовых *рис. 39*
 – морских ежей *рис. 274*
 – с иглами *рис. 11, 272*
 – позвоночных 434, *рис. 298*
 – головной 455, *рис. 298*
 – туловищного отдела *рис. 298*
 – членистоногих 255
 Папиллы 417, *рис. 280*
 Параллелизм 26
 Параподии 250
 Паратаксоны 515
 Парафилия 28, 449
 Парахоматы 177
 Парус 222, *рис. 131*
 Педицеллярии 402, *рис. 271*
 Пелагиаль 44
 Пеллеты 62
 Первичноводные 431
 Перегиб 282
 – коленчатый *рис. 216*
 – острый *рис. 103*
 – срединный *рис. 178*
 Перегородка (-и) брюшная брахиопод 356
 – головоногих *рис. 201, 207, 209, 210, 213, 214, 216, 222*
 – первая *рис. 206*
 – внутренняя личинки кораллов *рис. 135*
 – мускулистая двустворок *рис. 173*
 – пластинчатая хететоидей *рис. 121*
 – тентакулит *рис. 224*
 – фораминифер *рис. 99, 107*
 – волнистая *рис. 100*
 – радиальная *рис. 107*
 Пережим поперечный 205, 213, *рис. 210*
 Перекладина *рис. 113, 231*
 Перекристаллизация 68
 Перепонка летательная 483
 Перидерма внутренняя и наружная 118, *рис. 55*
 Период постэмбриональный 316
 – эмбриональный 316
 Перистрак 356, *рис. 241*
 Перипрокт (анальное поле) 398, *рис. 256*
 Перистом (ротовое поле) 398, *рис. 256*
 Перо 129, *рис. 63, 68, 312*
 – стерильное *рис. 62*
 – со спорангиями 63
 – спороносное (фертильное) *рис. 62*
 Пёрышки (сегменты) 129, *рис. 63, 65, 68*
 Пестик *рис. 74*
 Петроматогнозия 9
 Печень *рис. 172, 194, 265*
 Пигидий 257, *рис. 154*
 Пинакоцит 195, *рис. 114*
 Пиннулы 384, 392
 – рук *рис. 263, 264*
 Пирамида трофическая 42
 Пирамидка анальная 386, *рис. 254, 261*
 Пищеварение внеклеточное «резервуарное» 219
 – пристеночное 165
 – внутриклеточное 165
 Пищевод *рис. 187*
 Плавник *рис. 300*
 – брюшной *рис. 299*
 – грудной *рис. 299, 301*
 – дополнительный *рис. 299*
 – хвостовой 430, *рис. 288, 291*
 – гетероцеркальный 431, *рис. 291*
 – протоцеркальный 431, *рис. 291*
 Планктон 44, *рис. 149, 257, 282*
 – бактериальный 45
 Планула 221, *рис. 131, 144*
 Пластина (-ы) горизонтальная *рис. 121, 134, 145*
 – гребневидная *рис. 186*
 – днищеподобная 202, *рис. 121*
 – зубная 356, *рис. 236, 243, 249, 301*
 – кожная 455
 – концентрическая *рис. 178*
 – кроющая *рис. 124*
 – продольная 308
 – соединительная 229, *рис. 145*
 – чешуевидная 437
 Пластинка (-и) *рис. 268, 293*
 – амбулакральная простая 398, *рис. 268*
 – сложная 396, *рис. 268, 272*
 – зубовидная верхняя *рис. 294*
 – нижняя *рис. 294*
 – глазная 381, *рис. 256, 268, 270, 271, 274, 275*
 – гребная 247, *рис. 149*
 – дополнительная известковая *рис. 182*
 – инсерционная 278
 – мадрепоровая (мадрепорит) 380, 399, *рис. 273*

- панциря *рис. 11*
- первая, последняя и срединная лорикат *рис. 171*
- половая 381, *рис. 256, 268, 270, 271, 275*
- язычковая *рис. 294*
- Пластиночка известковая *рис. 37*
- Пластрон 404, *рис. 275*
- амфицернальный 404
- меридостернальный 404
- Платформа *рис. 295, 296*
- Плацента 482
- Плевры 255, *рис. 154, 156*
- Плейстон 46
- Плѐнка бентосная *рис. 6*
- «живой ткани» *рис. 122*
- жизненная 50, *рис. 6*
- планктонная *рис. 6*
- Плечо *рис. 303*
- Плод 144
- Плодолистики 145
- Плоскость перерыва роста *рис. 121*
- септы *рис. 140*
- симметрии *рис. 234*
- Площадка для связки *рис. 174, 181*
- Побег *рис. 53*
- облиственный *рис. 59*
- разнолистный *рис. 73*
- с листьями *рис. 67*
- с мегастробилами *рис. 67*
- со стробилами *рис. 60*
- Поверхность зуба жевательная *рис. 319, 320*
- нѐбной кости *рис. 301*
- раковины скульптированной *рис. 204*
- септальная фораминифер *рис. 101*
- сочленовная членика стебля *рис. 263, 279*
- Подножие континентальное 51, *рис. 6, 21*
- Подпорка связочная 283
- Подразделения геохронологические и стратиграфические 33
- Полушка листовая 121, *рис. 54, 55*
- Позвонок (-ки) иглокожих 395, *рис. 266*
- хордовых 429, *рис. 12, 290*
- амфицельный 429, 455
- гетероцельный *рис. 429*
- лепоспондильный 455, *рис. 304, 305*
- опистоцельный 455
- первый шейный *рис. 12*
- платицельный 429, 475
- процельный 455
- рахитомный 455, *рис. 304*
- седловидный 472
- стереоспондильный 455, *рис. 304*
- эмболомерный 455, *рис. 304*
- Полое бесполое и половое *рис. 86*
- Покров бактериальный *рис. 7*
- шерстистый *рис. 308*
- Поле амбулакральное 381, *рис. 254, 256, 267, 269–272, 275*
- анальное (перипрокт) 398, *рис. 11, 256*
- апикальное 400
- интерамбулакральное 381, *рис. 254, 256, 267, 269–272*
- заднее *рис. 180*
- лигаментное *рис. 263, 279*
- переднее *рис. 180*
- петалоидное-лепестковидное 403
- ротовое (перистом) 398, *рис. 254, 256, 271, 272*
- сенсорное *рис. 294*
- Полиморфизм 345
- Полип 220, *рис. 18, 131, 133*
- гидроидный *рис. 130*
- коралловый *рис. 130*
- с щупальцами *рис. 18, 137*
- фоссилизованный *рис. 13, 137*
- Полипид 345
- Полифилия 28
- Полоска мантийная 293, 295, *рис. 188*
- Полость *рис. 115*
- базальная *рис. 295*
- гастральная 218, *рис. 129*
- нескладчатая 222
- для мягкого тела *рис. 183*
- мантийная 276, *рис. 187, 194, 235*
- пищеварительная 218, *рис. 129, 130*
- пульпы *рис. 292*
- ротовая *рис. 187*
- с половыми продуктами *рис. 131*
- тела *рис. 265*
- вторичная (целомическая) 218, *рис. 129*
- первичная (бластоцель) 218, *рис. 129*
- целомическая 218
- центральная 206, 210, *рис. 114, 123, 124*
- цистида *рис. 228*
- Порода биогенная известковая 71
- железистая 74
- кремневая 73
- фосфатная 73
- карбонатизированная 70
- органогенная 70
- Пороцит *рис. 114, 177*
- Поры 229, *рис. 99, 105, 114, 117, 120, 123, 124, 137*
- амбулакров *рис. 256, 270*
- гидроспир *рис. 262*
- двойные 386, *рис. 261, 269*

- для выхода половых продуктов *рис. 268, 274*
- крупные, мелкие *рис. 115*
- ромбовые (ромбы поровые) 386, *рис. 261*
- Последовательность оборотов *рис. 203*
 - стадий *рис. 12*
- Постройка рифовая *рис. 128*
 - строматолитовая *рис. 34*
- Початок *рис. 75*
- Почка *рис. 172, 288*
- Почкование 221
 - перфорирующее 419
- Пояс плечевой *рис. 301*
- Поясок 100
- Предплечье *рис. 303*
- Предпыльца 132
- Премоляры 477
- Придатки корневые *рис. 59*
- Признак относительный 31
- Прикрепление и форма перышек *рис. 65*
 - алетоптероидный тип *рис. 65, 68*
 - невроптероидный тип *рис. 65, 68*
 - пекоптероидный тип *рис. 65*
 - сфеноптероидный тип *рис. 65, 68*
- Примасепта 316
- Примасура 316
- Присоска *рис. 196*
- Провинция неритическая *рис. 6*
 - океаническая *рис. 6*
- Прогресс биологический 29
- Продуценты 42
- Прокариоты *рис. 33*
 - аэробные *рис. 30*
 - симбиотические *рис. 30*
 - фотосинтезирующие *рис. 30*
- Проостракум 329, *рис. 222*
- Прорыв листовой 111, *рис. 45*
- Просепта 316
- Просифон 316, *рис. 205, 207, 227*
- Простела *рис. 59*
- Просура 316, *рис. 206*
- Протегулум 357, *рис. 237*
- Протека *рис. 99*
- Протисты *рис. 31*
- Протококх 312, 315, 329, *рис. 202, 205–208, 226, 227*
 - ангустиселлятный 316, *рис. 206*
 - аселлятный 316, *рис. 206*
 - веретенovidный *рис. 206*
 - латиселлятный 316, *рис. 206*
 - субсферический *рис. 206*
 - эллипсовидный *рис. 206*
 - яйцевидный *рис. 206*
- Протокораллит 226
- Протостела 109, *рис. 44*
- Прут *рис. 231*
- Псевдоабиссаль 53
- Псевдопланктон 45, *рис. 282*
- Псевдоподии 165, 166
- Псевдофоссилии 63
- Пузырь (-и) воздушный 104, 420
 - плавательный 499
- Пульпа 443, 478, *рис. 292*
- Пупок 295, *рис. 103, 189, 190, 203*
 - ложный *рис. 186*
- Пучок ветвящихся ребер *рис. 203*
 - проводящий 121, *рис. 52, 54, 60, 69*
- Пыльник 132, *рис. 74*
- Пыльца 112, 132, *рис. 66*
- Пыльцевое зерно одно-, двух-, трехмешковое *рис. 73*
- Равноспоровые 112
- Радиаль 206, *рис. 124*
- Радиация 27, *рис. 1, 148*
- Радиолярит 73, 186
- Радула 276, 291, 315, *рис. 187, 190, 191, 205*
- Развитие жизни *рис. 327*
 - личиночное трилобита *рис. 155*
 - органического мира *рис. 330*
 - эмбриональное *рис. 237*
- Размножение 96, *рис. 87*
 - бесполое *рис. 36, 147*
 - личиночное 294
 - обоеполое 96
 - однополое 96
 - половое 96
- Разнообразие таксономическое *рис. 24*
- Разноспоровые 112
- Разрез, см. сечение
- Раковина (-ы) *рис. 87, 100, 105–107, 161, 174, 182, 183, 187, 191, 193, 194, 202, 205, 215, 218, 223–226, 235, 236, 241, 243*
 - агглютинированная 169, *рис. 112, 113*
 - башенковидная 295
 - веретенovidная *рис. 99, 100*
 - внутренняя *рис. 221*
 - выпрямленная *рис. 198*
 - гетероморфная 312
 - гладкая *рис. 204, 226*
 - грубоскульптированная *рис. 204*
 - диморфная 175
 - зияющая 300
 - известковая *рис. 112*
 - изогнутая *рис. 198*
 - инволютная 170, 312, *рис. 89, 198*
 - клубкообразная *рис. 98, 215*
 - колпачковидная 294, 295
 - левозавитая 293, *рис. 193*
 - макросферическая *рис. 102*

- микросферическая *рис. 102*
- милиолиновая 169
- мономорфная 312
- начальная часть *рис. 202*
- неравностворчатая 282
- овальная *рис. 100*
- полуинволютная 170, 312, *рис. 198, 203*
- полуэволютная 170, 312
- правозавитая 293, *рис. 193*
- прямая 305, *рис. 198*
- равностворчатая 282
- секрционная известковая 169, *рис. 113*
- скульптированная *рис. 226*
- с «морскими уточками» *рис. 164*
- согнутая 305
- спиральная *рис. 198*
- спирально-винтовая 170, *рис. 186, 215*
- спирально-завитая 294
- спирально-коническая 170, 295, *рис. 198*
- спирально-плоскостная 170, 295, *рис. 198, 203*
- спирально-свернутая 305, *рис. 198*
- среднескульптированная *рис. 204*
- тонкоскульптированная *рис. 204*
- червеобразная 294
- шаровидная *рис. 100*
- эволютная 170, 312, *рис. 198, 214*
- эмбриональная *рис. 237*
- ювенильная *рис. 205*
- Расположение камер инволютное *рис. 88*
- однорядное *рис. 88*
- спирально-винтовое *рис. 88*
- спирально-клубкообразное *рис. 88*
- спирально-коническое *рис. 88*
- спирально-плоскостное *рис. 88*
- эволютное *рис. 88*
- клеток линейное *рис. 16*
- спиральное *рис. 16*
- отпечатков двухрядное *рис. 162*
- Растения равноспоровые (изоспоровые) 112
- разноспоровые (гетероспоровые) 112
- Расчленение и корреляция 31
- Рахис папоротников 129, *рис. 63*
- трилобитов 255, *рис. 154, 156*
- Рёбра позвоночных *рис. 12, 290, 305*
- раковины *рис. 174, 226*
- бахромчатые *рис. 203*
- вильчатые *рис. 203*
- концентрические *рис. 130, 236*
- осевые *рис. 186*
- поперечные *рис. 203*
- простые радиальные *рис. 203*
- радиальные *рис. 180, 236, 242*
- заднего поля *рис. 180*
- спиральные *рис. 186, 189*
- ствола растений *рис. 60*
- Ребристость радиальная *рис. 178*
- Регресс биологический 29
- Редукция *рис. 317*
- Редуценты 42
- Резцы *рис. 319*
- Реликт 49
- Реснички 166
- Ретикулоподии 167
- Решётка губок скелетная 196
- диктиональная 196, 198, *рис. 116, 117*
- пространственная *рис. 116*
- литистидная 196, *рис. 118*
- фаретронная 200, *рис. 119*
- иглокожих *рис. 255*
- наружная рецептакулит *рис. 124*
- Ризоиды моховидных 113, *рис. 47*
- проптеридофитов 115, *рис. 48*
- грибов *рис. 83*
- Ризофор 119, *рис. 56*
- клубневидный *рис. 56*
- Ринхолит 305, *рис. 197, 199*
- Рифообразование *рис. 331*
- Рифостроители *рис. 331*
- Рифы *рис. 6*
- атолловые *рис. 331*
- береговые *рис. 331*
- океанические *рис. 331*
- Ромбы поровые *рис. 261*
- Рост биполярный *рис. 10*
- радиальный *рис. 10*
- униполярный *рис. 10*
- Ростр 329, *рис. 205, 222*
- Рот *рис. 130, 135, 294*
- Рубец листовой 121, *рис. 54, 56*
- листьев-филлоидов *рис. 56*
- прикрепления *рис. 178*
- Рубчик *рис. 54*
- Руги 234
- Рудимент ростра *рис. 223*
- Руки 384, *рис. 196, 197, 205, 223, 263, 264*
- ветвящиеся *рис. 263*
- неветвящиеся *рис. 263*
- с присосками *рис. 221*
- «Руки» крыловидные *рис. 281*
- Рыльце *рис. 74*
- Ряды зубов *рис. 175*
- наследственной изменчивости аналогичные и гомологичные 26
- Свертывание трилобитов *рис. 160*
- двойной тип *рис. 160*
- дискоидальный тип *рис. 160*
- сфероидальный тип *рис. 160*

- Связка 264, 280, *рис. 11*
- внутренняя 283
- наружная 283
- сложная 283
- Связи пищевые 42
- родственные *рис. 138, 169, 219*
- трофические 42, *рис. 5*
- эволюционные *рис. 323*
- Сгущения жизни 50, *рис. 6*
- Сегмент (-ы) 129
- головной *рис. 237*
- конечный *рис. 165*
- монетовидный 311
- мускулатуры *рис. 288, 323*
- ножной *рис. 237*
- нуммулоидальные 311
- округлый *рис. 63*
- папоротников (см. пёрышки)
- сифона *рис. 199*
- туловищный *рис. 237*
- члеников стебля *рис. 279*
- эллипсоидный 311
- Сегментация 427
- Седло 314, 362, *рис. 203, 244, 249*
- вторичное 322
- нерассеченное *рис. 203*
- рассеченное *рис. 203*
- цельное *рис. 203*
- Семена *рис. 66, 72*
- двусторонне-симметричные 133
- радиально-симметричные 133
- ягодоподобные *рис. 73*
- Семенник *рис. 228*
- Семя 111, *рис. 67*
- радиально-симметричное *рис. 69*
- Семязачаток 112, 132, *рис. 70*
- Семяпочка 112
- Сепион 331
- Септа (-ы) 210, 226, 228, 304, *рис. 99, 135, 139–141, 144, 197, 227*
- боковая 233
- добавочная *рис. 139*
- большая 233, *рис. 140*
- главная 233, *рис. 139, 140*
- малая 233, *рис. 140*
- противоположная 233, *рис. 139*
- срединная 356, *рис. 236, 242, 243, 245–247*
- шипообразная 229
- шиповидная *рис. 136*
- Сердце *рис. 154, 172, 187, 194*
- Сердцевина *рис. 55, 72, 73*
- Серия зачаточных медуз *рис. 131, 133*
- зубцов *рис. 196*
- Серпулиты 251
- Сестонофаги 42, *рис. 5*
- Сеть эндоплазматическая *рис. 30*
- Сечение осевое *рис. 107, 189*
- перегородок *рис. 99*
- поперечное *рис. 107, 265*
- продольное *рис. 107, 189*
- тангенциальное *рис. 231*
- экваториальное *рис. 107*
- Сидула 420, *рис. 281, 284*
- Силицит 73
- Симбиогенез 88, *рис. 30, 31*
- Симбиоз *рис. 122, 137*
- Симбионты *рис. 87*
- Симметрия бирадиальная 239
- двусторонняя 399
- пятилучевая 381, 399
- радиальная 381
- Симфиза *рис. 205*
- Синапгий 111
- Синапгий 314
- Синсанкрум 472
- Синус мантийный двустворок 282, *рис. 174, 176, 177, 181, 182*
- раковины брахиопод 362, *рис. 241, 249*
- Система амбулакральная (водно-сосудистая) 380, *рис. 256*
- ирригационная 195, *рис. 115*
- асконоидная 195, *рис. 114, 115*
- лейконоидная 195, *рис. 115*
- сиконоидная 195, *рис. 115*
- мускульная 360, *рис. 205*
- нервная *рис. 194*
- пищеварительная *рис. 235*
- проводящая *рис. 45*
- сифональная *рис. 201*
- стерженьков 213
- Систематика 86
- Сифон (-ы) брахиопод *рис. 239*
- гастропод *рис. 187, 191*
- головоногих 302, *рис. 197, 205, 207, 222, 227*
- брюшной *рис. 203*
- краевой *рис. 200*
- сложный 305
- узкий 305, *рис. 200*
- широкий 305, *рис. 200*
- двустворок 278
- Сифоностела амфифлойная и эктофлойная 109, *рис. 44*
- Скафоподы *рис. 25*
- Скелет 63, *рис. 64, 124, 130, 135, 147, 263, 303, 304, 308, 310, 311, 314, 315, 320, 321*
- агглютинированный 64
- внутренний *рис. 25*

- известковый 67, *рис. 144, 265*
- карбонатизированный 65
- кремневый 67, *рис. 19*
- личиночный 377
- минеральный 65, *рис. 327*
- органический 64
- осевой *рис. 291*
- основания полипа *рис. 135*
- промежуточный 232
- протеиновый 65
- псевдохитиновый 65
- секреторный 64
- силицитизированный 65
- стенки *рис. 135*
- фосфатный (фосфатизированный) 67
- хитиновый 65
- целлюлозный 64
- Складки внутренние спиральные 295, *рис. 186, 189*
- перегоронок *рис. 99*
- подошвы полипа *рис. 135*
- тела *рис. 117*
- Склериты 239, 409, *рис. 145, 277*
- Склеробласты 195, 234
- Склон континентальный 51, *рис. 6, 21*
- Скеледонты 251, *рис. 151*
- «Скорлупка» ооспоры *рис. 42*
- Скульптура раковины *рис. 204*
- След листовой 111, 121, *рис. 45, 54, 55*
- прикрепления брахиолой *рис. 261*
- прирастания рук *рис. 247*
- ряби *рис. 9*
- Следы жизнедеятельности *рис. 9*
- Слепки негативные и позитивные 61
- Слепок полости *рис. 14*
- Слияние спикул *рис. 255*
- Слоевидные 98, 113, *рис. 42*
- Слой внешний морщинистый 233, *рис. 136*
- внутренний *рис. 130*
- волокнистый *рис. 241*
- вторичный известковый *рис. 241*
- гастральный *рис. 130*
- конхиолиновый *рис. 172*
- мезодермный *рис. 228*
- наружный *рис. 130, 172, 241*
- органический *рис. 239*
- перламутровый *рис. 172*
- пластинчатый *рис. 172*
- поверхностный *рис. 247*
- покровный *рис. 247*
- призматический *рис. 172*
- фарфоровидный *рис. 172*
- фосфатный *рис. 239*
- эктодермальный *рис. 228*
- эпидермальный *рис. 130*
- События биотические 520
- Сооружения органогенные *рис. 331*
- Сорусы 111, *рис. 46*
- Сосуды кровеносные *рис. 266*
- растений 109, 144
- Соцветия простые и сложные 145, *рис. 75*
- Спайка 329, *рис. 222*
- Спикула (-ы) губок 195, 196, *рис. 114, 116*
- кремневая *рис. 120*
- многоосная 196
- одноосная 196, *рис. 119, 120*
- трехосная 196, 198, *рис. 116, 119*
- четырехосная 195, *рис. 118, 119*
- фонарная *рис. 116*
- известковая кораллов *рис. 17, 145*
- трехлучевая иглокожих *рис. 255*
- Спирacula 389, *рис. 262*
- Спираль *рис. 300*
- зубная *рис. 300*
- лофофора *рис. 238*
- Спонгин 196
- Спонголит 73, 201
- Спондилей 356, *рис. 236, 242*
- Спора (-ы) 111, *рис. 46, 48, 50, 54, 58–60, 63, 83*
- Спорангий 111, *рис. 46, 48–50, 53, 58–60, 63, 66, 83, 88*
- Спорангиофоры 125, *рис. 58*
- Спорогон 114, *рис. 47*
- Спорофилл *рис. 50, 52*
- Спорофит моховидных *рис. 47*
- папоротника 111, *рис. 46*
- плауна зрелого и юного *рис. 50*
- проптеридофитов *рис. 48*
- хвоща зрелого *рис. 58*
- Способ образования мезодермы телобластического 218, *рис. 129*
- энтероцельный 218, *рис. 129*
- Стадия (-и) клубкообразная начальная у фораминифер *рис. 98*
- развития личинки *рис. 135*
- полипа *рис. 135*
- постановки конечностей *рис. 302*
- спикул *рис. 255*
- Статолиты 224
- Ствол *рис. 51, 56, 60, 72, 73*
- маноксидический 122
- нервный *рис. 172*
- пикноксидический 135
- Створка (-и) *рис. 27, 36, 118, 162, 163, 234, 235, 242*
- брахиальная 354

- брюшная 354, *рис. 235–237, 239, 240, 242–249, 251*
- известковая *рис. 152*
- левая *рис. 174–177, 179–183*
- материнская *рис. 36*
- неравносторонняя 281
- нижняя *рис. 183*
- педальная 354
- правая *рис. 175–177, 179–183*
- равносторонняя 281, *рис. 177*
- сбоку *рис. 27*
- спинная 354, *рис. 235–240, 242–251*
- хитиновая *рис. 152*
- Стебель губок *рис. 115*
- иглокожих *рис. 260–263*
- круглый *рис. 263*
- пятиугольный *рис. 263*
- птеробранхий *рис. 281*
- растений *рис. 48, 53, 55, 59, 60, 68, 69*
- с филлоидами *рис. 53*
- Стебельки 259, *рис. 158*
- Стела 109, *рис. 44, 60*
- Стенка альвеолярная *рис. 99*
- внешняя цистада *рис. 228*
- внутренняя 207, 210
- двухслойная *рис. 95, 99*
- дорсальная *рис. 227*
- инвагинационного типа 213
- клетки *рис. 30*
- кораллита *рис. 18, 144*
- ложнопористая 362, *рис. 241*
- наружная 210
- однослойная *рис. 99*
- органическая *рис. 232*
- пористая 362, *рис. 241*
- раковины *рис. 99, 172, 197, 239*
- сплошная 362, *рис. 241*
- трехслойная *рис. 99*
- четырехслойная *рис. 99*
- Стенобионты 48
- Стереом чашечки 377, *рис. 255*
- Стержень известковый *рис. 145*
- Стерженьки 203
- радиальные 211
- Стигма 119
- Стигмарины 119
- Столб позвоночный 429
- Столбик (-и) кораллов 228
- в виде колонны 233
- грифельвидный 233
- пластинчатый 233
- простой 233
- сложный 233
- нуммулитид *рис. 107*
- осевой гастропод 295, *рис. 189*
- пестика цветка *рис. 74*
- Столотека 421, *рис. 283*
- Стомохорд 418
- Стопа *рис. 303*
- Стопоходящие 453
- Сторона боковая *рис. 199, 200, 202, 203*
- брюшная *рис. 165, 197, 199–202, 208, 212, 222*
- вентральная *рис. 206*
- внутренняя *рис. 239*
- спинная *рис. 165, 222*
- перегородки *рис. 216*
- Стратиграфия секвентная 21
- событийная 21
- Стробил 119, *рис. 50–52, 58–60, 70*
- женский (мегастробил) 132, *рис. 67, 72*
- мужской (микростробил) 132, *рис. 72, 73*
- обоеполый *рис. 72*
- «шишка» *рис. 72*
- Стробилиция 224
- Строение зуба лабиринтовидное 455
- конечностей *рис. 317*
- растений клеточное *рис. 47*
- тела метамерное 250
- модульное 250
- Строматолиты 94, *рис. 34, 334*
- Струйки нарастания *рис. 203*
- Структуры осевые *рис. 140, 143*
- турбидитовые *рис. 9*
- Струя реактивная *рис. 196*
- Сублитораль 53, *рис. 6, 21*
- Субфоссилии 60
- Сукцессия 50
- Сумка выводковая 481
- Супралитораль 52, *рис. 6*
- «Сферактиноиды» 205
- Сходство конвергентное 296
- Таблички иглокожих амбулакральные *рис. 256*
- анальные 392
- базальные (основные) 389, 390, 392, *рис. 262, 263*
- боковые (латеральные) 389, *рис. 266*
- брахиальные 392
- брюшные *рис. 266*
- дельтоидальные 389, *рис. 262*
- интербрахиальные 392
- интеррадиальные 389
- инфрабазальные (нижнеосновные) 390, *рис. 263*
- латеральные (боковые) 389, *рис. 266*
- нижнеосновные (инфрабазальные) 392, *рис. 263*
- оральные (ротовые) 391

- основные (базальные) 389, 390, 392, *рис. 262, 263*
- радиальные 389, *рис. 262, 263*
- ротовые (оральные) 392, *рис. 261*
- спинные *рис. 266*
- кремнезема радиолярий *рис. 19*
- кроющие рещептакулит 206, *рис. 124*
- Таз *рис. 303, 311*
- Таксон 82
- Таксономия 86
- Талеолы 362, *рис. 241*
- Таллом 98, *рис. 83*
- Танатоценоз 57
- Тафономия 20, 57
- Тафоценоз 57
- Тека 383, 419, *рис. 260, 263, 281, 287*
- Текториум внутренний *рис. 99*
- наружный *рис. 99*
- Тектур *рис. 99*
- Тело губки *рис. 115*
- мягкое *рис. 135, 187, 191, 235, 280*
- позвонка 429, *рис. 304, 305*
- амфищельное, гетерощельное, платищельное 429
- Телом 125
- Тельсон 262, 268, *рис. 165*
- Тении 210
- Тёрка *рис. 187*
- Техногей 36
- Техноцен 36
- Тигны 213
- Ткань (-и) кораллов промежуточная сетчато-игольчатая *рис. 143*
- пузырчатая из диссепиментов 233, *рис. 140*
- мантии двустворок соединительная *рис. 172*
- растений *рис. 55*
- воздухоносная *рис. 52*
- механическая 108, 109
- образовательная 108
- основная 108
- питательная 146
- покровная 108
- проводящая 108
- Торакс 257, *рис. 154*
- Трабекулы палочковидные *рис. 99*
- Тракт кишечный *рис. 288*
- Трансформация клеток *рис. 114*
- Трахеи 269
- Трахеиды 109
- Трепанг 409
- Триада тек 421, *рис. 283*
- Тривиум 399
- Трубка (-и) минерализованная *рис. 8*
- нервная хордовых *рис. 288*
- погонофорат 282
- полигональная гелиолитоидей 232
- пыльцевая растений 133
- септальная головоногих 304, 306, 314, *рис. 198, 200, 201, 203*
- длинная прямая *рис. 198*
- короткая загнутая *рис. 198*
- короткая прямая *рис. 198*
- крючковидно изогнутая *рис. 198*
- ортохоанитовая 306, *рис. 198*
- проохоанитовая 314, *рис. 203*
- ретрохоанитовая 314, *рис. 203*
- циртохоанитовая 306, *рис. 198*
- прямая *рис. 198, 200*
- соединительная кораллов 229
- хитиновая сцифоидных *рис. 133*
- Трубочка *рис. 134*
- известковая *рис. 120, 151*
- симбионтов *рис. 122*
- полигональная пористая
- тека *рис. 281*
- червей *рис. 137*
- Туловище 291, *рис. 281*
- асимметричное 292
- Турбидиты *рис. 9*
- Туф харовый 107
- Тычинка 145, *рис. 74*
- Тяж воздухоносный 121
- паренхимный *рис. 54*
- спинно-мозговой *рис. 305*
- Углубление (-я) в центре раковины *рис. 107*
- между складками тела *рис. 117*
- продольные на ядре жилой камеры *рис. 200*
- Уздечки 417
- Узел нервный *рис. 172, 187, 228*
- Ультраабиссаль 53, *рис. 6*
- Уровень напластования *рис. 13*
- Усики-цирри *рис. 264*
- Уступ рифовый *рис. 334*
- Устье у гастропод 293, *рис. 186*
- голостомное 292
- сифоностомное 293
- цельное 295
- головоногих 303, *рис. 203, 208—213, 216*
- губок центральной полости *рис. 114, 115*
- мшанок 346
- фораминифер арковидное 181
- лучистое 178
- петлевидное 181
- ситовидное *рис. 93, 95*
- с зубовидным выступом 178

- щелевидное припупковое 179, *рис. 191*
- Устьеце 108, *рис. 48, 52, 67, 71, 72*
- Утолщение мозолевидное *рис. 190*
- Ушки 285, 323, 368, *рис. 179, 215, 236, 249*
- Фалангоходящие 453
- Фауна 49
 - «гиппарионовая» 487
 - «индрикотериевая» 488
 - «тургайская» 488
- Фауногенез 19
- Фибриллы белка *рис. 19*
- Фибры 361
- Филлиды 110
- Филлоиды 110, *рис. 45, 52, 53, 56*
- Филлосперма 138
- Филогенез 25, *рис. 147*
- Филогения 25, *рис. 206, 314*
- Фильтратор 194, 355
- Фитолеймы 105
- Фитопланктон 45, *рис. 5, 6*
- Фитофаги 164
- Фитоценоз 97
- Флора 49
 - бореальная *рис. 80*
 - мезофитная *рис. 79*
 - нотальная *рис. 80*
 - палеофитная *рис. 79*
 - экваториальная *рис. 80*
- Флорогенез 19
- Флоэма 109, *рис. 44, 48, 55, 72*
- Фолии 213
- Фонарь аристотелев 380, *рис. 256*
- Форамен 356, 363, *рис. 236, 242, 244, 248, 250, 251*
- Форма (-ы) бентосная *рис. 160*
 - зарывающаяся червеобразная *рис. 333*
 - прикрепленная *рис. 133*
 - древесная *рис. 60*
 - древовидная *рис. 62*
 - живородящая 294
 - жизненная *рис. 316*
 - колониальная археоциат и губковых *рис. 333*
 - хитиновой *рис. 326*
 - колонии ветвистая 204
 - пластинчатая 204
 - цилиндрическая 204
 - шаровидно-сфероидная 204
 - кустарникоподобная *рис. 333*
 - личиночная 262
 - макросферическая *рис. 102*
 - медузоподобная *рис. 336*
 - микросферическая *рис. 102*
 - нитчатая септированная *рис. 329*
- одиночная археоциат и губковых *рис. 333*
- одиночных кораллов *рис. 134*
- блюдцеобразная *рис. 134*
- дисковидная *рис. 134*
- коническая *рис. 134*
- пирамидальная *рис. 134*
- туфелькообразная *рис. 134*
- цилиндрическая *рис. 134*
- четырехгранная *рис. 134*
- пёрышек растений *рис. 65*
- планктонная *рис. 133, 160*
- сегментированная *рис. 333*
- тела *рис. 300*
- травянистая *рис. 333*
- Фоссилизация 20, 68, *рис. 11, 18, 19*
 - мягкого тела *рис. 8*
 - трубки *рис. 8*
- Фоссилии 60
- Фосула 233, *рис. 139*
- Фосфатизация 69
- Фотобиосфера 50
- Фотосинтез 90, *рис. 32, 90*
- Фототрофы 90
- Фрагмокон 304, 329, *рис. 222*
- Фруктификация 112
- Фурка 264
- Хадаль 53
- Харочит 107
- Хвост *рис. 12, 303*
- Хелицеры 268, *рис. 165*
- Хемосинтез 90, *рис. 32, 90*
- Хемотрофы 90
- Хемофоссилии 62
- Хеты *рис. 237*
- Хилидий 363, *рис. 242*
- Хоаноциты 194, *рис. 114, 120*
- Хоаны 449
- Хобот птеробранхий *рис. 281*
- Хоботок *рис. 150*
- Ходы ископаемых грызунов *рис. 15*
 - смоляные растений 143, *рис. 73*
- Хоматы 177, *рис. 100*
- Хорда 427, *рис. 288, 290*
- Хребет подводный *рис. 6*
- Цветок 144, 145, *рис. 74*
- Цветоложе *рис. 74*
- Цевка 472
- Цекум 316, *рис. 205, 207*
- Целлюлоза 65
- Целобластула *рис. 129*
- Целом *рис. 129*
- Цемент зуба 479, *рис. 319, 320*

- Цененхима 228, 232, 238
 Ценогенез 30
 Ценосарк 228, 239
 Цепочка нервная *рис. 154*
 Церкви 271
 Цефалон 255, *рис. 154*
 Цикл жизненный книдарий 222, *рис. 131, 135*
 — клеток *рис. 16*
 Цикломорфоз 25
 Цирри-усики 392, *рис. 264*
 Цистид 345
 Цистифрагмы 349
 Цистозооций 347, *рис. 229*
 Цитоплазма 164, *рис. 87*
 Часть корней воздушная *рис. 72*
 — раковины начальная *рис. 202*
 — створки примакушечная *рис. 181*
 — чашечки приротовая *рис. 261*
 — черепа лицевая *рис. 321*
 Чашечка *рис. 254, 261, 263*
 — дициклическая 392, *рис. 263*
 — коленная *рис. 303*
 — моноциклическая 392, *рис. 263*
 — чашелистиков *рис. 74*
 Чашка 233
 Челюсть *рис. 187, 300*
 — верхняя 262, 315, *рис. 205, 319, 321*
 — нижняя 262, 315, *рис. 12, 205, 300, 310, 319, 321*
 Череп *рис. 12, 303—306, 319, 321, 324*
 — анапсидный 458, *рис. 307*
 — диапсидный 458, *рис. 307*
 — парапсидный 458, *рис. 307*
 — синапсидный 458, *рис. 307*
 — хрящевой 432, 480
 — эвриапсидный 458, *рис. 307*
 Чехол тела рачка 266
 Чехлы микрофоссилий *рис. 329*
 Чешуя 206, *рис. 292*
 — ганоидная 443, *рис. 297, 301*
 — кожная *рис. 323*
 — космоидная 443, *рис. 297, 301*
 — костная 443, *рис. 297, 301*
 — ктеноидная 444, *рис. 301*
 — циклоидная 444, *рис. 297, 301*
 — плакоидная 443, *рис. 297, 300*
 Членики рук 392, *рис. 263*
 — стебля 392, *рис. 263, 279*
 — круглого *рис. 263*
 — пятиугольного *рис. 263*
 Шевроны 284, *рис. 177*
 Шейка зуба 414, 478, *рис. 292, 319*
 Шельф 51, *рис. 6, 9, 21*
 — мелководный *рис. 9*
 — промежуточный *рис. 9*
 Шея *рис. 314*
 Шип *рис. 87, 105, 222, 260*
 — конический *рис. 232*
 — осевой *рис. 186*
 — щётный 257
 Шишка женская *рис. 73*
 — мужская *рис. 73*
 «Шишка»-стробил *рис. 72*
 Шкала геологическая 31
 — стратиграфическая 31, 33, 34
 Шлейф 366, *рис. 247*
 Шов диска диатомей 101
 — лицевой трилобита 257, *рис. 154*
 — заднешётный 257, *рис. 154*
 — переднешётный 257, *рис. 154*
 — угловощётный 257, *рис. 154*
 — оборотов аммонитов 312
 — радиальных перегородок нуммулитид *рис. 107*
 — сегментов члеников стеблей *рис. 263, 279*
 — септальный у фузулинид *рис. 99*
 — черепа венечный *рис. 321*
 — ламбдовидный *рис. 321*
 — чешуйчатый *рис. 321*
 Щеки трилобитов неподвижные 255, 257, *рис. 154*
 — подвижные 257, *рис. 154*
 Щель (-и) альвеолярная белемнита 329, *рис. 222*
 — биссусная двустворок 290
 — жаберная хордовых *рис. 288, 295, 323*
 — мантийная гастропод *рис. 188*
 — разверзания пыльцы 132
 — споры трехлучевая 122, *рис. 63*
 Щетинки 417, *рис. 237*
 Щит бесчелюстных позвоночных *рис. 293*
 — птеробранхий головной *рис. 281*
 — трилобита головной 255, *рис. 154*
 — хвостовой 257, *рис. 154*
 Щиток вершинный иглокожих 381, 398, *рис. 256, 268, 270, 271, 273—275*
 — дициклический 398, *рис. 268, 271*
 — интеркалярный (удлиненный) 398
 — компактный 399, *рис. 268*
 — монобазальный 399, *рис. 268*
 — моноциклический 398, 400, *рис. 268, 271*
 — разорванный 399, *рис. 268*
 — удлиненный (интеркалярный) 399, *рис. 268*
 — сложный соцветия растений *рис. 75*
 Щупальца гастропод *рис. 191*

- головоногих 302, *рис. 197*
- с присосками *рис. 196*
- гребневиков *рис. 149*
- кораллов 220, *рис. 18, 130, 137, 141, 143*
- зачаточные *рис. 135*
- перистые *рис. 145*
- полноценные *рис. 135*
- лопатоногих приротовые 301, *рис. 194*
- мшанок *рис. 228*
- погонофорат *рис. 280*
- полухордовых 419
- птеробранхий *рис. 281*
- хордовых *рис. 288*

Эволюция конечностей лошадиных *рис. 317*

- мозга *рис. 318*
- наземных флор *рис. 79*
- органического мира *рис. 31*
- растений *рис. 43*

Эврибионты 48

Эвстела 110, *рис. 44*

Эвфоссилии 60

Экзина 132

Экзоскелет 431

Экогенез 19

Экостратиграфия 21

Экзилезооций 347

Эктоплазма 164, 169, 184

Эктодерма 218, *рис. 129*

Элатеры 114

Элементы дна геоморфологические *рис. 6*

- игл морского ежа *рис. 255*
- конодонтовые 437, *рис. 295, 296*
- листовидные *рис. 296*
- платформенные *рис. 296*
- стержневидные *рис. 296*
- скелетные смежные рецептакулит *рис. 124*

Эллипсоиды внутренние *рис. 109*

Эмаль 443, 479, *рис. 292, 319, 320*

Эмбриогенез *рис. 129*

Эмергенцы 110, *рис. 45, 53*

Эндемик 49

Эндоконы 305, 310, *рис. 200*

Эндоплазма 164, 169, 184

Эндосимбиоз 88, *рис. 30–32*

Эндосифон 310, *рис. 201*

Эндоскелет 429

Эндосперм 146

Энтодерма 218, *рис. 129*

Эпибатияль 53, *рис. 6, 21*

Эпиболия *рис. 129*

Эпидерма 108, *рис. 59*

Эпидермис 108, 139

Эпистом 348

Эпистрофей 476

Эпитека диатомей 100, 234, *рис. 36*

- базальная строматопороидей 204
- морщинистая кораллов 232, 233, *рис. 4, 136, 139*

Эпителит мантии внутренний *рис. 172*

- наружный *рис. 172*

Эпифауна 44

Эукариоты *рис. 33*

Эуфоссилии 60

Эфира 224, *рис. 131*

Югум 369, *рис. 249, 250*

Ядро(-а) головного отдела *рис. 293*

- клетки 164, *рис. 17*
- окаменевшее сердцевины ствола *рис. 72*
- раковины моллюсков *рис. 170, 197, 200–202, 215*
- гидростатических камер *рис. 215*
- жилой камеры *рис. 200, 215*
- как форма сохранности 60
- внешнее 61, *рис. 27*
- внутреннее 61, *рис. 27, 293*

Яйцеклетка оплодотворенная *рис. 58*

Яичник *рис. 228*

Яйцо *рис. 131, 311*

Яма височная 457

Ямка (-и) базальная конодонтов 439, *рис. 295*

- вертикальная связочная двустворок 283, *рис. 179*
- для внутренней связки двустворок *рис. 177, 179, 181*
- для зубов двустворок *рис. 175, 183*
- замка остракод *рис. 162*
- мантийная брахиопод *рис. 241*

Янтарь *рис. 166*

- Acaciaephyllum puc.* 76
Acantharia 165, *puc.* 84, 85
Acanthaster puc. 265
– *planci* 396
Acanthochaetetes 201, *puc.* 120
Acanthodei 446, 497, *puc.* 299
Acantholoma tuberculata puc. 160
Acephala 279, 519
Acitiramus puc. 165
Aconeceras puc. 196, 205
Acrania 428, 429, 495, *puc.* 323
Acritarchi 508
Acropora 238, *puc.* 143
Actaeonella puc. 192
Actinobacteriobionta puc. 29
Actinoceras puc. 201
Actinoceratoidea 305, 311, 339, *puc.* 195, 201
Actinopoda 167
Actinopterygii 451, *puc.* 301
Actinostroma puc. 122
Actiodactyla 485
Adeloblatta columbiana puc. 166
aff. (affinis) 515
Afrenulata 417
Agetochorista tillyardi puc. 166
Agnatha 431, 432, 496, *puc.* 323
Agnostida 258
Agnostus puc. 156
Ajacyathida 212, 213, *puc.* 127
Ajacyathus puc. 127
Alaria 105
Aldanocyathus puc. 127
Aldanophyton 120
Alethopteris puc. 68
Allactaga 13
Allogromia 512, 513, *puc.* 90
Allogromiida 65, 171, 182, 189, *puc.* 90, 108
Allosaurus 468
Allotheria 480
Altaicyathus 216
Alvarezsauridae puc. 314
Alveolites 12
Amblisiphonella puc. 123
Ammodiscida 171, 172, 182, 183, 189, *puc.* 92, 108
Ammodiscus puc. 92
Ammonia puc. 103
Ammonitida 77, 318, 323, 339, 340, *puc.* 216, 217, 219
Ammonoidea 305, 312, 318, 337, 339, 516, *puc.* 195, 204, 205, 207, 219
Amniota 431, 457
Amoebina 167
Amphibia 453, 497, 503, 505, *puc.* 304
Amphidonta 14
Amphioxus 496, *puc.* 288
– *lanceolatus* 428
Amphiphilis squamata puc. 255
Amphipora 204
Amplexus puc. 140
Ampullina 12, 343, 515
– *patula* 514
Anamalocaris puc. 334
Anamnia 431
Anarcestes puc. 208
Anarcestida 318, 323, 339, *puc.* 208, 219
Anaspida 436, 497
Ancyloceras puc. 217
Ancylus puc. 193
Ancyrochitina sp. puc. 326
Angiospermae 144
Angochitina sp. puc. 326
Animalia 88, 162, 530
Anisomyaria 285
Ankylosauria 469
Annelides 250, *puc.* 84, 151

- Annularia puc.* 60
Anoxyphotobacteriobionta puc. 29
Antalis puc. 194
Antedon puc. 264
Anthophyta 144
Anthozoa 202, 220, 228, 241-243, 245, 516,
516, *puc.* 130, 135
Anthropoidea 493
Antiarchi 445, *puc.* 298
Aporrhais 343, *puc.* 190
Arachnida puc. 165
Araliopsoides puc. 76
Arberia minasica puc. 66
Arberiales 133, 159, *puc.* 66
Arberietta vulgaris puc. 66
Arca puc. 177
– *noae* 343
Archaeocalamites puc. 60
Archaeoceti 490
Archaeocidaridaris puc. 271
Archaeoconularia puc. 133
Archaeocyathi 194, 210, 212, 517, *puc.* 84,
125
Archaeocyathida 213
Archaeocyathus puc. 128
Archaeodiscina puc. 325
Archaeogastropoda 295, *puc.* 188
Archaeolithothamnium puc. 35
Archaeolynthus 216, *puc.* 126
– *sibiricus* 216, *puc.* 126
Archaeopteris 131, 151, 152, *puc.* 63
Archaeopteryx 34, 474, 475, 546, *puc.* 315,
333
Archaeornithes puc. 314
Archaeotenericutobacteriobionta puc. 29
Archeata 207
Archimedes puc. 231
Archodus puc. 292
Archosauria 459, 464, *puc.* 310
Arctica puc. 181
Arctostrea puc. 178
Argonauta puc. 223
Arthrodira 445, *puc.* 298
Arthropoda 252, 272, 517, *puc.* 84
Articulata 124, 357, 361, 373, 375
Artiodactyla 482, 490
Artisia 141, 153, *puc.* 72
Asaphus puc. 158, 333
– *expansus* 274
Assilina puc. 107
Asterias 396
Asteroidea 394, 412, *puc.* 254, 258, 265, 278
Asteroxylon 119, *puc.* 53, 333
Asterozoa 382, 394, 396, 410, 412, 415
Astropecten puc. 265
Astrorhiza puc. 91
Astrorhizida 171, 181-183, 189, *puc.* 91, 108
Astylospongia puc. 118
Ataxophragmiida 171, 175, 189, *puc.* 97, 108
Ataxophragmium puc. 97
Athyridida 368, 369, 375, *puc.* 250, 253
Athyris puc. 250
Atrypa puc. 248
Atrypida 368, 375, *puc.* 248, 253
Aulopora puc. 136
Auloporida 229, 230, 243, 246, *puc.* 136, 138
Aulosteges puc. 247
Aves 472, 497, 505, *puc.* 314, 315
Avimimus 468, 499, *puc.* 311
Aysheaia puc. 334

Bacillariophyta 100
Bacteria 88, 90, 516, 527
Bactrites 343, *puc.* 202
Bactritoidea 305, 311, 339, 516, *puc.* 195,
202, 218
Baculites 12, *puc.* 215, 218
– *codyensis puc.* 215
Baiera puc. 67
Balanophyllia 244
Balanus 266
Balanus s.lato puc. 164
Bardocarpus puc. 72
Barrandeina puc. 333
Barroisia puc. 123
Bathymodiolus puc. 7
Belemnitella puc. 222
Belemnitida 331, 516, *puc.* 195, 222
Belemnoidea 329, 331, 516
Bellerophon puc. 188
Bennettitales 137, 139, 159, *puc.* 70, 71
Benthosuchus 455, *puc.* 304
Bergeria 121, *puc.* 55
Bergeromellus puc. 157
Betula alba 86
Beyrichia puc. 162
Biasaloceras puc. 214
Bicyathus 216
Bigenerina puc. 96
Bilateria 218, 248, *puc.* 84
Birkenia puc. 333
Bivalvia 82, 276, 279, 333-335, 519, *puc.* 168,
169, 172, 174, 175, 184, 185
Blastoidea 384, 389, 410, 412, 415, *puc.* 254,
258, 262, 278
Blattoptera puc. 166
Bockia puc. 260, 333
Bolboporites 386, 396, *puc.* 260, 333
Bothriocidaridaris puc. 269
Bothriocidaroida 399, 414, *puc.* 269

- Bothriolepis puc.* 298, 333
Bowmanitales 126, *puc.* 59
Brachiopoda 354, 373, 517, *puc.* 84, 235
Branchiata 261
Branchiosaurus puc. 333
Brontosaurus 467
Bryophyta 113, 157, *puc.* 47
Bryozoa 345, 517, *puc.* 84
Buccinum puc. 191
Buchia 286, 290, 343, *puc.* 179
Bulimina puc. 104
Buliminida 171, 181, 189, *puc.* 104, 108
Burgessia puc. 334
Burgessochaeta puc. 334

Cadoceras puc. 216
Cadulus puc. 194
Calamitales 126, 160
Calamites 153, *puc.* 60, 333
Calamodendron puc. 60
Calamostachyales 126, 160, *puc.* 60
Calamostachys puc. 60
Calceola 12, *puc.* 141
– *sandalina* 245
Calcispongia 197, 200, 205, *puc.* 119, 125
Calliasterella puc. 265
Callixylon 131
Calpionella 186, *puc.* 111
Calyptogena puc. 7
Camarotoechia 376
Campstromatoidea puc. 258
Canadaspis puc. 334
Canadia puc. 151
Canoidea 484
Capsulocyathida 206, 212, 213, *puc.* 127
Cardium puc. 181
Carnivora 483
Carpozoa 383
Caryophyllia 244, *puc.* 20
Cassandra limbata 190
Catarrhini 493
Catenipora 12, *puc.* 136
Caulopteris puc. 62
Cephalaspides 437
Cephalopoda 276, 301, 305, 306, 333-335,
337, 339, 343, *puc.* 168, 169, 195, 196
Ceratarges armatus puc. 160
Ceratites puc. 212
Ceratitida 318, 321, 339, *puc.* 212, 219
Ceratium macroceras puc. 39
– *tripos puc.* 39
Ceratoporella puc. 120
Ceratopsia 469
Ceratotrochus 244
Cerithium puc. 189

Cetacea 482, 485, 490
cf. (conformis) 515
Chaetetes 14, *puc.* 121
Chaetetoidea 202, *puc.* 121, 125
Chaetognatha 441
Chalicotheriidae 486, 487
Charnia puc. 10
Charonia puc. 187
Charophyta 106, 157, *puc.* 42
Cheilostomida 349, 351, 353, *puc.* 232, 233
Cheirorhiza puc. 47
Chelicerata 252, 267, *puc.* 152, 153, 165
Cheloniceras puc. 164
Chernyshinella puc. 98
Chiroptera 482, 483
Chitinolagena puc. 90
Chitinosaccus puc. 90
Chitinozoa 509
Chiton puc. 171
Chiton s.lato puc. 171
Chlamys 343, *puc.* 179
Chlorobionta 516, *puc.* 29
Chlorophyta 105, 157, *puc.* 41
Choia puc. 334
Chondrichthyes 446, 497, *puc.* 300
Chonetes s.lato puc. 246
Chonetida 366, 375, *puc.* 246, 253
Chordata 426, 503, *puc.* 84
Choristites 14, *puc.* 249
– *mosquensis* 376
Chovanella maslovii puc. 42
Chromobionta puc. 29
Chromuenia rosanoffii 102
Chrysophyta 101, 157, *puc.* 37, 38
Cidaris 381, 412, 413
– *cidaris* 415
Cidaris s.lato 379, *puc.* 271
Cidaroida 399, 400, 402, 406, 413, 414, *puc.*
271
Ciliaturata puc. 29
Ciliophora 166, 186, *puc.* 84, 85
Cirripedia 263, 266, 272, *puc.* 164
Cladophlebis puc. 64
Cladoxylon puc. 333
class.nov. (classis novum) 514
Clathropteris puc. 64
Clavator reidii puc. 42
Climacammina puc. 95
Climacograptus puc. 286
Cliona 199, 348
Clione 299
Clitambonites 363, *puc.* 242
Clonograptus puc. 283, 286
Clymenia puc. 211
Clymeniida 318, 319, 324, 339, *puc.* 211, 219

- Clypeaster 12, *puc.* 274
 Clypeasteroidea 402, 407, 414, *puc.* 274
 Cnidaria 202, 204, 219, 225, 240–242, 420,
 517, 519, *puc.* 84
 Coccoseridida 232, 246
 Coelenterata 219, 220, 519
 Coeloptychium *puc.* 117
 Coelurosauria, *puc.* 314
 Colchidites *puc.* 220
 Coleoidea 305, 328, 339, *puc.* 195, 223
 Collyrites *puc.* 275
 Colombiceras *puc.* 227
 Conchidium 376, *puc.* 243
 Conchostraca 263
 Condylarthra 482, 485, 486
 Confuciusornithidae *puc.* 314
 Coniferales 143
 Conodonta 437, *puc.* 323
 Conodontophorata 432, 437, 497, *puc.* 295,
 296
 Conularia *puc.* 133
 Conulata 224, *puc.* 133
 Conulus *puc.* 273
 Conus *puc.* 191
 Cooksonia *puc.* 49
 Corallina *puc.* 35
 Corallium *puc.* 145
 Cordaitales 140, 159
 Cordaitanthales 140, 160, *puc.* 72
 Cordaites 141, *puc.* 72
 Coronata *puc.* 258
 Coscinocyathus *puc.* 127
 Coscinodiscus *puc.* 36
 Crania *puc.* 240
 Craniata 360, 429, 495
 Craniida 360, *puc.* 240, 253
 Crematopteris *puc.* 333
 Creodonta 482, 483
 Cribroelphidium goesi 190
 Crinoidea 384, 391, 410, 412, 415, *puc.* 254,
 258, 263, 264, 278
 Crinozoa 382, 384, 391, 396, 410–412
 Crioceratites *puc.* 217
 Crisia *puc.* 229
 Crocodylia 471
 Cromyatractus *puc.* 109
 Crossaster 396
 Crossopterygii 446, *puc.* 301
 Crustacea 272, *puc.* 152
 Crustaceomorpha 252, 260, 272, *puc.* 152, 153
 Cruziana *puc.* 9
 Cryptobionta *puc.* 29
 Cryptocrinites *puc.* 260
 Cryptophyllus *puc.* 163
 Cryptostomida 349, 350, 353, *puc.* 231, 233
 Ctenocystoidea *puc.* 258
 Ctenophora 247, *puc.* 84, 149
 Ctenostomida 348, *puc.* 233
 Cucullaea 12, *puc.* 177
 Cucumaria sp. *puc.* 255
 Cyanobionta 88, 94, 528, *puc.* 16
 Cyathocystis *puc.* 267
 Cycadales 137, 140, 159, *puc.* 71
 Cycadeoidea dacotensis *puc.* 70
 Cycadopsida 131, 133, 137
 Cyclocystoidea *puc.* 258
 Cyclolites 12, *puc.* 143
 Cyclomedusa *puc.* 10
 Cyclostomatida 349
 Cyclostomi 437, 497
 Cyclozoa 221
 Cyndroteuthis *puc.* 222
 Cymatoceras *puc.* 199
 Cynognathus *puc.* 308
 Cyprina 12
 Cyrtendoceras *puc.* 200
 Cyrtobactrites *puc.* 202
 Cyrtograptus *puc.* 285, 286
 Cyrtospirifer *puc.* 249
 Cystoidea 384, 386, 388, 410, 412, 415, 418,
puc. 254, 261, 278
 Cystoporida 348, 349, 353, *puc.* 229, 233
 Cystoseira *puc.* 40
 Cytherella *puc.* 162
 Czekanowskia *puc.* 67
 Czekanowskiales 135
 Daimonelix *puc.* 15
 Dalmanites 274
 Daonella 290
 Decabrachia 329, 331, *puc.* 195
 Deinotherium *puc.* 320
 Deiphon *puc.* 159
 Deltocyathus 244, *puc.* 20
 Demirastrites *puc.* 285, 286
 Dendrida 421, *puc.* 283
 Dendrograptus 426, *puc.* 283, 286
 Dentalium *puc.* 194
 Denticeti 490
 Deshayesites *puc.* 220
 Desmodonta 284, 288, 335, *puc.* 182, 185
 Deuterostomia 218, 248, 354, *puc.* 84
 Diadematoidea 402, 406, 414, *puc.* 272
 Dianulites *puc.* 333
 Diatomeae 100, 157, *puc.* 36
 Diatryma *puc.* 315
 Diblastica 218, 219
 Dibranchiata 305
 Diceras 12, *puc.* 183
 Dickinsonia 428, 496, *puc.* 10, 151, 323, 333

- Dicotyledones 147
 Dicranograptus *puc.* 284, 286
 Dicroceras *puc.* 333
 Dictyochoa *puc.* 38
 Dictyocyathida 213
 Dictyocyathus *puc.* 128
 Dictyonema 421, 426, *puc.* 283, 286
 – flabelliforme 425, *puc.* 287
 Dictyophyllum *puc.* 64
 Didymograptus *puc.* 284, 286
 Dinichthys *puc.* 298, 333
 Dinobionta *puc.* 29
 Dinoflagellata *puc.* 29
 Dinomischus *puc.* 334
 Dinophyta 103, 157, *puc.* 39
 Dinosauria 464, *puc.* 311
 Dioonitocarpidium *puc.* 333
 Dipleurozoa 496, *puc.* 323
 Diplodocus 467
 Diplograptus 426, *puc.* 284, 286
 Diplomoceras 322, *puc.* 215
 Diplopora *puc.* 41
 Diploporita 388, *puc.* 258
 Diplorhina 432, *puc.* 292, 293
 Diplotrypa *puc.* 230
 Dipnoi 450, *puc.* 301
 Dipterus *puc.* 301, 333
 Discocyclina *puc.* 107
 Discosphaera *puc.* 37
 Distephanus *puc.* 38
 – speculum *puc.* 38
 Dokidocyathus *puc.* 127
 Dolichorhinus *puc.* 333
 Dolichosoma *puc.* 333
 Drepanaspis 434, *puc.* 293
 Drepanophycals 119, 157, 158, *puc.* 53
 Drepanophycus 120, *puc.* 53, 333
 Dromeosauridae *puc.* 314
 Duisbergia *puc.* 333
 Duvalia *puc.* 222
 Dvinia 460, *puc.* 308, 333
 Dysodonta 82, 284, 285, 335, *puc.* 178, 179, 185

 Echinarachnius *puc.* 274
 Echinocorys 416, *puc.* 275
 Echinodermata 377, 382, 383, 411, 517, *puc.* 84, 254
 Echinoencrinites *puc.* 261
 Echinoidea 396, 397, 399, 410, 412, 415, *puc.* 254, 258, 268, 278
 Echinolimnadia *puc.* 161
 Echinospaerites *puc.* 261
 Echinozoa 382, 396, 410–412
 Echmatocrinus *puc.* 334
 Ectocochlia 305, 328
 Edentata 482, 483
 Ediacara *puc.* 333
 Edriasteroidea 396, 412, *puc.* 254, 258, 267, 278
 Edrioblastoidea *puc.* 258
 Eifelocrinus *puc.* 264
 Elasmobranchii 447
 Elephas *puc.* 320
 Eleutherozoa 382, 383
 Eligmoodotia 13
 Elphidiella arctica 190
 Elphidium 191, *puc.* 103
 – günteri 190
 – subgranulosum 190
 – subincertum 190
 Embryophyta *puc.* 29
 Enantiornithes 474, *puc.* 314
 Endoceras *puc.* 200
 Endoceratoidea 305, 309, 339, *puc.* 195, 200
 Endocochlia 305, 328
 Endothyra *puc.* 98
 Endothyrida 171, 175, 189, *puc.* 98, 108
 Enteropneusta 419, *puc.* 323
 Eoanthozoa 221
 Eocrinoidea 384, 385, 396, 410, 415, *puc.* 258, 260, 278
 Eosaccoromyces ramosus *puc.* 16
 Eosphaera 106
 Eosuchia 461
 Epithemia *puc.* 36
 Equidae 34, 486
 Equisetales 126, 128, *puc.* 61
 Equisetites *puc.* 333
 Equisetopsida 118, 124, 158, 159
 Erbenoceras *puc.* 208, 218
 Erismacoscinus *puc.* 127
 Etheridgea *puc.* 117
 – goldfussi 209
 Eucalyptocrinites *puc.* 264
 Eucaryota 88, 96
 Euechinoidea 399, 402
 Eufirmicutobacteriobionta *puc.* 29
 Euglenobionta *puc.* 29
 Eumetazoa 89, 193, 217, 218, *puc.* 84
 Euomphalus *puc.* 188
 Euryapsida 459, 462, *puc.* 309
 Eurypteroidea 268
 Eurypterus *puc.* 165
 Eurystomata 348, 349, 353
 Eusthenopteron *puc.* 301
 Euthacanthus *puc.* 299
 Eutheria 480, 482, 501
 ex gr. (ex grege) 515
 Exoconularia *puc.* 133

- Expansograptus *pu.* 284, 286
 Falites *pu.* 163
 fam. nov. (familia nova) 514
 Favistina *pu.* 142
 Favosites 12, *pu.* 18, 137, 333
 Favositida 228, 229, 231, 243, *pu.* 137, 138, 148
 Feloidea 484
 Fenestella 421, *pu.* 231
 Fenestellida 349, 350, 353, *pu.* 231, 233
 Ficophyllum *pu.* 76
 Filicopsida 118, 128, 158, 159, *pu.* 63, 64
 Fissipedia 482-484
 Fissurella 343
 Fistuliporella *pu.* 229
 Flabellum ex gr. *F. pavonium* 244
 Flabellum ex gr. *F. rubrum* 244
 Flemingites *pu.* 52
 Foraminifera 167, 187, 189, 512, 513
 Frenulata 417, 418
 Fungi 88, 161, 530, *pu.* 83
 Fusinus 333
 Fusulina 14, 187 *pu.* 100
 – cylindrica 191
 Fusulinida 171, 177, 183, 187, 189, *pu.* 99, 100, 108
 Gangamopteris 134, 155, *pu.* 66
 Ganolepis *pu.* 301
 Gastropoda 276, 291, 333, 334, *pu.* 168, 169, 187
 gen. nov. (genus novum) 514
 genus 86
 Gephyrocapsa *pu.* 37
 Gigantoproductus *pu.* 247
 Ginkgo 160, *pu.* 67
 – biloba 135
 Ginkgoales 133, 135, 159, *pu.* 67
 Ginkgoopsida 133, 137
 Glaessnerina *pu.* 10
 Glendotricha olgae *pu.* 166
 Globigerina 191, 515, *pu.* 105
 – bulloides 515
 Globigerina ex gr. *G. bulloides* 515
 Globigerinida 171, 181, 183, 189, *pu.* 105, 108
 Globorotalia *pu.* 105
 – tosaensis *pu.* 3
 – truncatulinoides s.l. *pu.* 3
 Globotruncana *pu.* 105
 Gloeocapsomorpha 74, 106, 150
 Glomospira *pu.* 92
 Glomospirella *pu.* 92
 Glossopteridales 133
 Glossopteris 134, 155, *pu.* 66
 Glottidia pyramidata 361
 Glycymeris *pu.* 177
 Glyptosphaerites *pu.* 261
 Gnathostomi 431, 442, 496, 503
 Gogia *pu.* 260
 Gomphotherium *pu.* 333
 Gondolella 504, *pu.* 296
 Goniagnostus *pu.* 156
 Goniasteridae *pu.* 265
 Goniatites *pu.* 210
 Goniatitida 318, 319, 324, 337, 339, *pu.* 210, 219
 Goniodesmia acuminata *pu.* 39
 Goniophyllum 246
 Graptolithina 419, 420, 517, *pu.* 281, 287
 Graptoloidea 420, 421, *pu.* 284–286
 Gryphaea 12, *pu.* 178
 Gshelia *pu.* 140
 – rouilleri 245
 Gymnolaemata 348, 353, 517
 Gymnospermae 132, 158, 159
 Hadrosauridae 470
 Halesium sexangulum *pu.* 109
 Haliotis 343
 Halobacteriobionta 516, *pu.* 29
 Halobia 290
 Halycryptus *pu.* 150
 Halysites 14, 242, *pu.* 136, 333
 Halysitida 229, 231, 242, 243, 246, *pu.* 136, 138, 148
 Hantkenina *pu.* 105
 Haplophragmoides *pu.* 93
 Harpes *pu.* 159
 Hastigerina pelagica *pu.* 87
 Helenia 121, *pu.* 55
 Heliconema *pu.* 16
 Helicoplacoidea 410, *pu.* 254, 258
 Helicoprion 448, *pu.* 300
 Heliodiscus *pu.* 109
 Heliolites 515, *pu.* 137
 – porosus minimus 514
 Heliolites sp. 515
 Heliolites s. str. 515
 Heliolitida 232, *pu.* 137, 138
 Heliolitoidea 228, 232, 243, 245, *pu.* 137, 146, 148
 Heliopora 240
 Heliozoa 167
 Helix *pu.* 193
 Hemichordata 418, 517, *pu.* 84, 281
 Hemicyclaspis 437, *pu.* 294
 Hemicycloleia *pu.* 161
 Hemistreptocrinoidea *pu.* 258
 Hesperornis 475, *pu.* 315
 Hesperornithes *pu.* 314

- Heteroceras puc.* 220
Heterodicerias puc. 183
Heterodonta 284, 286, 335, *puc.* 181, 185
Heterohelicida 171, 181, 183, 189, *puc.* 106, 108
Heterohelix puc. 106
Heterostraci 433, 434, 497, *puc.* 293
Hexacoralla 228, 234, 236, 243, *puc.* 139, 143, 146
Hexactinellida 519
Hexactinellida s. str. 198
Hexagonaria puc. 142
Hexapoda 270
Hibolites puc. 222
Hildoceras puc. 216
Hipparion 486
Hippurites 12
Holectypoida 77, 402, 407, 414, *puc.* 273
Holectypus 416, *puc.* 273
Holocephali 447, 448
Holoptychius puc. 333
Holopus rangi puc. 255
Holothuroidea 408, 411, *puc.* 254, 258, 277, 278
Homalozoa 382, 383, 410, 412, 414, *puc.* 259
Homo 494
– *erectus* 494, 495, *puc.* 321, 322, 324
– *habilis* 494, *puc.* 322
– *sapiens* 494, 495, 506, *puc.* 321, 322
– *sapiens neanderthalensis* 495, *puc.* 324
– *sapiens sapiens* 495, 506, *puc.* 324
Homoiostelea puc. 258
Homostelea puc. 258
Hoplites puc. 207
Horneophyton puc. 49
Hydroconida 514
Hydroconidae 514
Hydroconozoa 221, 514
Hydroconus 514
– *mirabilis* 514
Hydroidea 222
Hydrozoa 202, 220, 222, 223, 242, 420, 516, *puc.* 130–132
Hyalolitha 276, 333, *puc.* 168, 169, 224
Hyalolithes puc. 224, 334
Hyperammia puc. 92
Hypophylloceras puc. 213

Ichthyornis 475
Ichthyosauria 459, 462, *puc.* 309
Ichthyosaurus puc. 309
Ichthyostega 455, *puc.* 304, 333
Icriodus 504, *puc.* 296
Idiognathodus 506, *puc.* 296
Iguanodon 469, *puc.* 311

Iguanodontidae 469
Iliaenus puc. 158
Inarticulata 357, 358, 360
incertae ord. 519
incertae sedis 515
incertus 515
Indricotheriidae 486, 488
Indricotherium 488, *puc.* 316
Inferiobionta puc. 29
Infusoria 166, 186
Inoceramus 286, 290, *puc.* 179
Inostrancevia 460, *puc.* 308, 333
Insecta 269, 272, *puc.* 152, 153, 166, 167
Insectivora 482
Irregulares 212, 213, *puc.* 128
Ishadites puc. 124
Isis s.lato puc. 145
Isuasphaera 520, 530

Johoia puc. 334

Karpinskya laticostata puc. 42
Khangailitida 232
Kionoceras 343
Knorria 121, *puc.* 55
Kolymia 286
Koremagraptus puc. 286
Kotlassia puc. 305

Labechia puc. 122
Labirinthodontia 455
Ladogia puc. 244
Lagena 512, 513, *puc.* 101
Lagenida 171, 177, 183, 189, *puc.* 101, 108
Lagenochitina estonica puc. 326
Lagenostoma puc. 69
Lagenostomales 137, *puc.* 69
Lagomorpha 482, 485
Lagomys 13
Lamellibranchiata 279, 519
Laminaria 105
Lampetra puc. 294
Latimeria 450
Leanchoilia puc. 334
Lebachia puc. 73
Lemur puc. 333
Lenticulina 12, *puc.* 101
Lepas 266, *puc.* 164
Leperditia 264, *puc.* 162
Lepidocarpon puc. 52
Lepidocarpopsis puc. 52
Lepidocyclina 191
Lepidodendrales 118–121, 160, *puc.* 51, 52, 54–57
Lepidodendron 15, 121, 153, 154, 160, 542, *puc.* 52, 54, 55, 333
– *dicentricum puc.* 57

- scleroticum *pu.* 57
 – vasicularia *pu.* 57
 Lepidodiscus *pu.* 267
 Lepidophloios 153
 Lepidoptera *pu.* 166
 Lepidosauria 459, 461, *pu.* 310
 Lepidostrobophyllum *pu.* 52
 Lepidostrobopsis *pu.* 52
 Lepidostrobos 123
 Leptaena 376
 Leptolepis *pu.* 301
 Leptostrobales 133, 135, 159, *pu.* 67
 Lessnikovaea *pu.* 37
 Liadotypus relictus *pu.* 166
 Liaoningomis *pu.* 314
 Lichenariida 229, 230, 243, *pu.* 137, 138, 148
 Lichenopora s.lato *pu.* 229
 Lichida *pu.* 160
 Limulus *pu.* 165
 Lingula 360, 361, 376, *pu.* 239
 Lingulata 360
 Lingulida 359, 360, *pu.* 239, 253
 Linopteris *pu.* 68
 Liriophyllum *pu.* 76
 Lithothamnium 99
 Lituities *pu.* 199
 Lituola *pu.* 93
 Lituolida 171, 172, 189, *pu.* 93, 108
 Lobatannularia *pu.* 60
 Lobobactrites *pu.* 202, 218
 Lomentunella *pu.* 16
 Lonchodomas drummuckensis *pu.* 160
 Lophelia *pu.* 20
 Loricata 276, 278, 333, 334, 519
 Louisella *pu.* 334
 Loxoceras *pu.* 201
 Loxodonta *pu.* 320
 Luppovia *pu.* 227
 Lusatiops *pu.* 333
 Lycopodiopsida 118, 158, 159
 Lycopodium 118
 Lyginopteris *pu.* 69
 Lymnaea 12, *pu.* 193
 Lytoceras *pu.* 214
 Lytoceras cf. *L. postfimbriatum* 515
 Lytoceratida 318, 322, 339, 340, *pu.* 214, 215, 219
 Machairodus 484
 Macrocystis 105
 Mactra *pu.* 181
 Madrepora *pu.* 20
 Madreporaria 237
 Maedleriella mangelotii *pu.* 42
 Magnoliaephyllum *pu.* 76
 Magnoliophyta 144, 158
 Malacostraca 263
 Malus silvestris *pu.* 74
 Mammalia 475, 497, 505, *pu.* 316, 318, 319
 Mammuthus *pu.* 320
 Mantelliceras mantelli 340, *pu.* 226
 Margochitina margaritana catenaria *pu.* 326
 Mariopteris *pu.* 68
 Marrella *pu.* 334
 Marsupialia 481
 Marsupites *pu.* 264
 Mastigophora 166, *pu.* 85
 Mastodon 13, *pu.* 320
 Mastodontosaurus 545, *pu.* 333
 Mecoptera *pu.* 166
 Medlicottia *pu.* 209
 Medullosa *pu.* 68, 69
 Megadereion *pu.* 323
 Meganeura *pu.* 333
 Megaphyllites *pu.* 204
 Megatherium 483, *pu.* 316
 Melonechinoida 400, 414, *pu.* 270
 Melonechinus *pu.* 270
 Melosira *pu.* 36
 Membranipora 352, *pu.* 232
 Menispermites *pu.* 76
 Mephitis 13
 Merostomata 268, 272, *pu.* 165
 Mesenosaurus *pu.* 310
 Mesocena apiculata *pu.* 38
 Mesogastropoda 295, *pu.* 189, 190
 Metacoceras 343
 Metaspriggina 496, *pu.* 323
 Metatheria 480, 481, 501
 Metazoa 89, 164, 193, 516, *pu.* 29, 84
 Methanobacteriobionta 516, *pu.* 29
 Micraster *pu.* 275
 Microbrachis *pu.* 333
 Micropora *pu.* 232
 Microraptor 468, 499, *pu.* 312
 Microsporobionta *pu.* 29
 Miliolida 171, 178, 183, 189, *pu.* 102, 108
 Millepora 71
 Miocidarid 406
 Miomera 258, *pu.* 152, 153, 156
 Misumera *pu.* 165
 Mitrocystites *pu.* 259
 Modiolus 12
 Mollaria *pu.* 334
 Mollusca 82, 225, 274, 333, 334, 517, *pu.* 84
 Monocotyledones 148
 Monocyathida 212
 Monograptus 425, 426, *pu.* 284, 286, 333
 – argenteus 426, *pu.* 287

- priodon 426
 Monophyllites *pu.* 213
 Monoplacophora 276, 277, 333, 334, *pu.*
 168–170
 Monorhina 432, 435, 497, *pu.* 294
 Monotheles *pu.* 119
 Monotis 286, 290
 Monotremata 480, 481
 Montlivaultia *pu.* 143
 Mosasauria 461
 Moscovicrinus *pu.* 263
 Multiplicisphaeridium *pu.* 325
 Multituberculata 480
 Murex *pu.* 191
 Mya *pu.* 182
 Mycobionta *pu.* 29
 Myriapoda 269, *pu.* 153
 Mysticeti 490
 Mytilus 82, *pu.* 179
 – *edulis* 82

 Nassellaria 185, 186, *pu.* 110
 Nataliella *pu.* 141
 Natica 296, 340, *pu.* 190
 Nautilida 308
 Nautiloidea 305, 306, 308, 335, 339, 516, *pu.*
 195, 197, 199
 Nautilus 301, 305, 308, *pu.* 197
 Nautilus aff. *N. pompilius* 515
 Nectocaris 496, *pu.* 323
 Nematophyton 105
 Neogastropoda 295, 297, 333, *pu.* 191
 Neohibolites *pu.* 222
 Neopaliphyllum *pu.* 140
 Neopilina 277, *pu.* 170
 Neornithes *pu.* 314
 Neosciadiocapsa diabloensis *pu.* 110
 Nereites *pu.* 9
 Nerinea 335, 336, *pu.* 189
 Neuropteris *pu.* 68, 333
 – *heterophylla* *pu.* 63
 Nilssonina 140, *pu.* 71
 Nilssoniopteris 139
 Nipponites *pu.* 215
 – *mirabilis* 343
 Nochoroicyathus 216, *pu.* 127
 – *vulgaris* 116
 Nodosaria 12, *pu.* 101
 Notosaria nigricans *pu.* 237
 Nucula 12, 343
 Nuculana *pu.* 177
 Nudibranchia 298
 Nummulites 12, 181, *pu.* 107
 Nummulitida 171, 181, 183, 189, *pu.* 107,
 108

 Nususia *pu.* 334

 Oasisia *pu.* 8
 Obolus 74, 360, *pu.* 239
 Obolus s.l. 361
 Octobranchia 329, 331
 Octocoralla 228, 239, 243, *pu.* 145, 146
 Odonata *pu.* 166
 Odontoceti 490
 Odontogriphus 496, *pu.* 323
 Odontopleurida *pu.* 160
 Olenellus *pu.* 157
 Olenoides *pu.* 157, 334
 – *serratus* *pu.* 154
 Olenus *pu.* 157
 Oligochaeta 250
 Oncoceratida 306
 Opabinia *pu.* 334
 Operculina *pu.* 107
 Ophiacantha *pu.* 266
 Ophiocystioidea 396, 407, *pu.* 258, 276, 278
 Ophiuroidea 394, 395, 412, *pu.* 254, 258,
 266, 278
 Opisthobranchia 294, 297, *pu.* 192
 Orbulina *pu.* 105
 ord. nov. (ordo novum) 514
 Ornithischia 469, *pu.* 311
 Ornithomimus *pu.* 333
 Ornithurae 474, 475, *pu.* 314, 315
 Orophocrinus *pu.* 262
 Orthata 363
 Orthida 363, 375, 376, *pu.* 242, 253
 Orthis *pu.* 242
 Orthoceras *pu.* 200
 Orthoceratida 308
 Orthoceratoidea 305, 308, 339, *pu.* 195, 200
 Orthograptus *pu.* 333
 Osmunda *pu.* 64
 Osteichthyes 449, 497, *pu.* 301
 Osteostraci 437, 497
 Ostracoda 263, 264, 272, *pu.* 162, 163
 Ostrea *pu.* 178
 Ottoia *pu.* 150, 334
 Ottokaria *pu.* 66
 Oxyaena *pu.* 333
 Oxyphotobacteriobionta *pu.* 29

 Pachyodonta 284, 288, 290, 335, *pu.* 183,
 185
 Pachyteuthis *pu.* 222, 333
 Pagetiellus *pu.* 156
 Palaeoaplysina 543
 Palaeodictyoptera *pu.* 166
 Palaeolodus *pu.* 333
 Palaeomeryx *pu.* 333

Palaeonisci 451
 Palaeotextularia *puc.* 95
 Palaeotextulariida 171, 173, 189, *puc.* 95, 108
 Palmatolepis 504, *puc.* 296
 Paludina 16
 Pantotheria 480, 481
 Parabelopeltis *puc.* 223
 Parablastoidea *puc.* 258
 Paraceltites *puc.* 212
 Paracrinoidea *puc.* 258
 Paradoxides *puc.* 157, 333
 Paragastrioceras *puc.* 210
 Paraharpes hornei *puc.* 160
 Paramphipora *puc.* 122
 Parareptilia 456, 497, 505, *puc.* 306
 Parasaurolophus *puc.* 333
 Parawoclueria *puc.* 211
 Parazoa 89, 193, 194, 210, *puc.* 84
 Parvancornia *puc.* 10, 333
 Patella *puc.* 188
 Pecopteris *puc.* 62
 Pelecypoda 279, 519
 Pelicosauria 460
 Pelmatozoa 382, 383
 Pennatula *puc.* 333
 Pennularia *puc.* 36
 Pentamerida 363, 375, 376, *puc.* 243, 253
 Pentamerus 363, *puc.* 243
 Pentremites *puc.* 262
 Peridinium divergens *puc.* 39
 Perischoechinoidea 399
 Perissodactyla 482, 485, 486
 Peronidella *puc.* 119
 Petalaxis *puc.* 142
 Petschoria *puc.* 35
 Phacopida *puc.* 160
 Phacops 274, *puc.* 159
 Phaenicopsis *puc.* 67
 Phaeophyta 104, 157, *puc.* 40
 Pharingolepis *puc.* 294
 Phenacodus *puc.* 333
 Phlebolepis 433, *puc.* 292
 Pholadomya 343
 Pholas *puc.* 182
 Phylactolaemata 348
 Phylloceras 337, 338, *puc.* 213
 Phylloceratida 318, 321, 326, 337—339, *puc.* 213, 219
 Phyllograptus *puc.* 284, 286
 – *typus* 426
 Phyllopora 263, 272, *puc.* 161
 Phyllothea 128, *puc.* 61
 Phyta 82, 88, 89, 97, 156, 157, 531
 Phytosauria 464
 Pikaia 428, 496, 539, *puc.* 288, 323, 334
 Pinacoceras *puc.* 212
 Pinales 140, 143, 159, *puc.* 73
 Pinnipedia 482—484
 Pinophyta 132, 158
 Pinopsida 133, 140
 Pinus 143
 Pirania *puc.* 334
 Pisces 442
 Pithekanthropus 494
 Pityostrobus *puc.* 73
 Placodermi 444, 497, *puc.* 298
 Placodontia 462
 Placodus *puc.* 309
 Planorbarius *puc.* 193
 Plantaginopsis *puc.* 76
 Platanus *puc.* 77
 Platyrhini 493
 Plectronoceras *puc.* 199
 Plectronoceratida 306
 Plesiodiadema *puc.* 272
 Plesiosauria 462
 Plesiosaurus *puc.* 309
 Pleuromeia 122, *puc.* 56
 – *sternbergii* *puc.* 57
 Pleurotomaria *puc.* 188
 Plicatula 12
 Pliomera *puc.* 158
 Pliosauria 462
 Pliosaurus *puc.* 309
 Plourdosteus *puc.* 298
 Podocarpus *puc.* 73
 Podozamites 160, *puc.* 73
 Pogonophorata 416, *puc.* 84, 280
 Polychaeta 250
 Polygnathus 504, 506, *puc.* 296
 Polygrapta *puc.* 161
 Polymera 258, *puc.* 152, 153, 157—159
 Polyplacophora 278, 519, *puc.* 169
 Polypora *puc.* 231
 Popanoceras *puc.* 210
 Poraspis 434, *puc.* 293
 Porifera 194, 204, 206—210, 214, 228, 517,
 519, *puc.* 125
 Porites lutea *puc.* 144
 Poterioceras *puc.* 199
 Praeorinthurae 474, *puc.* 314
 Priapulida 249, *puc.* 150
 Priapululus *puc.* 150
 Primates 482, 492, *puc.* 321, 324
 Primocorallina *puc.* 41
 Pristiograptus *puc.* 281, 284, 286
 Proaustraliceras *puc.* 205
 Proboscidea 482, 485, 488

- Procaryota 88, 90
 Prochloron 96, *pu.* 31
 Productida 366, 375, 376, *pu.* 247, 253
 Productus 367, *pu.* 247
 Progymnospermopsida 131, *pu.* 333
 Prolecanites *pu.* 209
 Prolecanitida 317-319, 324, 339, *pu.* 209, 219
 Proporida 232, *pu.* 138
 Propteridophyta 115, 116, 158, 159, *pu.* 48, 49
 Prosimii 492
 Prosobranchia 294, 333
 Proteaphyllum *pu.* 76
 Protista 97, 163
 Protoavis 474, 475, 499, 545, 546, *pu.* 314, 333
 Protohaploxypinus *pu.* 66
 Protolepidodendrales 119, 120, *pu.* 53
 Protolepidodendron *pu.* 53, 333
 Protomedusae 221
 Protophyllum *pu.* 333
 Protorthoptera *pu.* 166
 Protosphaera *pu.* 37
 Protosphagnum *pu.* 47
 Protostigmaria *pu.* 56
 Protostomia 218, 248, 249, *pu.* 84
 Prototaxites 105
 Prototheria 480, 501
 Protozoa 89, 164, 187, 516, *pu.* 84, 85
 Psammolepis *pu.* 293, 333
 Psaronius *pu.* 62
 Pseudestheria *pu.* 161
 Pseudodiadema *pu.* 272
 Pseudodictyomitra carpatica *pu.* 110
 – aff. pentacolaensis *pu.* 110
 Pseudofusulina *pu.* 99, 100
 Pseudorthoceras 343
 Pseudorthoceratida 309
 Pseudosuchia 464
 Pseudosyringocnema *pu.* 128
 Psilophyton 115, *pu.* 49
 Pteranodon 499, *pu.* 313
 Pteraspis 434, *pu.* 293
 Pteridium *pu.* 10
 Pteridophyta 113, 118, 158, 159
 Pterobranchia 418, 419, *pu.* 281, 323
 Pterodactyloidea 471
 Pterophyllum 139, *pu.* 71
 Pteropoda 294, 298, *pu.* 187
 Pterosauria 470, *pu.* 313
 Pterygotus *pu.* 333
 Ptilophyllum 139, *pu.* 70, 71
 Ptychocarpus *pu.* 62
 Ptychoceras *pu.* 221, 227
 Ptychopariida *pu.* 160
 Ptygmatis *pu.* 189
 Pulmonata 294, 299, *pu.* 193
 Pygaster 416
 Pygope *pu.* 251
 Pyrgo *pu.* 102
 Quercophyllum *pu.* 76
 Quercus *pu.* 77
 Quinqueloculina *pu.* 102
 Radialia 218
 Radialoblastica 218
 Radiata 218, 219, *pu.* 84
 Radiolaria 167, 184
 Radiolites 12, *pu.* 183
 Ramipora *pu.* 231
 Rangea *pu.* 10
 Rapana 297, *pu.* 191
 Rastrites *pu.* 285, 286
 Receptaculita 194, 206, 209, *pu.* 124, 125
 Regulares 212, *pu.* 126, 127
 Remanilla *pu.* 111
 Reophax *pu.* 93
 Reptilia 457, 497, 505
 Retiolites *pu.* 284, 286
 Rhabdammina *pu.* 91
 Rhabdomesida 348, 350, 353, *pu.* 233
 Rhabdopleura 419, *pu.* 281
 Rhabdotaenia danaeoides *pu.* 66
 Rhabdotubus *pu.* 323
 Rhamphorhynchoidei 471
 Rhinocerotidae 486, 487
 Rhipidopsis *pu.* 67
 Rhizopoda 167
 Rhodobionta *pu.* 29
 Rhodophyta 99, 157, *pu.* 35
 Rhombifera *pu.* 258
 Rhomboporita 388
 Rhombotrypella *pu.* 230
 Rhus *pu.* 77
 Rhynchocephalia 461
 Rhynchonellida 363, 365, 375, *pu.* 244, 253
 Rhynia 116
 – major *pu.* 48
 Richthofenia 367, 543, *pu.* 247
 Riftia *pu.* 7, 8
 Rodentia 482, 485
 Rogersia *pu.* 76
 Romaniella *pu.* 170
 Rostroconchia *pu.* 169
 Rotalia 12, 191, *pu.* 103
 Rotaliida 171, 179, 183, 189, *pu.* 103, 108
 Ruffloria 140, 143, 155, *pu.* 72

- Rugosa 233
 Rugosochonetes *puc.* 246
 Russirhynchia *puc.* 244
 s.l. (sensu lato, sensu latiore) 515
 s.str. (sensu stricto, sensu strictiore) 515
 Sabal *puc.* 77
 Sabellitidae 530
 Saccamina 512, 513, *puc.* 91
 Saltosuchus *puc.* 310
 Samaropsis *puc.* 72
 Sapindopsis *puc.* 76
 Sarcinula 12
 Sarcinulida 231
 Sarcodina 165, 166, 187, 517, *puc.* 84, 85
 Sarcopterygii 450
 Sargassum 105
 Saurischia 467, *puc.* 311, 314
 Saurolophos 470
 Sauropoda 467
 Sauropterygia 462
 Saururae 474, *puc.* 314, 315
 Sawdonia *puc.* 49, 333
 Scandentia 493
 Scaphites 323, *puc.* 215, 227
 Scaphopoda 276, 300, 333, 334, *puc.* 168, 169, 194
 Scenella *puc.* 334
 Schizodonta 284, 286, 335, *puc.* 180, 185
 Schizoneura *puc.* 61
 Schloenbachia *puc.* 216
 Schwagerina *puc.* 100
 – princeps 191
 Schwagerina s.lato 177
 Scleractinia 237
 Sclerospongia 194, 201-203, 205, 207, *puc.* 120, 125
 Sclerospongia s.str. *puc.* 125
 Scotobacteriobionta *puc.* 29
 Scutellum 274
 Scutosaurus *puc.* 306, 333
 Scyphocrinites *puc.* 264
 Scyphozoa 220, 222, 223, 242, 516, *puc.* 130, 131
 Semnopithecus 13
 Sepia *puc.* 223
 Septaliphoria *puc.* 244
 Septemchiton *puc.* 171
 Sequoia *puc.* 73
 Serpula 250, 296, *puc.* 151
 Seymouria *puc.* 305
 Sharovipterix *puc.* 310
 Siberiella *puc.* 41
 Sigillaria 121, 153, 154, *puc.* 54, 57, 333
 – elegans *puc.* 51
 Silicispongia 197, 198, 208, *puc.* 125
 Simbirskites *puc.* 216
 Simia 493
 Siphonia *puc.* 118
 – tulipa 209
 Siphonophoroidea 222
 Smilax *puc.* 77
 Smilodon 484, *puc.* 319
 Solen *puc.* 181
 Sollasina 408, *puc.* 276
 Sordes *puc.* 313
 – pilosus 471, 546
 sp. (species) 515
 sp. indet. (species indeterminate) 515
 sp. nov. (species nova) 514
 Sparsistomites *puc.* 72
 Spatangoida 403, 407, 410, 414, *puc.* 275
 species 86
 Spermatophyta 89, 113, 131, 158
 Sphagnum 115
 Sphenobaiera *puc.* 67
 Sphenophyllales 126
 Sphenophyllum 153, *puc.* 59
 – biarmicum *puc.* 59
 – majus *puc.* 59
 – saxonicum *puc.* 59
 – tenerrimum *puc.* 59
 – trichomatosum *puc.* 59
 Sphenopteris 15, *puc.* 68
 Sphenotrochus 244
 Sphinctozoa 194, 205, 206, 209, 213, 517, *puc.* 123, 125
 Spiralia 218
 Spiraloblastica 218
 Spiratella *puc.* 192
 Spirifer s.l. 515
 Spiriferata 363, 368
 Spiriferida 77, 368, 370, 375, 376, 515, *puc.* 249, 253
 Spiriferida incertae familiae 515
 Spirillopsis *puc.* 33
 Spirochaetobionta *puc.* 29
 Spirograptus *puc.* 285, 286
 – turriculatus 426
 Spirorbis 250, *puc.* 151
 Spirula *puc.* 223
 Spirulina *puc.* 16
 Spongia 194, 207–209, *puc.* 115, 125
 Spongiata 194, 214, 517, 519, *puc.* 84
 Sporophyta 89, 113, 157–159
 Sporozoa *puc.* 84, 85
 Spriggina *puc.* 10
 Spumellaria 185, 186, *puc.* 109

Squamata 461
 Squamiferida 206
 Squinabollum fossilis *puc.* 110
 Staffella *puc.* 100
 Staraster *puc.* 265
 Staurocephalus murchisoni *puc.* 160
 Stegocephali 455
 Stegosauria 469
 Stellispongia *puc.* 119
 Stenaropoda fischeri *puc.* 166
 Steneofiber *puc.* 15
 Stenodictia lobata *puc.* 166
 Stenolaemata 348, 353
 Stenonychosaurus *puc.* 312
 Stephanoceras *puc.* 216
 Stephanophyllia 244
 Stephanoscyphus 224, 225, *puc.* 133
 Stephanoura *puc.* 266
 Stereostolonata 420, *puc.* 283, 286
 Stigmaria 124, *puc.* 56
 Stomatopora *puc.* 229
 Streblus 14
 Stringocephalus *puc.* 251
 Stromatopora *puc.* 122
 Stromatoporoidea 203, *puc.* 122, 125
 Stromatospongia 201, *puc.* 120
 Strophomena 515, *puc.* 245
 Strophomena sp. *indet.* 515
 Strophomenata 363, 366
 Strophomenida 366, 375, *puc.* 245, 253
 Stylina 12
 Stylophora 410, 412, *puc.* 254, 258, 259, 278
 Styracosaurus *puc.* 333
 subsp. (*subspecies*)515
 Sycidium melo *puc.* 42
 Sydneyia *puc.* 334
 Symphysops armatus *puc.* 160
 Synapsida 459, *puc.* 308
 Synaptosauria 462, *puc.* 309
 Syringocnematida 213
 Syringopora *puc.* 136
 Syringoporida 205, 228—230, 243, *puc.* 122, 136, 138
 Tabulatoidea 228, 241—243, 245, *puc.* 136, 137, 146, 148
 Taeniopteris 140, *puc.* 71
 Tapiridae 486, 487
 Tarbosaurus 467, 468
 Tarphiceratida 306
 Tasmanites *puc.* 325
 Taxodium 160
 Taxodonta 77, 284, 335, *puc.* 177, 185
 Taxus *puc.* 73
 Tectibranchia 298, 299
 Telomophyta 89, 98, 107
 Teneriticutobacteriobionta *puc.* 29
 Tentaculita 276, 332, *puc.* 168, 169, 224
 Tentaculites *puc.* 224
 Teratorhynchus bicornis *puc.* 160
 Terebratalia *puc.* 237
 – *transversa puc.* 238
 Terebratulula s.lato *puc.* 251
 Terebratulata 363, 370
 Terebratulida 77, 370, 375, *puc.* 251, 253
 Teredo 281, 288, *puc.* 182
 Teridontus *puc.* 323
 Tetrabranchiata 305
 Tetracoralla 228, 233, 241, 243-245, *puc.* 139—142, 146
 Tetradiida 231, *puc.* 138
 Tetragonites *puc.* 214
 Tetragraptus *puc.* 286
 Tetrapoda 442, 451, 503-505
 Tetraxonida 199, 200, 208, *puc.* 118
 Tevnia *puc.* 8
 Textularia *puc.* 96
 Textulariida 171, 175, 183, 189, *puc.* 96, 108
 Thallophyta 89, 98, 107, 157, *puc.* 29
 Thamnasteria *puc.* 143
 Thanarla ?*sp. puc.* 110
 Thecodontia 464, *puc.* 310, 314
 Thelodonti 433, 496, *puc.* 292
 Thelodus 433, *puc.* 292
 Thermoacidobacteriobionta 516, *puc.* 29
 Therapsida 460
 Theria 475
 Theromorpha 459
 Theropoda 467
 Timanites *puc.* 208
 Tintinnida 186
 Tintinnopsella *puc.* 111
 Titanotheriidae 486, 487
 Tomiodendron *puc.* 57
 Tomopteris *puc.* 333
 Torquesia *puc.* 26
 Toxaster 416
 Tracheata 252, 269, *puc.* 152
 Trachodon 470
 Trepostomida 348, 349, 353, *puc.* 230, 233
 Triactoma ? *cornuta puc.* 109
 Triaxonida 198, 519, *puc.* 116, 117
 Triblastica 218, 248
 Tribrachidium 397, *puc.* 10, 267, 333
 Triceratops *puc.* 311
 Triconodonta 480, 481
 Tridacna 279
 – *gigas* 279
 Trigonina 290, *puc.* 180
 Trigonocarpales 137, *puc.* 69

- Trilobita 255, 272, 517, *puc.* 152, 154, 155, 160
 Trilobitomorpha 252, 254, *puc.* 152, 153
 Triloculina *puc.* 102
 Trinacria *puc.* 36
 Trituberculata 481
 Trizygia *puc.* 59
 Trochamina *puc.* 94
 Trochamminida 171, 173, 189, *puc.* 94, 108
 Trochiliscus (al. Moellerina) bulbiformis *puc.* 42
 Tubipora 240, *puc.* 145
 Tubuliporida 348, 349, 353, *puc.* 229, 233
 Tunicata 428, 429, 495, *puc.* 323
 Turkmeniceras *puc.* 220
 Turrilites 12, *puc.* 215
 Turritella 12, *puc.* 189
 – terebra 343
 Tylopoda 491
 Tylosaurus *puc.* 333
 Typhloesus *puc.* 323
 Tyrannosaurus 467, 468, *puc.* 311
 Uintatherium *puc.* 333
 Ulmannia *puc.* 73
 Ulodendron majus *puc.* 51
 Ungulata 485
 Unio *puc.* 180
 Uvigerina *puc.* 104
 Vaceletia *puc.* 123
 – cripta 206
 var. (varietas) 515
 Vauxia *puc.* 334
 Vendia *puc.* 10
 Vendoconularia *puc.* 133
 Vendomia *puc.* 10
 Vendophyceae 531
 Vendotaenida 105
 Ventriculites *puc.* 117
 Vermetus 250, 296, 340, *puc.* 189
 Verneuilina *puc.* 97
 Vertebrata 428, 429, 495, 503
 Vertexia *puc.* 161
 Vestimentifera 55, 417, 418, *puc.* 7
 Vira 94
 Virae *puc.* 29
 Virgatites *puc.* 216, 333
 Vita 88
 Vitiphyllum *puc.* 76
 Viviparus *puc.* 189
 Volchovia *puc.* 276
 Voltzia *puc.* 73, 333
 Vorcutannularia *puc.* 47
 Vorona *puc.* 314
 Walchia *puc.* 73
 Waptia *puc.* 334
 Williamsonia sawardiana *puc.* 70
 Wiwaxia *puc.* 334
 Xitus ? plenus *puc.* 110
 Yunnanozoa *puc.* 323
 Yunnanozoon 428, 432, 496, *puc.* 288, 323
 Zamites 139, *puc.* 71
 Zoa 82, 88, 89, 156, 162, 530
 Zoomastigophora *puc.* 84
 Zoophycos *puc.* 9
 Zoophyta 82
 Zosterophyllum *puc.* 49

Предисловие (В.А.Садовничий)	5
ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ	9
История палеонтологии	9
Ископаемые организмы (фоссилии) с точки зрения натуралистов прошлого	9
Становление палеонтологии как науки	11
Додарвиновский этап палеонтологии	11
Дарвиновский этап палеонтологии	15
Последарвиновский этап палеонтологии (XX в.)	17
Разделы палеонтологии	18
Палеонтология и эволюция	22
Палеонтология и геохронология	31
Среда обитания, условия и образ жизни	41
Трофические связи	42
Водная среда обитания	43
Наземная среда обитания	46
Физико-географические факторы водной среды обитания	48
Географическое и биогеографическое районирование водной и наземной среды обитания	48
Биосфера как биологический фактор среды	50
Биономические зоны Мирового океана	51
Стадии захоронения и формы сохранения	57
Биоминаерализация и фоссилизация	63
Роль организмов в осадконакоплении и породообразовании	70
<i>Основные положения палеонтологии в упражнениях и задачах</i>	75
СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА	81
НАДЦАРСТВО ПРОКАРИОТЫ, ИЛИ ДОЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ	90
ЦАРСТВО БАКТЕРИИ	90
ЦАРСТВО ЦИАНОБИОНТЫ	94
НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ	96
ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ	97
ПОДЦАРСТВО НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ	98
Отдел Красные, или Багряные водоросли	99
Отдел Диатомовые водоросли, или Бацилляриофиты	100
Отдел Золотистые водоросли	101

Отдел Динофитовые водоросли.....	103
Отдел Бурые водоросли	104
Отдел Зеленые водоросли	105
Отдел Харовые водоросли.....	106
ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ	107
Надотдел Споровые растения	113
Отдел Моховидные	113
Отдел Проптеридофиты.....	115
Отдел Птеридофиты.....	118
Класс Плауновидные.....	118
Класс Хвощовые, или Членистостебельные	124
Класс Папоротники	128
Надотдел Семенные растения.....	131
Отдел Голосеменные, или Пинофиты.....	132
Класс Гинкгоопсиды	133
Класс Цикадопсиды.....	137
Класс Пинопсиды.....	140
Отдел Покрытосеменные, или Магнолиофиты	144
Класс Двудольные.....	147
Класс Однодольные.....	148
Геологическая история и породообразующая роль растений	148
Палеофлористическое районирование суши	151
<i>Растения в упражнениях и задачах</i>	156
ЦАРСТВО ГРИБЫ	161
ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ	162
ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ	164
Тип Саркодовые.....	166
Класс Фораминиферы.....	167
Класс Радиоларии.....	184
Тип Ресничные, или Инфузории.....	186
<i>Простейшие в упражнениях и задачах</i>	187
ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ	193
Надраздел Прimitивные многоклеточные.....	194
Тип Пориферы, или Пороносцы	194
Класс Губки.....	194
Подкласс Кремневые губки.....	198
Подкласс Известковые губки	200
Класс Склероспонгии.....	201
Класс Сфинктозоа	205
Класс Рецептакулиты	206
<i>Пориферы в упражнениях и задачах</i>	207
Тип Археоциаты	210
Класс Правильные археоциаты	212
Класс Неправильные археоциаты	213
<i>Археоциаты в упражнениях и задачах</i>	215
Надраздел Настоящие многоклеточные.....	217
Раздел Радиально-симметричные, или Двухслойные.....	219
Тип Стрекающие.....	219
Класс Гидроидные	222
Класс Сцифоидные.....	223
Подкласс Конуляты.....	224
Класс Коралловые полипы.....	226
Подкласс Табулятоидеи.....	228
Подкласс Гелиолитоидеи	232
Подкласс Четырехлучевые кораллы, или Ругозы.....	233

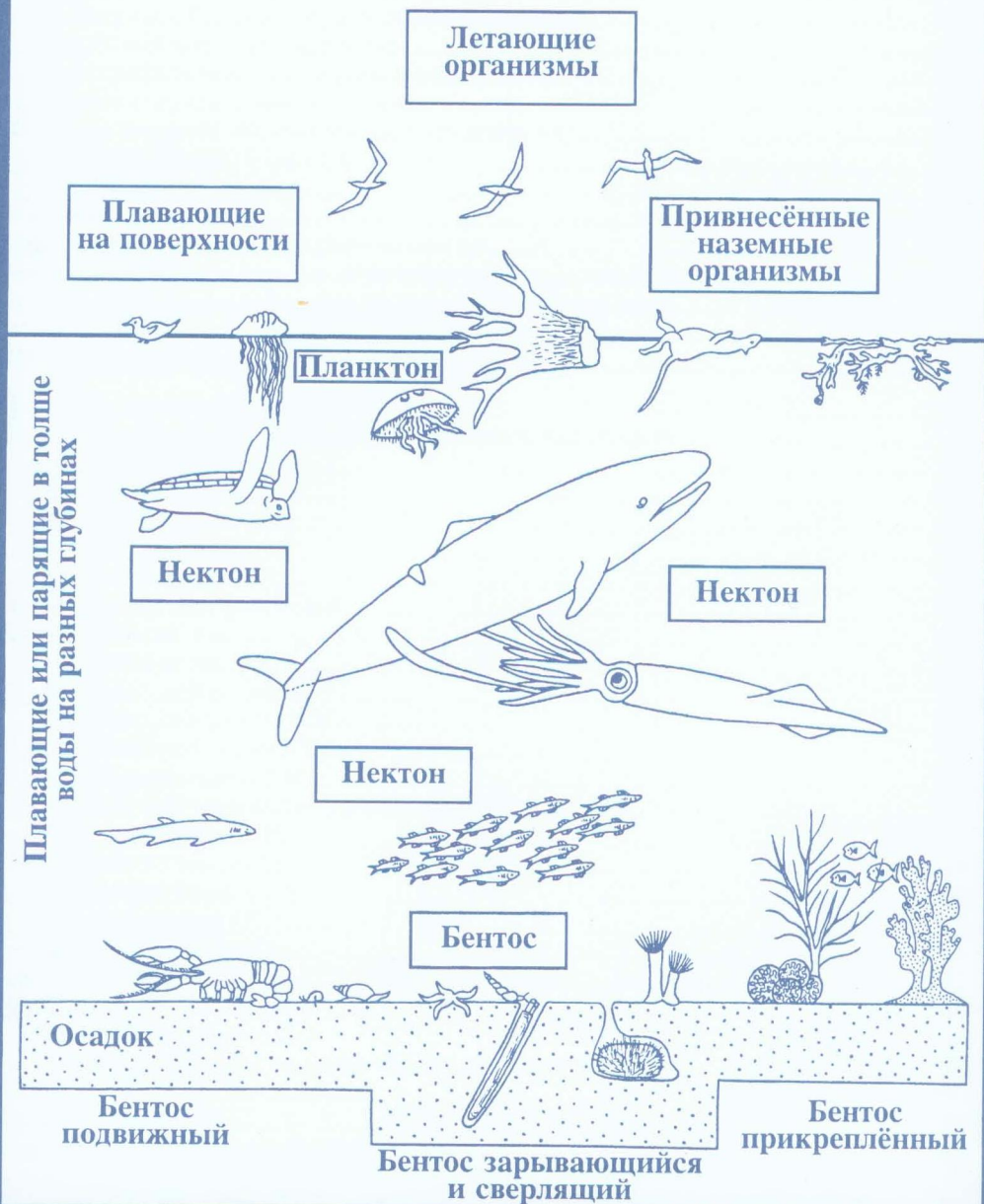
Подкласс Шестилучевые кораллы	236
Подкласс Восьмилучевые кораллы	239
<i>Книдарии в упражнениях и задачах</i>	241
Тип Гребневики	247
Раздел Двусторонне-симметричные, или Трехслойные	248
Подраздел Первичноротые	249
Тип Приапулиды	249
Тип Кольчатые черви	250
Тип Членистоногие	252
Подтип Трилобитообразные	254
Класс Трилобиты	255
Подкласс Малочленистые	258
Подкласс Многочленистые	258
Подтип Ракообразные	260
Класс Листоногие рачки	263
Класс Ракушковые рачки, или Остракоды	264
Класс Усоногие рачки	266
Подтип Хелицеровые	267
Класс Меростомовые	268
Подкласс Эвриптероидеи	268
Подтип Трахейные	269
Класс Насекомые	269
<i>Членистоногие в упражнениях и задачах</i>	271
Тип Моллюски	274
Класс Моноплакофоры	277
Класс Панцирные	278
Класс Двустворчатые моллюски	279
Класс Брюхоногие моллюски	291
Подкласс Переднежаберные	294
Подкласс Заднежаберные	297
Подкласс Легочные	299
Класс Лопатоногие	300
Класс Головоногие	301
Подкласс Наутилоидеи	305
Подкласс Ортоцератоидеи	308
Подкласс Эндоцератоидеи	309
Подкласс Актиноцератоидеи	311
Подкласс Бактритоидеи	311
Подкласс Аммоноидеи	312
Подкласс Колеоидеи	328
Класс Тентакулиты	332
Класс Хиолиты	333
<i>Моллюски в упражнениях и задачах</i>	333
Тип Мшанки	345
Класс Покрыторотые	348
Класс Голоротые	348
<i>Мшанки в упражнениях и задачах</i>	353
Подраздел Вторичноротые	354
Тип Брахиоподы	354
Класс Беззамковые	358
Класс Замковые	361
<i>Брахиоподы в упражнениях и задачах</i>	373
Тип Иголкожие	377
Подтип Гомалозои	383
Подтип Кринозои	384

Класс Эокриноидеи	385
Класс Морские пузыри, или Цистоидеи	386
Подкласс Парнопоровые	388
Подкласс Ромбопоровые	388
Класс Морские бутоны, или Блостоидеи	389
Класс Морские лилии, или Криноидеи	391
Подтип Астерозои	394
Подтип Эхинозои	396
Класс Эдриоастероидеи	396
Класс Эхиноидеи	397
Подкласс Перишэхиноидеи	399
Подкласс Эуэхиноидеи	402
Класс Офиоцистиоидеи	407
Класс Голотурии	408
<i>Иглокожие в упражнениях и задачах</i>	410
Тип Погонофораты	416
Тип Полухордовые	418
Класс Граптолиты	419
Подкласс Стереостолонаты	420
Подкласс Граптолоидеи	421
<i>Граптолиты в упражнениях и задачах</i>	423
Тип Хордовые	426
Подтип Оболочники	428
Подтип Бесчерепные	428
Подтип Позвоночные, или Черепные	429
Инфратип Бесчелюстные	432
Класс Парноноздревые	432
Подкласс Телодонты	433
Подкласс Разнощитковые	434
Класс Одноноздревые	435
Подкласс Беспанцирные	436
Подкласс Костнопанцирные	437
Подкласс Круглоротые	437
Класс Конодонтофораты	437
Инфратип Челюстноротые	442
Надкласс Рыбы	442
Класс Пластинокожие	444
Подкласс Сочлененношейные, или Артродиры	445
Подкласс Антиархи	445
Класс Акантоды	446
Класс Хрящевые рыбы	446
Подкласс Акуловые	447
Подкласс Цельноголовые	448
Класс Костные рыбы	449
Подкласс Кистеперые	449
Подкласс Двоякодышашие	450
Подкласс Лучеперые	451
Надкласс Четвероногие, или Тетраподы	451
Класс Земноводные, или Амфибии	453
Класс Парарептилии	456
Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии	457
Подкласс Синапсиды, или Зверообразные	459
Подкласс Лепидозавры, или Чешуйчатые	461
Подкласс Эвриапсиды, или Синаптозавры	462
Подкласс Ихтиозавры	462

Подкласс Архозавры	464
Класс Птицы	472
Надотряд Текодонты	464
Надотряд Динозавры	464
Надотряд Птерозавры, или Крылатые ящеры	470
Надотряд Крокодилы	471
Подкласс Довеерохвостые птицы	474
Подкласс Ящерохвостые птицы	474
Подкласс Веерохвостые птицы	475
Класс Млекопитающие, или Звери	475
Подкласс Первозвери, или Яйцекладущие	480
Подкласс Пантотерии	481
Подкласс Метатерии, или Сумчатые	481
Подкласс Высшие звери, или Плацентарные	482
Геологическая история хордовых	495
Зоогеографическое районирование суши	501
<i>Хордовые в упражнениях и задачах</i>	502
Группы неясного систематического положения	508
НЕОПРЕДЕЛЕННОЕ ЦАРСТВО	508
Акритархи	508
Хитинозоа	509
Определительские ключи в палеонтологии	510
Особенности использования номенклатуры в палеонтологии	514
<i>Заключительные задания по системе органического мира</i>	515
ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР ПРОШЛОГО	520
Основные биотические события	520
Органический мир до фанерозоя. Становление пяти царств	525
Царство Бактерии	527
Царство Цианобионты	528
Царство Грибы	530
Царство Животные	530
Царство Растения	531
Органический мир фанерозоя	531
Фанерозойский эон	532
Палеозойская эра (PZ)	532
Кембрийский период (Є)	532
Ордовикский период (O)	540
Силурийский период (S)	540
Девонский период (D)	541
Карбон, или каменноугольный период (C)	542
Пермский период (P)	543
Мезозойская эра (MZ)	544
Триасовый период (T)	544
Юрский период (J)	545
Меловой период (K)	546
Кайнозойская эра (KZ)	547
Палеогеновый период (P)	548
Неогеновый период (N)	548
Четвертичный, или антропогеновый, период (Q, или A)	548
Литература	550
Указатель терминов	554
Указатель латинских названий	574

ОРГАНИЗМЫ РАЗНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО СОСТАВА, среды обитания и образа жизни,

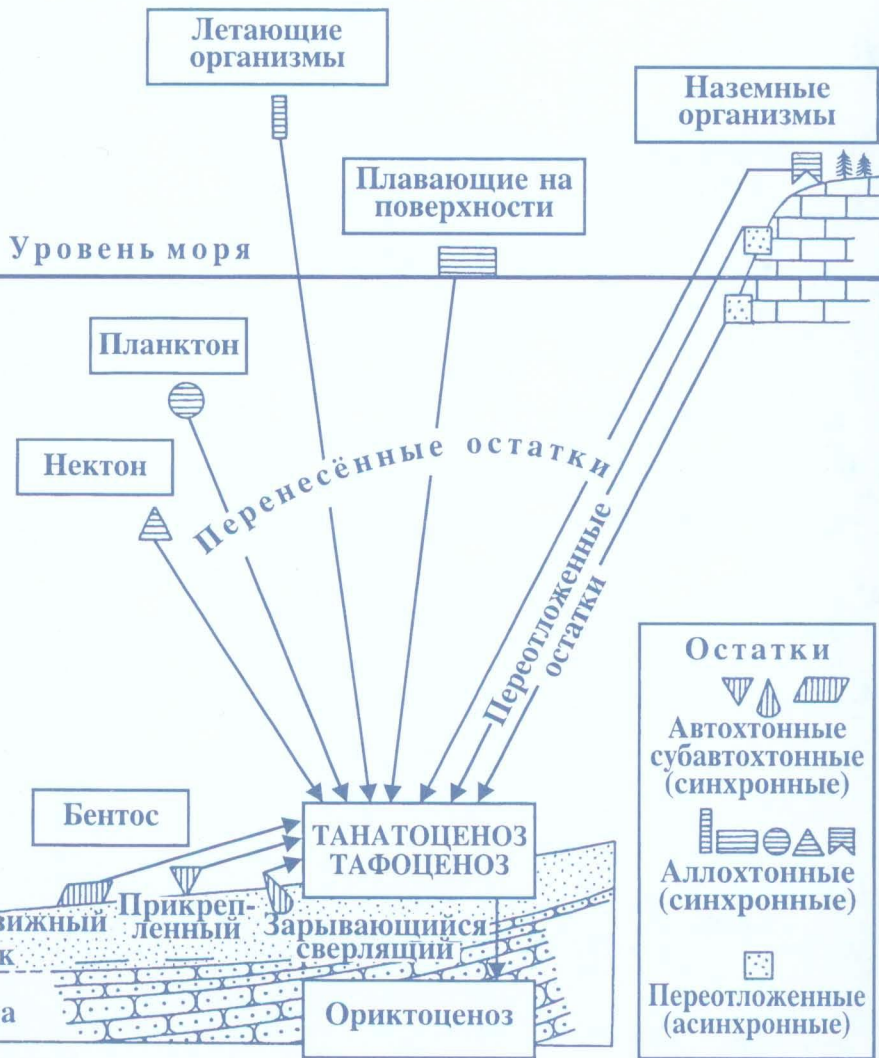
которые могут
захороняться в одном осадочном слое (Ager, 1963)



**ПРОЦЕССЫ ЗАХОРОНЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ
РАЗНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО СОСТАВА,
среды обитания,
образа жизни и геологического времени
в одном осадочном слое и породе**
(Барсков, Янин, 1997)

Воздушная среда

Водная среда



Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК



ISBN 5-211-04887-3



9 785211 048874